

В. Г. Костоусов

ИХТИОЛОГИЯ

*Рекомендовано
Учебно-методическим объединением
по естественно-научному образованию
в качестве пособия для студентов
учреждений высшего образования, обучающихся
по специальностям 1-31 01 01 «Биология (по направлениям)»,
1-31 01 02 «Биохимия», 1-31 01 03 «Микробиология»*

УДК 597.2/5(075.8)

ББК 28.693.32я73

К72

Рецензенты:

кандидат сельскохозяйственных наук *Н. В. Барулин*;

кандидат биологических наук *В. К. Ризевский*

Костоусов, В. Г.

К72 Иктиология : пособие / В. Г. Костоусов. — Минск : БГУ, 2018. — 183 с.

ISBN 978-985-566-540-4.

Рассматриваются особенности внешнего и внутреннего строения рыб, их физиология и экология, а также практическое применение.

Предназначено для студентов учреждений высшего образования, обучающихся по специальностям 1-31 01 01 «Биология (по направлениям)», 1-31 01 02 «Биохимия», 1-31 01 03 «Микробиология».

УДК 597.2/5(075.8)

ББК 28.693.32я73

ISBN 978-985-566-540-4

© Костоусов В. Г., 2018

© БГУ, 2018

ВВЕДЕНИЕ

Ихтиология — наука о рыбах (греч. $\iota\chi\theta\upsilon\varsigma$ — рыба, $\lambda\acute{o}\gamma\omicron\varsigma$ — слово, разум).

Согласно Л. С. Бергу (1940), под ихтиологией понимают естественную историю рыб, которая изучает их внешние признаки и внутреннее строение (морфологию и анатомию), отношение к внешней среде — неорганической и органической (экологию, иногда называемую биологией), историю развития — индивидуальную (эмбриологию) и историю развития видов, родов, семейств, отрядов и т. д. (эволюцию и филогению), наконец, географическое распространение рыб (зоогеографию). Следует добавить, что в последнее время ихтиология интенсивно изучает рыбу как объект хозяйствования.

В современном представлении интересы ихтиологической науки значительно расширились и, помимо классических направлений исследований, включают генетику и селекцию, этологию, трофологию, феноетику, биоэнергетику рыб, ихтиопланктологию и др. Значительное место занимают прикладные вопросы: динамика численности и состояние запасов ресурсных видов, теоретические и практические вопросы искусственного воспроизводства и выращивания, промысловая ихтиология, охрана редких видов.

Современные методы ихтиологических исследований:

- морфофизиологические;
- эколого-физиологические;
- физиолого-биохимические;
- генетико-биохимические.

Ихтиология тесно связана с гидрологией и гидробиологией, изучающими физические условия обитания гидробионтов и их экологию, т. е. абиотические и биотические условия среды обитания. Развитию ихтиологии способствовало выделение из нее отдельных разделов, или

дисциплин: эмбриологии, физиологии, биохимии, поведения и болезней рыб, сырьевой базы рыбной промышленности, селекции и гибридизации рыб, прудового рыбоводства и рыбоводства в естественных водоемах.

Актуальные вопросы современной ихтиологии связаны с интенсивным развитием рыбоводства — океанического, морского, внутренних вод — и управляемого рыбного хозяйства. В первую очередь они направлены:

- на инвентаризацию ихтиофауны и поиск новых промысловых видов;
- изучение распределения, миграций и поведения рыб;
- изучение популяционной и генетической структуры популяций промысловых и культивируемых видов;
- изучение динамики численности стад рыб;
- репродуктивную биологию рыб;
- биологические основы охраны рыб.

Лов рыб имеет важное, а иногда и первостепенное значение в жизни и экономике многих народов. В процессе исторического развития люди селились в основном по берегам рек, озер и морей, чтобы иметь возможность пользоваться дарами «голубой нивы». Позже такое добывательство (своего рода охота и собирательство) приобрело характер промысла и, наконец, рыбоводство превратилось в экономически значимую отрасль промышленности. Современный ежегодный мировой вылов водных объектов, и прежде всего рыбы, составляет порядка 90 млн т. Всего в мире произведено 156 млн т рыбы, в том числе около 50 % всей потребленной рыбы выращено в искусственных условиях — аквакультуре (Комиссия ООН по продовольствию (ФАО), 2014 г.). На долю рыбы в балансе питания человечества приходится 17 % потребления населением животного белка, а среднедушевое потребление в 2012 г. достигло 19 кг в среднем на каждого жителя Земли. По экспертным оценкам ФАО к 2030 г. для удовлетворения потребностей в пищевых, кормовых и технических продуктах растущему населению нашей планеты потребуется увеличенный в 2 раза объем вылова, около 2/3 его будет получено за счет аквакультуры. Устойчивый спрос на рыбу и рыбную продукцию стимулирует интерес к изучению рыбных ресурсов и разработке новых способов и методов выращивания рыбы, что невозможно без развития ихтиологической науки.

Задачи ихтиологии в изучении и сохранении биологического разнообразия рыб проистекают из положений Конвенции о биологическом разнообразии, подписанной белорусской стороной в июне 1992 г.

В соответствии со ст. 2 Конвенции термин «биологическое разнообразие» означает вариабельность живых организмов из всех источников: наземных, морских и других водных экосистем и экологических комплексов, частью которых они являются; это понятие включает в себя разнообразие в рамках вида, между видами и разнообразие экосистем.

Биоразнообразие фауны рыб (без круглоротых) водоемов Беларуси характеризуется наличием более 60 видов, из числа которых более 45 являются представителями аборигенной фауны, а более 15 — интродуцированными (растительноядные рыбы, сиги, буффало и др.) и инвазивными (различные бычки, тюльки, игла-рыба). Отличительная особенность фауны рыб водоемов Беларуси — наличие в ее составе представителей как морских, так и пресноводных фаунистических комплексов. Биоразнообразие рыб характеризуется наличием среди них особо значимых и доминирующих видов. К особо значимым относятся виды, которые в силу морфофизиологических и экологических, а также видовых и популяционных характеристик могут играть существенную роль в икhtiоценозах или экосистемах водоемов (щука, судак, окунь, лещ, плотва и др.), к доминирующим — наиболее массовые виды, численность которых на порядок и более превышает таковую других видов (окунь, лещ, плотва и др.). Здесь важным представляется понимание функциональной роли различных видов и характера взаимоотношений между ними, что позволит прогнозировать изменения в икhtiоценозах и экосистемах водоемов.

Решение проблем сохранения биоразнообразия рыб в водоемах Беларуси должно осуществляться в соответствии с Национальной стратегией и планом действий по сохранению и устойчивому использованию биоразнообразия Республики Беларусь, одобренных постановлением Совета Министров Республики Беларусь от 26 июня 1997 г. № 789, а также в рамках мер по контролю динамики состояния и использования биоразнообразия, к числу которых относятся:

- ведение Красной книги редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений Республики Беларусь;
- создание национальной системы мониторинга состояния биоразнообразия;
- формирование системы государственного учета и кадастра животного мира;
- научное, научно-методическое и научно-техническое обеспечение сохранения и устойчивого использования биоразнообразия на основе разработки Республиканских комплексных программ.

Человечество издавна использует водные объекты, и прежде всего рыбу, в качестве важнейшего, а подчас и основного компонента питания. В «кухонных кучах» стоянок доисторического человека, как правило, в изобилии находят кости рыб и раковины моллюсков. В более поздние эпохи масштабы и разнообразие используемых жителями нашей планеты биологических ресурсов морей и внутренних водоемов неуклонно возрастали. Начиная с 3700—3600 гг. до н. э. на папирусах и настенных изображениях Древнего Египта отмечены рисунки рыб, позволяющие установить их видовую принадлежность, продемонстрированы процессы их обработки — резка и сушка. История многих государств, а также причины ряда географических открытий, заселения новых районов, возникновения некоторых международных конфликтов становятся более понятными, если учитывать стремление народов шире использовать многообразные водные биологические ресурсы различных районов планеты. Население практически всех стран все в возрастающем объеме включает в рацион питания рыбные продукты, а жители некоторых из них, прежде всего Японии, Исландии, других островных государств, преобладающую часть белков животного происхождения получают от рыбного промысла.

Однако сколь-либо обстоятельное изучение рыб, этих многообразных представителей животного мира, было начато только 2—3 тыс. лет тому назад великим философом и ученым древности Аристотелем, жившим в 384—322 гг. до н. э. Его «История животных» является первой попыткой дать научный обзор современных ему понятий о животном мире. Аристотель имел достаточно объективные для того времени представления о рыбах как водных животных, дышащих жабрами, отличая рыб от китов и водных беспозвоночных животных. Он подразделял их на хрящевых и костистых, указывая, что у них есть сердце, селезенка, печень, желчный пузырь, желудок и пилорические придатки. Его книга содержит сведения о биологии и миграциях некоторых рыб, сроках и местах икрометания, а также о наличии у отдельных видов живорождения. Книга дает описание 116 видов рыб. Влияние работ великого ученого было существенным и даже определяющим на протяжении двух тысячелетий. Последователи и ученики Аристотеля долго только пересказывали его труды, хотя во времена Древнего Рима и Эллады возросло практическое использование рыб — римляне выращивали их в лагунах и бассейнах для кулинарных целей, жители греческих поселений на берегах Черного моря ловили хамсу и других рыб. Период раннего Средневековья не оставил крупных исследований в этой области. Только с середины XVI в. начали

изучать рыб и других животных, причем появились попытки описать их внешнее строение и создать систематику. Среди зоологов заметно выделяются П. Белона, Г. Ронделе и И. Сальвианн, оставившие подробные описания рыб. В XVII в. классифицировать рыб попытались Д. Рэй и А. Виллугби.

XVIII в. ознаменовался работами замечательного шведского ихтиолога Петра Артеди (1705–1734), особое внимание которого привлекала систематика рыб. Артеди проанализировал все опубликованные ранее труды, содержащие характеристику рыб, и разработал методы и правила их систематического анализа, которыми в дальнейшем широко пользовались ихтиологи, а его «Ихтиология» долгое время справедливо рассматривалась как наиболее обстоятельное исследование рыб. П. Артеди разделил рыб на 4 отряда в зависимости от характеристики плавников и довольно подробно описал 72 вида. Впоследствии Карл Линней с некоторыми изменениями включил систему рыб, предложенную П. Артеди, в свой знаменитый труд «Система природы», ставший основополагающим для дальнейшей работы ученых по систематизации и каталогизации всего животного мира.

Начиная с XIX в. многие ученые уделяют внимание сравнительной анатомии и палеонтологии рыб. Особенно много в этом отношении сделали выдающийся анатом и естествоиспытатель Ж. Кювье, а также Иоганн Мюллер (1801–1858), создавший систему рыб, близкую к современным представлениям и являющуюся первой попыткой достаточно обстоятельно для того периода составить и научно обосновать систему современных рыб. Крупнейшие исследователи-ихтиологи того времени А. Понтер, Г. Буланже, Т. Ригэн и другие продолжали уточнять и совершенствовать представления о системе рыб.

Огромное влияние на развитие биологической науки, в том числе ихтиологии второй половины XIX в., оказало учение Ч. Дарвина. Сравнительная анатомия, эмбриология и палеонтология привлекли внимание ученых, а систематику животных и в том числе рыб стали разрабатывать как эволюционное учение.

В конце XIX – начале XX в. ихтиология получает большое развитие и приобретает характер самостоятельной науки. Из многочисленных зарубежных систематиков следует отметить ихтиолога Д. Джордэна и ихтиолога-палеонтолога Э. Стеншио. Дальнейшее развитие исследования этих ученых получили в работе замечательного русского ихтиолога академика Л. С. Берга «Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых».

Интенсивное рыболовство, уже обеспечивавшее к 1900 г. общий вылов в 1 млн т, сделало особенно необходимым изучение биологии

промысловых рыб. Осуществлялись рыбохозяйственные экспедиции, строились исследовательские суда, создавались научные учреждения. В связи со значительными колебаниями уловов и снижением уровня запасов некоторых рыб ихтиологи начали уделять особое внимание изучению численности популяций и прогнозированию возможных уловов рыб. XX век принес с собой существенное развитие тех разделов ихтиологии, которые имели практическое значение — тщательно изучали возраст и темп роста, распределение и миграции, численность и популяционную структуру, поведение рыб и т. д.

В Российской империи рыболовство существовало давно — еще в XII в. промысловый лов рыбы осуществлялся в низовьях р. Волги, но первое крупное научное исследование рыб связано с именем С. И. Крашенинникова — участника Великой северной экспедиции (1732—1743) под руководством В. Беринга. Участники экспедиции, в состав которой вошли крупные ученые И. Гмелин, С. Крашенинников, Г. Миллер, Г. Стеллер, должны были составить описание северного побережья России от Архангельска до Тихого океана, а также животного мира. За 4 года пребывания на Камчатке С. И. Крашенинников собрал обширный материал и издал «Описание земли Камчатской», где показал многих рыб и уделил внимание их морфологическим и биологическим особенностям.

Первые и весьма обстоятельные научные сведения о рыбах других районов России были собраны участниками Большой академической экспедиции (1768—1774). Академик И. Лепехин исследовал и описал в «Дневных записках путешествия по разным провинциям Российского государства в 1768—1769 гг.» и других работах ихтиофауну р. Волги, рыбный промысел на Белом море и Новой Земле, опубликовал данные о рыбах рек Оби и Северной Двины. Другой участник экспедиции, академик П. Паллас, со студентом Н. Соколовым исследовали бассейн Каспийского моря, оз. Байкал, сибирские реки Иртыш, Обь и Енисей, бассейн р. Амур, а также завершил обработку материалов, озаглавленных «*Zoographia Rosso-Asiatica*». В них собраны описания около 300 видов известных тогда морских и пресноводных рыб Российской империи.

Замечательным этапом в дальнейшем развитии ихтиологии стала первая научно-промысловая экспедиция (1851—1870) под руководством академиков К. М. Бэра и Н. Я. Данилевского. Ими собран и обобщен в девяти томах издания «Исследование рыболовства в России» богатейший материал об образе жизни промысловых рыб и рыбном хозяйстве важнейших промысловых районов. Были разработаны научно обосно-

ванные меры по охране рыбных запасов и рекомендации по ведению рационального промысла в реках и прибрежных участках Каспийского, Азовского, Черного и других морей.

В последующий период в развитии научно-промысловых исследований большую роль сыграли работы крупного ученого Н. М. Книповича. Он возглавил первую морскую Мурманскую научно-промысловую экспедицию (1898—1908) на судне «Андрей Первозванный». Участникам экспедиции удалось обосновать возможность крупномасштабного тралового промысла трески и камбалы в Баренцевом море, и с этого времени здесь начал развиваться морской промысел. Каспийские (1904, 1912—1913 и 1915 гг.) и уже в советское время азово-черноморские (1922—1927) экспедиции, возглавляемые Н. М. Книповичем, явились своеобразной школой системных рыбохозяйственных исследований.

Подчеркивая ведущую роль Н. М. Книповича в развитии научно-промыслового направления в ихтиологии, создании рыбохозяйственной науки, следует назвать его выдающихся предшественников второй половины XIX в. — К. Ф. Кесслера, описавшего много новых видов рыб и впервые давшего их биологическую классификацию; О. А. Гримма, положившего начало промышленному рыбоводству в стране; А. А. Остроумова и Н. А. Варпаховского, составителей известных определителей рыб; Л. П. Сабанеева, автора непревзойденной до сих пор книги-наставления по ужению рыб, и др.

Большой вклад в развитие ихтиологии внес академик Л. С. Берг (1876—1950), которого справедливо называют главой советской ихтиологической школы. Им опубликовано более 700 работ. Его труды «Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран», «Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых» и многие другие являются настольными книгами каждого ихтиолога. Им установлены и впервые описаны 17 родов, 38 видов и 51 подвид рыб.

Развитию ихтиологии способствовали работы других крупных ученых — В. К. Солдатова, исследователя лососевых и осетровых рыб; П. Ю. Шмидта, автора многих работ о рыбах дальневосточных морей; А. И. Державина, описавшего осетровых и лососевых Каспийского моря; Е. К. Суворова, И. Ф. Правдина и С. В. Аверинцева, создавших учебники и методические пособия по ихтиологии; П. Г. Борисова, исследовавшего ихтиофауну рек Сибири, разработавшего основы лова каспийской кильки с привлечением на электросвет; Г. Н. Монастырского, усовершенствовавшего методы определения возраста и темпа роста рыб, а также выявившего закономерности, связанные с оценкой со-

стояния их запасов; Г. В. Никольского, автора книг по частной ихтиологии и экологии рыб.

Первые сведения о рыбах и их использовании применительно к территории современной Беларуси восходят к античным временам, когда из сообщений греческого «отца географии» Геродота и римского путешественника Юлия Солина стали известны данные о видовом составе р. Днепр и рыболовстве на ней. В Средние века некоторые сведения о развитии рыболовства и рыбоводства на территории Великого княжества Литовского даются польскими и другими европейскими путешественниками, часто указывается на обилие рыбы в реках и озерах, промыслом которой занимаются местные жители и комиссионеры, получившие лицензии от землевладельцев. Многие малые реки и ручьи перегораживались мельничными плотинами с образованием прудов, куда рыбу запускали уже намеренно. Небольшая численность населения того времени и низкая покупательская способность основной ее части вполне удовлетворялась естественными рыбными ресурсами, а количество ежегодно вылавливаемой рыбы не нарушало основных промысловых запасов в водоемах.

Начало ихтиологическим научным исследованиям на естественных водоемах Беларуси было положено экспедицией отдела ихтиологии Русского общества акклиматизации животных и растений, в ходе которой в 1904 г. были обследованы и описаны 95 озер и ряд рек (главным образом в бассейне р. Неман) в пределах существовавших тогда Ковенской, Виленской и Гродненской губерний. Более основательное рыбохозяйственное обследование водоемов Беларуси проведено Витебской рыбохозяйственной экспедицией, организованной по инициативе Витебского губернского земства в 1914–1916 гг. Анкетным и частично экспедиционным методами было проведено изучение около 700 озер региона. Очерк организации и основные результаты экспедиции опубликованы И. Н. Арнольдом в 1924 г.

С развитием капитализма и строительством железных дорог расширились возможности сбыта продукции (в Варшаву, Кёнигсберг и Петербург) и, соответственно, усилилась интенсивность рыболовства на реках и водоемах. Поскольку ведение рыбного хозяйства не регламентировалось, лов производился в основном в период размножения и на зимовальных ямах, а большая часть улова состояла из рыб, не достигших половой зрелости. Это быстро привело к снижению рыбных запасов. Так, по данным Г. А. Тарасова (1928), ежегодные уловы рыбы из внутренних водоемов Беларуси, достигавшие во второй половине XIX в. 70 тыс. ц, к началу XX в. сократились до 10–15 тыс. ц,

а вместо ценных видов, составлявших ранее 80 % уловов, стали преобладать малоценные.

Новый этап в развитии ихтиологических исследований и изучении ресурсов водоемов начался в 20-е гг. XX в. С 1924 по 1928 г. работала Белорусская рыбохозяйственная экспедиция, организованная Наркомземом БССР. Экспедицией обследовано более 100 прудов и ряд наиболее важных рыбопромысловых озер, собраны анкетные данные по 915 озерам Полоцкого, Витебского, Оршанского, Мозырского округов. Некоторые результаты ее работы опубликованы П. А. Тарасовым в 1928 г.

Для систематического и более полного ведения научных работ в области рыбного хозяйства в 1928 г. на базе Белорусской рыбохозяйственной экспедиции была организована Белорусская научно-исследовательская станция рыбного хозяйства, в задачи которой входила интенсификация не только прудового рыбоводства, но и озерно-речного рыболовства.

Научные исследования на озерах и реках Беларуси (включая западные области) были продолжены в 1945 г., когда возобновила свою деятельность научно-исследовательская станция Главрыбпрома при Совете Министров БССР (с 1950 г. — Белорусское отделение Всесоюзного института организации рыбного хозяйства (ВНИОРХ), а с 1958 г. — Белорусский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства), в структуре которой было создано соответствующее подразделение (лаборатория озерно-речного рыбоводства). Уже в 1948—1949 гг. сотрудники лаборатории под руководством В. А. Чесалина обследовали озера Браславской группы, в 1951 г. — Полоцкие и Витебские озера, в 1952 г. — озера Нарочанской группы и оз. Лукомльское, а также некоторые озера Полесья. За неполные 7 лет проведена рыбохозяйственная оценка и типизация озер площадью более 70 тыс. га, дано описание промысловой ихтиофауны, разработаны мероприятия по улучшению состава ихтиофауны и увеличению уловов.

Помимо Института рыбного хозяйства, значительный вклад в ихтиологические исследования внесли ученые Академии наук и БГУ. В составе Института биологии НАН БССР в предвоенные годы был сформирован отдел фауны, который положил начало детальным фаунистическим исследованиям на территории Беларуси. Ихтиологические работы стали появляться с 1951 г., когда в составе отдела были сформированы рабочие группы (П. И. Жуков, с 1952 г. С. В. Кохненко, с 1953 г. Е. А. Боровик, позже В. С. Пенязь). С образованием в 1958 г. отдела зоологии и паразитологии оформилось направление исследований в виде

специализированной лаборатории, получившее развитие в ряде монографий. Вышли труды по исследованию рыб отдельных бассейнов и территории Беларуси в целом — бассейна р. Неман и ихтиофауны Беларуси (П. И. Жуков, 1958, 1965), бассейна р. Припять (В. С. Пенязь, Т. М. Шевцова, Т. И. Нехаева, 1973), биологии угря (С. В. Кохненко, 1958, 1969), особенностей его физиологии (В. А. Безденежных, В. Б. Петухов, А. М. Петриков, 1983), экологии некоторых промысловых рыб (Т. М. Шевцова, Т. И. Нехаева, А. Н. Лях, 1988).

На кафедре зоологии позвоночных биологического факультета БГУ много и плодотворно работали такие ихтиологи, как Г. В. Гладкий, П. А. Невядомская, М. З. Гальцова. Ими проведены обстоятельные исследования по составу, продуктивности и биологии отдельных видов рыб озер Нарочанской системы.

1. СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ РЫБ

Рыбы — наиболее многочисленная группа позвоночных животных, насчитывающая более 20 тыс. видов, объединенных в 62 отряда и более чем 500 семейств.

На эволюцию рыб и рыбообразных сложились разные точки зрения, соответственно, меняются и принципы систематики. В отечественной ихтиологии в части систематики рыб и рыбообразных долгое время придерживались схемы, предложенной Л. С. Бергом в его работе «Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых», с внесением в нее некоторых утвердившихся в более позднее время изменений (А. С. Ромер, 1966; П. Х. Гринвуд и др., 1966; Т. С. Расс и Г. У. Линдберг, 1971). В соответствии с этой системой все рыбы в настоящее время подразделяются на два класса: хрящевые и костные и рыбообразные (образуют один класс — круглоротые — с двумя подклассами: миноги и миксины).

1.1. Систематика рыб

Место рыбообразных и рыб в системе животного мира. Рыбы и круглоротые в системе животного мира занимают самое низшее место среди позвоночных животных. В курсе ихтиологии рассматриваются бесчерепные (рыбообразные) и собственно рыбы, т. е. первичноводные животные, имеющие общее строение и сходный образ жизни. Положение круглоротых и рыб в типе Хордовых и основные систематические единицы выглядят следующим образом (рис. 1):

- тип *Chordata* — Хордовые (наличие хорды как начального осевого скелета, у большинства рыб замещена позвоночником);
- п/тип *Vertebrata (Craniota)* — Позвоночные, или Черепные;
- надкласс *Agnatha* — Бесчелюстные;

- класс Круглоротые;
- подклассы Миксины, Миноги;
- надкласс *Gnathostomata* — Челюстноротые;
 - класс Хрящевые рыбы;
 - класс Костные рыбы.

В последние годы приобретает популярность и распространение система классификации рыб и рыбообразных, предложенная Джозефом Нельсоном (2006, в русском переводе — 2009). В ней ныне живущие рыбы и рыбообразные отнесены к пяти классам: Миксины, Миноги, Хрящевые, Лучеперые и Мясистоперые (рис. 2):

- тип *Chordata* — Хордовые;
- п/тип *Craniota* — Черепные;
- надкласс *Mixinimorphi* — Миксиноморфы;
 - класс Миксины;
- надкласс *Petromizontimorphi* — Петромизономорфы;
 - класс Миноги;
 - надкласс *Gnathostomata* — Челюстноротые;
 - класс *Chondrichthyes* — Хрящевые рыбы (Пластинчатожаберные и Цельноголовые);
 - класс *Actinopterygii* — лучеперые рыбы (Многоперые, Хрящекостные или Осетрообразные и собственно Костистые);
 - класс *Sarcopterigii* — мясистоперые рыбы (Целакантовые и Рогозубые двоякодышащие).

1.2. Филогения рыб

Древние рыбообразные. Их возникновение восходит к наиболее древнему периоду (силуру), в осадках которого обнаружены остатки пластин панцирей древних рыбообразных (примерно 400 млн лет назад). Их считают принадлежащими бесчелюстным рыбообразным и близкими к современным круглоротым. У некоторых из этих форм намечилось развитие парных плавников. Это панцирные или щитковые бесчелюстные рыбообразные, достигавшие 60 см в длину, малоподвижные обитатели дна. У многих из щитковых имелись электрические органы. Рыбообразные дали начало ныне живущим миногам и миксинам, которые, возможно, возникли в то же время, но не оставили ископаемых остатков.

Все последующие и настоящие формы относятся к челюстным.

Древние челюстные. Животные, полностью вымершие в прошедшие эпохи. Наиболее древние — акантодии, которым была свойственна пол-

СИСТЕМАТИКА РЫБ И РЫБООБРАЗНЫХ

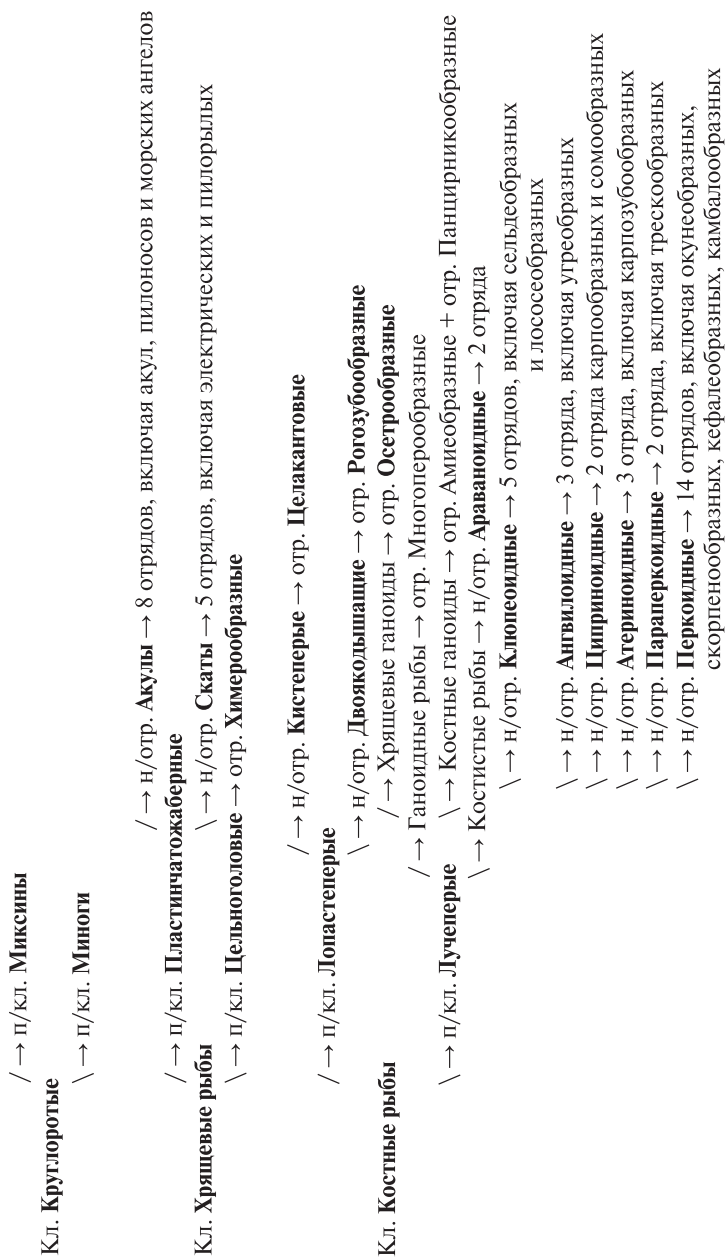
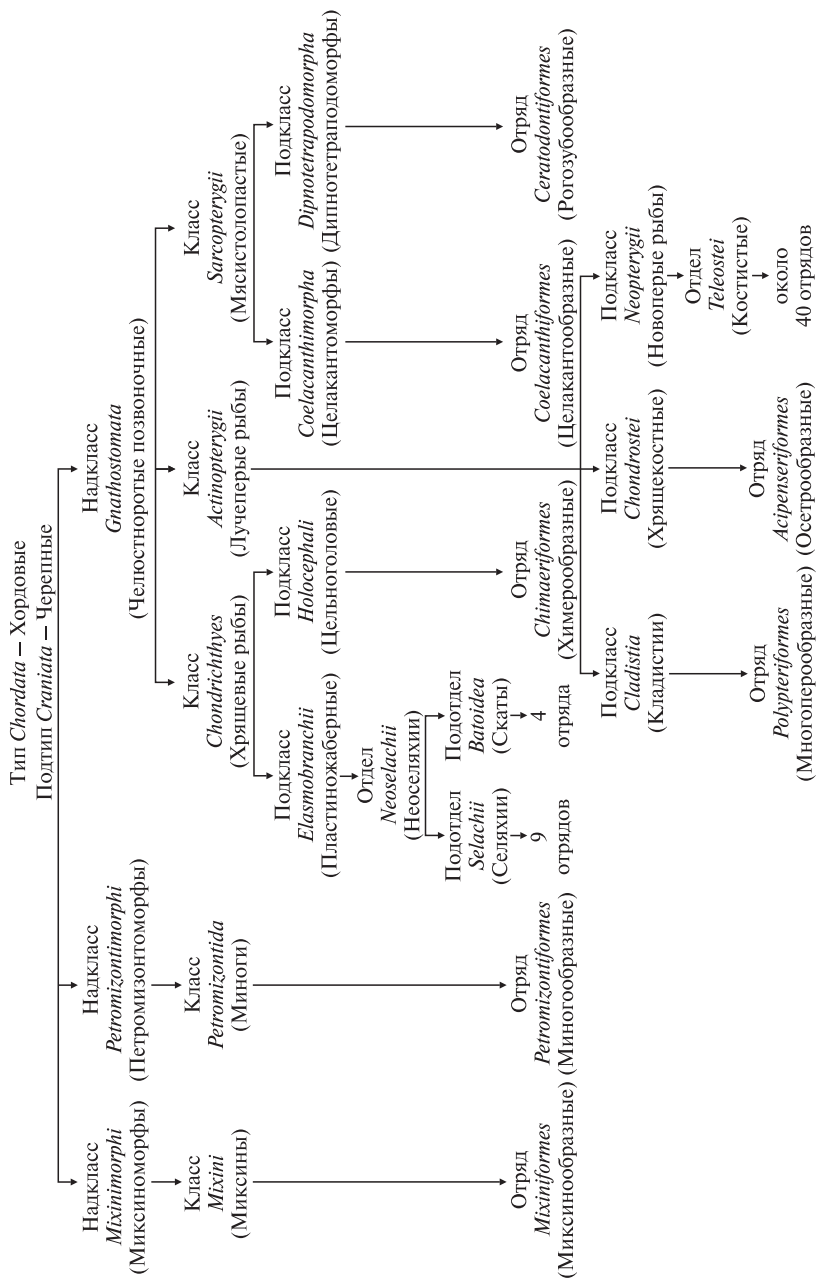


Рис. 1. Система рыб и рыбообразных (по Т. С. Рассу, Г. У. Линдбергу, 1971)



ная жаберная щель между челюстной и гиоидной дугами, в связи с чем этих рыб еще называют челюстно-жаберными.

К древним рыбам принадлежат и плакодермы с хорошо развитым панцирем. Эти животные появились в верхнем силуре и наибольшее «расцвета» достигли в начале девона. Акантодии — небольшие рыбки длиной до 30 см. Для них характерно наличие настоящих костей в скелете, ганоидной чешуи, относительно развитой жаберной крышки, а также дополнительных шипов и плавников между брюшными и анальным плавниками.

Панцирные рыбы достигали разных размеров, у некоторых не только тело, но и плавники были покрыты костными пластинами. Наиболее вероятно, что панцирные дали начало предкам хрящевых или имеют с ними общий ствол (единство строения нервной и кровеносной систем).

Древние хрящевые. Наиболее древние остатки акул обнаружены в девонских отложениях. «Расцвет» акул приходился на пермский, триасовый и юрский периоды, после чего многие вымерли или уменьшили численность. В юрском периоде произошло образование современных акул и появились первые скаты. С этого времени акулообразные эволюционировали по двум направлениям — пелагические (акулы) и придонные (скаты).

Цельноголовые рыбы (химеры). Известны с конца верхнего девона. По ископаемым данным никогда не были многочисленны. Считается, что химеры произошли от вымерших акулообразных предков и представляют собой ветвь, преемственно не связанную с костными рыбами.

Лучеперые и кистеперые. Вероятно, произошли от одних предков, близких к акантодиям и давших две ветви — собственно лучеперых и кистеперых. От кистеперых произошли двоякодышащие. Это высокоорганизованные животные, обладающие костным скелетом. Отсутствуют в силуре и раннем девоне, в среднем девоне широко распространены в пресных водах. К концу палеозоя доминируют в реках и озерах, а в мезозое появляются и в морях.

Кистеперые вымирают в триасовом периоде в начале мезозойской эры. К настоящему времени сохранился только один вид — латимерия. Двоякодышащие появились в раннем девоне, в триасовом периоде в массе вымирают, сохранилось лишь несколько видов.

Наиболее древняя группа лучеперых рыб — палеониски — возникли в среднем девоне и существовали до мелового периода. Эта группа является переходной для всех остальных лучеперых — многоперов, хрящевых и костных ганоидов и других костистых. Собственно костистые произошли от костных ганоидов около 200 млн лет назад.

1.3. Филогенетические связи рыбообразных и рыб

По Г. В. Никольскому (1971), от каких-то древних черепных водных животных произошли бесчелюстные и челюстные. Группа панцирных бесчелюстных вымерла в конце девона. До настоящего времени сохранились только непанцирные бесчелюстные (миноги и миксины).

Наиболее древняя группа челюстных — панцирные рыбы (2 подкласса) — вымерла к началу каменноугольного периода, а акантодии (древние челюстно-жаберные рыбы с полной жаберной щелью между челюстной и гиоидной дугами) окончательно исчезли в пермском периоде к концу палеозойской эры.

По Л. С. Бергу (1940), от древних панцирных произошли акантодии, а от них — хрящевые и костные рыбы.

Хрящевые — акулообразные и цельноголовые, костные — кистеперые и лучеперые. От кистеперых произошли двоякодышащие.

Остатками древней фауны являются химерообразные, двоякодышащие и кистеперые. Хрящевые пережили свой «расцвет» в перми и триасе, двоякодышащие — в девоне и каменноугольном периоде.

В развитии лучеперых большую роль играли древние палеонисциды. Эти формы, вероятно, дали начало хрящевым и костным ганоидам. От костных ганоидов произошли современные костистые — прогрессивная боковая ветвь, отошедшая в сторону от общего ствола позвоночных.

Хрящевые (осетрообразные) и костные (амия и панцирники) ганоиды являются остатками древних более многочисленных форм.

2. СТРОЕНИЕ РЫБ

2.1. Форма тела, голова, боковая линия, плавники, способы передвижения

Форма тела. Поскольку рыбы живут в среде с большей плотностью, чем воздух, то форма их тела, его строение и функции определяются именно этим (рис. 3). Рыбы приспособлены к передвижению как в стоячей, так и в текучей воде. Плотность, вязкость, движения воды, как поступательные, так и колебательные, играют в их жизни существенную роль.

Основные типы формы тела рыб:

1) торпедовидный – наиболее хорошие пловцы, обитатели толщи воды. К этой группе можно отнести акул, тунцов, лососей и т. д.;

2) стреловидный – близок к предыдущему, но тело более вытянуто, а непарные плавники отодвинуты назад. Хорошие пловцы, обитатели толщи и засадники. Сюда могут быть отнесены сарганы, шуки, барракуды;

3) сплюснутый с боков – сильно варьирующий тип. Обычно его подразделяют на следующие подтипы:

- лещевидный;
- луна-рыбы;
- камбаловидный.

По образу жизни эти рыбы наиболее разнообразны: от пелагических видов (луна-рыбы) до придонных (лещи) и донных (камбалы);

4) мнеевидный – тело сильно вытянуто, на поперечном разрезе практически круглое. Обычные обитатели зарослей, укрытий, часто закапываются в грунт. Типичные представители: угри, мурены, иглы, миноги, миксины;

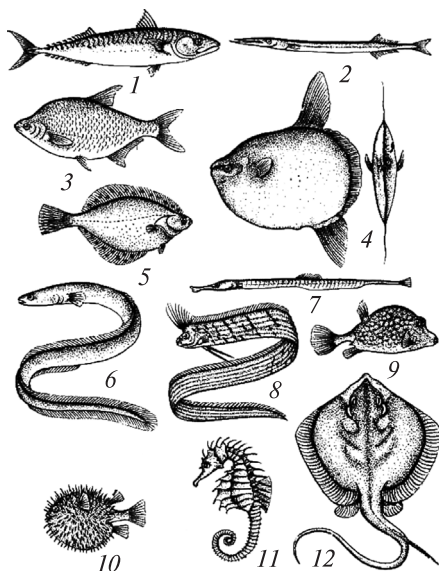


Рис. 3. Форма тела рыб:

1 — скумбрия; 2 — сарган; 3 — лещ; 4 — луна-рыба;
5 — камбала; 6 — угорь; 7 — морская игла; 8 — сельдяной король;
9 — кузовок; 10 — рыба-еж; 11 — морской конек; 12 — скат

5) лентовидный — тело сильно вытянуто и сжато с боков. Как правило, плохие пловцы, обитатели пелагиали и дна — сельдяные короли, сабли, щиповки, вьюны;

6) шаровидный — тело почти круглое, хвостовой плавник слабо развит. Плохие пловцы, обитатели придонных мест обитания. Сюда относятся кузовки, пинагоры, тетраодоны;

7) плоский — тело сплющено дорзо-вентрально. Плохие пловцы, обитатели дна, часто засадники. Представители — скаты, удильщики и т. д.

Между основными типами существуют переходные формы, определяющие многообразие мировой ихтиофауны.

Тело рыбы состоит из головы, туловища и хвоста. Границей между головой и туловищем является задний край жаберной крышки (без жаберной перепонки), между туловищем и хвостом — анальное отверстие.

При изучении внутривидовых различий рыб большое значение имеет установление морфологических признаков — пластических (качественных) и меристических (счетных). Пластические признаки ука-

зывают на экстерьер рыбы, соотношение отдельных частей тела и включают различные измерения.

Голова. Формы голов у рыб разнообразны и зависят от условий обитания. У меч-рыбы верхняя челюсть вытянута в длинный мечевидный придаток, обеспечивающий ей высокие скорости плавания. У лопатоноса голова в виде лопаты, у иглы-рыбы — трубки. Своеобразна голова акулы-молота, напоминающая молот, на концах которого находятся глаза (рис. 4).

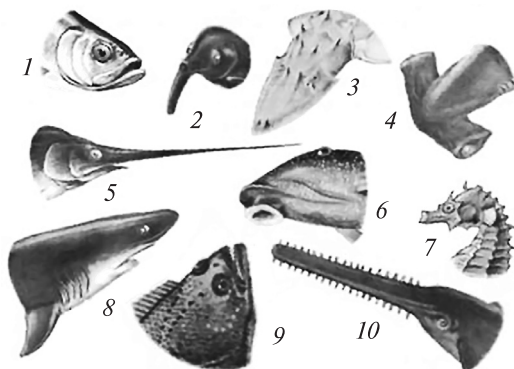


Рис. 4. Форма головы рыб:

- 1 — сельдь; 2 — клюворыл; 3 — лопатонос; 4 — акула-молот;
5 — парусник; 6 — сом-присоска; 7 — морской конек;
8 — акула; 9 — палтус; 10 — рыба-пила

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

У костных рыб на голове имеется одна пара жаберных щелей, а у большинства акул и всех скатов 5 пар. У химер 4 пары жаберных щелей прикрыты складкой кожи, подобной жаберной крышке. Настоящую жаберную крышку имеют лишь костные рыбы.

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

Положение рта и его строение зависят от характера питания (рис. 5). У рыб различают рот: **верхний**, когда нижняя челюсть сильно выступает вперед кверху (чехонь, толстолобик); **полуверхний**, когда нижняя челюсть едва выступает вперед (уклейка); **конечный**, когда челюсти имеют одинаковую длину (пелядь, скумбрия); **полунижний**, когда верхняя

челюсть едва выступает вперед (вобла, лещ); **нижний**, когда верхняя челюсть, или рострум, сильно выступает вперед (хрящевые рыбы, осетровые, рыбац). Нижний рот может быть полулунным (белуга) или в виде поперечной щели (осетр, подуст). У некоторых рыб рот имеет вид косой щели, направленной вверх (синец, шемая). 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 (они в основном хищники), а определяется наличием рострума, выполняющего гидродинамические функции. У некоторых рыб межчелюстные кости подвижно соединяются с черепом и рот может выдвигаться, образуя ротовую трубку (выдвижной рот осетровых и карповых). У рыбообразных рот имеет воронкоподобную форму, выполняющую роль присоски.

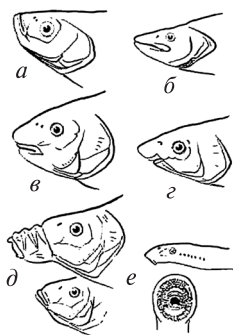


Рис. 5. Форма рта рыб:
 а — верхний; б — конечный;
 в — полунижний; г — нижний;
 д — выдвижной; е — воронко-
 образный (круглый)

По бокам головы обычно расположены глаза. В некоторых случаях они смещены далеко наверх, а у взрослых камбал находятся на одной стороне. У всех рыб (за исключением круглоротых) носовые отверстия парные. У костных рыб они располагаются впереди глаз на верхней стороне головы, а у хрящевых (акул, скатов, химер) — на нижней. Позади глаз у хрящевых рыб и хрящевых ганоидов имеются отверстия — брызгальца, представляющие собой остаток нефункционирующих жаберных щелей. Многие рыбы имеют на голове усики (сом, треска, вьюн) как органы осязания и вкуса, а также шипы и колючки для защиты.

Боковая линия. У большинства рыб с каждой стороны расположена одна полная боковая линия (*l.l.* — *linia lateralis*), у некоторых она прерванная (корюшки, наваги) или изогнутая (чехонь). У терпугов расположено по 5 боковых линий с каждой стороны, а у ряда рыб (сельдевых) ее совсем нет, имеются лишь каналы на голове.

Плавники. Плавники являются характерной особенностью строения рыб. Их размеры, форма, количество, положение и функции различны. Плавники позволяют сохранять равновесие тела, участвуют в движении и торможении. Они подразделяются на парные, соответствующие конечностям высших позвоночных животных, и непарные. К **парным** плавникам относятся *грудные* P (*pinna pectoralis*) и *брюшные* V (*p. ventralis*), к **непарным** — *спинной* D (*p. dorsalis*), *анальный* A (*p. analis*) и *хвостовой* C (*p. caudalis*). У лососевых, харациновых, сомиков-кошек и косатковых позади спинного плавника имеется *жировой плавник*, лишенный плавниковых лучей (*p. adiposa*).

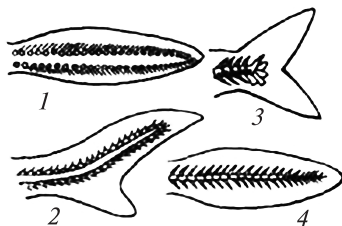
Анальный плавник обычно бывает один, но у трески их два, а у колючей акулы нет совсем.

Хвостовой плавник отличается разнообразным строением и формой. По форме можно выделить *полулунный* (тунец), *выемчатый* (лосось), *округлый* (налим), *вилчатый* (сельдь), *усеченный* (треска), *заостренный* (бельдюга). В зависимости от величины верхней и нижней лопастей различают *изобатный*, *гипо-* и *эпибатный* типы хвостовых плавников.

В изобатном плавнике верхняя и нижняя лопасти одинаковы (тунцы, скумбрии), в гипобатном удлинена нижняя лопасть (летучие рыбы), а в эпибатном — верхняя (акулы, осетровые). По форме и расположению относительно конца позвоночника различают несколько типов: *протоцеркальный* — в виде плавниковой каймы (миноги); *дифицеркальный* — внешне и внутренне симметричный (двойкодышащие); *гетероцеркальный* — несимметричный, когда конец позвоночника заходит в верхнюю, наиболее удлиненную лопасть плавника (акулы, осетровые); *гомоцеркальный* — наружно симметричный, причем видоизмененное тело последнего позвонка заходит в верхнюю лопасть (костистые) (рис. 6).

Рис. 6. Типы строения хвостового плавника:

- 1 — протоцеркальный (минога);
- 2 — гетероцеркальный (акула, осетробразные);
- 3 — гомоцеркальный (большинство костистых рыб);
- 4 — дифицеркальный



Способы передвижения. Многообразие форм тела и условий обитания рыб определяет и различные способы их движения. Известны три способа — плавание, ползание и полет. Типичным для рыб является

плавание, которое осуществляется в основном за счет боковых изгибов тела и хвоста. Изгибание тела является результатом метамерного мышечного сокращения (рис. 7).



Рис. 7. Схема движения рыбы с помощью хвостового плавника (по М. А. Козлову, И. М. Олигеру, 2004)

Сильнее изгибают тело рыбы с большим числом позвонков. Очень короткое тело луны-рыбы (всего 17 позвонков) изгибаться не может. Рыбы, у которых строение тела исключает возможность боковых изгибов (кузовок, спинорог, конек, игла-рыба, луна-рыба, электрические рыбы), плавают благодаря волнообразным (ундулирующим) движениям плавников: электрический угорь — анальному; луна-рыба и кузовок — хвостовому; скаты — грудному (рис. 8).

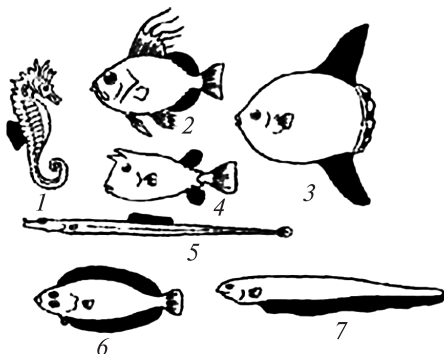


Рис. 8. Форма ундулирующих плавников у различных рыб:
1 — морской конек; 2 — солнечник; 3 — луна-рыба;
4 — кузовок; 5 — морская игла; 6 — камбала; 7 — электрический угорь

Различают два типа плавания при помощи боковых изгибов тела: **угревидный** и **скумбриевидный**. Рыбы с угревидной формой (миноги, угри, вьюны) при движении волнообразно изгибают все тело. Этот тип передвижения является наиболее экономичным, хотя скорости плавания при этом невелики.

При скумбриевидном типе плавания большое значение имеет хвост, при помощи которого рыба отталкивается от воды и продвигается впе-

ред. На долю хвоста приходится около 40 % всей движущей силы, создаваемой рыбой при плавании.

Рыбы плавают с различной скоростью, которая зависит от особенностей строения, физиологического состояния, температуры воды и других факторов. Наиболее подвижной является меч-рыба, способная развивать скорость до 33 м/с. Обыкновенный тунец, например, 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 чем определяется коэффициент скорости (частное от деления абсолютной скорости на корень квадратный от ее длины v/\sqrt{L}) или количество длин корпуса в секунду L/c .

В зависимости от скорости движения рыб выделяют следующие группы: очень быстроплавающие (меч-рыба, тунцы, акула-мако) — коэффициент скорости около 70; быстроплавающие (лососи, скумбрии) — коэффициент скорости 30–60; умеренно быстрые (кефали, треска, сельди) — коэффициент скорости 20–30; небыстрые (сазан, лещ) — коэффициент скорости 10–20; медленноплавающие (бычки) — коэффициент скорости 5–10; очень медленноплавающие (колюшка, луна-рыба) — коэффициент скорости менее 5.

Рыбы одного вида могут плавать с различной скоростью, в связи с чем различают бросковую и крейсерскую скорости. Бросковую скорость, достигающую 30–70 L/c , рыбы развивают в течение очень короткого времени (при испуге, броске на добычу). С крейсерской скоростью, обычно не превышающей 1–4 L/c , рыбы плавают в течение длительного времени.

На скорость движения рыб оказывают влияние форма их тела, чешуйный покров, наличие слизи. Для медленноплавающих рыб обычно характерно высокое тело и крупная чешуя (многие карповые), а также угревидная, лентовидная, шаровидная форма тела.

Быстроплавающие рыбы имеют хорошо обтекаемую форму тела, мелкую чешую, тонкий мускулистый хвостовой стебель, нередко с горизонтальными киями (тунцы), сильно развитый, почти симметричный высокий хвостовой плавник, дополнительные плавнички позади спинного и анального плавников (тунцы, пелагиды, скумбрии). У многих быстроплавающих рыб имеются своеобразные обтекатели: жировые веки (кефали, сельдь-черноспинка), лопасти у основания грудных плавников (лобан), удлинённые чешуйки на хвосте (сельдь-черноспинка).

Одним из способов передвижения является ползание по грунту, которое осуществляется в основном при помощи грудных плавников

и хвоста (окунь-ползун, морской черт, многопер, илистый прыгун, морской петух). Окунь-ползун (анабас), например, обитающий в стоячих водах тропических районов, способен выползать на сушу и передвигаться с помощью грудных плавников, а также хвоста и колючек жаберной крышки.

Полет, точнее, воздушное парение, свойствен немногим, например летучим рыбам, обитающим в пелагиали тропических и субтропических вод Мирового океана. Расправив длинные и широкие грудные плавники, спасаясь от хищников, эти рыбы выпрыгивают из воды и некоторое время парят в воздухе, нередко пролетая расстояние до 200 и даже 400 м.

2.2. Кожа рыб и ее производные

Кожа. Функции кожи весьма многообразны. Наряду с защитой организма от вредных воздействий среды она принимает активное участие в обмене веществ. Через нее проникают вода, аммиак, некоторые соли, угольная кислота, кислород, что имеет важное значение при кожном дыхании и осморегуляции. Кроме того, коже рыб свойственны различного характера чувствительные клетки.

Кожа рыб состоит из двух слоев: верхнего — эпидермиса эктодермального происхождения и нижнего — дермы (кутиса, кориума) мезодермального происхождения. Границей между этими слоями служит базальная мембрана. Кожу подстилает подкожная соединительная ткань с жировыми клетками (рис. 9).

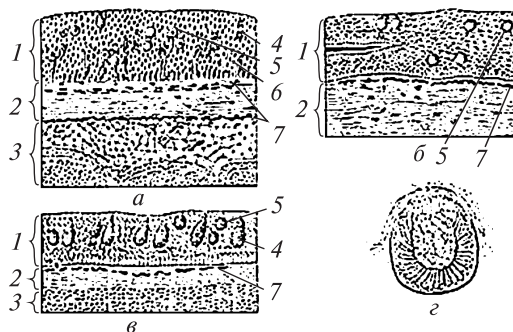


Рис. 9. Строение кожи некоторых рыб и светящийся орган:

a — минога; *б* — акула; *в* — осетр; *г* — светящийся орган:

1 — эпидермис; 2 — дерма; 3 — подкожная клетчатка, клетки;

4 — бокаловидные слизистые; 5 — округлые; 6 — колбовидные; 7 — пигментные

Эпидермис богат различными чувствительными клетками и свободными нервными окончаниями, причем кровеносных сосудов в нем нет. В дерме имеются и нервы, и кровеносные сосуды.

Кожа круглоротых и рыб различается по своему строению. У миног кожа всегда голая, покрытая тонким слоем кутикулы, лишенная чешуи. Эпидермис содержит большое количество клеток, выделяющих слизь. У миксин имеются и многоклеточные слизистые железы, расположенные вдоль боковой линии, выделяющие значительно большее количество слизи, чем кожа миног.

Эпидермис подстилается дермой, состоящей из соединительной ткани, волокна которой располагаются в продольном и поперечном направлениях. В отличие от рыб у круглоротых пигментные клетки расположены не в дерме, а глубже, над слоем подкожной соединительной ткани.

Строение кожи рыб зависит от их образа жизни. Обычно у рыб с более высокими скоростями плавания толщина кожи увеличивается и изменяются ее строение и степень развития отдельных слоев.

У рыб (как и у круглоротых) нижний ростковый слой эпидермиса представлен одним рядом цилиндрических клеток, а верхний слой — несколькими рядами уплощенных. Средний слой состоит из рядов эпителиальных клеток, форма которых постепенно изменяется от цилиндрической к уплощенной. Именно здесь находятся железистые клетки, вырабатывающие слизь, — бокаловидные, округлые (серозные) и колбовидные (см. рис. 9). У акул развиты только округлые слизистые клетки. У медленноплавающих костистых рыб имеется 2—3 типа слизистых клеток, у рыб, плавающих со средней скоростью, — 1—2 типа (обычно бокаловидные и округлые), а у быстроплавающих (меч-рыба) — только округлые клетки.

У медленноплавающих рыб слизистые клетки располагаются равномерно по всей поверхности тела в один ряд. По мере увеличения скорости плавания наблюдается смещение максимального количества слизистых клеток к средней и конечной части тела. Такое расположение клеток имеет приспособительное значение и способствует снижению гидродинамического сопротивления.

Слизь не только уменьшает трение рыбы о воду, но и обладает бактерицидными свойствами, а также принимает участие в свертывании крови при ранении, коагуляции взвешенных в воде частиц, предохраняя жабры от засорения. Слизь разных видов рыб по биохимическому составу неодинакова. Существует корреляция между содержанием белков в слизи и скоростью плавания. У рыб, плавающих быстро, белков в слизи больше, чем у плавающих медленно.

Эпидермис подстилается дермой, состоящей из соединительной ткани с большим количеством коллагеновых волокон и выполняющей в основном опорную функцию. У большинства рыб дерма состоит из двух слоев: верхнего, образованного тонкой прослойкой рыхлой соединительной ткани, окружающей чешую, и нижнего, состоящего из плотной соединительной ткани. Лопasti этого слоя входят между чешуями, образуя чешуйные карманы.

У медленноплавающих рыб дерма развита слабо, волокна располагаются рыхло, не образуя мощных пластов. У быстроплавающих рыб увеличивается толщина дермы, особенно в хвостовом отделе. У некоторых акул дерма состоит из нескольких слоев коллагеновых волокон, расположенных под углом друг к другу. Отдельные слои коллагеновых волокон связаны между собой поперечными волокнами. Под дермой находится подкожный слой, состоящий из рыхлой соединительной ткани с жировыми клетками. Подкожный слой хорошо развит у костистых рыб и слабее — у акул, у которых он на большей части тела отсутствует и туловищная мускулатура непосредственно соприкасается с кожей.

Рыбам свойственна разнообразная окраска, что обусловлено наличием в коже пигментных клеток — хроматофоров и лейкофоров, которые могут залегать на границе верхнего и нижнего слоев дермы, в нижнем слое и подкожной соединительной ткани вместе с жировыми клетками. Различают следующие виды хроматофоров: меланофоры с пигментными зернами черного цвета; эритрофоры и ксантофоры, имеющие в цитоплазме красные или желтые включения; лейкофоры, или гуанофоры, содержат кристаллы гуанина, которые придают коже рыб серебристую окраску.

Рыбы имеют покровительственную окраску, делающую их незаметными в соответствующих условиях. У пелагических рыб темная спинка и светлое брюшко. У щуки, судака, речного окуня, живущих среди водной растительности, на теле имеются темные поперечные полосы. Пестрая окраска мальков лососей в реке, скрывающая их на фоне галечного грунта, исчезает при скате в море. Большим разнообразием отличается окраска придонных рыб небольших глубин, особенно коралловых рифов.

Некоторые рыбы обладают способностью изменять свою окраску. Самцы многих видов бычков в брачный период чернеют. Самцы колюшек при раздражении приобретают различные оттенки, морской петух при беспокойстве бледнеет, скорпена при раздражении темнеет. Камбалы и некоторые другие рыбы могут изменять окраску в соответствии с окружающей средой.

Изменение окраски у рыб связано с тем, что пигмент, находящийся в хроматофорах, может сокращаться и расширяться. Световые раздражения воспринимаются органами зрения, и под влиянием нервных импульсов окраска рыбы изменяется. Ослепленные рыбы теряют способность к изменению окраски. Брачная окраска рыб является результатом воздействия гормонов гипофиза и половых желез.

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

Чешуя. Тело большинства рыб покрыто чешуей, однако ее нет у сомовых и некоторых других рыб, а также у круглоротых.

Чешуя обеспечивает гладкость поверхности тела и предотвращает возникновение складок кожи на боках. У рыб, плавающих с незначительными скоростями, чешуя обычно отсутствует.

У современных рыб различают три типа чешуи — плакоидную (хрящевые), ганоидную (костные ганоиды, многоперы, кистеперые) и костную (костистые), причем ганоидная и костная являются производными наиболее древней плакоидной чешуи (рис. 10).

Плакоидная чешуя. Состоит из ромбической пластинки, залегающей в дерме, и шипа, выступающего наружу, покрывает тело хрящевых рыб и в течение их жизни неоднократно сменяется.



Рис. 10. Типы чешуи рыб:

a — плакоидная; *б* — ганоидная; *в* — костная;
1 — сельдь; 2 — лещ; 3 — окунь; 4 — чешуя (в разрезе)

Чешуя состоит из органического вещества, пропитанного известью, — дентина, не содержащего клеточных элементов. Снаружи шип покрыт плотным эмалеподобным веществом — витродентином. Полость шипа заполнена зубной мякотью — пульпой, образованной рыхлой соединительной тканью с кровеносными сосудами.

Некоторые из плакоидных чешуй сильно разрастаются, образуя плакоидные бляшки, например у морской лисицы. Все колючки у хрящевых рыб представляют собой преобразованные плакоидные чешуи.

Ганоидная чешуя. Имеет ромбическую форму и боковой выступ в виде зуба, при помощи которого чешуя соединяется между собой, образуя своеобразный панцирь. Эта чешуя свойственна костным ганоидам, многоперам, сохраняется на хвосте у осетровых и состоит из трех слоев: верхнего уплотненного (ганоина), среднего, содержащего многочисленные каналы (космина), и нижнего, состоящего из костного вещества (изопедина). Разновидность ганоидной чешуи — космоидная у кистеперых рыб (без верхнего слоя ганоина).

Костная чешуя. Образовалась в результате преобразования ганоидной — слой ганоина и космина исчезли и осталось только костное вещество.

По характеру поверхности различают два типа костной чешуи: *циклоидную* с гладким задним краем (сельдевые, карповые) и *ктеноидную*, задний край которой вооружен шипиками (окуневые). В костной чешуе имеется три слоя — верхний прозрачный блестящий бесструктурный, средний покровный и нижний основной. Нижний слой сложен из тонких костных пластинок, подстилающих одна другую. Рост чешуи происходит таким образом, что под маленькой первой пластинкой, закладывающейся 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. Над нижним основным слоем располагается покровный минерализованный слой с ребрышками, или склеритами.

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.

Для определения возраста рыбы изучают поверхностный слой чешуи со склеритами. Зоны сближения склеритов (обычно более темные) называются годовыми кольцами, их подсчет и позволяет определить возраст.

2.3. Скелет

Скелет выполняет опорную, защитную и двигательную функции, а также определяет форму тела, положение в пространстве, поддерживает и защищает внутренние органы от повреждений. Скелет вместе с мышцами образует двигательную систему, в которой кости приводят в движение в результате сокращения мышц.

Скелет рыб состоит из наружного и внутреннего.

Наружный скелет (если он есть) всегда бывает костным. У хрящевых рыб его нет.

Наиболее сложный наружный скелет наблюдается у осетровых рыб. У других костных рыб он представлен *костной чешуей*.

Внутренний скелет рыбы делится на осевой, скелет черепа, скелет плавников и скелет поясов парных плавников (рис. 11).

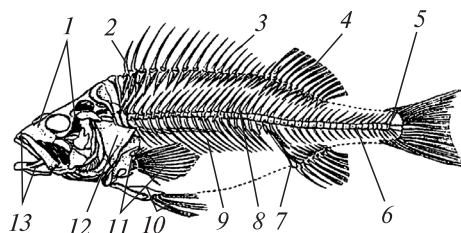


Рис. 11. Скелет костистой рыбы (окуня):

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

Осевой скелет. Может быть представлен хордой или позвоночником. Хорда, или спинная струна, образована упругой и эластичной пузырьчатой тканью, окруженной оболочкой из коллагеновых волокон. Во взрослом состоянии она сохраняется у цельноголовых, двоякодышащих и хрящевых ганоидов (осетровых). У других рыб хорда есть лишь на ранних этапах развития, а затем вытесняется появляющимися вокруг нее позвонками. У миног над хордой имеются маленькие хрящевые палочки — зачатки верхних невральных дуг.

У большинства рыб осевой скелет представлен позвоночником, в котором выделяют два отдела: туловищный с ребрами и хвостовой

без ребер. Внутри позвоночника сохраняется хорда, тонким стержнем пронизывающая тела позвонков и заполняющая пространство между ними.

Каждый позвонок состоит из тела, над которым располагаются верхние невральные дуги, заканчивающиеся остистым отростком. У большинства рыб позвонки амфицельные (двояковогнутые), у панцирной щуки — опистоцельные (выпуклые спереди и вогнутые сзади). Снизу с боков от тела позвонка отходят поперечные отростки — парапофизы, к которым в туловищном отделе прикрепляются ребра. У наваг и некоторых других рыб парапофизы образуют вздутия.

В позвонках хвостового отдела поперечные отростки срастаются и образуют гемальную дугу, также заканчивающуюся остистым отростком. В невральном канале проходит спинной мозг, в гемальном — хвостовая артерия и хвостовая вена.

В задней части позвоночника позвонки видоизменяются, превращаясь в расширенные пластинки, и служат опорой для хвостового плавника. Тела последних позвонков, сливаясь, образуют *уростиль*, направленный в верхнюю лопасть хвостового плавника. Нижние дуги называют гипуралиями, верхние — уронеуралиями.

Количество позвонков у рыб различно: у луны-рыбы их 17, атлантической сельди — 57, речного угря — 114, а у хрящевых рыб может быть до 365 (морская лисица).

У пластиножаберных позвонки хрящевые, однако в процессе развития обызвествляются, приобретая большую прочность.

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

В состав осевого скелета входят и ребра, в туловищном отделе примыкающие к поперечным отросткам. Они развиваются в миосептах за счет волокон соединительнотканной прослойки и образуют опору полости тела. У акуловых и осетровых ребра короткие, не охватывают брюшную полость, лежат в горизонтальной прослойке, разделяющей большую боковую мышцу на дорзальную и вентральную части. У скатов и морской иглы ребер нет.

В мускулатуре многих рыб наблюдаются мускульные косточки, которые могут примыкать к невральным дужкам или к телу позвонка, ребрам.

Скелет черепа. Череп делится на два отдела: черепную коробку (осевой, или нейральный, череп) и висцеральный скелет. Черепная коробка развивается для защиты головного мозга и сложных органов чувств,

а также для опоры челюстей и жаберного аппарата. Она является как бы продолжением осевого скелета и по своему строению определяет два типа черепов:

- платибазальный, имеет широкое основание, глазницы раздвинуты, между ними образуется значительное пространство, где расположен головной мозг (миноги, акулы, двоякодышащие, хрящевые и костные ганоиды, низшие костистые);
- тропибазальный, глазницы сближены, мозг находится в задней части черепной коробки (цельноголовые и высшие костистые).

Висцеральный скелет образуется по бокам пищеварительного тракта. Он представлен висцеральными дугами, передние из которых преобразовались у рыб в челюстную и подъязычный аппараты, а задние служат жаберными дугами.

Черепная коробка и висцеральный скелет развиваются независимо друг от друга.

Плавники и их пояс. Основу спинного и анального плавников составляют радиалии, или птеригофоры. К ним присоединяются плавниковые лучи (лепидотрихии), поддерживающие тонкую кожную складку.

У костистых рыб хвостовой плавник также состоит из лепидотрихий, но поддерживаются они видоизмененными элементами последних позвонков — уростилем и гипурале.

Парные плавники состоят из поясов плавников и скелета свободного плавника. У круглоротых парные плавники отсутствуют. У костистых рыб пояс грудных плавников костный и состоит из лопатки, коракоида, трех косточек клейтрум (как у осетровых) и задневисочной кости. Обе клейтрум на брюшной стороне тела соединяются между собой, а на спинной стороне при помощи верхней клейтрум и задневисочной кости прикрепляются к черепу, что обеспечивает почти неподвижное укрепление плечевого пояса.

Парные плавники у рыб бывают: бисериальные (двоякодышащие), унисериальные (кистеперые) и простые (лучеперые). В плавнике бисериального типа от длинной центральной членистой оси (базалий) отходят с двух сторон боковые членики (радиалии), к которым прилегают 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. У костистых рыб в скелете грудных плавников развивается несколько радиалий, а в брюшных плавниках их, как правило, нет, и плавниковые лучи прилегают непосредственно к тазовому поясу.

2.4. Мускулатура

Мускулатура рыб разделяется на **соматическую**, или париетальную (мускулатуру тела), и **висцеральную** (мускулатуру внутренних органов). Соматическая мускулатура состоит из *поперечнополосатых мышц*, а висцеральная — в основном из *гладких*. В соматической мускулатуре рыб можно выделить мускулатуру туловища, головы и плавников. Наиболее развита туловищная, или двигательная, мускулатура, которая у круглоротых и рыб сегментирована, что позволяет осуществлять боковые изгибы тела при плавании.

Мышечные сегменты — *миомеры* — отделены друг от друга соединительнотканными прослойками — *миосептами*. Последовательное сокращение миомеров левой и правой сторон вызывает волнообразные изгибы тела, в результате чего по телу проходит мускульная, или так называемая локомоторная, волна, создающая определенную силу для поступательного движения.

Однако туловищная мускулатура у рыб неодинакова и различается по цвету, структуре, биохимическому составу и функциям.

Различают белые (светлые), красные (темные) и промежуточные мышечные волокна. За счет работы белых мышечных волокон осуществляются кратковременные броски рыб, красных — длительная работа умеренной интенсивности. Функциональные особенности белых и красных мышц обусловлены тем, что белые мышцы приспособлены к аэробному обмену веществ, а красные — к анаэробному.

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

2.5. Пищеварительная система

Пищеварительная система рыб состоит из пищеварительного тракта и пищеварительных желез.

Пищеварительный тракт. Пищеварительный тракт начинается ротовым отверстием и представлен ротовой полостью с челюстями, глот-

кой, пищеводом, желудком и кишечником. В зависимости от характера питания рыб эти отделы имеют различное строение.

Ротовое отверстие у рыб имеет различные положения и форму, зависящие от характера и способа питания.

У хищных рыб большой хватательный рот с зубами. Многие бентосоядные рыбы имеют всасывательный рот в виде трубки, иногда подвижной, как правило, он без зубов (карповые, морская игла). Дробящий рот с мощными зубами в виде пластин и шипов имеют зубатки. У планктонофагов рот большой или средней величины, зубы мелкие или отсутствуют (сиги, сельди, анчоусы), у перифитонофагов — в виде поперечной щели, расположен на нижней стороне головы, а нижняя губа покрыта роговым чехликом (подуст, храмуля). Рот может быть верхним, конечным, полуконечным и нижним (см. рис. 5).

У большинства рыб в ротовой полости на челюстях имеются зубы, представляющие собой укрупненную и несколько видоизмененную по своей форме плакоидную чешую. Зуб состоит из наружного эмалеподобного слоя — витродентина, под которым находится дентин (вещество прочнее кости). Внутренняя полость зуба заполнена соединительнотканной пульпой с нервами и кровеносными сосудами. Зубы рыб обычно не имеют корней и по мере изнашивания заменяются новыми.

Настоящего языка, способного выдвигаться из ротовой полости, у рыб нет. Его роль играет непарный элемент подъязычной дуги (копула), покрытый слизистой оболочкой. Ротовая полость переходит непосредственно в глотку, стенки которой пронизаны открывающимися наружу жаберными щелями, окаймленными жаберными дугами. На внутренней вогнутой стороне жаберной дуги располагаются жаберные тычинки, строение которых зависит от характера питания рыб.

Жаберные тычинки могут быть простыми и веерообразными, длинными и бугорковидными, жесткими и пластичными и т. д. У хищников жаберные тычинки малочисленные, редкие, грубые, короткие и предназначены в основном для предохранения жаберных лепестков и удерживания скользкой добычи. У планктофагов жаберные тычинки многочисленные, длинные, тонкие и служат для процеживания пищевых организмов. У толстолобика, питающегося фитопланктоном, жаберные тычинки образуют своеобразную сетку. Их количество на первой жаберной дуге для некоторых рыб является систематическим признаком (сельдевые, лососевые). Почти все планктофаги в период питания плавают с открытым ртом и оттопыренными жаберными крышками, процеживая воду.

У хищных рыб имеются верхне- и нижнеглоточные зубы. Верхнеглоточные зубы расположены на самых верхних элементах жаберных дуг,

а нижнеглоточные — на пятой недоразвитой жаберной дуге. Они имеют вид площадок, покрытых мелкими зубчиками. Глоточные зубы хищников, как и жаберные тычинки, служат для удержания скользкой добычи.

У карповых сильно развиты нижнеглоточные зубы, также расположенные на пятой недоразвитой жаберной дуге. На верхней стенке глотки находится жерновок — твердое роговое образование, которое вместе с глоточными зубами участвует в перетирании пищи. Глоточные зубы могут быть однорядными (лещи, плотва), двухрядными (густеры, шемаи), трехрядными (сазаны, усачи). По форме они могут быть крючковидными (лещи), зазубренными (красноперки). Глоточные зубы ежегодно сменяются. При описании систематических признаков рыбы количество рядов и зубов в каждом ряду записывается с помощью особой формулы. Так, формула глоточных зубов сазана такова: 1.1.3—3.1.1. Это означает, что глоточные зубы у него трехрядные, в первом (нижнем) ряду по три зуба, а во втором и третьем — по одному. Глоточные зубы имеются также у губановых (Labridae), рыб-попугаев (Scaridae) и некоторых камбал.

Глотка переходит в короткий **пищевод** с внутренней продольно-складчатой поверхностью. У представителей отряда сростночелюстных пищевод образует воздушный мешок, который служит для раздувания тела.

У большинства рыб пищевод переходит в **желудок**, строение и величина которого связаны с характером питания. У щуки он имеет вид эластичной трубки, внешне неотличимой от пищевода, у окуня — слепого выроста, а у некоторых рыб желудок изогнут в виде буквы V (рис. 12). У кефалей желудок небольшой, но состоит из двух частей: передней железистой и задней мускулистой, где происходит измельчение и перемешивание пищи. Передний отдел желудка называется кардиальным, задний — пилорическим. В то же время у карповых, двоякодышащих, цельноголовых, морских петухов, многих бычков, морского черта желудка нет. У них пища непосредственно из пищевода поступает в **кишечник**, который разделяется на три отдела — передний, средний и задний. В переднюю часть кишечника впадают протоки печени и поджелудочной железы.

Внутренняя поверхность кишечника складчатая. У рыб, не имеющих желудка, а также у мелких бентофагов (карповые, бычки) складки кишечника низкие, у крупных бентофагов (усачи) они значительно выше, а у хищников — очень высокие и узкие.

У рыб с коротким пищеварительным каналом имеются приспособления, увеличивающие его всасывательную поверхность. У круглоротых, хрящевых рыб, хрящевых и костных ганоидов, двоякодышащих, кистеперых имеется вырост стенки кишки — спиральный клапан

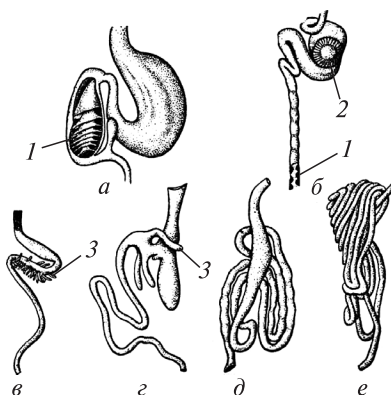


Рис. 12. Строение кишечника рыб:
а — скат; *б* — осетр; *в* — лосось; *г* — окунь;
д — карп; *е* — толстолобик; *1* — спиральный клапан;
2 — пилорическая железа; *3* — пилорические придатки

(см. рис. 12). У миног он образует пол-оборота, у акул — до 50 оборотов. Среди костистых рыб слабо развитый спиральный клапан обнаружен у некоторых лососевых, салаки. У других костистых рыб всасывательная поверхность увеличивается за счет развития пилорических придатков и увеличения длины кишечника.

Пилорические придатки имеются у многих рыб (сельдевые, лососевые, скумбриевые, кефалевые) и в количестве от одного до 200 отходят от переднего отдела кишечника. У песчанок один придаток, у речного окуня три, у макрели около 200. У осетровых пилорические придатки срослись, образовав плотное дольчатое тело — пилорическую железу, открывающуюся в кишечник одним широким отверстием. Полагают, что пилорические придатки наряду с увеличением всасывательной поверхности несут и ферментативную функцию. Количество пилорических придатков у некоторых рыб (лососевые, кефалевые) является систематическим признаком.

Длина кишечника у рыб зависит от калорийности пищи, и у разных видов отношение длины кишечника к длине тела варьирует от 0,5 до 22. Очень короткий кишечник у хищных рыб. У них отношение длины кишечника к длине тела меньше или около 1 (у щуки 1,2). У толстолобика, питающегося фитопланктоном, длина кишечника в 16 раз больше длины тела.

Рыбы, не имеющие желудка, принимают пищу мелкими порциями и быстро опоражнивают кишечник. У хищных рыб, имеющих большой

желудок, переваривание добычи может длиться в течение 3–6 сут, причем захваченная и заглоченная с головы жертва постепенно продвигается в желудок по мере ее переваривания.

Кишечник заканчивается анальным отверстием, обычно располагающимся впереди полового и мочевого отверстий в задней части туловища. Однако у гимнотид анальное отверстие находится впереди грудных плавников, а у электрического угря — на горле. Клоака сохраняется у хрящевых и двоякодышащих рыб.

Пищеварительные железы. В начальную часть кишечника впадают протоки двух пищеварительных желез: печени и поджелудочной железы.

В **печени** происходит обезвреживание ядовитых веществ, поступающих из кишечника, вырабатывается желчь, эмульгирующая жиры и усиливающая перистальтику кишечника, осуществляется синтез белков и углеводов, накапливаются гликоген, жир, витамины (особенно у акул и тресковых).

У хрящевых рыб печень трехдольчатая. Масса ее достигает 10–20 % массы тела. У многих карповых печень также состоит из трех долей, но у сазана (карпа) их две, а у щуки и окуня — одна. Двухдольчатую печень имеют многие костистые рыбы.

У многих рыб, в частности у карповых, печень включает ткань поджелудочной железы и называется гепатопанкреасом.

Компактная обособленная **поджелудочная железа** есть только у хрящевых и крупных осетровых рыб. У костистых рыб ткань поджелудочной железы, помимо печени, имеется вблизи желчного пузыря и его протоков, селезенки, в кишечном мезентерии. Эти клеточные группы окружены жировой тканью и вычленив их без гистологического исследования невозможно. Поджелудочная железа выделяет в кишечник ферменты, способствующие перевариванию жиров, белков, и углеводов. Островковые клетки (эндокринные) вырабатывают гормон инсулин, регулирующий уровень сахара в крови.

2.6. Плавательный пузырь и гидростатическое равновесие

Известно, что плотность тела рыб больше плотности воды, поэтому важное значение для них имеет плавучесть. Плавучесть — это отношение плотности тела рыбы к плотности воды. Она может быть нейтральной (0), положительной (+) или отрицательной (—).

Нейтральная плавучесть обеспечивает рыбам «парение» в толще воды без особых усилий. У всех активно плавающих рыб плавучесть близка к нейтральной и у большинства видов колеблется от +0,03 до –0,03.

Способы достижения нейтральной плавучести, или гидростатического равновесия, т. е. относительной невесомости, у рыб различны: в основном при помощи плавательного пузыря, путем обводнения мышц и облегчения скелета (у глубоководных рыб) и путем накопления жира.

Большинство рыб имеют плавательный пузырь. Нет его у хрящевых рыб, а из костистых — у донных (бычки, камбалы, пинагор), глубоководных и некоторых быстроплавающих (тунцы, пелагиды, скумбрии). У быстроплавающих беспузырных рыб нейтральная или почти нейтральная плавучесть обеспечивается за счет накопления большого количества жира в печени (акулы) или в теле (скумбрии, пелагиды).

Дополнительным гидростатическим приспособлением у этих рыб является подъемная сила, которая образуется в результате их непрерывного движения.

Плавательный пузырь. Образуется из-за выпячивания дорзальной стенки пищевода. Основная его функция — гидростатическая. Плавательный пузырь представляет собой относительно большой эластичский мешок серебристого цвета, расположенный под почками. Обычно он непарный и лишь у некоторых двоякодышащих и многопера парный. У многих рыб плавательный пузырь однокамерный (лососевые), иногда перетяжкой делится на две (карповые) или три (ошибни) сообщающиеся между собой камеры. У ряда рыб (сельдевые, тресковые и др.) от плавательного пузыря отходят слепые отростки, соединяющие его с внутренним ухом.

Плавательный пузырь заполнен смесью кислорода, азота и углекислого газа. Соотношение этих газов в плавательном пузыре как у различных видов, так и у одного и того же вида рыбы неодинаково и зависит от глубины ее обитания, физиологического состояния и др. Так, у окуня в плавательном пузыре содержится в среднем 19,4 % кислорода, 78,1 % азота и 2,5 % углекислого газа. У глубоководных рыб в нем содержится значительно больше кислорода, чем у рыб, обитающих ближе к поверхности.

Рыбы с плавательным пузырем делятся на открытопузырных и закрытопузырных.

У **открытопузырных** рыб плавательный пузырь соединяется с пищеводом с помощью особого воздушного протока. К ним относятся более древние рыбы — двоякодышащие, многоперы, хрящевые и костные гаиноиды, а из костистых — сельдеобразные, карпообразные, шукообразные. У атлантической сельди, шпрота и хамсы, помимо обычного воздушного протока, имеется второй проток, соединяющий заднюю часть плавательного пузыря с наружной средой позади анального отверстия.

У **закрытопузырных** рыб (окунеобразные, трескообразные, кефалеобразные и др.) воздушного протока нет.

Первое заполнение плавательного пузыря газами происходит при заглатывании личинкой атмосферного воздуха. У личинок карпа, например, это происходит через 1–1,5 сут после вылупления. У **закрытопузырных** рыб плавательный пузырь вскоре утрачивает связь с наружной средой, а у **открытопузырных** воздушный проток сохраняется в течение всей жизни.

Все рыбы совершают вертикальные перемещения. Как известно, с погружением давление воды увеличивается и давление газов в плавательном пузыре возрастает, а его объем уменьшается. Удельный вес рыбы при этом увеличивается, что облегчает погружение. При подъеме происходит обратный процесс.

Регулирование объема газов в плавательном пузыре у **закрытопузырных** рыб происходит при помощи особых образований — *газовой железы* и *овала*, находящихся в стенке плавательного пузыря и обеспечивающих наполнение его газами и их поглощение.

Овал расположен в задней, а газовая железа — в передней части плавательного пузыря. Газовая железа представляет собой систему тонких артериальных и венозных сосудов, расположенных рядами, а овал — оконце во внутренней оболочке плавательного пузыря, окруженное мышечным сфинктером. При расслаблении сфинктера газы из плавательного пузыря поступают к среднему слою его стенки, где разветвлены венозные капилляры и происходит их диффузия в кровь. Количество поглощаемых газов регулируется изменением величины отверстия овала.

При погружении **закрытопузырных** рыб объем газов в плавательном пузыре уменьшается, и рыбы приобретают отрицательную плавучесть, однако по достижении определенной глубины адаптируются к ней путем секреции газов в плавательный пузырь через газовую железу. При подъеме рыбы давление уменьшается, объем газов в плавательном пузыре увеличивается, избыток их поглощается через овал в кровь, а затем через жабры удаляется в воду. При быстром подъеме излишки газов не успевают поглотиться и плавательный пузырь раздувается, что нередко приводит к выталкиванию внутренностей наружу и разрыву плавательного пузыря. Так, у морского окуня при быстром подъеме с глубины 250–300 м плавательный пузырь увеличивается в 25–30 раз, в то время как треска легко выдерживает такие перепады глубины.

У **открытопузырных** рыб овала нет, так как избыток газов при необходимости выводится наружу через воздушный проток, например при

подъеме рыбы, и на поверхности воды перед появлением косяка образуется слой пены. Большинство открытопузырных рыб (сельдевые, лососевые) не имеют и газовой железы. Секретия газов из крови в пузырь развита у них слабо и осуществляется с помощью эпителия внутреннего слоя пузыря.

Многие открытопузырные рыбы для того, чтобы после погружения обеспечить на глубине нейтральную плавучесть, перед погружением захватывают воздух. Однако при значительных вертикальных миграциях его бывает недостаточно и происходит медленное наполнение плавательного пузыря газами, поступающими из крови. При быстром погружении открытопузырные рыбы выпускают газы из плавательного пузыря, и на поверхности воды образуются пузырьки воздуха или слой пены. Однако держаться на глубине с пустым плавательным пузырем невозможно, поэтому рыба вынуждена вскоре вновь подняться к поверхности.

Для плавательного пузыря характерна не только гидростатическая функция. Он воспринимает изменения давления, имеет непосредственное отношение к органу слуха, являясь резонатором и рефлектором звуковых колебаний, усиливая чувствительность внутреннего уха.

У выюновых плавательный пузырь покрыт костной капсулой, утратил гидростатическую функцию, но приобрел способность быстро воспринимать изменения атмосферного давления.

Есть немало рыб, способных при помощи плавательного пузыря издавать звуки (треска, мерлуза).

У двоякодышащих и костных ганоидов плавательный пузырь характеризуется ячеистым строением и является своеобразным органом дыхания.

2.7. Органы дыхания

Основные органы дыхания. Главная функция жабр — газообмен — поглощение кислорода и выделение углекислого газа, но жабры участвуют также в водно-солевом обмене, выводя аммиак, мочевину, поглощая и выделяя воду и ионы солей, особенно ионы натрия.

Дыхание эмбрионов и предличинок рыб осуществляется за счет густой сети кровеносных сосудов на желточном мешке и в плавниковой складке. По мере рассасывания желточного мешка увеличивается количество кровеносных сосудов на плавниковых складках. У личинок некоторых рыб (двоякодышащие, многопер, выюн и др.) развиваются наружные жабры.

Основными органами дыхания взрослых рыб являются жабры ecto-дермального происхождения.

У большинства хрящевых рыб имеется пять пар жаберных отверстий (у некоторых 6–7) и столько же жаберных дуг. Жаберной крышки нет, за исключением целноголовых (химеры), у которых жаберные щели прикрыты кожной складкой. Жаберные отверстия у акул располагаются по бокам головы, а у скатов — на нижней поверхности тела. Каждая жабра хрящевых рыб состоит из жаберной дуги, от внешней стороны которой отходит межжаберная перегородка, покрытая с двух сторон жаберными лепестками в виде пластин. Жаберные лепестки покрывают не всю поверхность жаберной перегородки, задний край которой остается свободным и прикрывает наружное жаберное отверстие (рис. 13).

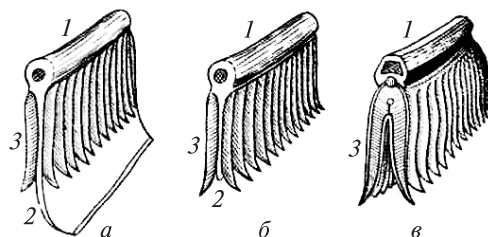


Рис. 13. Жаберный аппарат (схематические отрезки):

а — хрящевая рыба; б — химера; в — костистая рыба:

1 — жаберная дужка; 2 — жаберная перегородка; 3 — жаберные лепестки

Жаберные перегородки поддерживаются хрящевыми опорными лучами. На внутренней поверхности жаберной дуги находятся жаберные тычинки. У основания межжаберной перегородки располагаются кровеносные сосуды: приносящая жаберная артерия, по которой идет венозная кровь, и две выносящие жаберные артерии с артериальной кровью.

Жаберные лепестки, расположенные на одной стороне перегородки, образуют полужабру. Следовательно, 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 гиоидной дуге есть еще одна полужабра. Таким образом, у хрящевых рыб — четыре с половиной жабры.

У хрящевых рыб к органам дыхания могут быть отнесены брызгальца, представляющие собой рудиментарную жаберную щель, располагающиеся позади глаз и сообщающиеся с ротоглоточной полостью.

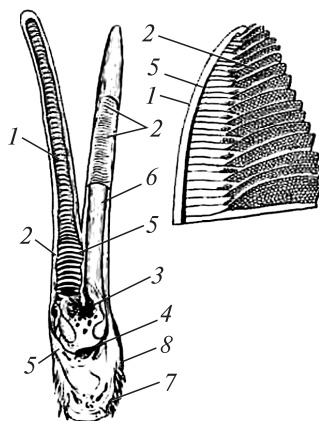
Брызгальца имеются у хрящевых и осетровых. Наиболее сложно устроены брызгальца у скатов. На передней стенке брызгалец имеются клапаны, а на задней — ложная жабра, снабжающая кровью органы зрения.

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

У осетровых межжаберная перегородка короткая. Ее редукция связана с появлением жаберной крышки, от которой отходят жаберные перепонки, прикрывающие жабры снизу. Как у хрящевых рыб, у осетровых имеется пять пар жаберных дуг, однако на последней жаберной дуге, скрытой под кожей, жаберных лепестков нет. Передний ряд жаберных лепестков располагается на внутренней поверхности жаберной крышки — это полужабра гиоидной дуги, или оперкулярная жабра. У осетровых, как у хрящевых, имеется также четыре с половиной жабры. На внутренней поверхности жаберной дуги в два ряда расположены жаберные тычинки.

У костистых рыб есть четыре жаберные дуги и столько же полных жабр. 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 способствует увеличению дыхательной поверхности жабр (рис. 14). Основу жабры составляет костная жаберная дуга, на которой располагаются жаберные лепестки треугольной формы. Вершины лепестков последовательно отогнуты вправо и влево, что

Рис. 14. Строение жабр костистых рыб:
 1 — жаберные лепестки;
 2 — жаберные лепесточки;
 3 — жаберная артерия (с венозной кровью); 4 — жаберная вена (с артериальной кровью);
 5 — лепестковая артерия;
 6 — лепестковая вена;
 7 — жаберные тычинки;
 8 — жаберная дуга



создает впечатление двухрядности. Жаберные лепестки с обеих сторон покрыты жаберными лепесточками, или респираторными складочками, где и происходит газообмен.

У основания жаберных лепестков лежат особые клетки (хлоридные), выводящие 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 форм.

Жаберное дыхание костных рыб схематично можно представить так. Вода через рот поступает в глотку, проходит между жаберными лепестками, отдает кислород крови, получает углекислоту и выходит из жаберной полости наружу. Жаберное дыхание может быть активным и пассивным. Активное дыхание характерно для всех рыб, однако преобладает у рыб, обитающих в стоячих и медленнотекучих водоемах, а также у рыб, находящихся в покое. При этом способе дыхания во время вдоха жаберные крышки приподнимаются, а кожистая оторочка, окаймляющая их, под наружным давлением воды плотно прижимается к бокам тела и препятствует проникновению воды в глотку. Вследствие уменьшения давления вода через ротовое отверстие засасывается в глотку и, омывая жаберные лепестки, проходит в жаберную полость. При выходе жаберные крышки прижимаются к жабрам и вода, отгибая кожистый край жаберной крышки, выталкивается наружу. Обратно в глотку при выдохе вода не проникает, так как жаберные лепестки плотно смыкаются.

Пассивное дыхание наблюдается у реофильных рыб и рыб, обитающих в воде с высоким содержанием кислорода. Они плавают с открытым ртом и жаберными крышками, а ток воды создается за счет движения самой рыбы.

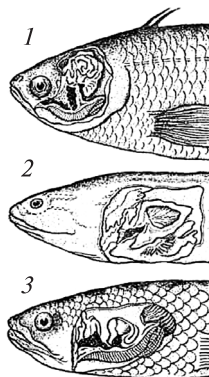
Количество дыхательных движений у рыб зависит как от видовой специфики, так и от многих факторов (температура воды, содержание в ней кислорода, физиологическое состояние рыбы и т. д.). У карпа, например, при 12–16 °С частота дыхания составляет 30–40 дыхательных движений в минуту, а при 0,5–1,0 °С — всего 3–4. У колюшки частота дыхания достигает 150 дыхательных движений в минуту.

Дополнительные органы дыхания. У костных рыб, живущих во внутренних водоемах при постоянном или периодическом дефиците кислорода, в процессе эволюции развились дополнительные органы дыхания, способные поглощать атмосферный кислород. Как уже указывалось, к ним относятся кожа, кишечник, наджаберные органы, плавательный пузырь и др.

Почти всем рыбам свойственно кожное дыхание, роль которого в значительной степени зависит от их образа жизни. У рыб теплых стоячих водоемов (каarp, карась, линь, сом) через кожу поступает около 20 % потребляемого кислорода, иногда эта величина может повышаться до 80 %. Велико значение кожного дыхания у угря, прыгуна (*Periophthalmus*). 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.

У некоторых рыб (змееголовые, ползуновые и др.) воздушное дыхание осуществляется при помощи наджаберных органов, имеющих различное строение (рис. 15). В верхней части глотки у многих из них развиваются парные полые камеры, или наджаберные полости, в которых слизистая оболочка образует многочисленные складки (змееголов), обильно пронизанные кровеносными капиллярами. У ползуновых (ползун, петушки, гурами, макроподы) складки слизистой оболочки поддерживаются лабиринтообразно изогнутыми тонкими костными пластинками, отходящими от первой жаберной дуги, поэтому этих рыб часто называют лабиринтовыми. У клариевых сомов (*Clariidae*) от жаберной полости отходит непарный древовидно разветвленный наджаберный орган, расположенный сверху и сзади жабр. У мешкожаберных сомов (*Saccobranchidae*) дополнительными органами дыхания являются парные длинные слепые мешки, отходящие от жаберной полости и тянущиеся под позвоночником до хвоста.

Рис. 15. Наджаберные органы (по С. Ного, 1933):
1 — окунь-ползун (*Anabas*);
2 — кучня (*Amphipneus*);
3 — змееголов (*Ophicephalus*)



Рыбы, имеющие наджаберные органы, настолько приспособились к дыханию атмосферным кислородом, что не могут обходиться без него, и, лишенные возможности подниматься к поверхности и заглатывать воздух, вскоре погибают от удушья даже в воде, богатой кислородом.

Кишечное дыхание наблюдается у вьюновых, тропических сомов и др. 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 (вьюны) или выталкивается обратно и выходит через рот (тропические сомы). Вьюн даже при достаточном содержании кислорода в воде активно использует кишечное дыхание, для чего периодически поднимается к поверхности и заглатывает воздух. У ряда тропических рыб для дыхания воздухом используется желудок или его специальный слепой вырост, заполненный воздухом.

В газообмене участвует также плавательный пузырь. У двоякодышащих он преобразовался в своеобразные легкие, имеющие ячеистое строение и сообщающиеся с глоткой. Воздух при дыхании может поступать в легкие через ротовое или носовые отверстия.

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

Кроме того, плавательный пузырь является дополнительным органом дыхания и у некоторых других открытопузырных рыб — многопера, амии, панцирной щуки, харациновых. Он пронизан густой сетью кровеносных капилляров, у некоторых возникает ячеистость. Другие рыбы, накапливающие в плавательном пузыре большое количество кислорода, могут его при необходимости использовать.

2.8. Сердечно-сосудистая система

Кровь. Функции крови многообразны. Она разносит по организму питательные вещества и кислород, освобождает его от продуктов обмена, осуществляет связь желез внутренней секреции с соответствующими органами, а также защиту организма от вредных веществ и микроорганизмов.

Количество крови у рыб колеблется от 1,5 (скаты) до 7,3 % (ставриды) от общей массы рыбы, в то время как у млекопитающих оно составляет около 7,7 %.

Кровь рыбы состоит из кровяной жидкости, или плазмы, форменных элементов — красных (эритроцитов) и белых (лейкоцитов), а также кровяных пластинок (тромбоцитов).

У рыб по сравнению с млекопитающими более сложная морфологическая структура крови. Помимо специализированных органов, в кроветворении у них участвуют и стенки кровеносных сосудов, поэтому в кровяном русле имеются форменные элементы на всех фазах их развития.

Эритроциты. Имеют эллипсоидную форму и содержат ядро. Количество их у разных видов рыб колеблется от 90 тыс./мм³ (акулы) до 4 млн/мм³ (пелагиды) и изменяется у одного и того же вида в зависимости от пола, возраста рыб, а также условий внешней среды.

У большинства рыб кровь красная, что обусловлено наличием в эритроцитах гемоглобина, переносящего кислород от органов дыхания ко всем клеткам тела. Однако у некоторых антарктических рыб-белокровок, к которым относится и ледяная рыба, кровь почти не содержит эритроцитов, а следовательно, гемоглобина или какого-нибудь другого дыхательного пигмента. Кровь и жабры этих рыб бесцветны.

В условиях низкой температуры воды и высокого содержания в ней кислорода дыхание осуществляется путем диффузии кислорода в плазму крови через капилляры кожи и жабр. Эти рыбы малоподвижны, и отсутствие гемоглобина у них компенсируется усиленной работой крупного сердца и всей системы кровообращения.

Основной функцией лейкоцитов является защита организма от вредных веществ и микроорганизмов. Количество лейкоцитов у рыб велико, но изменчиво и зависит от вида, пола, физиологического состояния рыбы, а также наличия у нее заболеваний и др. У бычка-подкаменщика, например, насчитывается около 30 тыс./мм³, у ерша — от 75 до 325 тыс./мм³ лейкоцитов, в то время как у человека их всего 6—8 тыс./мм³. Большое количество лейкоцитов у рыб свидетельствует о более высокой защитной функции их крови.

Лейкоциты. Подразделяются на зернистые (гранулоциты) и незернистые (агранулоциты). У млекопитающих зернистые лейкоциты представлены нейтрофилами, эозинофилами и базофилами, а незернистые — лимфоцитами и моноцитами. У рыб нет общепринятой классификации лейкоцитов. Н. В. Пучков (1954) считает, что у рыб незернистые лейкоциты представлены лимфоцитами, моноцитами и полиморфно-ядерными лейкоцитами, а зернистые — эозинофилами, нейтрофилами и базофилами. Н. Т. Иванова (1983) установила, что кровь осетровых и костистых рыб различается прежде всего по составу зернистых лейкоцитов. У осетровых они представлены нейтрофилами и эозинофилами,

а у костистых — нейтрофилами, псевдоэозинофилами и псевдобазофилами. Н. Т. Иванова полагает, что в крови рыб нет полиморфноядерных лейкоцитов, они относятся к зернистым лейкоцитам и представляют собой нейтрофил на одной из фаз его развития. Незернистые лейкоциты у всех рыб представлены лимфоцитами и моноцитами.

Одной из особенностей крови рыб является то, что лейкоцитарная формула у них в зависимости от физиологического состояния очень сильно колеблется, поэтому не всегда в крови обнаруживаются все свойственные данному виду гранулоциты.

Тромбоциты. У рыб они многочисленны, более крупные, чем у млекопитающих, с ядром. Имеют важное значение в свертывании крови, чему способствует и слизь кожи.

Таким образом, для крови рыб характерны признаки примитивности, обуславливающие низкий обмен веществ: наличие ядра в эритроцитах и тромбоцитах, сравнительно небольшое количество эритроцитов и малое содержание гемоглобина. Одновременно ей свойственны и черты высокой специализации: огромное количество лейкоцитов и тромбоцитов.

Кроветворные органы. Если у взрослых млекопитающих кроветворение происходит в красном костном мозгу, лимфатических узлах, селезенке и тимусе, то у рыб, не имеющих ни костного мозга, ни лимфатических узлов, в кроветворении участвуют различные специализированные органы и очаги. Так, у осетровых кроветворение в основном происходит в так называемом лимфоидном органе, расположенном в головных хрящах над продолговатым мозгом и мозжечком. Здесь образуются все типы форменных элементов. У костистых рыб основной кроветворный орган находится в углублениях наружной части затылочного отдела черепа.

Кроме того, кроветворение у рыб происходит в головной почке, селезенке, тимусе, жаберном аппарате, слизистой оболочке кишечника, стенках кровеносных сосудов, а также в перикарде у костистых и эндокарде у осетровых.

Головная почка у рыб не отделена от туловищной и состоит из лимфоидной ткани, в которой образуются эритроциты и лимфоциты.

Селезенка у рыб имеет разнообразную форму и расположение. У миног оформленной селезенки нет, а ее ткань залегает в оболочке спирального клапана. У большинства рыб селезенка представляет собой отдельный орган темно-красного цвета, расположенный за желудком в складках мезентерия. В селезенке 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. Здесь образуются лимфоциты. Кроме того, тимус стимулирует их образование в других органах. Лимфоциты тимуса способны к продуцированию антител, участвующих в выработке иммунитета. Он очень чутко реагирует на изменения внешней и внутренней среды, отвечая увеличением или уменьшением своего объема. Тимус является своеобразным стражем организма, который в неблагоприятных условиях мобилизует его защитные силы. Он достигает наибольшего развития у рыб младших возрастных групп, а после достижения ими половой зрелости заметно уменьшается в объеме.

Кровеносная система. Сердце у рыб находится вблизи жабр и заключено в небольшую околосердечную полость, а у миног — в хрящевую капсулу. Оно двухкамерное и состоит из тонкостенного предсердия и толстостенного мускулистого желудочка (рис. 16). Кроме того, для рыб характерны и придаточные отделы: венозный синус, или венозная пазуха, и артериальный конус.

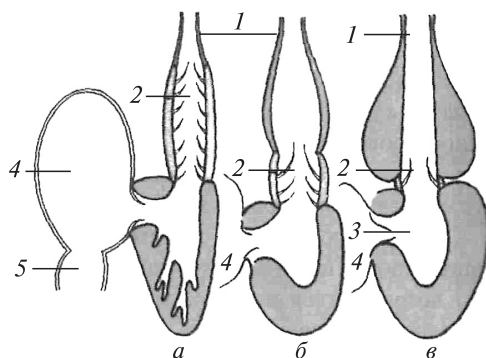


Рис. 16. Строение сердца рыб:

а — акула; *б* — хрящевой ганоид; *в* — костистая рыба;

1 — брюшная аорта; 2 — артериальный конус;

3 — желудочек; 4 — предсердие; 5 — венозная пазуха

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 всех рыб, за исключением костистых, к желудочку примыкает артериальный конус, который является частью сердца. Стенка его

образована сердечной мускулатурой, а на внутренней поверхности имеется система клапанов.

У костистых рыб вместо артериального конуса имеется луковица аорты — небольшое образование белого цвета, представляющее собой расширенную часть брюшной аорты. В отличие от артериального конуса луковица аорты состоит из гладкой мускулатуры и клапанов не имеет.

У двоякодышащих рыб в связи с развитием легочного дыхания строение сердца усложнилось. 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, поэтому в левой части сердца течет «более артериальная» кровь, а в правой — «более венозная».

Сердце у рыб небольшое. Масса его у разных видов рыб неодинакова и составляет от 0,1 (карпы) до 2,5 % (летучие рыбы) массы тела.

Сердце круглоротых и рыб (за исключением двоякодышащих) содержит только венозную кровь. Частота сокращений сердца специфична для каждого вида, а также зависит от возраста, физиологического состояния рыбы, температуры воды и примерно равна частоте дыхательных движений.

У взрослых рыб 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 рыб в период зимовки (лещ, сазан) сердце сокращается лишь 1–2 раза в минуту.

Кровеносная система рыб замкнутая. Сосуды, выносящие кровь из сердца, называются артериями, хотя в некоторых из них течет венозная кровь (брюшная аорта, приносящие жаберные артерии), а сосуды, приносящие кровь к сердцу, — венами. У рыб (кроме двоякодышащих) имеется только один круг кровообращения (рис. 17).

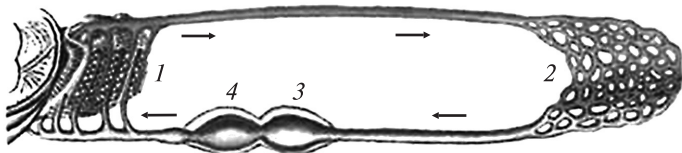


Рис. 17. Схема кровообращения у костистой рыбы:
1 — жаберные капилляры; 2 — капилляры большого круга кровообращения; 3 — предсердие; 4 — желудочек сердца

У костистых рыб венозная кровь из сердца через луковицу аорты поступает в брюшную аорту, а из нее по приносящим жаберным артериям — в жабры. Для костистых характерны четыре пары приносящих и столько же выносящих жаберных артерий. Артериальная кровь по выносящим жаберным артериям попадает в парные наджаберные сосуды, или корни спинной аорты, проходящие по дну черепа и смыкающиеся впереди, образуя головной круг, от которого в разные части головы отходят сосуды. На уровне последней жаберной дуги корни спинной аорты, сливаясь вместе, образуют спинную аорту, которая проходит в туловищном отделе под позвоночником, а в хвостовом отделе — в гемальном канале позвоночника и называется хвостовой артерией. От спинной аорты отделяются артерии, снабжающие артериальной кровью органы, мышцы, кожу. 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, которые, сливаясь на уровне сердца, образуют поперечно идущие сосуды — кювьеровы протоки, впадающие в венозный синус сердца. Передние кардинальные вены несут кровь от верхней части головы. От нижней части головы, в основном от висцерального аппарата, кровь собирается в непарную яремную (югулярную) вену, которая тянется под брюшной аортой и около сердца разделяется на два сосуда, самостоятельно впадающих в кювьеровы протоки.

Из хвостового отдела венозная кровь собирается в хвостовую вену, проходящую в гемальном канале позвоночника под хвостовой артерией. На уровне заднего края почек хвостовая вена разделяется на две воротные вены почек, которые на небольшом расстоянии тянутся вдоль дорзальной стороны почек, а затем разветвляются в почках на сеть капилляров, образуя воротную систему почек. Венозные сосуды, выходящие из почек, называются задними кардинальными венами, проходящими по нижней стороне почек к сердцу. На своем пути они принимают вены от органов размножения, стенок тела. На уровне заднего конца сердца задние кардинальные вены сливаются с передними, образуя парные кювьеровы протоки, несущие кровь в венозный синус.

От пищеварительного тракта, пищеварительных желез, селезенки, плавательного пузыря кровь собирается в воротную вену печени, которая, войдя в печень, разветвляется на сеть капилляров, образуя воротную систему печени. Отсюда кровь по парным печеночным венам изливается в венозный синус.

Следовательно, у рыб имеются две воротные системы — почек и печени. Однако строение воротной системы почек и задних кардинальных

вен у костистых рыб неодинаково. Так, у некоторых карповых, щуки, окуня, трески правая воротная система почек недоразвита, и лишь небольшая часть крови проходит через воротную систему.

Вследствие разнообразия строения и условий обитания различных групп рыб им свойственны существенные отклонения от изложенной схемы.

У круглоротых восемь приносящих и столько же выносящих жаберных артерий. Наджаберный сосуд непарный, корней аорты нет. Отсутствуют воротная система почек и кювьеровы протоки. Печеночная вена одна. Нижней жемной вены нет.

У хрящевых рыб приносящих жаберных артерий пять, выносящих — десять. 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 плечевого пояса 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, поступает в две передние жаберные артерии, из которых направляется в голову и спинную аорту. «Более венозная» кровь из правой половины сердца проходит в две задние жаберные артерии, а затем в легкие. При воздушном дыхании кровь в легких обогащается кислородом и по легочным венам поступает в левую часть сердца.

Кроме легочных вен у двоякодышащих рыб имеются брюшная и большие кожные вены, а вместо правой кардинальной образуется задняя полая вена.

Лимфатическая система. С кровеносной системой тесно связана лимфатическая система, имеющая большое значение в обмене веществ. В отличие от кровеносной системы она является незамкнутой. Лимфа по составу близка к плазме крови. Во время циркуляции крови по кровеносным капиллярам часть плазмы, содержащей кислород и питательные вещества, выходит из капилляров, образуя тканевую жидкость, которая омывает клетки. Одна часть тканевой жидкости, содержащей продукты обмена, вновь поступает в кровеносные капилляры, а другая попадает в лимфатические капилляры и называется лимфой. Она бесцветна и содержит из форменных элементов крови лишь лимфоциты.

Лимфатическая система состоит из лимфатических капилляров, которые затем переходят в лимфатические сосуды и более крупные стволы, по которым лимфа медленно движется в одном направлении — к сердцу. Следовательно, лимфатическая система осуществляет отток тканевой жидкости, дополняя функцию венозной системы.

2.9. Выделительная и воспроизводительная системы

Выделительная система. Служит для выведения продуктов обмена и обеспечения водно-солевого баланса организма. Основными органами выделения у рыб являются *парные туловищные почки* с их выводными протоками — *мочеточниками*, через которые моча поступает в мочевой пузырь. В некоторой степени в экскреции принимают участие кожа, жабры и кишечник.

Почки представляют собой систему выделительных канальцев, открывающихся в общий выводной проток. Эволюция выделительной системы у позвоночных заключалась в последовательной смене трех типов почек: предпочки, туловищной и тазовой. Для рыб характерны первые две.

Предпочка, или головная почка (пронефрос), развивается в эмбриогенезе у низших позвоночных животных (круглоротые, рыбы, земноводные). Во взрослом состоянии у них функционирует первичная, или туловищная, почка (мезонефрос). У высших позвоночных (амниоты) в эмбриогенезе функционирует туловищная почка, а у взрослых — вторичная, или тазовая (метанефрос). Прогрессивное развитие почек связано с усложнением строения почечных канальцев и редукцией мерцательных воронок.

Самая примитивная — головная почка, которая закладывается в передней части полости тела в виде 6—7 выделительных канальцев. Основным фильтрационным элементом ее является воронка, которая одним концом открывается в полость тела, а другим концом — в выводной проток — мочеточник. К верхней части воронки примыкает сосудистый клубочек. Такая почка функционирует у круглоротых и рыб на ранних стадиях развития. У некоторых рыб она сохраняется в виде 2—3 канальцев и во взрослом состоянии (бычки, атерины, бельдюги), а у большинства рыб преобразуется в лимфоидный орган, выполняющий функции кроветворения. У взрослых круглоротых и рыб позади предпочки развиваются туловищные почки, лентовидные тяжи темно-красного цвета, заполняющие пространство между позвоночником и плавательным пузырем.

Основной функциональной единицей туловищной почки является нефрон, состоящий из мальпигиева тельца и выделительных канальцев. Мальпигиево тельце у рыб малоразмерное (диаметром 50—70 мкм), образовано капсулой Шумлянского — Боумана и сосудистым клубочком. Мочевые канальцы, отходящие от капсул, извиваются, а затем открываются в собирательные канальцы, которые объединяются в более крупные, впадающие затем в мочеточники.

У большинства рыб воронок в почках уже нет, они сохраняются лишь у некоторых хрящевых, а также у осетровых и амий.

В почках выделяют три отдела: передний, средний и задний, которые у разных рыб имеют разную форму. У всех рыб передний отдел — головная почка. У сазана (карпа) в этом отделе правая и левая почки лежат отдельно, а в заднем срастаются в непарную ленту. Наиболее развит у них средний отдел, сильно расширенный и в виде больших лопастей охватывающий плавательный пузырь. У щуки и окуня передние и задние части почек слиты, а средние лежат отдельно.

Основным компонентом мочи хрящевых рыб является мочевины, костистых — аммиак, причем аммиак токсичнее мочевины. Почки выполняют в основном роль фильтра. Продукты обмена веществ доставляются в почки с кровью. От спинной аорты артериальная кровь по почечным артериям поступает в сосудистые клубочки, где происходит ее фильтрация и образуется первичная моча. Выходящие из сосудистых клубочков кровеносные сосуды вместе с сосудами воротной системы почек оплетают выделительные канальцы и, собираясь вместе, образуют задние кардинальные вены. В средней части канальцев происходит обратное всасывание веществ, нужных организму (вода, глюкоза, аминокислоты), и образуется вторичная, или окончательная, моча.

Выводным протоком головной почки является пронефрический канал. При развитии туловищной почки он расщепляется на два канала: вольфов и мюллеров. Мюллеров канал у самок хрящевых рыб выполняет функцию яйцевода, у самцов атрофируется. Вольфов канал у круглоротых, костистых и самок хрящевых рыб выполняет функцию мочеоточника.

У самок хрящевых рыб на ранних стадиях развития вольфов канал выполняет одновременно функции мочеоточника и семяпровода. У взрослых хрящевых образуется самостоятельный мочеоточник, открывающийся в мочеполовый синус, а он, в свою очередь, — в клоаку, в то время как вольфов канал становится семяпроводом.

Для мочеполовой системы костистых, в отличие от других рыб, характерно отсутствие у них клоаки и полное разделение выделительной и половой систем. Мочеоточники (вольфовы каналы) у них на выходе из почек объединяются в непарный проток, который тянется вдоль задней стенки брюшной полости, образуя вырост — мочевой пузырь, заканчивающийся мочевым отверстием, которое открывается позади анального (рис. 18).

Строение почек и их функционирование. У разных групп рыб строение и функционирование почек связаны с особенностями осморегуляции. У морских хрящевых рыб кровь и тканевые жидкости изотоничны по отношению к окружающей среде, у пресноводных костистых гипер-

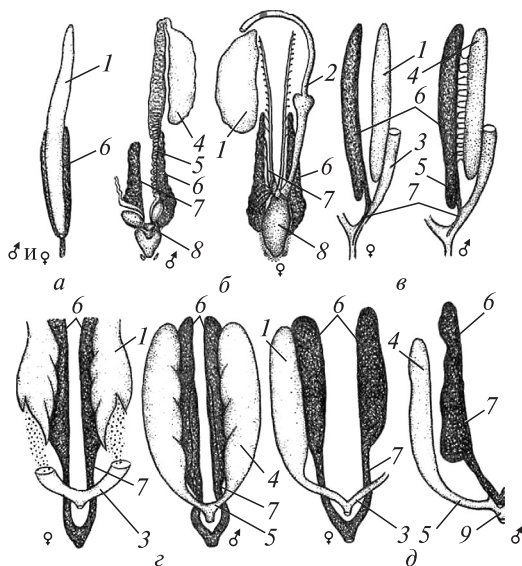


Рис. 18. Мочеполовая система круглоротых и некоторых рыб:

- а* — миноги; *б* — акулы; *в* — осетровые; *г* — лососевые;
д — костистые: 1 — яичник; 2 — яйцевод (мюллеров канал);
 3 — вторичный яйцевод; 4 — семенник; 5 — семяпровод;
 6 — почка; 7 — мочеточник; 8 — клоака; 9 — мочеполовой синус

тоничны, а у морских костистых гипотоничны. В связи с этим и осморегуляция у них осуществляется по-разному.

У морских хрящевых рыб изотоничность внутренней и внешней среды обеспечивается за счет удержания в крови и тканевых жидкостях мочевины и солей, в результате чего концентрация мочевины в крови у них достигает 2,0–2,5 %. Клубочковый аппарат почек развит хорошо, но наружу выводятся лишь излишки мочевины, солей и воды, поэтому количество выделяемой мочи невелико (2–50 мл на 1 кг массы тела в сутки). Для выведения избытка солей у этих рыб есть особая ректальная железа, открывающаяся в прямую кишку.

В связи с тем, что у пресноводных рыб осмотическое давление крови и тканевых жидкостей выше, чем в окружающей среде, вода проникает в организм через кожу, жабры, с пищей. Для предупреждения обводнения у них хорошо развит фильтрационный аппарат почек и выделяется большое количество мочи (50–300 мл на 1 кг массы тела в сутки). Потеря солей с мочой компенсируется активной реабсорбцией их в почечных канальцах и поглощением жабрами из воды (рис. 19).

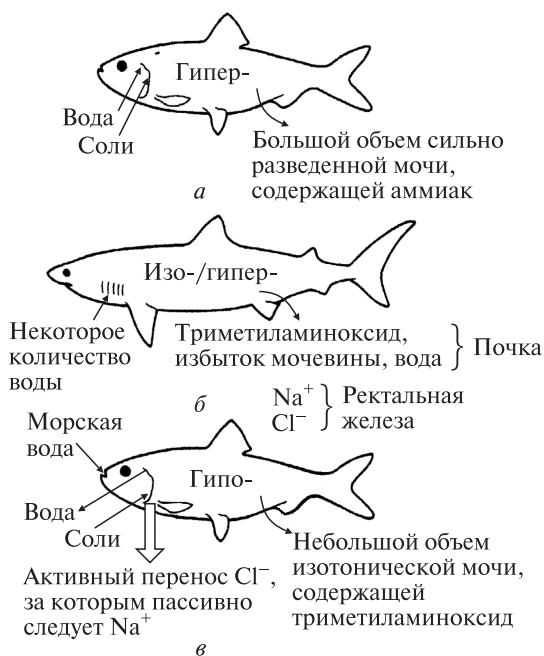


Рис. 19. Экскреция и осморегуляция у пресноводных костистых рыб (а), пластиножаберных (б) и морских костистых рыб (в)

Морские костистые рыбы живут в гипертонической среде, и вода выходит из организма через кожу, жабры, с мочой и фекалиями, поэтому во избежание иссушения эти рыбы пьют соленую воду, которая из кишечника всасывается в кровь.

Часть солей из кишечника удаляется с фекалиями, другая часть выводится секреторными (хлоридными) клетками жаберного аппарата, и таким образом в жидкостях тела поддерживается относительно небольшое осмотическое давление. Клубочковая фильтрация развита слабо, и почки выводят небольшое количество мочи (0,5–20 мл на 1 кг массы тела в сутки). У некоторых рыб в процессе эволюции клубочки исчезают совсем (морские иглы, морские черти).

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, поддерживая осмотическое давление крови и тканевых жидкостей на определенном уровне.

Воспроизводительная система. Состоит из половых желез — гонад и выводных протоков. Гонады у самок — это яичники, у самцов — семенники.

Наиболее примитивна воспроизводительная система у круглоротых. Гонады у них непарные, дольчатого строения, без выводных протоков, и зрелые половые продукты через разрывы стенок гонады попадают сначала в полость тела, а потом через половые поры поступают в мочеполовой синус и выбрасываются в воду. Оплодотворение у них наружное.

У хрящевых в связи с внутренним оплодотворением, яйцеживорождением, а у некоторых и живорождением воспроизводительная система устроена довольно сложно. У самок хрящевых, а также осетровых, двоякодышащих и некоторых костистых гонады обособлены от яйцеводов, роль которых у хрящевых выполняют мюллеровы каналы. Парные яйцеводы у хрящевых рыб открываются в полость тела непарной воронкой, которая находится на брюшной стороне центральной доли печени рядом с яичниками. Зрелые яйца через воронку попадают в яйцевод, где и происходит их оплодотворение (см. рис. 18).

В области передней части почек в яйцеводах располагаются скорлуповые железы, где яйцо покрывается сначала студенистой белковой оболочкой, а затем рогоподобной. На небольшом расстоянии от клоаки находятся особые расширения — матки, открывающиеся вместе с мочевым сосочком в клоаку.

У самцов хрящевых от семенников отходят семенные каналы, которые, пройдя через переднюю часть почек, попадают в вольфовы каналы. Эта часть почек выделительной функции не несет и представляет собой придаток семенника. Вольфовы каналы на ранних этапах развития выполняют роль мочеточников и семяпроводов, а в дальнейшем, когда появляются обособленные мочеточники, — только роль семяпроводов. Семяпроводы открываются в мочеполовой синус, который, в свою очередь, обращен в клоаку.

Мочеполовая система осетровых занимает промежуточное положение между хрящевыми и костистыми рыбами. У них сохраняются яйцеводы с воронками, которые, как и у двоякодышащих рыб, не гомологичны мюллеровым каналам, а развиваются за счет складки брюшины. Оба яйцевода, сливаясь вместе, 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 (см. рис. 18).

Костистым свойственно полное разделение половой и выделительной систем. Вольфовы каналы выполняют роль мочеточников, а мюллеровы полностью редуцированы. Половыми протоками служат особые короткие каналы, являющиеся задней удлиненной частью гонад. У лососевых, выюновых, щиповок и муриновых яйцеводов нет совсем, а яйца выпадают в полость тела и через половое отверстие выходят наружу. У корюшек сохраняются короткие яйцеводы.

У большинства рыб яичники парные, с внутренней полостью, в которую свешиваются яйценосные пластинки (рис. 20). Яичники бывают открытые и закрытые. Яичник открытого типа (незамкнутый) собственной полости не имеет (осетровые, лососевые). Созревшие яйца выпадают в полость тела, а затем через половое отверстие выводятся наружу. Яичники закрытого типа бывают двух видов: с боковой полостью (карповые) и с центральной (окуневые).

Семенники состоят из системы семенных канальцев, отходящих от его стенок и впадающих в общий выводной проток. В зависимости от формы семенника и расположения выводного протока различают

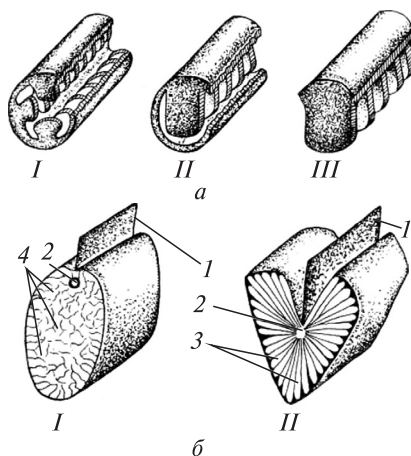


Рис. 20. Строение яичников и семенников рыб:

a — яичники: *I* — закрытого типа с центральной полостью;

II — закрытого типа с боковой полостью (в яичниках закрытого типа часть стенки удалена); *III* — открытого типа;

б — семенники: *I* — циприноидного типа (ацинозного);

II — перкоидного типа (радиального): *1* — мезорхий;

2 — семявыносящий проток; *3* — семенные каналы; *4* — ампулы

семенники циприноидного типа (карповые, осетровые, лососевые, сельдевые, сомовые, шуковые) и перкоидного (окуневые) (см. рис. 20). Поперечный срез семенника циприноидного типа округлый или овальный. Семенные каналцы сильно ветвятся и открываются в выводной проток, проходящий вдоль его верхней части. Такие семенники называются также ацинозными, так как участки семенных каналцев напоминают ампулы, пузырьки (ацинус — пузырек). Семенники перкоидного типа на поперечном срезе имеют форму треугольника с закругленными краями. Семенные каналцы располагаются радиально и почти не ветвятся. Выводной проток находится с верхней стороны семенника и глубоко погружен в его толщу. Такой тип семенника также называется радиальным.

2.10. Нервная система

С помощью нервной системы осуществляется связь организма с внешней средой и регулируется деятельность внутренних органов.

Нервную систему условно делят на **центральную** (головной и спинной мозг) и **периферическую** (нервы, отходящие от головного и спинного мозга). Периферическая нервная система подразделяется на соматическую и вегетативную.

Соматическая нервная система, представленная нервами, отходящими от спинного мозга, иннервирует поперечно полосатую мускулатуру и обеспечивает чувствительность тела.

Вегетативная нервная система, иннервирующая внутренние органы, состоит из нервов, отходящих от головного и спинного мозга, а также симпатической нервной системы, представленной двумя проходящими вдоль позвоночника стволами, соединяющимися со спинальными ганглиями.

Головной мозг очень мал, составляет, например, у щуки 1/300 объема тела. Как и у других позвоночных, головной мозг рыб состоит из пяти отделов: переднего, промежуточного, среднего, мозжечка и продолговатого мозга (рис. 21). Внутри отделов находятся полости, или мозговые желудочки.

В отличие от наземных позвоночных у рыб передний мозг представлен двумя полушариями с неполной перегородкой между ними и только одной полостью. Дно и бока переднего мозга состоят из нервного вещества. Крыша переднего мозга у большинства рыб эпителиальная, за исключением акул, у которых она состоит из нервной ткани.

Выросты переднего мозга образуют обонятельные доли (у хрящевых) и обонятельные луковицы (у костистых). Передний мозг является

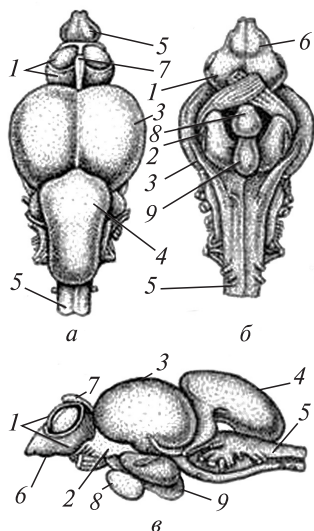


Рис. 21. Строение головного мозга:

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

центром обоняния, и размеры его в основном связаны со способностью рыбы к обонянию. Кроме того, передний мозг регулирует функции стайного поведения рыб. При разрушении этого отдела у рыб нарушается общение между собой, они теряют способность следовать за стаей.

Дно и боковые стенки промежуточного мозга состоят из мозговой ткани, а крыша — из тонкого слоя соединительной ткани. В нем различают три части: надбугровую (эпиталамус), среднюю, или бугровую (таламус), и подбугровую (гипоталамус).

Эпиталамус образует крышу промежуточного мозга, в задней его части находится небольшое утолщение из нервных клеток, на которых размещена надмозговая железа — эпифиз. У миног здесь расположены 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.

В гипоталамусе имеется ряд образований: воронка, составляющая дно промежуточного мозга, гипофиз, прилегающий к ней, и сосудистый мешочек, в котором образуется особая жидкость, заполняющая желудочки головного мозга.

Гипофиз — железа внутренней секреции.

От промежуточного мозга отходят зрительные нервы, которые образуют перекрест (хиазму) впереди воронки. Кроме того, этот отдел мозга является центром переключения возбуждений, которые поступают из всех отделов мозга, связанных с ним.

Средний мозг представлен массивным основанием и зрительными долями. Крыша его состоит из нервного вещества. Полость среднего мозга называется силвиевым водопроводом. Снизу средний мозг прикрыт воронкой промежуточного мозга. От среднего мозга отходят глазодвигательные нервы, поэтому он является зрительным центром, а также регулирует тонус мышц и равновесие тела.

Мозжечок, координирующий движения, связанные с плаванием и захватом добычи, состоит из нервного вещества и наибольшего развития достигает у подвижных рыб (акулы, тунцы). У малоподвижных рыб он очень мал (скаты). У миног мозжечок развит слабо и в самостоятельный отдел не выделяется. 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.

Дно и стенки продолговатого мозга состоят из нервной ткани, а крыша его образована тонкой эпителиальной пленкой. Внутри находится 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.

У круглоротых, например, хорошо развит передний мозг с обонятельными долями, слабо — средний мозг и недоразвит мозжечок. У акул хорошо развит передний мозг, крыша которого, в отличие от костных рыб, состоит из нервного вещества, также развиты мозжечок и продолговатый мозг. Так как у костистых пелагических подвижных рыб (скумбрии, летучие рыбы, лососи) хорошо развито зрение, то наиболее хорошо сформированы у них средний мозг и мозжечок. У прибрежных свободноплавающих рыб (морские собачки, морские окуни и др.) сильно развит передний мозг, нередко гроздевидного строения, и довольно хорошо — мозжечок и продолговатый мозг. При поисках пищи эти рыбы используют в основном органы обоняния и осязания.

У прибрежных донных рыб (звездочеты, морские черти, рыбы-уточки) сильно развит передний и продолговатый мозг, в то время как средний мозг и мозжечок невелики. Движения этих рыб ограничены, а пищу они отыскивают в основном при помощи органов обоняния и осязания.

От головного мозга у рыб отходит 10 пар нервов, в то время как у высших позвоночных — 12. Каждая пара имеет порядковый номер (I, II и т. д.) и собственное название.

I. Обонятельный нерв (*n. olfactorius*) отходит от переднего мозга. У хрящевых и у 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 (щуки, окуни).

II. Зрительный нерв (*n. opticus*) отходит от дна промежуточного мозга и образует перекрест — хиазму.

III. Глазодвигательный нерв (*n. oculomotorius*) отходит от дна среднего мозга.

IV. Блоковый нерв (*n. trochlearis*) иннервирует одну из глазных мышц. Начинается от крыши среднего мозга на границе с мозжечком. Все остальные нервы начинаются от продолговатого мозга.

V. Тройничный нерв (*n. trigeminus*) распадается на три ветви. Иннервирует кожу верхней части головы, выстилку ротовой полости, челюстную мускулатуру.

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

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

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

IX. Языкоглоточный нерв (*n. glossopharyngeus*) иннервирует первую жаберную дугу, слизистую оболочку глотки.

X. Блуждающий нерв (*n. vagus*) имеет много ветвей. Иннервирует жабры, внутренние органы.

Спинной мозг лентовидной формы, расположен над осевым скелетом в спинномозговом канале. В центре спинного мозга проходит канал — неврочель, продолжение желудочка головного мозга. Центральная часть спинного мозга состоит из серого вещества, периферическая — из белого. Спинной мозг при помощи нервных волокон связан с различными отделами головного мозга, осуществляет передачу возбуждений нервных импульсов, а также является центром безусловных двигательных рефлексов.

Спинной мозг имеет сегментное строение. От каждого сегмента, число которых соответствует количеству позвонков, с двух сторон отходят нервы. Спинномозговой нерв образуется путем слияния двух коreshков: спинного чувствующего и брюшного двигательного. Кроме того, спинномозговые нервы образуют плечевое и пояснично-крестцовое сплетения, иннервирующие грудные и брюшные плавники.

2.11. Органы чувств

Органы химической рецепции. Органы химической рецепции, включающие органы обоняния и химической необонятельной рецепции, необходимы для получения информации о веществах, растворенных в воде, и вкусе пищи.

Органы обоняния. Находятся в носовой полости. Обычно у рыб парные носовые отверстия — ноздри (у круглоротых одна ноздря непарная) — неполной складкой делятся на два: переднее входное и заднее выходное, хотя у некоторых (терпуги, бельдюги, колюшки и др.) с каждой стороны имеется по одному отверстию. Сам орган представляет собой обонятельный мешок, выстланный слизистой оболочкой, которая образует фигурные складки — розетки разной формы и величины (рис. 22).

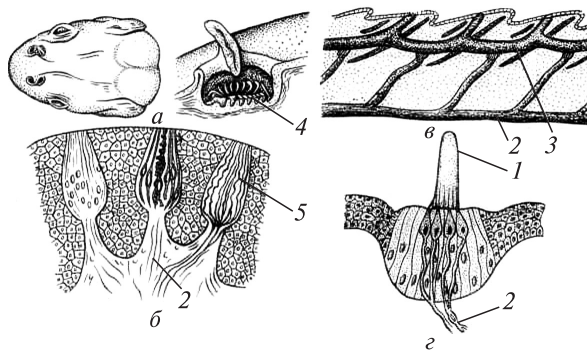


Рис. 22. Органы чувств рыб:

- а* — орган обоняния; *б* — орган вкуса; *в* — боковая линия;
г — невромаст: 1 — купула; 2 — нерв; 3 — канал боковой линии;
 4 — обонятельная розетка; 5 — вкусовая почка

У миксин непарный орган обоняния сообщается с глоткой, у миног — нет. У них ноздря ведет в длинный канал, задняя стенка которого образует расширение — обонятельную капсулу с чувствительными

клетками. Канал продолжается до начала хорды, образуя питуитарный вырост. В верхней части этого выроста имеется затянутое тонкой перепонкой отверстие, через которое в него вдается гипофиз, поэтому обонятельный канал называют также назогипофизарным. Движение воды в обонятельной капсуле осуществляется за счет питуитарного выроста, выполняющего роль пипетки, а сокращение и расширение этого выроста происходят за счет движения жаберных мешков.

У хрящевых ноздри парные и обычно находятся на брюшной стороне рыла. У всех рыб, за исключением двоякодышащих, ноздри с полостью глотки не сообщаются.

Степень развития органов обоняния позволяет подразделить рыб на микро- и макросматиков. У микросматиков органы обоняния развиты слабо, а пищу они добывают в основном при помощи органов зрения (дневные хищники). У макросматиков (акулы, проходные лососевые, ночные хищники — налимы, речной угорь и др.) органы обоняния являются ведущими среди других органов чувств. Эти рыбы очень чувствительны к запахам. Обонятельные мешки у них большие, а обонятельные розетки с многочисленными складками. У мирных стайных рыб обоняние и зрение развиты одинаково.

К органам обоняния подходят не только обонятельные нервы, отходящие от переднего мозга, но и волокна тройничного нерва, как и у высших позвоночных животных.

При помощи органов обоняния рыбы способны находить пищу, осуществлять контакты между особями одного вида, различая их пол, состояние (стресс, смерть), распознавать виды рыб, водных беспозвоночных и растений, ориентироваться во время миграций. Акулы, например, могут распознавать запах крови на расстоянии до 2 км, молниеносно собираясь у жертвы. Речной угорь реагирует на запах фенилэтилового спирта в ничтожной концентрации $3-10^{-20}$ (в таком случае количество этого вещества в обонятельных мешках составляет всего 2–3 молекулы).

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

Органы обоняния играют большую роль во время миграции рыб. Лососевые, например, «запоминают» запах реки или ручья (запах дома — homing), в которых они выклюнулись из икринки, и после нагула в море возвращаются для размножения в родной водоем.

Органы химической необонятельной рецепции. Воспринимают вкусовые ощущения и общие химические раздражения, т. е. информацию

о солености, активной реакции среды (рН), содержании углекислоты и другую, и представлены: вкусовыми почками, являющимися окончаниями лицевого (VII) (на коже, усиках), языкоглоточного (IX) и блуждающего (X) (в ротовой полости, на жабрах) нервов; клубковидными и кустиковидными клетками, принадлежащими блуждающему (X) и тройничному нервам (V), а также веретеновидными клетками, являющимися окончаниями спинномозговых нервов; свободными нервными окончаниями тройничного (V), блуждающего (X) и спинномозговых нервов. Центр химической необонятельной рецепции находится в продолговатом мозгу.

Вкусовые почки. Расположены в полости рта, на усиках, жабрах, голове, лучах плавников, поверхности тела. Количество их на теле рыбы зависит от способа добывания пищи. Например, лещ, морской налим, сомик-кошка с большим количеством вкусовых почек на поверхности тела разыскивают пищу в основном при помощи вкусовых рецепторов.

Рыбы способны воспринимать различные оттенки вкуса — сладкое, горькое, соленое, кислое. Чувствительность их к некоторым веществам во много раз превышает способность человека воспринимать оттенки вкуса (к поваренной соли в 205 раз, хинину в 24 раза, фруктозе в 2,6 раза). Они воспринимают разницу в солености всего на 0,03 ‰, а рН на 0,05—0,07.

Кожные органы чувств. Рыбы, как и другие позвоночные животные, способны воспринимать различные ощущения с помощью рецепторов кожи: тактильные (прикосновение, давление), болевые, температурные. Осязательных точек особенно много на голове, усиках и плавниках. Вследствие низкого уровня развития нервной системы болевая чувствительность у рыб невысока, но на изменения температуры они остро реагируют. Даже небольшие отклонения температуры воды от обычной могут изменить пути миграций рыб, сроки нереста, быстрое ее понижение вызывает у них простуду и может привести к гибели.

Электрические рецепторы и электрические органы рыб. Одним из каналов общения рыб является электрический, так как практически все рыбы способны излучать и воспринимать электрические импульсы.

По силе и характеру вырабатываемых электрических импульсов рыб разделяют на сильно-, слабо- и неэлектрических.

Сильноэлектрическими являются электрические сом, угорь, скат; слабоэлектрическими — мормиры, гимнарх, гимнот и др.; неэлектрическими — большинство других рыб. Представители двух первых групп обладают специализированными электрическими органами.

Неэлектрические рыбы специальных электрических органов не имеют, а создаваемые ими слабые электрические импульсы (100–200 мкВ) образуются в результате нервно-мышечной деятельности.

Органы зрения. У большинства рыб глаза являются основными органами чувств, при помощи которых они ориентируются, добывают пищу, распознают особей своего вида и врагов.

В связи с жизнью в воде, где нет яркого освещения, глаза у рыб устроены своеобразно, и у разных видов связаны с условиями обитания. Хрусталик глаз шаровидный, а роговица плоская. Зрачок у многих пресноводных неподвижен, в то время как у некоторых видов (угри, камбалы, звездочеты, хрящевые) может сужаться и расширяться. Глаза большинства рыб не имеют век, лишь у некоторых акул есть мигательная перепонка, а у кефалей и некоторых сельдей развиваются жировые веки. Аккомодация осуществляется не путем изменения кривизны хрусталика, а перемещением самого хрусталика (рис. 23).

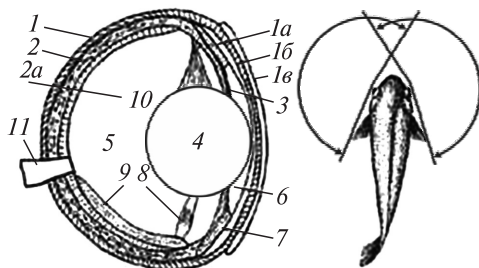


Рис. 23. Орган зрения рыб и поле зрения:

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

У большинства рыб глаза расположены по бокам головы и зрение монокулярное, т. е. каждый глаз видит самостоятельно. У многих рыб хрусталик выступает из отверстия зрачка, что значительно увеличивает поле зрения. У форели, например, угол зрения по вертикали составляет 150° (у человека – 134°), по горизонтали – 160–170° (у человека – 154°). Спереди монокулярное зрение каждого глаза перекрывается, и образуется бинокулярное, которое очень невелико – всего 15–30°. Основным недостатком монокулярного зрения – неточная оценка расстояния.

Для рыб характерна подвижность глаз, которые в основном двигаются согласованно, но у некоторых видов (камбалы, зеленушка) – не-

зависимо друг от друга. Наибольшей подвижностью глаз отличаются хищники.

Острота зрения у рыб различна, хотя по сравнению с наземными животными они довольно близоруки. Так, речной окунь очень мелкие объекты размером 0,1 мм видит лишь на расстоянии 5,5 см, размером 1 мм — на расстоянии 55 см, размером 10 мм — на расстоянии 5,6 м. Обычно рыбы видят предметы на расстоянии не более 10–15 м. Наиболее дальнозоркими являются хрящевые, что обусловлено способностью их глаза сужать и расширять зрачок, что увеличивает остроту зрения.

Органы чувств системы боковой линии. Органы чувств системы боковой линии, или сейсмосенсорная система, развиваются только у рыб и земноводных. Среди них различают «обычные» органы и ампулярные.

«Обычный» орган — это «чувствующая почка», или невромаст, представляющий собой комплекс чувствительных клеток с волосками на конце (см. рис. 22). Невромаст у многих рыб образует студенистый выступ — купулу, куда входят волоски чувствительных клеток. Купулы легко колеблются под действием токов воды. Невромасты могут находиться на поверхности тела, в ямках, открытых бороздках, кожных каналах. Они позволяют рыбам ориентироваться в окружающей среде, улавливая токи воды, и воспринимать звуки низких частот.

У круглоротых и некоторых рыб органы чувств системы боковой линии устроены очень примитивно. У миног это мелкие светлые бугорки на коже, особенно многочисленные на голове, а на туловище расположенные в несколько рядов. В каждом бугорке имеется желобок, на дне которого и находится «чувствующая» почка.

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 видоизменной плакоидной чешуей (у электрических скатов); спиракулярные органы, представленные невромастами, расположенными на передней поверхности брызгальца; ампулы Лоренцини.

У осетровых имеются невромасты, расположенные в каналах и коротких костных трубочках кожи, и спиракулярный орган, а ампулы Лоренцини заменены чувствительными ямками.

У большинства костистых рыб невромасты находятся в замкнутых каналах, которые тянутся вдоль туловища, образуя боковую линию, и заходят на голову, создавая довольно сложную систему. Кроме того, невромасты встречаются и на поверхности тела открыто (у голяна).

Ампулярные органы, называемые еще ампулами Лоренцини, есть только у пластинчатожаберных и служат электрорецепторами. Они имеют вид трубочек, заполненных желеобразным веществом, и заканчиваются на поверхности кожи небольшими отверстиями.

2.12. Железы внутренней секреции

Железы внутренней секреции, или эндокринные, не имеют выводных протоков, выделяемые ими гормоны разносятся вместе с кровью по организму. Такая система носит название гуморальной. Железы внутренней секреции оказывают влияние на обмен веществ, процессы осморегуляции, развитие половых клеток и др. Эндокринная система рыб представлена щитовидной железой, адrenaловой железой, гипофизом, каудальной нейросекторной системой, эпифизом и половыми железами.

Щитовидная железа. Бывает разной формы и располагается вблизи брюшной аорты. У большинства костистых рыб она представлена несколькими островками. Регулирует развитие (метаморфоз), влияет на обмен веществ и поведение рыб.

Адреналовая железа и тельца Станниуса. Комплекс интерреналовых хроматиновых клеток. У костистых рыб железа располагается в области головной почки и служит аналогом надпочечников. Ткань выделяет половые гормоны, глюкокортикостероиды и минералкортикостероиды, оказывающие влияние на обмен белков и углеводов и стимулирующие половое поведение.

Кроме того, у костистых имеются так называемые тельца Станниуса, расположенные в туловищной почке. Предполагается, что они играют роль в процессе осморегуляции.

Гипофиз. Расположен у дна промежуточного мозга и состоит из двух частей: аденогипофиза и нейрогипофиза. Гормоны гипофиза участвуют в процессе осморегуляции, оказывают влияние на рост, изменение окраски, регулируют работу других желез внутренней секреции. Гонадотропный гормон регулирует созревание половых клеток.

Каудальная нейросекторная система (урогипофиз). Локализована в хвостовом отсеке спинного мозга. Участвует в процессе осморегуляции, возможно, в регуляции кровяного давления и процесса размножения.

Эпифиз. Верхний мозговой придаток, представляющий собой вырост крыши промежуточного мозга. Вырабатывает гормоны, ответственные за сужение мелких артерий (побледнение), перистальтику кишечника, участвует в минеральном обмене.

Половые железы. Помимо половых клеток, вырабатывают половые гормоны, способствуют развитию вторичных половых признаков, брачной окраски, проявления заботы о потомстве.

3. РОСТ И ВОЗРАСТ РЫБ

Рост — процесс, свойственный не только рыбам, но и другим животным организмам, заключающийся в увеличении размеров и накоплении массы тела при постоянной ее смене. Это результат потребления пищи, ее усвоения и построения из нее тела организма.

Процесс роста видоспецифичен, он является видовым приспособлением, обеспечивающим единство вида и среды. Медленный рост и малые размеры особей позволяют существовать многочисленной популяции при сравнительно ограниченных кормовых ресурсах. Быстрый рост и крупные размеры обеспечивают особям защиту от врагов, но это возможно только при наличии богатой кормовой базы и ограничивает численность популяции.

Характер роста рыб — это видовое приспособление, направленное на регулирование численности и биомассы популяции и темпа ее воспроизводства в пределах ареала в связи с изменением обеспеченности пищей.

При прочих равных условиях малые размеры особей вида позволяют существовать многочисленной популяции, но способствуют усилению выедания их хищниками. В свою очередь, высокий темп роста и крупные размеры рыб значительно ослабляют воздействие хищников, но для накопления численности им необходима большая и разнообразная кормовая база.

Современная организация рыбного хозяйства немыслима без знания основных закономерностей роста рыб и динамики накопления общей биомассы популяции. По величине годового прироста можно судить о характере условий среды. Предельные размеры и продолжительность жизни рыб разнообразны. Одни виды имеют малую продолжительность жизни и размеры, другие доживают до 25–30 лет и способны накапливать довольно большую массу тела. В ихтиофауне Беларуси самые маленькие размеры имеют колюшки (5–6 см) и верховки (6–8 см).

Самой крупной рыбой считается европейский сом, способный достигать двух и более метров и 100 кг массы.

Предельный возраст специфичен для каждого вида рыб, он может меняться в связи с изменениями обеспеченности пищей и возраста полового созревания. Гибель особей от старости в определенном возрасте — видовое приспособление. Таким же является и разная продолжительность жизни самцов и самок. Средний и предельный возраст хищников обычно выше, чем бенто- и планктофагов. Более короткая продолжительность жизни обычно свойственна планктоядным рыбам. Продолжительность жизни рыб низких широт в среднем меньше, чем в высоких, а в пределах одного вида в южных популяциях короче, чем в северных, у проходных рыб жизненный цикл обычно длиннее, чем у жилых.

В пределах ихтиофауны Беларуси к группе рыб с коротким жизненным циклом можно отнести колюшку, верховку, снетка (2–3 года), ряпушку (4) и ерша (4–5 лет), прочие виды в основной массе относятся к рыбам со средней продолжительностью жизни.

Известно, что рыбы растут в течении всей жизни, но рост их происходит неравномерно. Наибольшие показатели линейного роста отмечаются на первых годах жизни, до наступления половой зрелости. У старшевозрастных рыб линейный рост замедляется, а в предельных возрастах становится и вовсе незначительным.

Рост рыб в течение года неравномерен. Наиболее быстрый темп характерен для периода интенсивного питания, что для большинства видов — обитателей умеренной зоны Северного и Южного полушарий — соответствует теплоте времени года. Наиболее медленно рыбы растут или практически прекращают расти в период гидрологической зимы. Темп роста рыб одной и той же популяции, а соответственно, и время наступления половой зрелости, могут существенно изменяться под влиянием различных абиотических и биотических факторов. К последним кроме температуры относятся гидрологический и гидрохимический режимы, состояние кормовой базы, численность поколений, болезни и т. д.

Наиболее значимое влияние на скорость роста рыб оказывают условия внешней среды: температура, освещенность, кислородный режим, количество и доступность корма, а также плотность на единицу площади. Каждой рыбе и ее физиологическому состоянию свойственны оптимальные температуры, при которых наиболее интенсивно происходит процесс обмена веществ и, как следствие, быстрый рост. Наибольшее значение имеет количество корма, его доступность и условия питания. Рост рыб одного и того же вида в различных водоемах, отдельных попу-

лящих и даже различных поколениях нередко различается. Это объясняется различием в периодах откорма климатических условий, количества и качества пищи, численности популяций в отдельные годы и др.

Как отмечалось выше, наиболее быстрый рост в длину (линейный рост) происходит у рыб до наступления половой зрелости. Это важное приспособление, обеспечивающее рыбе выход из-под воздействия хищников. Как известно, мелкие рыбы более доступны для хищников, чем крупные. В период до достижения половой зрелости рост рыб наиболее тесно связан с обеспеченностью пищей и, следовательно, подвержен большим колебаниям. После достижения половой зрелости значительная часть энергии пищи, потребленной рыбой, идет уже не на белковый (соматический) рост, а на обеспечение нереста и зимовки (генеративный рост и жиронакопление). Меняется соотношение продуцирующего и поддерживающего кормов в сторону увеличения относительной доли поддерживающего корма. В период физиологической старости линейный рост рыб почти прекращается, величины роста снижаются, основная пища используется как поддерживающий корм и лишь иногда идет на жиронакопление, главным образом у зимующих рыб. Старые особи являются своего рода биологическим резервом, который при благоприятных условиях позволяет повысить продуктивность популяции, а при неблагоприятных они гибнут первыми, высвобождая кормовую базу для более молодых.

Рост, как и каждое видовое свойство, имеет свою специфику у разных групп рыб. У мирных рыб (карповые, сиговые и многие другие) он наиболее изменчив до достижения половозрелости. В этот период его изменения очень тесно связаны с величиной кормовой базы, а точнее, с обеспеченностью пищей. У хищников (окунь, щука) темп роста варьирует мало, что, видимо, связано со способностью питаться собственной молодью (каннибализмом).

Величина кормовой базы и ее изменения вносят существенные коррективы в темп роста рыб. При увеличении кормности водоема рост ускоряется, а при снижении — замедляется. Изменчивость роста в популяции также меняется в связи с изменениями обеспеченности пищей. Рост изменчивости при ухудшении условий нагула приводит к расширению кормовой базы и увеличению возрастного ряда впервые созревающих особей. При повышении обеспеченности пищей изменчивость размеров одновозрастных рыб уменьшается, а возрастной ряд впервые созревающих рыб сокращается. Смежные поколения также оказывают влияние на рост в популяции. Мощные поколения обычно затормаживают рост не только последующего, но и предыдущего поколения. Это является одним из механизмов саморегулирования популяции

на определенный режим воспроизводства в меняющихся условиях жизни. Хищники в основном выедают тугорослых, ослабленных и больных особей, осуществляя таким образом отбор уцелевших особей на увеличение темпа роста. При этом чем выше «пресс» хищников, тем выше обеспеченность пищей и темп роста оставшихся особей. Изменения темпа роста, определяемые обеспеченностью пищей связаны с разной интенсивностью выедания хищниками. В пределах одной популяции быстрее растущие особи раньше созревают и обычно раньше начинают стареть и умирать.

Поскольку температура является также определяющим фактором, то ее изменения в ту или иную сторону от оптимальной сказываются на темпе роста неполовозрелой рыбы. Температура влияет не только на характер роста рыб. В ряду случаев она выступает как «сигнальный» фактор. Опускание температуры ниже определенного уровня приводит к прекращению белкового роста и началу процесса жиронакопления. В данном случае перестройка обмена в связи с изменением температуры есть приспособительная реакция, обеспечивающая подготовку к зиме.

В связи с расходом энергии пищи на рост у молоди практически не происходит накопление жиров, что принуждает к питанию круглый год. Это же свойственно многим холодноводным видам и хищникам (например, щуке). У этих рыб замедление линейного роста в первую очередь связано с периодом созревания гонад и в меньшей степени — с изменением температуры.

У большинства видов рыб половая зрелость наступает после достижения определенных размеров, а не возраста. Чем быстрее растет рыба, тем в более раннем возрасте она достигает половой зрелости. Однако в определенных условиях при низкой обеспеченности пищей и изменении ее качественного состава могут образовываться и карликовые скороспелые формы. Примером таких форм могут служить жилые популяции форели, тугорослые формы плотвы, леща, сазана, караса и др. Во многих случаях эти формы могут более или менее регулярно воспроизводиться от быстрорастущих форм.

С линейным ростом рыбы тесно связана динамика ее жирности и упитанности. При сравнении упитанности одного и того же вида принято использовать отношение массы (W) к кубу длины тела (L). Чем эта величина больше, тем рыба считается упитаннее. Для математического выражения величины упитанности применяют формулу, предложенную Т. Фультоном (Т. Fulton, 1902):

$$Q_{\Phi} = \frac{W}{L^3} 100.$$

Ф. Кларк (F. Clark, 1928) предложила в этой формуле использовать массу тела без внутренностей ($W - w$), что позволяет устранить влияние массы гонад и съеденной пищи:

$$Q_k = \frac{W - w}{L^3} 100.$$

Пользуясь коэффициентом упитанности Фультона, удастся выявить сезонные изменения упитанности рыбы, изменения в зависимости от возраста и пола, отличие в упитанности одного вида из разных водоемов, что может служить одним из показателей продуктивности водоема (то же и по Кларк).

Значение определения возраста рыб. Рост рыб идет неравномерно как в течение года, так и в процессе онтогенеза. Неравномерность роста в разные сезоны года связана с образованием на элементах скелета — чешуе, отолитах, плоские кости — позвонки, жаберная крышка, лучах плавников — так называемых годовых колец, отражающих ритмику обменных процессов в организме рыб в течение года и всей жизни. Первое указание на то, что годовые кольца соответствуют периодам замедления и ускорения роста рыб и по ним можно определить возраст, принадлежит голландскому естествоиспытателю Антони ван Левенгуку (1716). В 1898 г. немецкий ученый-ихтиолог С. Гоффбауер описал структуру чешуи карпа и указал на возможность определения возраста по образующимся на ней годовым кольцам.

Только в начале XX в. в связи с развитием промыслово-ихтиологических исследований определение возраста становится необходимым для решения научных и практических задач рыбного хозяйства.

Наиболее отчетливо годовые кольца заметны на костной чешуе, когда в падающем свете они кажутся более светлыми, а в проходящем — более темными. Образование годового кольца на чешуе обычно приходится на начало нового периода роста: у неполовозрелых особей это, как правило, начало сезона нагула; у половозрелых, у которых рост в длину начинается не с началом сезона, к концу лета. Это связано с тем, что в организме половозрелых рыб сначала идет процесс накопления резервных веществ и линейного роста практически не происходит, а затем при достижении определенной упитанности процесс жиронакопления прекращается или замедляется и интенсифицируется белковый рост. У неполовозрелых рыб на белковый рост используются основные пищевые ресурсы.

Образование годовых колец в большей степени связано с ритмикой обменных процессов в теле рыбы, чем непосредственно с изменениями

температуры воды. Тот факт, что годовые кольца образуются не только под влиянием температурного воздействия, подтверждается наличием годовых меток на чешуе и костях тропических рыб.

Определение возраста проводят по различным элементам (чешуя, кости, отолиты). Определение возраста производят только по костной чешуе (костистые). Плакоидная и ганоидная чешуя для этих целей непригодны.

Строение чешуи. Чешуя — усеченная пирамида, только очень плоская, новые слои (более широкие) растут снизу (от тела). На покровном слое чешуи образуются склериты, или валики. Их ширина и расстояние между ними оказываются то широким (в период интенсивного роста рыб), то узким (в период медленного роста). Таким образом, на чешуе образуются широкие и узкие зоны роста. Внешняя граница сближенных склеритов, так называемая суженная зона роста, рассматривается как годовое кольцо. У большинства рыб годовое кольцо образуется весной.

Периоды ускоренного и замедленного роста рыб, зависящие от их физиологического состояния, связаны не только с температурой, но и с ходом их жизненного цикла (миграции, нерест), поэтому у тропических рыб также имеются годовые кольца на чешуе.

На костях (плоские кости жаберной крышки, колючие лучи плавников, позвонки) и отолитах (известковые образования среднего уха) у рыб, как и на чешуе, образуются наслоения, соответствующие годовым циклам жизни. Кости и отолиты используются в качестве контроля при определении возраста или тогда, когда использование чешуи невозможно или затруднено (сомы, осетровые, тюльки, угри).

Изучение особенностей роста в течение жизни рыбы невозможно без учета закономерностей их индивидуального развития.

В жизненный цикл рыб входят следующие периоды:

- эмбриональный — от момента оплодотворения до перехода на внешнее питание. Эмбрион живет за счет запаса желтка в икринке;
- личиночный — с момента перехода на смешанное питание (не только желтком, но и за счет внешнего корма);
- неполовозрелого организма — внешний облик близок ко взрослому организму, но половые органы недоразвиты;
- взрослого организма — рыба достигла половой зрелости и способна воспроизводить себе подобных;
- старости — половая функция затухает, рост в длину практически прекращается.

Возрастные группы. Весьма существен вопрос об обозначении отдельных возрастных групп. Совокупность рыб одного возраста образу-

ет возрастную группу, которая обозначается соответствующим образом. Принято выделять следующие возрастные группы:

- предличинка, или свободный эмбрион, — с момента выклева эмбриона из оболочки и до почти полного рассасывания желточного мешка;
- личинка — с момента перехода на смешанное питание и до начала закладки чешуи;
- малек — рыба первого года жизни, тело утратило личиночные признаки и уже покрыто чешуей, по внешнему виду начинает напоминать взрослую особь;
- сеголеток — рыба данного года рождения, обозначается знаком 0+, в первой половине года называется мальком. Знаком плюс обозначают начало прироста следующего года;
- годовик — перезимовавший сеголеток, в первой половине года обозначается 1;
- двухлеток — рыба, прожившая два вегетационных сезона, т. е. годовик, доживший до второй половины лета, обозначается 1+ и т. д.

Однако относительная характеристика роста рыб, позволяя определить возраст наибольшего прироста ихтиомассы, не отражает специфическую для каждого вида абсолютную скорость роста, определяющую степень хозяйственной значимости того или иного вида, поэтому в практических целях больший интерес представляет сопоставление абсолютного роста рыб по годам и с другими видами. По весовому темпу роста рыб Беларуси можно разделить на ряд групп, каждая из которых имеет различное хозяйственное значение (П. И. Жуков, 1968).

Группа с очень быстрым темпом роста. В нее входят в основном хищные (щука, судак, сом, форель), достигающие к 3-летнему возрасту массы 500 г и более, а к 6-летнему — 1–2,5 кг и более, и некоторые из бентофагов (каarp, сиг, серебряный карась), которые при благоприятных условиях достигают к 3-летнему возрасту массы 500 г. В основном все они — ценные промысловые виды, но численность хищников в зависимости от целей требует регулирования.

Группа с высоким темпом роста. Представлена в основном бентофагами (лещ, язь, усач), достигающими массы 500 г и более к 6-летнему возрасту. Это также рыбы основного промыслового комплекса и подлежат безусловной охране.

Группа со средним темпом роста. В нее входит большая группа бентофагов (сырть, голавль, линь, карась), планктофагов (ряпушка, синец, чехонь) и некоторые хищники (налим, угорь). Средняя масса большинства этих видов к 6-летнему возрасту достигает 300–500 г, но в отдельных водоемах может быть и выше.

При ориентации ведения хозяйства на ценных бентофагов многие виды из этой группы могут вступать с ними в конкурентные отношения и поэтому нежелательны и требуют регулирования численности.

Группа с медленным ростом. Самая многочисленная группа рыб белорусских водоемов. В нее входят часть бентофагов (густера, ерш, елец, пескарь), плотва и окунь большинства водоемов и такие непромысловые виды, как верховка, колюшка и др. Больших размеров эти рыбы не достигают, только отдельные экземпляры красноперки, плотвы, густеры и окуня могут достигать массы 800–1000 г в возрасте 11–13 лет. Максимальный же прирост массы даже в старшевозрастных группах не превышает 60–90 г в год.

Основные периоды онтогенеза рыб. Жизненный цикл рыб от момента оплодотворения до естественной смерти распадается на определенные периоды, каждый из которых имеет свои морфологические и физиологические особенности.

Выделяют следующие периоды:

- эмбриональный (зародышевый) — эндогенное питание — от оплодотворения до перехода на экзогенное питание. Эмбрион живет за счет запаса желтка в икринке;

- личиночный — с момента перехода на смешанное питание (не только желтком, но и за счет внешнего корма) до полностью экзогенного питания. Личиночные признаки и органы сохраняются;

- неполовозрелого организма, на начальном этапе мальковый — по внешнему строению напоминают взрослую рыбу, закладка чешуи; затем ювенальный — период усиленного роста и развития половых желез;

- взрослого организма — с момента наступления половой зрелости. Полностью сформированный организм, рыба достигла половой зрелости и способна воспроизводить себе подобных;

- старческий — половая функция затухает, замедление темпов роста или практически полное его прекращение. Рыбы не размножаются.

Поскольку периоды довольно большие по времени, они делятся на этапы развития, а этапы на стадии. Под *этапами* понимают интервалы в развитии организма, когда происходят медленные изменения в строении, функциях, поведении. При накоплении таких изменений организм переходит в качественно иное состояние на другой этап. Теория этапности развития рыб предложена В. В. Васнецовым (1947, 1953). При переходе с одного этапа развития на другой меняется как форма тела (личинки-мальки — взрослая особь), так и характер органов чувств, способ движения, характер пищи и т. п., т. е. условия жизни изменяются взаимосвязано со строением и образом жизни развива-

ющейся рыбы. Продолжительность этапов вначале короткая (от часов до нескольких суток), у взрослых рыб может измеряться годами.

Стадиями называют незначительные морфофизиологические изменения, отражающие отдельные моменты развития организма.

У рыб различают три типа онтогенеза:

- непрямой — характеризуется наличием личиночного периода, со временем происходит метаморфоз и рыба приобретает черты взрослого организма (угри, камбалы, многие карповые и т. п.);

- прямой — из яйцевой оболочки выходят особи с признаками малька, но еще имеющие желточный мешок и сразу переходящие на экзогенное питание, у яйцекладущих развитие происходит внутри яйцевой оболочки, у живородящих отсутствие личиночного периода обусловлено развитием в организме самки (некоторые карпозубые и морские окуни, хрящевые);

- переходный — характеризуется наличием ряда ювенильных признаков у особей в начале экзогенного питания (лососевые рыбы).

Методы изучения роста рыб. Закономерности роста рыб имеют важное теоретическое значение для повышения рыбопродуктивности водоемов, поскольку позволяют планировать ведение рыболовства, основываясь на эксплуатации тех возрастных групп, которые дают наибольшую биомассу.

Характер роста рыбы изучают при проведении систематических взвешиваний и измерений. Измерение личинок и мальков на ранних стадиях развития проводят с помощью окуляр-микрометра. Более крупную молодь измеряют штангенциркулем. Для измерения крупной рыбы пользуются линейкой, мерной лентой или измерительной доской. Взвешивание рыбы ведут на торзионных, технических и других весах.

По данным систематических измерений можно найти скорость роста, которая определяется в абсолютных или относительных величинах.

Скорость роста в величинах абсолютного прироста может быть выражена формулой

$$A = \frac{v_2 - v_1}{t_2 - t_1},$$

где v — размер или масса рыбы; t — время наблюдения.

Для суждения о сравнительной скорости роста вычисляют относительный прирост, или относительную скорость роста, что позволяет судить об интенсивности процесса роста:

$$R = \frac{(v_2 - v_1)100\%}{0,5(v_2 + v_1)}.$$

По данной формуле относительную скорость роста определяют как отношение величины прироста к величине рыбы, средней между начальной и конечной за принятый промежуток измерения. С увеличением возраста рыбы (до определенного возраста) относительная скорость роста (массы) постепенно снижается, а абсолютного прироста — возрастает.

Например максимальный среднесуточный прирост массы карпа отмечен в возрасте 3—5 лет, а относительная скорость — в личиночной стадии.

Темп роста оценивают также по удельной скорости роста (И. И. Шмальгаузен, 1928):

$$C = (\ln y_n - \ln y_0) / (t_n - t_0),$$

где y_0 — длина (масса) рыбы в момент времени t_0 ; y_n — длина (масса) рыбы в момент времени t_n .

При ведении рыбного хозяйства необходимо знать возраст отдельных особей и возрастной состав стада рыб. Если в условиях прудового хозяйства возраст рыб достаточно известен, то на естественных водоемах возникает необходимость его определения, что имеет важное значение для рационального использования водоема.

В настоящее время применяют в основном два метода определения возраста рыб:

- метод анализа размерного состава (метод Петерсена);
- метод, основанный на подсчете элементов (кольца, зоны, слои) регистрирующих структур (чешуя, кости, отоциты).

В первом случае возраст определяют на основе групп рыб, отличающихся своими размерами. Суммарной кривой длин рыб обычно свойственны несколько вершин, каждая из которых соответствует возрастной группе. Недостаток — размерные ряды часто заходят друг за друга и сглаживают картину. У особей старших групп часто не наблюдается многовершинного характера.

Для определения возраста по чешуе пробу берут под основанием первого спинного плавника выше боковой линии. У рыб, не имеющих чешуи, определение ведут по плоским костям (жаберная крышка) или спилам костных лучей плавников.

Наличие на костях и чешуе рыб годовых отметок позволяет путем соответствующих вычислений установить рост рыбы за прошедшие годы жизни. Способ основан на закономерности, заключающейся в том, что рост чешуи пропорционален росту рыбы в длину (рис. 24).

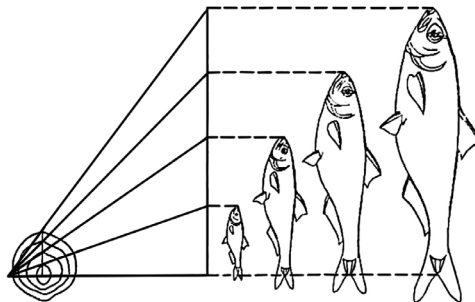


Рис. 24. Соотношение между скоростью роста рыбы и роста ее чешуи (принцип прямолинейной зависимости, положенный в основу формулы Эйнара Леа)

Зная длину всей чешуи, ее длину за данный год и всю длину рыбы, можно определить прирост за изучаемый год. Для этого можно воспользоваться формулой Эйнара Леа:

$$L_n = \frac{V_n}{V} L,$$

где L_n — длина рыбы за год; L — длина рыбы; V_n — длина чешуи за расчетный год; V — длина всей чешуи.

Поскольку чешуя закладывается по достижении определенной длины, могут наблюдаться несоответствия в расчетах, получившие название «эффект Розы Ли». Расчет в таком случае рекомендуется вести по формуле

$$L_n = \frac{V_n (L - 1)}{V + 1},$$

где L — длина рыбы до закладки чешуи.

Дальнейшее изучение метода Леа принадлежит английскому математику К. Шериф, которая пришла к выводу о параболической зависимости между ростом рыбы и ростом чешуи, выражаемой уравнением

$$L = a + bV - cV^2,$$

где L и V — длина рыбы и чешуи; a , b , c — параметры, находимые по методу наименьших квадратов.

Г. Н. Монастырский установил, что зависимость между ростом рыбы и чешуи не всегда является пропорциональной и в ряде случаев пользоваться методами прямолинейной зависимости нельзя. Он

пришел к выводу, что эта зависимость носит логарифмический характер и описывается уравнением

$$\lg Y = \lg K + n \lg X,$$

где Y — длина рыбы; X — соответствующая длина чешуи; $\lg K$ — отрезок, отсекаемый прямой на оси ординат Y ; n — угловой коэффициент прямой.

Пример: требуется определить рост рыбы по годам ее жизни. Возраст рыбы — 4 года, длина 40 см, длина чешуи, считая от центра до края (v), — 6 мм, от центра чешуи до первого годового кольца (v_1) — 2,5 мм, до второго (v_2) — 4,5 мм, до третьего (v_3) — 5,5 мм. Найдем размер рыбы на первом, втором и третьем году ее жизни:

$$L_1 = 2,5 \cdot \frac{40}{6} = 16,6 \text{ см};$$

$$L_2 = 4,5 \cdot \frac{40}{6} = 30 \text{ см};$$

$$L_3 = 5,5 \cdot \frac{40}{6} = 36,6 \text{ см}.$$

Таким образом, в годовалом возрасте рыба имела длину 16,6, в двухгодовалом — 30, в трехгодовалом — 36,6 см. Прирост в длину составил соответственно на втором году жизни $30 - 16,6 = 13,4$ см; на третьем $36,6 - 30 = 6,6$ см.

В практическом рыболовстве применяют следующие методы расчета прироста рыбы:

- общий прирост определяют по разности между средней массой рыбы в день настоящего (M_2) и предыдущего (M_1) контрольных обловов:

$$M_0 = M_2 - M_1;$$

- абсолютный среднесуточный прирост (ΔM , г) определяют по отношению общего прироста к продолжительности периода между обловами:

$$\Delta M = (M_2 - M_1) / \Delta t;$$

- относительный среднесуточный прирост (C , %) определяют отношением величины абсолютного прироста (ΔM) к средней массе рыбы за период между двумя контрольными ловами:

$$C = \Delta M \cdot 2 \cdot 100 / (M_2 + M_1), \%$$

Величина относительного прироста позволяет сравнивать темп роста рыбы в разные периоды и в разных прудах.

Пример: рассчитать общий, абсолютный и относительный приросты рыбы, если при контрольном лове было поймано 50 экземпляров общей массой 10 кг, а по данным предыдущего облова средняя масса рыбы была 180 г.

1. Средняя масса рыбы при последнем облове:

$$10\,000 / 50 = 200 \text{ г.}$$

2. Общий прирост за декаду:

$$200 - 180 = 20 \text{ г.}$$

3. Среднесуточный прирост за декаду:

$$20 / 10 = 2 \text{ г.}$$

4. Средняя масса рыбы за период между двумя обловами:

$$(200 + 180) / 2 = 190 \text{ г.}$$

5. Относительный прирост:

$$2 \cdot 100 / 190 = 1,05 \text{ \%}.$$

4. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ РЫБ

Разнообразие условий размножения и приспособления к ним. Размножение — звено жизненного цикла, обеспечивающее во взаимосвязи с другими звеньями воспроизводство популяции и сохранение вида. Специфические особенности размножения каждого вида — приспособление к определенным условиям размножения и развития его молоди, дающей пополнение, необходимое для сохранения вида и поддержания его численности. Приспособления рыб к условиям размножения и развития отражают не только основные экологические моменты эмбрионального периода, но и существенные черты всех остальных периодов жизни. Они связаны с образом жизни, характером их миграций и другими звеньями жизненного цикла.

Размножение рыб имеет ряд черт, специфичных для водных животных. В то же время рыбы среди представителей всех классов позвоночных животных, в том числе водных, резко отличаются тем, что способы размножения, оплодотворения и развития потомства у них чрезвычайно разнообразны.

У рыб существуют наружное и внутреннее оплодотворение, икра пелагическая, демерсальная и приклеенная, разнообразные гнезда, развитие зародыша в материнском организме, откладывание яиц с развивающимся внутри зародышем и рождение живых личинок или детенышей.

Раздельнополость и гермафродитизм у рыб. Раздельнополость рыб подразумевает наличие первичных и вторичных половых признаков. Первичные половые признаки рассмотрены в разд. 2. Вторичные половые признаки, или половой диморфизм, в междунерестовый период проявляются не у всех рыб, и определить их пол без вскрытия трудно.

У большинства рыб самки крупнее самцов, а самцам свойственна более яркая окраска, удлинённые плавники, у самцов хрящевых рыб имеются совокупительные органы — птеригоподии (у самок их нет), у некоторых костистых рыб самцы имеют утолщенный первый

луч анального плавника (гоноподий), выполняющий ту же функцию. Примеры полового диморфизма — карликовые самцы (лососи, форели), крошечные самцы (прирастают к телу) у глубоководных рыб-удильщиков.

В преднерестовый период у самцов под воздействием половых гормонов появляется брачный наряд — яркая окраска, жемчужная сыпь (карповые), морфологические изменения (искривление челюстей и головы у лососей).

Рыбы, как правило, однополы, но среди них встречаются и гермафродиты (каменный окунь и красный пагел), когда в гонадах развиваются одновременно мужские и женские половые клетки и половые продукты, но созревание их происходит поочередно, и только изредка одновременно, что делает возможным самооплодотворение.

Соотношение полов. Приспособительным свойством, направленным на успешное воспроизводство, является соотношение полов в популяции. У большинства видов оно близко к 1:1, но в зависимости от размера особей и других факторов может меняться. Размерно-половое соотношение у рыб, т. е. процент самок и самцов, в размерной группе может быть трех типов:

1) размеры самцов и самок равны, созревание происходит одновременно и соотношение полов 1:1 во всех возрастных группах (сельди);

2) самки крупнее самцов. Самцы созревают раньше и продолжительность их жизни меньше. Доля самок у рыб этого типа увеличивается с возрастом, достигая 100 % в старших возрастных группах (окунь, плотва, ряпушки и др.);

3) самцы крупнее самок и среди старших особей доля самок уменьшается (колюшки, бычки).

Соотношение полов на нерестилищах зависит от особенностей поведения рыб в период размножения и может меняться под воздействием различных факторов (гидрохимия, температура, плотность популяции, обеспеченность пищей, радиация, гормоны — направленный путь). Регуляция пола — изменение соотношения полов, которое имеет хозяйственный эффект.

По отношению к процессу нереста среди рыб различают моно- (лососи) и полигамов (карповые). Для размножения многие рыбы формируют так называемые гнезда — когда на одну самку в процессе нереста приходится 3—4 самца.

Способы размножения у рыб. Рыбы размножаются *половым путем*, хотя в отдельных случаях развитие икры может происходить без оплодотворения — *партеногенетически*. В большинстве случаев последнее не приводит к жизнеспособному потомству. Хотя у иссык-кульского

чебачка партеногенетическое развитие икры наблюдается достаточно часто, а взрослое потомство не отличается от полученного половым путем.

Один из способов размножения — **гиногенез** (размножение без фактического оплодотворения) — известен у серебряного карася, популяции которого состоят только из самок. При гиногенезе спермии близких видов (лещ, обыкновенный карась) проникают в яйцо и стимулируют его развитие, однако слияния гамет при этом не происходит. В результате такого размножения в потомстве наблюдаются одни самки (в водоемах с неблагоприятными условиями имеются и самцы).

Оплодотворение у большинства рыб наружное. Внутреннее оплодотворение характерно для хрящевых рыб и некоторых костистых (морские окуни, карпозубые, бельдюга).

Среди костистых рыб различают **яйцекладущих** (икромечущих), откладывающих яйца во внешнюю среду, и **живородящих**, для которых характерно внутреннее оплодотворение и развитие яиц внутри яичника.

В зависимости от характера размножения среди рыб выделяют **моноциклические** (один половой цикл за жизнь — угри, лососи, речные миноги, байкальская голомянка) и **полициклические** (много половых циклов за жизнь — осетры, карповые, окуневые и т. п.) виды.

Связь наступления половой зрелости у рыб с возрастом, темпом весового и линейного роста. Время наступления половой зрелости у разных рыб различается и варьирует в зависимости от условий. Обычно рыбы с большей продолжительностью жизни созревают позже, рыбы с коротким жизненным циклом — рано. Возраст полового созревания является важным показателем в стратегии развития рыболовства, поскольку лежит в основе определения промысловой меры и напрямую связан с динамикой численности.

Половое созревание рыб находится в большей зависимости от длины тела, чем от возраста, и происходит по достижении определенных размеров, причем рыбы обычно впервые созревают при длине, равной половине их максимального размера. Однако так как длина тела рыб в условиях одной климатической зоны связана с возрастом, то называют возраст наступления половой зрелости.

Время наступления половой зрелости у разных рыб весьма различно. Оно варьирует у разных популяций одного вида и даже в пределах одной популяции. Наступление половой зрелости связано и с достижением определенного уровня содержания жира в органах и тканях (угри — 28–35 %). Как правило, самцы созревают раньше самок на 1–2 года и более.

Возраст наступления половой зрелости зависит от видовой принадлежности, условий обитания рыб (в первую очередь от условий пи-

тания — обеспеченности пищей). Так, лещ в условиях Беларуси созревает в среднем при длине тела 27 см, язь — 18 см, щука — 40 см и т. д. Следовательно, чем медленнее растет рыба, тем позднее наступает половозрелость, и наоборот. У большинства видов рыб половозрелость в высоких широтах наступает позже, чем в низких. В южных широтах больше вегетационный период — больше период нагула — быстрее растет и достигает определенной длины рыба. Так, плотва в водоемах Финляндии созревает в возрасте 5–6 лет, в средней полосе — 4–5 лет, на юге Европы — в 3 года. Половозрелость у разных рыб наступает в разном возрасте: от 1–2 мес. (некоторые карпозубые) до 15–30 лет (многие осетровые). Раньше созревают короткоцикличные рыбы, позже — длинноцикличные.

Оценка зрелости рыб. Для оценки степени зрелости рыб применяются шкалы зрелости, среди которых для рыб с единовременным нерестом наиболее употребима *шестибалльная шкала Киселевича*. По ней можно определить степень зрелости гонад с использованием макроскопических признаков:

I стадия — ювенильная. Это неполовозрелые особи, пол которых визуально неразличим, а гонады представлены в виде тонких тяжей.

II стадия — подготовительная (или стадия покоя для отнерестившихся рыб). Икринки очень мелкие и видны только под увеличением. Яичники прозрачны и бесцветны, семенники увеличиваются и теряют прозрачность.

III стадия — созревание. В икринках идет накопление желтка, они заметны невооруженным глазом, но все еще прозрачны. Яичники и семенники сильно увеличиваются в размерах и упругие на ощупь.

IV стадия — зрелость. Рост икринок закончился, они упругие, округлые и слабопрозрачные. Семенники мягкие, молочно-белого цвета. При надавливании выделяется капля густой спермы.

V стадия — текучесть. Гонады занимают всю полость тела. При легком надавливании на брюшко икра и молоки вытекают без усилия. Икра полупрозрачная.

VI стадия — выбой. Икра выметана, молоки вытекли, в полости тела наблюдаются только остатки невыметанной спермы и икры. Цвет яичников — багрово-красный, семенников — розовый или буроватый.

У рыб с порционным икрометанием стадии зрелости определяются состоянием той порции, которая лучше развита и будет раньше выметана. После вымета первой порции икры яичники переходят не в VI стадию, как у рыб с единовременным икрометанием, а в IV или даже в III, и эти стадии обозначаются как VI–IV и VI–III. После завершения всего нерестового периода состояние яичников оценивается

как находящееся в VI, а затем в стадии II. Если же оставшиеся овоциты (резерв следующего года) вступают в рост уже на VI стадии, то яичник из VI стадии переходит в III и обозначается VI—III.

Продолжительность стадий зрелости различна. Самая длительная I стадия, что зависит от времени наступления половой зрелости. У лососевых и сиговых, нерестящихся осенью, и некоторых рыб, нерестящихся весной (пескарь), очень продолжительной (в течение года) является III стадия (до 8 мес. и более). У других рыб с весенне-летним нерестом наиболее продолжительна IV стадия (до 6 мес.). Например, у сома II стадия длится около 1 мес., III стадия — 1–1,5 мес., IV стадия — 7–8 мес., V стадия — до 1,5 мес. (рис. 25).

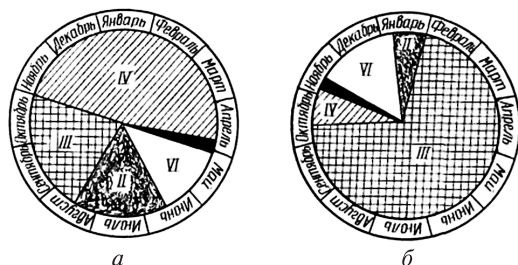


Рис. 25. Продолжительность стадий зрелости яичников у судака (а) и сига-лудогa (б) (по И. И. Лапицкому, 1941) (черным обозначена V стадия)

Одним из показателей состояния развития половых продуктов является их масса. Поскольку масса гонад связана с размерами рыбы, то при анализе обычно используют так называемый коэффициент зрелости, а иногда и индекс зрелости.

Коэффициент зрелости. Представляет собой отношение массы гонад к массе тела рыбы, %:

$$K_{\text{зр}} = \frac{m}{M} 100,$$

где m — масса гонад; M — масса тела.

У рыб с весенне-летним нерестом (сазаны, плотва, судаки и др.) коэффициент зрелости наиболее высок весной, уменьшается летом и снова возрастает осенью.

Индекс зрелости. Это процентное отношение коэффициента зрелости гонад, вычисленное в отдельные периоды созревания гонад, к максимальному коэффициенту зрелости.

Приуроченность рыб к нерестовому субстрату. По способу откладывания яиц (икры) и отношению к соответствующему субстрату можно выделить различные экологические группы пресноводных рыб (по классификации С. Г. Крыжановского, 1949).

Пелагофилы. Выметывают икру в толщу воды, где происходит ее развитие в благоприятных для дыхания условиях. Обычно это речные или озерно-речные виды, но нерест обязательно происходит на течении (чехони, налимы, растительоядные).

Литофилы. Откладывают икру на каменистом или песчано-гравийном грунте. Это преимущественно речные и некоторые озерные виды (обитатели олиготрофных и мезотрофных озер с хорошим газовым режимом по всей толще). Сюда относятся осетровые, лососевые, сиговые, хариусы, из карповых — жерехи, усачи, сырты, подусты, голавли и др.

Псаммофилы. Откладывают икру на песок. Обычно это обитатели рек и озер с хорошим газовым режимом и наличием незаиленных участков. К ним относят ершей, пескарей, гольцов, щиповок, ельцов и др.

Фитофилы. Откладывают икру на растительность и растительные остатки. К данной группе относят большинство видов, обитающих во всех типах водоемов: щук, окуней, лещей, плотву, карасей и др. Икра этих рыб обладает значительной клейкостью и при попадании в воду прилипает к растениям, обеспечивая тем самым удовлетворительные условия для дыхания эмбрионов. У рыб, обладающих пониженной клейкостью, икра откладывается в прибрежной зоне или на пойме, где степень заиления при инкубации меньше.

Остракофилы. Откладывают икру в мантийную полость моллюсков, где икра хорошо защищена и аэрируется (один вид — горчаки).

Для некоторых пресноводных и морских видов свойственно **яйцезиворождение**.

Плодовитость рыб. От принадлежности к той или иной группе зависит количество икры, ее размеры и степень обеспеченности желтком.

Различают абсолютную и относительную плодовитость. **Абсолютная плодовитость** — это общее количество продуцируемой икры от одной самки, **относительная** — количество икры на единицу массы самки. Почти всем рыбам присущи большие колебания индивидуальной плодовитости, связанные с возрастом, размерами и обеспеченностью пищей. Абсолютная плодовитость с возрастом обычно возрастает (до определенного момента). Относительная плодовитость обычно бывает выше у младших возрастных групп. В малокормных и перенасыщенных водоемах плодовитость обычно ниже, в пределах одного возраста у рыб с большим темпом роста и более упитанных — выше, чем у особей меньшего размера и упитанности. Изменение плодовитости достигается через изменение роста, а тем самым изменение размеров

особи в одновозрастных группах, колебание числа яиц — вследствие изменения их размеров или увеличения размера яичников, а также путем порционности развития икры. Увеличение плодовитости популяции при улучшении условий обитания достигается путем более раннего созревания или увеличения индивидуальной плодовитости у более упитанных рыб. Среди экологических групп наибольшая плодовитость свойственна пелагофилам, меньшая — фито-, псаммо- и литофилам. Наименьшая плодовитость отмечена для видов, проявляющих заботу о потомстве или обладающих приспособлениями для его защиты. В популяциях одного вида у рыб высоких широт плодовитость обычно ниже, чем низких, что объясняется приспособлением к возрастанию пресса хищников.

Кроме того, в отдельных случаях применяют понятия **рабочей плодовитости** (количество икринок, получаемых от одной самки для рыболовных целей; обычно не более 70 % от абсолютной индивидуальной плодовитости) и **видовой абсолютной плодовитости** (общее количество икринок, выметываемых рыбой за всю жизнь). Показатель видовой плодовитости — условная величина, зависящая от ряда факторов: индивидуальной плодовитости, возраста наступления половой зрелости, числа икротетаний и др. Показатель видовой плодовитости определяют по формуле С. А. Северцева (1941):

$$Q = \sqrt[pjs]{r},$$

где r — индивидуальная плодовитость; p — период между икротетаниями; j — возраст полового созревания; s — соотношение полов в популяции.

Для более точной оценки показателя видовой плодовитости В. С. Ивлев (1953) предложил определять **популяционную плодовитость**, отражающую воспроизводственную способность стада рыб:

$$R = \frac{k \sum_{t'}^{t''} p n \sum_{t'}^{t''} \frac{p f}{f + m}}{100 \sum_{t'}^{t''} p t},$$

где R — искомый показатель популяционной плодовитости; t' — возраст в годах, при котором наступает зрелость; t'' — возраст, при котором особи перестают нереститься; p — относительная величина данной возрастной группы в процентах от суммы половозрелых особей; N — абсолютная плодовитость одной самки данной возрастной группы; f — количество самок в средней пробе; k — число икротетаний в течение года.

По В. С. Ивлеву, популяционная плодовитость — это плодовитость рыбы среднего возраста при средней частоте икротетаний.

Формула В. С. Ивлева в расчетах достаточно сложная, поэтому А. П. Ширковой (1968) была предложена измененная формула:

$$P = \frac{\sum_{i'}^{i''} (100ak)}{i},$$

где P — популяционная плодовитость; t' — минимальный возраст половозрелых самок; t'' — максимальный возраст половозрелых самок; a — абсолютная плодовитость самок данной возрастной группы; k — количество самок каждой возрастной группы; i — интенсивность промысла, %.

Время нереста и его адаптивное значение. Ход нереста тесно связан с динамикой численности. Календарные сроки нереста — приспособление к защите от хищников и обеспечению молоди необходимой пищи. Вылупление личинок обычно приурочено к весеннему массовому размножению кормовых объектов, а сроки нереста, соответственно, отнесены от этого на величину продолжительности срока инкубации. В свою очередь, продолжительность эмбриогенеза зависит от температуры воды и размеров икринки. Чем ниже температура и крупнее икра, тем продолжительнее период инкубации. Так, рыбы с относительно мелкой икрой размножаются преимущественно весной, а у рыб с крупной икрой нерест приурочен к осеннему периоду. Растянутость нереста и порционность икрометания связаны с более длительными вегетационным сезоном и сроками обеспечения молоди доступными кормами. Хищники обычно нерестятся раньше своих жертв.

По характеру размножения пресноводные рыбы (в том числе и в Беларуси) делятся на три группы:

- 1) с единовременным осенне-зимним нерестом;
- 2) единовременным весенним нерестом;
- 3) порционным весенне-летним нерестом.

Отличительные особенности первой группы — низкий температурный порог нереста и длительный (до 5 месяцев) период развития икры. Приспособительным свойством для лучшего выживания потомства у лососевых является крупный размер икринок с соответствующим запасом желтка и укрытие икры на период инкубации, у налима — высокая плодовитость. Осенне-зимний нерест создает условия для раннего выклева личинок весной и лучшего обеспечения молоди пищей во время перехода на экзогенное питание.

Характерная особенность второй группы — наличие у каждого из видов температурного порога, определяющего сроки нереста и специфические особенности обеспечения молоди пищей. Температурный порог, например, у щуки не ниже 4 °С, язя, ельца, окуня — 5–6 °С, плотвы — 8 °С, леща — 11–15 °С, судака — 15–16 °С. Нерест рыб этой группы

происходит в сжатые сроки и определяется погодными условиями региона. В частности, на юге республики нерест начинается раньше, чем на севере, в реках — раньше, чем в озерах. Почти все виды этой группы требовательны к нерестовому субстрату. При отсутствии необходимых условий нерест может не происходить, а половые продукты подвергаются резорбции. Для большинства видов характерно наличие в водоемах определенных нерестовых площадей (нерестилищ), используемых для размножения более-менее регулярно.

Плодовитость рыб данной группы, как правило, невысока — от нескольких десятков до 200 икринок на грамм массы тела. Инкубационный период непродолжительный. В реках нерест обычно приурочен к паводку, что способствует лучшему обеспечению рыб нерестилищами, а вылупившейся молоди — кормами.

К группе рыб с порционным икрометанием относятся красноперка, карась, густера, сом, линь и др. Отличительные особенности этих рыб: нерест начинается при высокой температуре воды (15–17 °С), половые продукты выметываются порциями с промежутками в 10–15 дней, в течение которых созревает очередная порция икры, очень продолжительный период нереста, высокая общая плодовитость, намного превышающая плодовитость рыб с одноразовым нерестом. Большинство видов этой группы нетребовательны к условиям нерестилищ, а урожайность поколений обеспечивается как высокой плодовитостью, так и временем выклева молоди.

Почти всем видам рыб присущи большие индивидуальные колебания величины плодовитости, связанной главным образом с обеспеченностью пищей. Среди экологических групп наиболее плодовиты рыбы с пелагической икрой, меньшая плодовитость у нерестящихся на растительный и минеральный субстрат, наименьшая у видов, проявляющих заботу о потомстве или обладающих биологическими приспособлениями для защиты икры и потомства.

Для инкубации икры того или иного вида требуется определенное количество тепла, выраженное в градусо-днях. Величина эта непостоянна и зависит от температуры воды. При повышении температуры (в пределах, свойственных данному виду) развитие икры протекает быстрее.

Строение половых клеток у рыб. Икринки (яйца) большинства рыб имеют круглую форму, хотя есть и другие формы (эллипсоидная, грушевидная и т. д.) (рис. 26). Они различаются также размером, цветом, наличием или отсутствием жировых капель, строением оболочки. Величина икринок и их форма являются видовыми признаками. Размеры зависят от видовой принадлежности и содержания в них питательного вещества (желтка) и могут значительно колебаться (от 0,3 мм

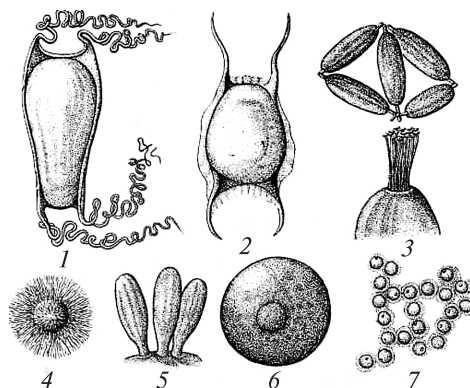


Рис. 26. Формы яиц и икринок рыб:
1 — акула; 2 — скат; 3 — миксина; 4 — сарган;
5 — бычок; 6 — кета; 7 — окунь

у пандаки до 670 мм у китовой акулы). Самые крупные яйца наблюдаются у хрящевых рыб. Окраска икринок специфична для каждого вида и зависит от наличия пигментов. Желтоватые и красноватые тона обусловлены наличием каротиноидов, выполняющих функцию дыхательных пигментов. Икринки пелагических видов развиваются при достаточном содержании растворенного кислорода, поэтому слабо пигментированы и практически прозрачны. Икринки многих рыб содержат одну или несколько жировых капель, которые наряду с другими способами (обводнением) обеспечивают гидростатические свойства.

Снаружи икринки покрыты оболочками, которые могут быть первичными, вторичными и третичными. Первичная оболочка — желточная, или лучистая, образована самим яйцом, пронизана многочисленными порами, по которым в яйцо поступают питательные вещества на стадии развития в яйчнике. Оболочка достаточно прочная, причем у осетровых она двухслойная. Над первичной оболочкой у большинства рыб развивается вторичная (студенистая), липкая и имеющая различные наросты для прикрепления к субстрату. На анимальном полюсе обеих оболочек имеется канал (микропиле), по которому сперматозоид проникает в яйцо. У костистых имеется один канал, у осетровых их может быть несколько. Существуют также третичные оболочки — белковая и роговая. Роговая оболочка развивается у хрящевых и миксин, белковая — только у хрящевых. На роговой оболочке хрящевых имеются различные отростки, с помощью которых яйца закрепляются на дне. У яйцеживородящих и живородящих видов акул роговая оболочка очень тонкая, исчезающая вскоре после начала развития.

5. ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РЫБ

Питание — одна из важнейших функций организма. За счет веществ, поступающих с пищей, осуществляются основные функции организма — развитие, рост, размножение и все другие энергетические процессы, протекающие в организме.

Величину и качественное состояние стада рыб определяет обеспеченность их кормом. Очевидно, что ни один организм не может прирасти на большую или даже на такую же величину съеденного вещества (сухого), так как не все из пищи усваивается. Степень усвояемости разных пищевых объектов разная — в зависимости от качества пищи, физиологического состояния рыбы, абиотических условий. При хороших условиях питания происходит ускорение роста, более раннее созревание, увеличение плодовитости и упитанности.

В процессе исторического развития каждый вид приспособился к питанию определенными кормами, в связи с чем сформировались его морфофизиологические особенности: общее строение тела, органов чувств, строение ротового аппарата, органов пищеварения и т. д. По мере индивидуального развития и роста изменилось и питание рыб.

По характеру потребляемых кормовых объектов рыбы делятся на *детритофагов, фитофагов, планктофагов, бентофагов и хищников* (ихтиофагов). Условно их еще можно разделить на *мирных* и *хищных*. Однако такое деление относительно, так как рыбы той или иной группы нередко могут потреблять и другую пищу. **По отношению к объектам питания** большинство рыб водоемов Беларуси могут быть отнесены к группе *эврифагов*, т. е. видов, питающихся разнообразными кормами в зависимости от условий обитания. К группе *монофагов* (питающихся одним видом корма) можно отнести некоторых планктофагов (зоопланктон), подуста (перифитон). *Стенофагами* — питаются сравнительно неболь-

шим числом кормовых объектов — можно считать некоторых хищных рыб, красноперку (растительность и детрит) и др.

Многие рыбы питаются смешанной пищей (растительной и животной). При отыскании добычи они пользуются разными органами чувств. Планктофаги обнаруживают добычу в основном при помощи органов зрения; пресноводные дневные хищники (щука, окунь) — органов зрения и боковой линии; сумеречные и ночные хищники (налимы, угри, сомы) — органов обоняния, боковой линии, вкуса; бентофаги (сазаны, лещи) — органов осязания и вкуса.

У видов одного фаунистического комплекса основные пищевые связи складываются по вертикали: «хищник — жертва», «потребитель — потребляемое», не являясь конкурентными пищевыми отношениями по горизонтали. В пределах так называемых триотрофных связей осуществляется взаимное приспособление хищника и жертвы, потребителя и потребляемого, а их численность взаимно стабилизируется.

У рыб высоких широт спектр питания обычно шире (эврифагия), чем у рыб низких широт (стенофагия), что связано с большей стабильностью кормовой базы в низких широтах. Утилизация энергии корма на прирост у эврифагов обычно ниже, чем у стенофагов. В умеренных широтах кормовая база изменчива из-за сезонного фактора, поэтому у рыб этих широт (как морских, так и пресноводных) четко выражен сезонный цикл питания.

В высоких широтах отношения «хищник — жертва» обычно слабее, чем в низких. В связи с этим и защитные приспособления рыб-жертв (окраска, форма тела, колючки, ядовитость и т. п.) в низких широтах более выражены. Все защитные приспособления действуют в отношении определенного типа хищников, к которым вид приспособился в процессе эволюции. В связи с лучшей защищенностью рыб-жертв низких широт хищники более южного происхождения легче переходят на потребление рыб-жертв северного происхождения, а не наоборот. Большее видовое разнообразие ихтиофауны комплексов низких широт объясняется большей пищевой специализацией и появлением новых ресурсов питания (прежде всего растительных).

В водоемах, где изобилует один вид корма, он может быть основной пищей, и рыбы-эврифаги становятся монофагами, и наоборот. При ухудшении условий питания многие рыбы переходят на второстепенные корма, в нормальных условиях данным видам не свойственные. Наименьшая способность переключаться с одного вида корма на другой наблюдается у монофагов, у которых недостаток питания вызывает значительное колебание численности, наибольшая — у эврифагов.

Рыбы-ихтиофаги при недостатке других кормов переходят на питание собственной молодью, регулируя тем самым численность и обеспеченность пищей. В водоеме кормовые объекты (организмы), в зависимости от специализации рыб, их потребляющих, носят название кормовых ниш. От степени их заполненности (количества видов рыб-потребителей) зависит эффективность потребления того или иного корма и степень конкурентных связей среди потребителей. В водоемах Беларуси наиболее многочисленную группу составляют рыбы-бентофаги, следовательно, именно в этой пищевой нише между рыбами наблюдается наибольшая конкуренция. В то же время бентофаги являются самыми продуктивными видами в наших водоемах, а значит, они должны составлять основу рационального промысла. Наличие свободных кормовых ниш и степень конкуренции за корма с аборигенами — основные условия при проведении работ по акклиматизации и интродукции рыб.

Хищники-ихтиофаги, потребляя в пищу конечное звено трофической цепи — рыбу, сами по себе не способны обеспечить высокую продуктивность водоемов, так как на производство собственной единицы ихтиомассы им требуется несколько единиц кормовой ихтиомассы других рыб. В зависимости от численности хищников в водоеме общая ихтиопродукция может снижаться до 75 % по сравнению с потенциально возможной. Однако в водоемах с высокой численностью малоценных видов хищники могут играть роль биологических мелиораторов, переводя продукцию малоценных рыб в более качественную продукцию хищников.

Избирательная способность рыб. По отношению к кормовым объектам рыбы обладают элективной (избирательной) способностью, отдавая предпочтение тем или иным видам. В связи с этим А. А. Шорыгин (1946) предложил различать пищу у рыб по предпочтению и по фактическому значению. *По предпочтению* пища бывает *излюбленная*, *заменяющая* и *вынужденная*, что можно определить на основе вычисления индекса избирания и экспериментального исследования. Излюбленная пища состоит обычно из 2—6 видов и составляет 50—70 % массы пищевого комка; заменяющая — из 5—6 видов (15—30 %), вынужденная — из большого числа видов, значение которых не превышает 10 % содержимого пищеварительного тракта. *По фактическому значению* пищу делят на *главную*, *второстепенную* и *вынужденную*, определяя ее путем процентного соотношения отдельных компонентов непосредственно в пищевом комке. Деление пищи по предпочтению и фактическому значению вызвано тем, что часто излюбленная пища не доминирует, т. е. не является главной, а основу составляет заменяющая пища.

Пример: у плотвы в пищевом комке преобладает детрит и растительность, но излюбленная пища — личинки хирономид, которые ей менее доступны из-за глубины их закапывания. А. А. Шорыгин для установления индекса избирания пищи предложил формулу

$$J_i = r_i / P_i,$$

где r_i — процентное соотношение организмов в пище; P_i — процент организмов в природном сообществе.

Для бентосоядных рыб процент объектов питания в природном сообществе устанавливается с помощью анализа проб бентоса, планктофагов — планктона, ихтиофагов — нектона. Если рыба ест все подряд, то индекс избирательности равен 1, если выбирает организмы, то более 1, если избегает — менее 1. А. С. Константинов для вычисления избирания использовал отношение разности процентных значений компонентов в пище и кормовой базе ($r_i - P_i$) к значению в кормовой базе (P_i):

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

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

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

Однако следует заметить, что рыбы очень пластичны к выбору пищи и могут потреблять практически все, что им доступно. Состав пищи не остается постоянным на протяжении жизни, а может изменяться в зависимости от возраста, места обитания, физиологического состояния, сезона и доступности корма.

Возрастные изменения в питании. У большинства видов рыб в процессе онтогенеза происходит смена кормовых объектов. Молодь рыб переходит на внешнее (экзогенное) питание не сразу после выклева. Виды рыб, имеющие небольшой объем желтка в икринке, начинают питаться уже через несколько дней после выхода из икры, лососи — через несколько недель, но еще до того, как будет израсходован весь запас желтка. Промежуток времени, когда молодь питается одновременно остатками желтка (эндогенной пищей) и внешней пищей (экзогенной), называется периодом смешанного питания. Но из-за ограниченности территорий нереста или несовпадения мест размножения и мест концентрации кормовых организмов недостаток пищи может вызывать гибель части популяции на ранних этапах постэмбрионального развития, особенно на этапе смешанного питания. Существенное значение при этом имеет обеспеченность личинок желтком, что

в большей степени зависит от обеспеченности пищей родителей в предшествующий размножению сезон.

Молодь подавляющего большинства видов рыб на начальных стадиях питается мелким зоопланктоном (простейшие, ракообразные и др.). По мере роста наблюдается переход на более крупный корм более высокого трофического уровня, а следовательно, с меньшей биомассой (т. е. к пищевой специализации, свойственной данному виду). Таким образом, в процессе онтогенеза внутрипопуляционная пищевая конкуренция возрастает, являясь наименьшей на ранних этапах развития. Но и сама численность рыб с возрастом уменьшается из-за естественных причин, тем самым снижая уровень конкуренции.

П р и м е р: личинки щуки уже при длине 1,2–1,5 см начинают потреблять личинок карповых, по достижении 5–6 см переходят на питание молодью рыб, более крупные особи питаются практически только рыбой, включая особей своего вида.

Локальные изменения в питании. В разных частях одного большого водоема, а тем более в разных водоемах состав кормовых объектов неодинаков. Поэтому у рыб, обладающих большой пищевой пластичностью, наблюдаются локальные изменения в питании, являющиеся приспособительными к конкретным условиям обитания.

П р и м е р: плотва в одних озерах питается зоопланктоном и детритом, в других — растительностью, в третьих — моллюсками.

Сезонные изменения в питании. У многих рыб наблюдаются сезонные изменения в питании, связанные с циклом развития беспозвоночных и рыб (объектов питания), их миграциями и доступностью в те или иные сезоны. Состав пищи изменяется и в преднерестовый период. С развитием гонад, заполняющих большую часть брюшной полости, рыбы переходят на более калорийную пищу.

П р и м е р: вобла в Каспии в преднерестовый период переключается с моллюсков на ракообразных.

Суточный ритм питания. Ритм питания рыб зависит от доступности кормовых объектов, их размера, калорийности, способа добывания, времени суток и т. д. Интенсивность питания в течение суток зависит от доступности пищи и энергозатрат на ее добычу.

Хищные рыбы, питающиеся крупной добычей, одновременно заглатывают много пищи, и период ее переваривания растягивается на несколько суток. Мирные рыбы питаются понемногу, но чаще, принимая пищу через 4–6 ч.

П р и м е р: щука питается круглосуточно, днем подстерегая добычу, а в сумерки — гоняясь за ней. Наиболее интенсивный откорм идет вечером и утром. Днем эта рыба может добыть жертву только

из засады, поскольку при высокой освещенности оборонительные реакции рыб-жертв возрастают.

Интенсивность питания. Показателями интенсивности питания рыб являются наполнение пищевого тракта, а также суточный и годовой рационы. Визуально определить степень наполнения пищевого тракта можно по пятибалльной шкале: 0 — пусто, 1 — единично, 2 — малое наполнение, 3 — среднее наполнение, 4 — много пищи (тракт полный), 5 — масса (тракт растянут).

Количественным выражением интенсивности питания рыб являются общий и частный индексы наполнения.

Общий индекс наполнения — отношение массы пищевого комка к массе рыбы; **частный** — отношение массы одного компонента к массе рыбы. Для хищных рыб индексы принято выражать в процентах, для мирных — в продцимилле (‰). Интенсивность питания рыб зависит от ряда факторов — видовой принадлежности, пола, размеров тела, физиологического состояния, температуры воды, сезона и т. п. Рыбы живут в определенном диапазоне температур, для каждого вида характерны свои оптимумы.

Пример: форель начинает питаться при температуре воды около 2 °С, максимум питания наблюдается при 12–14 °С, при 19 °С и выше прекращает питаться.

В периоды, характеризующиеся пониженной температурой, интенсивность питания рыб уменьшается, нередко они совсем прекращают питаться, а их жизнедеятельность поддерживается за счет накопленного жира. Кроме того, почти все рыбы с единовременным икрометанием в период размножения не потребляют корма, с порционным икрометанием — питаются слабо.

Суточный и годовой рационы. Под **суточным рационом** понимают количество пищи, съедаемое рыбой за одни сутки и выражаемое в процентах от массы тела. Зная суточный рацион и интенсивность питания по месяцам, можно определить годовое потребление пищи.

Обычно суточный рацион рассчитывают на основе индексов наполнения кишечника в естественных условиях и скорости переваривания пищи при той же температуре по формуле

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

где D — суточное потребление пищи, %; A — средний индекс наполнения желудка, %; n — скорость переваривания, ч.

В зависимости от характера питания рыбы в формулу вносятся поправки. Скорость переваривания пищи определяют по наибольшим спадам в питании, для чего ведут наблюдения за суточным ходом

питания. Суточный рацион зависит от образа жизни, возраста рыбы, а также температуры воды и других факторов. Чем подвижнее рыба, чем больше энергии она тратит на добывание пищи, тем больше величина суточного рациона. Хищные виды, потребляя более калорийную пищу, используют ее немного. Например, у судака и окуня в периоды активности питания суточный рацион достигает 5,5 % массы тела и снижается до 0,5 % в другие сезоны. У плотвы суточный рацион при питании ракообразными достигает 17 %, моллюсками — 28,4 %, растительностью — более 40 %. У молоди суточное потребление пищи больше, чем у крупных рыб. Так, суточный рацион годовиков карпа составляет 6–8 %, двухгодовиков — 2 %. Потребность в пище на единицу массы по мере роста рыбы сокращается. В то же время с увеличением температуры воды потребление возрастает.

Годовой рацион — количество пищи, съедаемой рыбой за год. Его выражают как отношение массы съеденной за год пищи к массе рыбы, или в процентах от массы рыбы. Годовой рацион показывает, во сколько раз количество потребленной пищи больше массы рыбы. Как и суточный, он в значительной степени зависит от калорийности пищи и у хищников минимальный (сом — 1,7–2,1; судак — 2,02–2,39; щука — 3,41–3,44; лещ — 15,0; сырть — 16,0; бычки — 21,0; плотва — 23,0) (М. В. Желтенкова, 1939, К. Р. Фортунатова, 1964).

Кормовой коэффициент. Степень усвояемости различных кормовых объектов существенно различается. Одним из показателей эффективности питания рыб является **кормовой коэффициент (КК)**, показывающий, сколько единиц корма было съедено рыбой для получения 1 кг прироста массы за известный период.

КК зависит от питательности корма, температуры воды и ее качества, вида и возраста рыбы. При питании легкоусвояемой калорийной пищей КК уменьшается. Для ихтиофагов он равен 4–10 (2–5), для планктофагов — 8–20, для бентофагов — 5–26 (для моллюскоедов — около 40), для растительноядных — от 30 до 150. У теплолюбивых рыб с понижением температуры он увеличивается. Увеличивается КК и с ростом рыбы, а также при несоответствии качества пищи ее потребностям. Так, у карпа при понижении температуры с 20–27 до 14–15 °С КК увеличивается вдвое. При кормлении карпа одним видом корма КК для сеголетков составил 2,5, для двухлетков — 4,5, для трехлетков — 5,8, для четырехлетков — 6,3. При переходе от сбалансированных комбикормов на зерно КК для карпа возрастает с 4,7 до 6–8.

Величина КК сопряжена и с концентрацией кормовых организмов и увеличивается по мере ее снижения. При несоответствии пищи потребностям рыбы наблюдается повышение КК. Так, у молоди щуки, вовремя не перешедшей на хищное питание, КК увеличивается вдвое.

У разных видов рыб значение КК различается: у карпа — 4,7, щуки — 6—8, судака — 5—7, леща — 6—9, линя — 9, обыкновенного караса — 10, плотвы — 14, окуня — 17. Очень высок КК у мелких видов: у верховки — 69,8, у ерша — 25 и т. д. Это сопряжено не только с питательной ценностью кормов, но и с уровнем обмена веществ у этих видов.

Эффективность использования корма у рыб в различных возрастных группах отличается. Энергия корма идет как на рост (продуцирующий корм), так и на поддержание жизнедеятельности (поддерживающий корм). У молоди большая часть потребленного корма идет на белковый рост. С наступлением определенного возраста рост рыбы замедляется и увеличивается доля поддерживающего корма. Его требуется тем больше, чем крупнее рыба, следовательно, КК у рыб с возрастом увеличивается.

Пищевые цепи. Важное значение для разработки научных основ рыбного хозяйства имеет изучение пищевых взаимоотношений водных организмов. Первичными продуцентами являются микро- и макрофиты, а также хемосинтезирующие бактерии. Ими питаются беспозвоночные и некоторые рыбы. Беспозвоночных, в свою очередь, потребляют мирные рыбы, а последних — хищные. В результате различных пищевых взаимоотношений складываются трофические, или пищевые, цепи, которые могут быть короткими (двух-трехзвенные) или длинными.

Самые короткие пищевые цепи — «фитопланктон — рыба» (белый толстолобик), «макрофиты — рыба» (белый амур). Наиболее длинные пищевые цепи у хищников. При переходе с одного звена на другие теряется большое количество энергии: у рыб, питающихся растительностью, эти потери 20—30-кратные (по массе), у животноводных — 5—10-кратные. Чем ниже трофический уровень, занимаемый видом, тем, как правило, мельче размеры особей, выше прирост их общей биомассы за счет быстрой смены поколений, а численность выше. (Исключение из правил — крупные фильтраторы: акулы китовая и гигантская, в пресных водах — толстолобики.) И наоборот, чем выше трофический уровень (хищники), тем крупнее особи по сравнению с объектами их питания (жертва), а их биомасса меньше, следовательно, численность будет еще меньше. Вот почему ихтиофаги с длинной пищевой цепью не могут быть многочисленными.

Пищевая конкуренция и обеспеченность пищей. В пределах одного фаунистического комплекса напряженность пищевых отношений между видами, питающимися сходными группами кормов (бентос, планктон), ослаблена благодаря специализации в питании. Обычно совпадают лишь второстепенные компоненты пищи. В случае резких изменений условий жизни виды, слагающие комплекс, могут переходить на питание второстепенными компонентами, и на этой почве

у них могут обостряться пищевые отношения с видами-конкурентами того же комплекса.

Наиболее обостренные пищевые отношения проявляются между видами, занимающими сходные пищевые ниши в разных фаунистических комплексах, входящих в состав фауны того или иного водоема. При соприкосновении видов двух фаунистических комплексов в условиях изменчивой кормовой базы высокоширотные по своему происхождению виды — эврифаги — оказываются в лучшем положении, чем низкоширотные — стенофаги; в условиях стабильной кормовой базы происходит наоборот. Хищные виды комплексов низких широт легче переходят на виды из высоких широт, чем высокоширотные — на питание южными видами.

Обострение пищевой конкуренции наблюдается и при проведении акклиматизационных или рыбоводных мероприятий.

Для определения степени пищевой конкуренции при питании различных видов одними кормовыми объектами А. А. Шорыгин (1952) предложил устанавливать степень сходства состава пищи, или индекс пищевого сходства (ИПС), по формуле

$$\text{ИПС} = \sum_{i=1}^n \min(X_i; Y_i).$$

ИПС представляет собой сумму наименьших величин из спектра питания сравниваемых рыб. При полном совпадении ИПС = 100. Если характер питания рыб различен и конкуренции нет, то ИПС = 0. Данный индекс изменяется в зависимости от возраста рыб и сезона.

Большое значение для понимания особенностей питания рыб имеет обеспеченность их пищей, определяющаяся кормовыми ресурсами водоема независимо от использования рыбой. Частью этих ресурсов является кормовая база. В процессе формирования вида выработался ряд приспособлений для расширения его кормовой базы. Это в первую очередь возрастные изменения состава пищи и различный спектр питания молоди и взрослых. У молоди видов одного фаунистического комплекса выход из противоречий из-за пищи достигается путем расхождения в сроках потребления одних и тех же кормов, что обеспечивается различиями в темпе эмбрионального развития и сроках вылупления из икры.

На изменение обеспеченности пищей популяция реагирует рядом приспособлений: при снижении обеспеченности — расширяющих ее кормовую базу; при повышении — сужающих. Такими приспособлениями при снижении обеспеченности пищей являются:

- увеличение размерной изменчивости, а тем самым расширение спектра питания в одновозрастных группах;

- задержка в развитии и более продолжительное использование объектов питания более низкого трофического уровня (более многочисленного);

- увеличение изменчивости морфологических признаков, связанных с добыванием и усвоением пищи, а значит, и расширение спектра питания всей популяции;

- переход на питание особями того же вида (каннибализм) или продуктами их распада и выделениями их тела.

В зависимости от обеспеченности рыб пищей изменяются темп роста, упитанность, интенсивность питания и состав пищи рыб, численность популяций. Одним из показателей обеспеченности пищей является напряженность пищевых отношений, или сила пищевой конкуренции, вычисляемая по формуле А. А. Шорыгина (1946):

$$e = \frac{100(q_1 + q_2)dg}{b},$$

где e — напряженность пищевых отношений по какой-то группе кормовых объектов; q_1, q_2 — размер суточного потребления обоими видами рыб; b — биомасса объекта в водоеме; d — ИПС группы организмов; g — поправка на положение пастбищ.

Анализ пищевых взаимоотношений видов рыб в пределах одного комплекса показывает, что эти отношения направлены на стабилизацию численности входящих в комплекс видов, ограничивая возможность выхода того или иного вида за пределы его экологической ниши. Распространение вида возможно либо со всем комплексом в результате глобальных изменений, либо путем конкурентного вытеснения другого вида на границе взаимодействия двух комплексов. В свою очередь, возможность столкновения комплексов определяется размерами территории, на которой в масштабе геологического времени происходят эти события. На больших территориях формируется больше фаунистических комплексов, выше вероятность их взаимодействий, приводящих к ускорению эволюционного процесса и распространению отдельных видов. На ограниченных территориях обычно возникают эндемичные формы.

Качественная характеристика питания. Качественный состав пищи рыб, выловленных в данный момент, характеризуется несколькими показателями.

1. **Широта спектра питания.** Этот показатель дает определение разнообразию потребляемой пищи. Устанавливается он количеством родов и видов организмов в пищевом коме рыб.

2. **Частота встречаемости соответствующего компонента.** Позволяет установить, у каких рыб он встречается. Определяется числом

пищеварительных трактов, содержащих данный компонент, выраженный в процентах от общего числа исследуемых. Пустые кишечника при этом не учитываются.

3. Значение отдельных компонентов пищи по массе. Дает полное представление о значении каждого из них. Вычисляется следующим образом: суммарную массу всех компонентов пищи для пробы принимают за 100 % и вычисляют суммарную массу каждого компонента из каждого желудка, вычисленных либо реконструкцией массы, либо непосредственным их взвешиванием.

Количественная характеристика питания. Некоторое представление об интенсивности питания дает количество кормящихся и не кормящихся рыб, выраженное в процентах, а также общий индекс наполнения, характеризующий степень наполнения желудка в момент вылова рыбы. Для каждой пробы рыб средний индекс наполнения определяют как среднее арифметическое из индексов наполнения всех рыб, включая и не кормящихся.

О значении отдельных компонентов судят по их частным индексам наполнения. Для вычисления этого показателя величину общего индекса наполнения распределяют соответственно весовому значению отдельных компонентов.

При изучении питания разных видов рыб, использующих сходные корма, интерес представляют индекс избирания, степень сходства пищи или объем конкуренции. Эти произвольные показатели можно вычислить, зная основные исходные показатели, характеризующие численность и биомассу кормовых объектов в водоеме, величину суточного рациона и значение отдельных компонентов пищи по массе.

Графическое выражение данных, характеризующих качественную и количественную стороны питания. Результаты цифровой обработки материала представляют в виде таблиц, графиков, диаграмм. Часто для выражения результата используют график в виде кругов, где площадь круга соответствует общему индексу наполнения, квадратный корень которого равен радиусу круга. Отдельные секторы круга означают массы пищевых компонентов или частные индексы в процентах от общего индекса, т. е. практически в процентах от длины окружности (360°).

Более точен метод построения гистограмм. В этом случае число столбов соответствует числу анализируемых проб, их высота — величине индекса наполнения, расчленение по вертикали — значению отдельных компонентов, т. е. значение каждого компонента выражается в процентилах как общая часть общего индекса наполнения.

6. РЫБЫ И СРЕДА. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА РЫБ

Рыбы — первичноводные животные, поэтому физические и химические свойства воды оказывают сильнейшее воздействие на жизнедеятельность и специфические приспособления, позволяющие этой группе позвоночных жить в среде с повышенной плотностью и вязкостью. Эти приспособления затрагивают все системы организма рыб. К общим, наиболее характерным, относятся жабры, позволяющие усваивать кислород непосредственно из воды; форма тела и плавники, обеспечивающие способность к передвижению и стабилизации тела в пространстве; плавательный пузырь, выполняющий гидростатическую функцию; метамерное строение мышц, благодаря чему в движении участвует все тело рыбы; кожа, чешуя и слизь, играющие существенную роль в снижении трения и защите тела; боковая линия — важный сейсмодатчик; органы чувств, обеспечивающие сохранение потомства при наружном оплодотворении яиц.

Специфика обитания в среде с определенными химико-физическими характеристиками обуславливает разнообразие форм и видов рыб, а также особенности их взаимоотношений со средой и, как следствие, имеющиеся биологические адаптации. В зависимости от комплекса адаптаций рыб часто делят на экологические группы по отношению к тому или иному фактору среды.

В океанах и морях условия жизни рыб в прибрежных акваториях и на больших глубинах или их открытой части (пелагиали) существенно различаются. Акваторию морей и океанов принято разделять на прибрежную (неритическую) зону над материковой отмелью и океаническую зону над материковым склоном и океаническим дном, в которой выделяют пелагиаль и собственно дно (абиссаль) соответственно. В пресноводных водоемах также существуют различные зоны, характеризующиеся

совокупностью абиотических и биотических условий и населенные специфическими сообществами организмов. Сообразно зонированию морских вод и типов пресных формируются те или иные сообщества рыб, объединяемые общими требованиями к условиям обитания.

Рыбы живут в различных условиях, их взаимоотношения с окружающей средой определяются группой факторов: абиотических и биотических.

Абиотические — факторы внешней среды, прежде всего среды обитания рыб — воды (соленость, температура, содержание растворенных в воде газов и др.).

Биотические — факторы органической природы, прежде всего внутривидовые и межвидовые отношения у рыб, отношения с животными других групп, растениями, микроорганизмами.

Специфика обитания в среде с определенными химико-физическими характеристиками определяет разнообразие форм и видов рыб, а также особенности их взаимоотношений со средой и, как следствие, имеющиеся биологические адаптации.

По приуроченности к определенным условиям обитания рыб принято подразделять на экологические группы. Так, по приуроченности к месту обитания выделяются морские, пресноводные, проходные и солоноватоводные.

Морские рыбы подразделяются на *пелагических*, населяющих толщу воды, и *донных*, живущих у дна. По распространению в океане выделяют *океанических*, населяющих поверхностные слои открытых участков морей и океана, *неритических*, населяющих прибрежные участки, и *абиссальных*, или *глубоководных*.

Пресноводные рыбы населяют внутренние пресные воды. По отношению фактора течения рыб можно подразделять на *реофильных* — текучих вод — и *лимнофильных* — стоячих вод. Однако большинство видов могут населять как реки, так и озера, поэтому их относят к озерно-речным, или общепресноводным. В свою очередь, рыбы вод текучих и стоячих подразделяются на *пелагических*, *придонных* и *донных*.

Две последующие группы занимают промежуточное положение между морскими и пресноводными рыбами и, несомненно, произошли от тех или других.

Проходные рыбы (диадромные) для размножения переходят из морской в пресную либо из пресной в морскую среду. В связи с местом откорма подразделяются на *трофически морских* (сельди, осетровые, лососи) и *трофически пресноводных* (пресноводные угри).

Солоноватоводные рыбы населяют опресненные участки морей, эстуарии рек и внутренние моря с пониженной соленостью. Подразде-

ляются на *полупроходных* (сиги, карповые, окуневые) и собственно *солонатоводных* (бычки, камбалы, морские иглы).

Влияние на рыб абиотических факторов. Для рыб как организмов, непосредственно связанных с водной средой, огромную роль играют ее физические свойства. От ее плотности и вязкости в значительной степени зависят условия движения рыб. Оптические свойства и количество взвешенных частиц влияют на условия охоты, ориентацию, защиту от врагов. Температура воды определяет интенсивность обмена веществ в теле рыб, а изменения температурного режима являются внешним раздражителем, влияющим на сезонный ритм жизни. Другие физические и химические свойства воды, как и минерализация, насыщение кислородом, вязкость, реакция среды, также имеют огромное значение.

Плотность, вязкость, движение воды, способы движения рыб. Поскольку рыбы живут в среде с большей плотностью, чем воздух, то форма их тела, его строение и функции определяются именно этим. Рыбы приспособлены к передвижению и в стоячей, и в текучей воде. Движения воды, как поступательные, так и колебательные, играют в их жизни существенную роль.

Основные формы связаны между собой переходными, которые, в свою очередь, также можно разделить. К примеру, представителей ихтиофауны Республики Беларусь по приуроченности к местам обитания можно систематизировать по форме тела и признаку возрастания индекса его высоты. Из общего числа видов, которые водятся в водоемах и водотоках Беларуси, 24 широко распространены в реках и озерах, занимая самые разнообразные места обитания, 18 населяют реки и лишь случайно заходят в озера и старицы. Из них ручьевая форель, хариус, голянь, голец придерживаются преимущественно верхних холодноводных участков рек, а стерлядь, подуст, белоглазка, синец, чехонь, бычок — равнинных. Промежуточное положение занимают голавль, усач, быстрянка, обитающие на участках с прогреваемой водой, но обязательно на течении. Чисто озерными видами являются ряпушка, озерный сиг и снеток, в реках не встречающиеся.

Распространение рыб по водоемам обусловлено их образом жизни и определяется системой специфических для каждого вида отношений со средой обитания, главным образом приспособительных отношений к гидрологическим и гидрохимическим факторам, условиям питания, размножения и другим, при которых шло формирование вида.

Внешним выражением этого процесса являются видовые признаки, прежде всего специфика строения тела рыб. Основные видовые признаки оказываются решающими и при распространении рыб по водоемам. Например, по признаку наибольшей высоты тела (П. И. Жуков, 1968)

Таблица 1

**Наибольшая высота тела рыб как видовой признак
при распространении в водоемах (П. И. Жуков, 1968)**

Тело	Отношение высоты к длине	Условия обитания	Виды
Змеевидное	5–5,9	На дне, закапываются в грунт	Угорь, минога
Удлиненное, сжатое с боков	13–14,3	На дне, закапываются в грунт	Вьюн, щиповка
Вальковатое	13–16	Придонные	Сом, налим, подкаменщик
Стреловидное	16,5–17,2	Придонные	Щука
Торпедовидное	19–23	Пелагические, речные и озерные	Судак, форель, хариус, голянь
Удлиненное, сжатое с боков	20,5–22,7	Пелагические, озерные и речные	Ряпушка, уклей, чехонь
Плотное, сжатое с боков	21–28	Типичные речные виды	Голавль, елец, жерех
Умеренно высокое, сжатое с боков	25–31,5	Типичные озерно-речные виды	Плотва, язь, окунь, ерш
Высокое, сжатое с боков	32,4–56,8	Озерно-речные, приуроченные к слабому течению	Лещ, густера, карась, красноперка

рыб водоемов Беларуси можно разделить на группы, отличающиеся общим строением тела, условиями обитания, образом жизни (табл. 1).

У большинства рыб поступательное движение обеспечивается путем изгибания всего тела за счет волны, передающейся по всей ее длине. Небольшое количество видов передвигаются с неподвижным телом за счет колебательных движений плавников: анального (электрические угри), спинного (амия, или ильная рыба), грудных (морские коньки, скаты). Хвостовой плавник принимает некоторое участие в поступательном движении, парализуя тормозящее движение конца тела и ослабляя обратные потоки. Плавники же выполняют и основную функцию рулей. Для преодоления сопротивления воды чрезвычайно важно свести до минимума трение о нее тела. Это достигается путем максимального сглаживания поверхности и ее смазки соответствующими веществами (чешуя и слизь).

Температура. Рыбы – пойкилотермные животные, т. е. температура их тела находится в зависимости от температуры окружающей среды. Последняя определяет не только скорость химических реакций, про-

текающих в теле рыбы, но также их распределение и поведение. Рыбы живут в водоемах с различной температурой, причем каждому виду свойственны предельные и оптимальные температуры. Для карася, например, нижний предел составляет 0 °С, верхний – 30 °С, оптимальная температура – 25 °С. Для окуня – 0, 30–35 и 22–25 °С соответственно, для судака оптимальная температура – 22–27 °С, сига – 15–16 °С, сазана – 22–29 °С и т. п.

По отношению к температуре рыб делят на *стенотермных* и *эвритермных*.

Эвритермные виды приспособились жить и эволюционировали в изменяющихся условиях. В основном это виды, населяющие умеренные широты и выдерживающие значительные колебания температуры.

Стенотермные рыбы более требовательны к изменению температурных параметров и обычно обитают при узкой амплитуде колебаний температуры.

К стенотермным в большинстве случаев относятся виды, эволюция которых проходила в более-менее стабильных условиях. В первую очередь это виды тропической и полярной зон, а также обитатели больших глубин, где температура изменяется незначительно.

Однако и в пределах требуемой температуры повышение или понижение ее вызывает изменения в жизнедеятельности рыб. Изменяются реакции организма на одни и те же факторы среды: при повышении температуры увеличивается потребление кислорода, ускоряется развитие, потребление и переваривание пищи, желудочная секреция и моторная деятельность кишечника, увеличивается всасывание растворенных веществ из окружающей среды и повышается чувствительность к токсинам. Чрезмерное охлаждение ведет к помутнению покровов, отслоению эпидермиса. Температура, выходящая за допустимые пределы обитания, вызывает шок и гибель рыб.

Температура, при которой жизнь рыбы становится невозможной, называется пороговой. Приспособление к температурным условиям в организме происходит на клеточном уровне. Следовательно, пороговые температуры являются как бы пределом сопротивления клеток организма внешнему воздействию среды. Поскольку эта способность у разных рыб неодинакова, то и температурные пороги их отличаются между собой.

Большинство рыб водоемов Беларуси относятся к группе эвритермных, т. е. способных существовать в пределах широких температурных колебаний, физиологические процессы у которых нормально проходят при температуре 10–25 °С. Лишь отдельные виды, представляющие в фауне арктический пресноводный комплекс (налимы, сиговые, корюшки), при повышении температуры снижают физиологическую активность, а интенсивность питания резко падает. Низких температур

требуют и рыбы бореального предгорного комплекса (форели, хариусы, голяны, подкаменщики).

Температурный фактор действует на рыбу как непосредственно — через изменение интенсивности ферментативных процессов, происходящих в ее организме, так и косвенно — оказывая свое влияние на улучшение или ухудшение развития кормовой базы и среды. Температурные условия, при которых все жизненные процессы протекают в организме нормально, принято называть оптимальными. Исходя из оптимальных температурных условий, рыб принято условно подразделять на теплолюбивых и холодолюбивых.

Теплолюбивые рыбы размножаются весной или летом, икра развивается при тех же температурах, при которых происходит нерест, а оптимум роста и питания для них лежит выше 18 °С.

Холодолюбивые рыбы нерестятся в основном осенью при температуре не выше 10 °С, икра развивается при более низких значениях, а оптимум роста и питания лежит до 18 °С.

Минерализация (соленость). В воде озер, рек, морей и океанов содержится разное количество растворенных солей. В зависимости от их концентрации различают воду пресную (до 0,5 ‰), солоноватую (0,5—25 ‰), морскую (25—40 ‰) и пересоленную (>40 ‰). Большинство рыб приспособились к жизни в воде определенной солености, однако некоторые из них способны переходить в воды различной минерализации.

Гидрохимический режим водоема оказывает на рыб существенное воздействие. Минеральные соли, растворимые в воде, обуславливают развитие фитопланктона и всей дальнейшей пищевой цепочки. Соли кальция и фосфора, необходимые в процессе индивидуального развития, потребляются в основном из воды, то же происходит и с микроэлементами. Растворенные соли поддерживают у рыб постоянное осмотическое давление, обеспечивающее работу внутренних органов.

В зависимости от устойчивости к концентрации растворенных солей рыб условно подразделяют на *эвригалинных* и *стеногалинных*.

Среди *стеногалинных* рыб встречаются пресноводные и морские. Пресноводный лопатанос, например, погибает, если соленость достигает всего 0,2—0,3 ‰. Из морских рыб стеногалинными являются глубоководные виды. *Эвригалинные виды* — кефали, бычки, тюлька и т. д. — могут обитать в широком диапазоне солености (от пресной до океанической воды). С повышением солености меняется плотность воды, а следовательно, и осмотическое давление в клетках рыб, поэтому соленость воды является одним из факторов, определяющих их расселение.

Растворенные газы. *Кислород.* Вода как среда обитания рыб содержит растворенные газы, в особенности кислород, азот и в небольшом

количестве углекислый газ. Все рыбы дышат растворенным в воде кислородом, поэтому его концентрация имеет решающее для них значение. К концентрации кислорода различные виды относятся неодинаково: как правило, пелагические виды, речные и холодолюбивые более требовательны, чем донные, озерные и теплолюбивые.

По отношению к количеству растворенного кислорода пресноводные рыбы подразделяются на четыре группы.

Группа видов с узкой адаптивной способностью (форели, сига, голяны, подкаменщики, голец), требующих для своего существования концентрации кислорода в воде не менее 7 мг/л. Места обитания этих видов ограничены верховьями рек или отдельными водоемами.

Более широко распространены виды, для которых требуется 5–7 мг/л растворенного кислорода, такие как хариусы, голавли, ельцы, чехони, налимы и др. Это обитатели главным образом рек, но встречаются и в проточных озерах.

Рыбы, физиологические функции которых не угнетаются при содержании кислорода до 4 мг/л. К ним относится большинство промысловых лимнофильных видов, таких как щуки, лещи, окуни, плотва и др.

Небольшое количество видов (лины, караси, вьюны), способных переносить условия понижения концентрации кислорода до 0,5 мг/л.

Потребление кислорода зависит от солёности, температуры, образа жизни, возраста и физиологического состояния рыбы.

Остальные газы инертны или отрицательно влияют на жизнедеятельность рыб.

Углекислый газ. Образуется в результате дыхания животных и растений, а также при разложении органического вещества. Даже в сравнительно небольших концентрациях способен вызывать гибель рыб. Механизм его действия сводится к понижению способности крови усваивать кислород.

Сероводород. Появляется в водоеме при недостатке кислорода. Образуется в результате жизнедеятельности анаэробной бактерии микроспиры. Чаше встречается в глубоких зонах морей при отсутствии вертикального перемешивания, в пресных водоемах может образовываться у дна.

Газовый режим водоемов зависит от температуры и солёности воды, наличия ледового покрова, развития растительности, процессов распада органического вещества и др.

Морская вода хорошо насыщена кислородом вследствие его притока из атмосферы, в результате жизнедеятельности фитопланктона, благодаря вертикальному перемешиванию и насыщенности солями. Пресные воды насыщаются кислородом слабее, а его содержание имеет сезонную и суточную динамику.

Заморные явления у рыб. Снижение содержания растворенного кислорода ниже физиологически необходимого уровня ведет к летним и зимним заморным явлениям.

Зимние заморы характерны для непроточных и слабопроточных водоемов, богатых органическими веществами, на окисление которых расходуется большое количество кислорода, а его поступление из атмосферного воздуха прекращается из-за ледостава; летние — для заросших прудов и озер ночью или в период массового развития в них водорослей (дыхание и деструкция преобладают над интенсивностью фотосинтеза).

Активная реакция среды (рН). Имеет важное значение в жизни рыб, поскольку зависит от соотношения растворенных газов (O_2 и CO_2) и закономерно изменяется в зависимости от суточного и сезонного хода фотосинтеза. В пресных водоемах избыток углекислоты вызывает увеличение кислотности, в то время как в морской воде избыток бикарбонатов связывает этот газ и рН постоянна. Для каждого вида рыб характерны определенные значения рН. При изменении этих величин нарушается обмен веществ, так как снижается способность организма поглощать кислород. Для рыб оптимум — 7–8 рН.

Движение водных масс. Существует ряд типов движения водных масс — течение, волнение, вертикальная циркуляция, приливно-отливные явления, многие из которых непосредственно отражаются на рыбах. Движение водных масс не только формирует внешний вид, но и определяет расселение (икра, личинки), образ жизни, размножение и т. д.

Грунт, взвешенные частицы, зарастание. Многие донные и придонные рыбы большую часть жизни связаны с грунтом. Среди пелагических рыб много видов, откладывающих донную икру. Бентосоядные рыбы добывают в грунте корм, поэтому тип и распространение грунтов оказывают значительное влияние на характер и структуру населяющего рыбного стада. Аналогичным образом идет взаимодействие и с водной растительностью, где многие рыбы находят себе кормовые станции, места для укрытия и размножения.

Содержащиеся в воде взвешенные вещества (как органические, так и неорганические) резко снижают ее прозрачность, затрудняют дыхание и питание, поэтому у рыб, обитающих в условиях повышенной мутности, приспособление идет по пути уменьшения размера глаз, развития иных органов чувств и ориентации, а также выделения специфической слизи, ускоряющей процесс осаждения мути и очищения воды.

Свет. Основной источник света — солнечная радиация. Свет имеет сигнальное и физиологическое значение при поиске пищи, бегстве от врагов, образовании стай, миграциях, созревании гонад, функционировании колбочек — элементов цветового зрения.

Физические свойства воды способствуют тому, что разные лучи проникают на различную глубину. Так, на глубину 5 м проникает всего 10 % красных лучей, на глубину 13 м — 10 % зеленых лучей, на глубину 500 м — только фиолетовые и ультрафиолетовые лучи. В связи с такой освещенностью глаза рыбы менее чувствительны к красной части спектра и более — к желтой, зеленой и синей частям. Чувствительны рыбы и к ультрафиолету.

Большинство видов рыб ведут дневной образ жизни, поэтому свет для них имеет сигнальное значение для розыска пищи, бегства от врагов, образования стай, созревания. По отношению к свету можно выделить *дневных (светолюбивые)* и *сумеречных (светобоязливые)* рыб. Отношение к свету у рыб может меняться по мере роста на прямо противоположное. Большинство рыб, за исключением сугубо сумеречных, обладают цветовым зрением, которое возможно только в условиях высокой освещенности. Биологическое значение такого зрения связано с возможностью распознавания окраски водных животных и приспособления собственной окраски к окружающему фону.

Существенное значение в жизни рыб имеет окраска тела, являющаяся преимущественно средством маскировки, выработавшаяся в тесной связи с условиями освещения их места обитания. Большинство видов рыб имеют *пелагическую окраску*: сероватую спинку, серебристые бока и брюшко, серые плавники, из которых хвостовой и спинной более темные. К этой группе относятся все рыбы, обитающие в толще воды, где темная спина делает рыбу незаметной сверху, а серебристое брюшко — снизу. Менее многочисленна группа рыб с *придонной окраской*: темная спина и бока, иногда с более светлыми разводами, пятнами в виде продольных полос, скрывающих рыбу на фоне грунта. К этой группе относятся налимы, сомы, вьюновые, пескарки, ерши и др.

Немногочисленная группа рыб имеет *зарослевую окраску*: коричневая или зеленая спина, темные поперечные полосы на боках. К ней относятся окуни, щуки, судак, отчасти лини и караси.

Виды, обитающие на течении в условиях высокой освещенности, часто имеют *реофильную окраску*, выражающуюся в наличии продольных полос и пятен, способствующих маскировке и размыванию контура тела рыб (форели, голяны, молодь лососей, данио и т. п.).

Свечение рыб (биолюминесценция) и его приспособительное значение. У многих глубоководных рыб развиваются органы свечения, служащие для поиска особей другого пола, ослепления хищника, привлечения жертвы.

Биолюминесценция характерна только для морских рыб — известно около 300 видов светящихся, в том числе 18 хрящевых, остальные — костные.

Типы свечения рыб:

- внеклеточная биолюминесценция — результат выделения рыбами светящейся слизи (род *Sarena*);
- внутриклеточная биолюминесценция — результат деятельности специальных светящихся органов — фотофоров;
- биолюминесценция за счет симбиотических светящихся бактерий, когда светящийся орган представляет собой железу, заполненную слизью, в которой они находятся.

Использование света в рыбохозяйственной деятельности. По отношению к свету рыбы бывают:

- уходящие от света (угри, миноги);
- привлекаемые светом независимо от наличия кормовых организмов (кильки, тюльки, снетки, хамса);
- привлекаемые светом при наличии кормовых организмов (сельди, сайры, скумбрии);
- безразличные к свету (осетры, судаки).

Способность рыб привлекаться на свет используется в рыбном промысле, для уходящих от света — в рыбозащите для создания световых (заградительных) барьеров у плотин ГЭС и водозаборов.

Влияние на рыб антропогенных факторов. Антропогенные факторы оказывают влияние через изменение абиотических и биотических условий.

Гидротехническое строительство. Гидротехническое строительство и связанное с ним зарегулирование стока рек, в том числе малых, привели к исчезновению из их ихтиофауны таких видов рыб, как стерлядь и вырезуб, а также к значительному сокращению численности сырти (рыбца) и замене ее оседлой формой.

Осушительная мелиорация. В ходе мелиоративного строительства в бассейнах ряда рек Беларуси были спрямлены и углублены небольшие речки и ручьи, являющиеся притоками I–III порядков рыбопромысловых рек и одновременно источниками пополнения рыбных запасов и хранилищами генофонда рыб. В результате этого значительно ухудшились условия обитания и воспроизводства рыб, сократилась их численность, а некоторые виды, например форель ручьевая и хариус, практически исчезли из ихтиофауны ряда малых рек и ручьев. Широкомасштабное мелиоративное строительство в пойме р. Припять привело к изменению динамики схода паводковых вод, что периодически вызывает значительное снижение уровня воды на нерестилищах ценных промысловых видов рыб и ведет к ухудшению условий их воспроизводства и сокращению запасов.

Тепловое загрязнение. Строительство ТЭС и АЭС способствует увеличению тепловых нагрузок (теплового загрязнения) на водоемы-охла-

дители, вызывает сукцессии сообществ рыб, которые заключаются прежде всего в сокращении их численности, а затем и в исчезновении стенотермных и холодолюбивых видов.

Химическое загрязнение. В результате хозяйственной деятельности в водоемы поступают сточные воды и промышленные отходы, нефтепродукты, ядохомикаты и удобрения, используемые в сельском хозяйстве, ведущие к загрязнению вод. Загрязнение рек Днепр (на всем протяжении), Западная Двина (ниже Витебска и Новополоцка), Неман (ниже Гродно), Припять (ниже Пинска и Мозыря) солями тяжелых металлов, нефтепродуктами, фенолами и другими токсикантами приводит к снижению в 2–3 раза численности и биомассы молоди рыб на участке рек ниже промышленных центров по сравнению с участками выше них. Это ведет также к замене одних видов рыб другими, более резистентными к загрязнению.

На структуру ихтиоценозов водоемов и качественный состав промысловых уловов оказывают влияние и другие виды и формы хозяйственной деятельности, ведущие к антропогенному эвтрофированию водоемов и ухудшению в результате этого условий обитания рыб. Так, смыв с сельхозугодий значительного количества минеральных и органических удобрений, стоки животноводческих ферм и предприятий по переработке сельхозпродукции, коммунально-бытовые стоки приносят в водоемы значительное количество органики, что существенно ухудшает их гидрохимические режимы, в первую очередь газовый (дефицит кислорода у дна). Это создает предпосылки к возникновению летних и зимних заморов рыб и их гибели.

Различные формы хозяйственной деятельности имеют одни и те же механизмы влияния на состояние рыбных ресурсов: нарушение жизненных циклов рыб, выпадение из ихтиоценоза рыб-стенобионтов, изменение видового разнообразия, численности и биомассы рыб. Но какими бы ни были механизмы влияния антропогенных факторов, их чрезмерное воздействие ведет к одному общему результату – нарушению эффективности воспроизводства, сокращению численности, исчезновению отдельных популяций и вида в целом.

Влияние на рыб биотических факторов. Помимо факторов неживой природы, рыбы вступают в различные отношения с факторами живой природы, формирующими экосистемы, прежде всего с другими рыбами, а также микроорганизмами, растительными и животными компонентами биоты, которые могут выступать как кормовая база, убежище и нерестовый субстрат, конкуренты, хищники и паразиты.

Формы биотических отношений. Биотические отношения у рыб многообразны, но преимущественно в их основе лежат пищевые отноше-

ния, в свою очередь определяющие и иные формы биотических отношений — внутривидовые, межвидовые и взаимоотношения с другими водными животными и растениями.

Внутривидовые взаимоотношения у рыб проявляются посредством образования различных группировок — популяций, стай, скоплений, колоний, а также в пищевых и половых взаимоотношениях.

Стадо (популяция) у рыб — одновидовая разновозрастная самовоспроизводящаяся группировка рыб, приуроченная к определенному месту обитания и характеризующаяся определенными морфобиологическими показателями — размерно-возрастным составом, темпом роста, сроками нереста и т. д. (например, лещи в р. Припять).

Элементарные популяции (по В. Д. Лебедеву, 1967) — группировки рыб, состоящие в основном из особей одного возраста, близких по физиологическому состоянию и сохраняющиеся пожизненно. Элементарные — потому что они не распадаются ни на какие внутривидовые биологические группировки. Возникают в местах рождения рыб, их структура изменчива, такую популяцию нельзя назвать стаей или скоплением, поскольку она остается существовать даже тогда, когда находится в разреженном состоянии.

Стая (косяк) — группировка близких по возрастному составу и биологическому состоянию рыб, объединяющихся на более или менее длительный период времени. Присущи пелагическим и полупроходным рыбам. Стая — адаптационный механизм для поиска пищи, защиты от хищников, нахождения миграционных путей.

По структуре (взаимному расположению особей в пространстве) различают следующие типы стай:

- ходовая (все рыбы движутся в одном направлении);
- кругового обзора (рыбы малоподвижны и ориентированы в разные стороны);
- оборонительная (стая стремится ускользнуть от хищника);
- питающаяся.

В стаях между отдельными особями складываются взаимоотношения двух типов:

- стая не структурирована, отношения равноправные (кильки, хамса, верховки);
- стая ранжированная (имеется подобие вожака — тунцы, окуневые, кефали и др.).

В основе поддержания целостности стаи лежит реакция следования (врожденная реакция отдельной особи следовать за другими). Как структурированная, так и неструктурированная стая имеет две зоны — внутреннюю и наружную. На факторы внешней среды реагирует пре-

жде всего внутренняя часть (ядро). Рыбы, находящиеся на периферии стаи, подражают ядру, т. е. следуют за ним.

Скопление — огромная масса рыб, представляющая собой ряд (несколько) стай, которые могут сливаться или быть обособленными. Виды скоплений:

- нерестовые;
- нагульные;
- миграционные;
- зимовальные.

Колонии — временные защитные группировки рыб, обычно из особей одного пола (защита кладок икры от врагов).

Внутривидовые пищевые взаимоотношения — реализация адаптаций в питании путем ослабления напряженности пищевых взаимоотношений и обеспечения популяции пищей — достигаются следующим образом:

- несколько генераций в течение года (порционный или растянутый нерест);
- расхождение спектров питания у молоди и взрослых рыб, самцов и самок;
- соотношение полов и различия в массе самцов и самок (угри, карликовые самцы у лососей);
- каннибализм — питание молодью или взрослыми особями (щуки, окуни способны жить в озерах, где нет других рыб).

Внутривидовой паразитизм — адаптация в условиях ограниченности поиска полового партнера, крошечные самцы прирастают к телу самки и питаются через ее кровеносную систему (глубоководные удильщики).

Межвидовые отношения — проявляются в форме пищевой конкуренции, отношений «хищник — жертва», «паразит — хозяин», мирного сожительства и др.

Межвидовые связи можно рассмотреть на примере фаунистического комплекса.

Среди видов, происходящих из одного фаунистического комплекса, межвидовые взаимоотношения характеризуются ослаблением пищевой конкуренции за счет расхождения спектров питания по основным компонентам или распределения различных видов рыб по разным участкам водоема/реки.

Пищевая конкуренция у рыб одного фаунистического комплекса наблюдается в основном из-за второстепенных кормовых объектов.

Взаимоотношения типа «хищник — жертва» — адаптации для добывания жертв (у хищников — зубы, быстрое передвижение, хорошее обоняние и зрение) и защиты от хищника (у жертв — шипы и колючки,

защитная окраска). Хищник регулирует численность популяций видов жертв (сверху вниз).

Сожительство — мирное (комменсализм, симбиоз) и паразитизм.

Комменсализм — нахлебничество рыбы-прилипалы и рыбы-лоцмана — прикрепление к телу и поедание остатков пищи.

Симбиоз у рыб-чистильщиков и их клиентов — очистка от эктопаразитов, грибов и бактерий.

Взаимоотношения типа «паразит — хозяин» среди рыб редки, но паразиты — миноги и миксины, карликовые сомики из семейства *Trichomycteridae* (Южная Америка) — прогрызают кожу крупных рыб и питаются не через кровь, а их кровью. Частный случай — внутривидовой половой паразитизм глубоководных удильщиков.

Взаимоотношения между рыбами и организмами — представителями других систематических групп.

Бактерии — носители заболеваний, а также пища для рыб (белый толстолобик), для водных беспозвоночных.

Водоросли и высшие растения — дыхание (фотосинтез), питание (фитофаги), нерестовый субстрат (фитофилы), укрытие (покровительственная окраска).

Простейшие — объекты питания молоди рыб и паразиты (жгутиковые, споровики, инфузории — ихтиофтириус).

Кишечнополостные — питание, убежища (кораллы), паразиты (например, полиподиум — поражают гонады осетровых рыб).

Черви — малощетинковые и многощетинковые — важный элемент питания рыб, круглые, ленточные черви, сосальщики, скребни — паразиты рыб.

Моллюски — важный элемент бентоса водоемов и питания рыб-бентофагов, нерестовый субстрат (беззубки, горчаки), на определенной стадии могут паразитировать (велигеры, дрейссены).

Членистоногие (ракообразные, насекомые) — основная пища многих видов рыб (зоопланктон и зообентос), враги молоди рыб, промежуточные хозяева многих паразитов, эндопаразиты (карповые вши, эргасилиусы).

Позвоночные:

- земноводные — пища рыб и враги молоди, поедают икру рыб;
- пресмыкающиеся — полностью или частично питаются рыбой, сами могут служить пищей крупным хищникам;
- птицы — питаются рыбой (чайки, бакланы), переносчики заболеваний рыб (лигулез и прочие цестодозы), удобряют водоемы (гуано);
- млекопитающие — мелкие (мыши, землеройки) — пища хищных рыб (щуки, сомы, таймени), крупные (куны, дельфины, киты) — ихтиофаги.

7. РАСПРОСТРАНЕНИЕ РЫБ И ОСНОВЫ ЗООГЕОГРАФИИ

В настоящее время распространение рыб в морских и континентальных водах земного шара определяется современными условиями жизни, а также предшествующей историей их развития и носит в основном зональный характер. Эта зональность проявляется как в географической (широтная поясность), так и в высотной или связанной с изменением жизни по глубинам зональности. Рыбы, как и все животные — наземные или водные, распределяются по отдельным зоогеографическим областям (подобластям, провинциям, округам).

Специфика географической (широтной) зональности связана в первую очередь с климатическими различиями высоких и низких широт. В полярных и экваториальных зонах сезонная динамика температур во много раз меньше, чем в умеренной зоне. Этим в значительной степени обусловлена стенотермность арктических и тропических видов рыб и эвритермность видов умеренных зон. С зональным различием связано и появление такого важного для водных организмов фактора, как ледовый покров, а также продолжительность вегетационного периода.

Широтная зональность не носит абсолютного характера и может меняться под воздействием определенных факторов (в морях, например, это теплые и холодные течения, вынос реками больших масс более теплой пресной воды). В континентальных водах естественное нарушение географической зональности может быть связано с высотным расположением водоема (представители арктической фауны в горных озерах).

Общее правило в зональном распределении рыб — увеличение числа видов по направлению от высоких широт к низким. В принципе, это правило свойственно как континентальным водоемам, так и морским.

Распространение отдельных видов, родов и семейств зависит от многих факторов, но основными являются условия среды. Каждый вид приспосабливается к определенным условиям существования, связанным с набором абиотических и биотических факторов — температур, солености, кормности, пресса хищников и др. Как отмечалось ранее, свыше 70 % поверхности Земли занимают моря, океаны и внутренние водоемы. От 50 до 60 % площади морей и океанов приходится на районы с глубинами более 3000 м, максимальные глубины достигают 11 000 м. В свою очередь, некоторые высокогорные озера расположены на высоте до 6000 м над уровнем моря. И практически повсюду водоемы заселены рыбами: от полярных широт до тропиков, от высокогорных водоемов до океанских глубин. Рыбы обитают в антарктических водах при температуре ниже 0 °С и в горячих источниках при температурах до 50 °С, в пресной и морской воде, в быстро текущих реках и в стоячих водоемах.

Определяющими факторами для современного распространения рыб являются:

- геоморфологические изменения очертаний морей и континентов в прошлом;
- глубины морей, ограничивающие перемещения донных и прибрежно-пелагических рыб;
- резкие температурные различия водных масс в пределах акватории Мирового океана и континентальных водоемов;
- различия в солености и газовом режиме вод.

Большее богатство фауны низких широт, по сравнению с высокими, зависит от ряда факторов. Все виды низких широт, приспособленные к существованию в относительно стабильных условиях (стенобионтные), занимают определенные экологические ниши. Стабильность среды позволяет им выживать, будучи приспособленными к узкой амплитуде условий жизни, а постоянство температурного режима обеспечивает множественность экологических ниш, отсутствующих в высоких широтах (например, растительность). Виды умеренных широт живут в постоянно изменяющейся среде (сезонность), поэтому вынуждены приспосабливаться к большему колебанию условий жизни (эврибионтность), а соответственно, их экологические ниши значительно шире. Таким образом, можно сказать, что один вид высоких широт занимает несколько ниш видов низких широт. С другой стороны, область распространения (ареалы) видов в континентальных водоемах и прибрежных водах морей низких широт, как правило, намного меньше, чем область распространения видов умеренных и высоких широт. Рыбы же, населяющие толщу и поверхность экваториальной зоны морей и океа-

нов, где абиотическая среда оказывается сходной, часто распространены в пределах этой зоны повсеместно. Высокая специализация видов низких широт и возрастание степени отношений «хищник — жертва» ведут к появлению специфических средств защиты — колючки, ядовитость, яркая окраска. В низких широтах выше и степень напряженности в отношениях «паразит — хозяин», поэтому появляется ряд приспособлений, ослабляющих болезнетворное влияние паразита (например, сильнее защитная реакция крови).

Сезонные явления отражаются на жизни рыб низких широт значительно меньше, чем рыб умеренных и высоких широт. Сезон размножения в высоких широтах относительно короткий, поэтому здесь преобладают виды с единовременным нерестом, тогда как в низких широтах — с порционным. По этой причине растет и плодовитость рыб по направлению от высоких к низким широтам. У большинства рыб низких широт (а также высокоарктических видов) нет резко выраженного снижения интенсивности питания в какой-либо сезон, как это наблюдается у видов умеренной зоны.

Условия расселения рыб в морях и океанах отличны от условий в пресных водоемах. На континенте первостепенное значение играют механические преграды — горные цепи, пустыни, протяженность суши между водоемами и т. п. В океанах наряду с наличием материковых преград особое значение приобретают экологические условия — температура, соленость, глубина и другие (изотерма, изобара, изогалина). По этой причине зоогеографическое распространение морских и пресноводных рыб существенно различается.

Распространение рыб в зависимости от условий обитания наиболее свойственно морским видам. В частности, отмечается широтная зональность, сопряженная с климатическими различиями высоких и низких широт.

Широтная зональность. С учетом наличия двух полюсов в настоящее время принято выделять три зоны вод:

- теплые (тропическая и субтропические области);
- умеренные (области умеренных широт Северного и Южного полушарий — бореальная и нотальная);
- холодные воды (Арктическая и Антарктическая области).

Арктическая область. Для нее характерны очень низкие температуры воды (от -2 до $+6$ °C). Ихтиофауна берет начало от Атлантического и Тихого океанов, как правило, во внутренних морях (Карское, Лаптевых и т. п.) очень бедна.

Антарктическая область. Обширная океаническая область, примыкающая к антарктическому материку. Температура воды очень низкая. Не имеет проходных или полупроходных видов рыб.

Бореальная область. Характерны значительные сезонные колебания температуры воды (от 0–12 °С в Атлантике до 0–8 °С в Тихом океане).

Течения большей частью имеют долготную направленность. Видовой состав бореальной ихтиофауны Атлантики беден, по сравнению с тропической, но численность популяций отдельных видов значительна. Ихтиофауна бореальной части Тихого океана разнообразнее и примерно в 6 раз богаче по числу видов рыб, чем Атлантики.

Нотальная область. Для этой области умеренных вод Южного полушария хорошо выражена смена сезонов в течение года. Видовое разнообразие здесь меньше, чем в бореальной области, из-за меньшей площади и протяженности шельфовой зоны и меньшего разнообразия условий. Преобладание открытых пространств способствует обилию глубоководных форм.

Тропическая область. Состоит из экваториальной и субтропических подобластей, отличается высокими температурами воды (+20–28 °С) и значительной соленостью (30–36 ‰). Существенно здесь различие между поверхностными и подповерхностными водами. Течения обычно имеют направленность с запада на восток или с востока на запад. Область характеризуется исключительно большим разнообразием видов и форм рыб.

Зонирование морей и океанов. Зональность морских акваторий в пределах определенной географической зоны выражена в основном в изменении видового разнообразия относительно береговой зоны (рис. 27). Акваторию морей принято разделять на *прибрежную*, или *неритическую, зону* (над материковой отмелью) и *океаническую зону* (над материковым склоном и океаническим дном).

Кроме того, моря и океаны принято зонировать по дну и по водной толще (вертикальное зонирование).

В зависимости от глубины и рельефа дно океана зонировается:

- на материковую отмель (шельф), 0–200 м;
- материковый склон (батиаль), 200–3000 м;
- ложе океана, подразделяющееся на абиссаль (3000–6000 м) и ультраабиссаль (более 6000 м).

По вертикали пелагические зоны океана можно разделить:

- на эпипелагиаль — 0–150–200 м;
- мезопелагиаль — 200–1000 м;
- батипелагиаль — 1000–3000 м;
- абиссопелагиаль — 3000–6000 м;
- ультрапелагиаль — более 6000 м.

Вертикальное распределение нагляднее всего видно на примере глубоководных рыб морей и океанов. Количественно богаче жизнью



Рис. 27. Экологические зоны бентали и пелагиали Мирового океана

верхние слои, с глубиной обеспеченность пищей рыб снижается, а соответственно, уменьшается и общая ихтиомасса, и количество встречающихся видов. Если рассматривать изменение видового богатства, то максимум приурочен к зонам с глубинами до 200 м, по мере продвижения от береговой линии и ростом глубины видовое разнообразие сокращается. Если учесть, что условия жизни рыб в прибрежных зонах, на больших глубинах или в открытой части океанов существенно различаются, то распределение их следует рассматривать в зависимости от мест обитания.

Вертикальная зональность водной толщи океана сопровождается изменениями с глубиной таксономического состава почти всех групп животных, причем распределение ряда групп ограничено пределами только одной вертикальной зоны, особенно абиссали и ультраабиссали.

Эпипелагиаль. Обособленность эпипелагиали лучше всего выражена в тропической зоне — там, где постоянно существует слой теплой воды, обычная толщина которого составляет 100–200 м, отделенный от холодного глубинного слоя главным термоклином, также имеющим постоянный характер. В умеренных и высоких широтах термическая обособленность поверхностных слоев существует только летом, поэтому эпипелагический ихтиоцен четко выражен преимущественно

в тропической зоне. Ихтиофауна эпипелагиали из-за малого количества экологических ниш отличается небольшим видовым разнообразием (постоянно встречается примерно 25 хрящевых и 120 видов костистых рыб). Для этой зоны характерны сельдевые, лисьи, серые, гигантские и китовые акулы, летучие рыбы, скумбрещукковые, корифены, мечерылые, луна-рыбы. По своим гидродинамическим характеристикам почти все виды эпипелагических рыб могут быть отнесены к нектону.

Мезопелагиаль. Мезопелагиальная ихтиофауна очень разнообразна и включает около 600 видов костных и хрящевых рыб. В соответствии с разнообразием ниш мезопелагические рыбы сильно различаются по образу жизни, миграционным циклам, способам добывания пищи. В наибольшей степени здесь представлены светящиеся анчоусы — около 320 видов, а также другие семейства. Основная их часть принадлежит к макропланктону или микронектону. Нектонные рыбы представлены относительно малым количеством (алеписавровые, гемпиловые), обитающим преимущественно в верхних слоях мезопелагиали. Почти все виды этой вертикальной зоны принадлежат к характерным семействам, не представленным или почти не представленным не только в прибрежных биотопах, но и в других биотопах пелагиали. Основным источником формирования мезопелагиальной ихтиофауны послужили батипелагические формы.

Батипелагиаль. Ихтиофауна батипелагиали насчитывает около 150 видов рыб, которые все отнесены к макропланктону. Для этой зоны наиболее характерны глубоководные удильщики (около 90 видов), некоторые светящиеся анчоусы и др. Все батипелагиальные виды рыб принадлежат к древнеглубоководным семействам.

Особый интерес может представлять глубоководная фауна. Условия жизни рыб на больших глубинах своеобразны и связаны с отсутствием света, низкой температурой, большим давлением, устойчивой соленостью и концентрацией растворенных газов, медленными течениями. Переход к обитанию на больших глубинах обычно характерен для исходных форм тех или иных отрядов. Глубоководных рыб насчитывается около 1000 видов, и их принято разделять на две группы: древнеглубоководные, или истинно глубоководные, и вторично-глубоководные, или шельфо-глубоководные.

Древнеглубоководные рыбы характеризуются специальными приспособлениями к условиям обитания: органами свечения, развитыми органами боковой линии, редуцированными или телескопическими глазами. Кости скелета декальцинированы, так как при большом давлении повышается растворимость солей кальция. Резко выражен половой диморфизм.

Вторично-глубоководным рыбам не свойственна столь высокая специализация, а по своему происхождению они являются ветвями прибрежных форм, опустившихся на большие глубины.

Широтное районирование пелагиали мирового океана по распространению рыб позволяет выделить в его пределах три основные ихтио-географические области:

- Аркто-Бореальная (включает Атлантическую и Тихоокеанскую подобласти);

- Тропическая (включает Атлантическую, Индо-Западно-Тихоокеанскую и Восточно-Тихоокеанскую подобласти). Части тропической зоны во всех океанах подразделяются на центральные и экваториальные провинции, характеризующиеся относительно невысоким уровнем эндемизма на фоне преобладания широкотропических видов;

- Антарктическо-Нотальная (включает Атлантическую и Индо-Тихоокеанскую подобласти).

В континентальных водоемах, помимо температуры, на распространение пресноводных рыб большое значение оказывает фактор течения, что обусловлено меньшей способностью пресных вод к растворению газов. По этой причине рыбы, живущие на течении, всегда более требовательны к содержанию растворенного кислорода, нежели рыбы стоячих вод.

Зональное распределение рыб пресноводных водоемов зависит от их широтного расположения — в водоемах высоких широт меньшее число видов, чем в водоемах низких широт. Также географическое распределение рыб связано с направленным воздействием человека на ихтиофауну — акклиматизация, интродукция и т. п. Зональность пресноводных водоемов тоже имеет место (дно зонируется на литораль, сублиторальный склон и профундаль, водная толща — на эпилимнион, металимнион и гипolimнион), однако в большинстве случаев из-за небольших размеров и глубин это не находит отражения в структуре рыбных сообществ. Вертикальная зональность пресноводных экосистем наиболее ярко проявляется в высотной зональности водоемов и рек альпийских регионов.

Высотное распределение хорошо прослеживается на примере рек, берущих начало в горах, или озер альпийской зоны (по М. Борне — озера ручьевого форели, озера озерной форели, озера палии, сиговые озера, лещовые озера, карасевые озера).

На примере большинства рек Европы выделяются следующие участки обитания (Г. В. Никольский, 1974).

Самый верхний, горный — участок форели: скорость течения здесь максимальная, прозрачность высокая, а температуры более низкие

с меньшим интервалом колебаний. В верховьях рек существенную роль в жизни рыб играют наземные животные (насекомые, хищники — птицы и млекопитающие, питающиеся рыбой). Рыбы либо сильные пловцы, способные преодолевать быстрое течение, либо донные, прячущиеся за камнями. Окраска — преимущественно русловая: пестрая спинка и темные пятна на боках. Типичные представители — форель, гольян, подкаменщик. Биомасса рыб в силу ограниченности пищевых ресурсов низкая, а сами они ориентируются в основном за счет зрения.

Предгорный участок — участок хариуса: скорость течения снижается, грунт становится мельче и подвижнее, вода — более мутной. Здесь уже присутствуют рыбы, способные прикрепляться к субстрату. Поскольку растительность в русле все еще отсутствует, основное значение приобретают животная рыба (бентофаги и эврифаги), ориентирующиеся не только за счет зрения, но и осязания. Здесь рыбы часто имеют усики. Роль наземной пищи, как и хищников, значительно снижается. Многие из обитающих видов для размножения поднимаются выше. Типичные представители — хариус, елец, гольян, голец.

Равнинный участок — участок усача: характеризуется дальнейшим замедлением течения и снижением прозрачности воды. Появляются придаточные водоемы с развитой растительностью. Пойменные водоемы играют большую роль в жизни ихтиофауны как места размножения и нагула. Как и на предыдущем участке, зрение уже не играет главной роли в добывании пищи. Пища мирных рыб — преимущественно бентос. В русле появляются виды с высоким телом. Для участка характерны сезонные колебания, поэтому преобладают более эвритермные виды, а колебания содержания растворенного кислорода в русле и придаточных водоемах диктуют большую устойчивость по отношению к газовому режиму. Типичные представители — усач, голавль, подуст.

Нижний участок — участок леща: характеризуется преобладанием процессов аккумуляции над процессами эрозии. Течение еще больше замедляется, вода становится более прозрачной. В русле появляется много высокотелых рыб, а в поиске пищи вновь возрастает значение зрения. В русле появляются значительные площади зарастаний с замедленным течением, а соответственно, и растительная рыба и специализированные зоопланктофаги. Накопление иловых отложений и появление эпифауны улучшают условия нагула бентофагов, а развитие зоопланктона — нагула молоди. По этой причине продуктивность угодий возрастает. По характеру размножения преобладают фитофилы. Среди рыб появляются виды с зарослевой окраской. Типичные представители — лещ, сом, судак, язь, красноперка, синец.

Во многих реках выделяется еще и *участок низовья* (эстуарии), где идет смешение пресных и морских вод и отмечаются сгонно-нагонные явления (последствия приливов-отливов). Нередко участки характеризуются меняющейся соленостью воды. В составе ихтиофауны появляются солоноватоводные виды (бычки, речные камбалы, иглы-рыбы). Если глубина, изотерма и изогалина наряду с геологическими изменениями морей и континентов были руководящими факторами в распространении морских рыб, то в еще большей степени геологическое прошлое сказалось на расселении пресноводных. Формирование материков с последующей изоляцией обеспечило разнообразие центров видообразования. Очень большую роль в расселении рыб Северного полушария сыграли великие оледенения, местами уничтожавшие, местами оттеснявшие к югу прежнюю ихтиофауну.

Географические области, объединяющие территорию, виды и формы по общности их происхождения. В зоогеографическом аспекте разработана теория географических областей, объединяющих территорию, виды и формы по общности их происхождения. Принято выделять следующие области (Н. Е. Микилин, 2003):

Палеарктическая — вся Европа, часть Северной Америки, небольшая часть Северной Африки, Азия (к северу от Гималаев);

Неоарктическая — основная территория Северной Америки; эти две области некоторыми учеными иногда объединяются в одну — Голарктическую область;

Амурская — бассейн Амура и близкие к нему китайские реки, а также Корея, Сахалин и Япония; является переходной от Палеарктической к Китае-Индийской области;

Китае-Индийская — бассейны рек юга Азии, Китая, Индии, Шри-Ланки, Индокитая; по составу ихтиофауны близка к Африканской области;

Африканская — пресные бассейны всего континента, за исключением самой северной ее части;

Южно-Американская — все пресные водоемы Южной Америки; состав ихтиофауны во много близок к Африканской области;

Австралийская — водоемы Австралии, Тасмании и Новой Зеландии; в этой области мало чисто пресноводных рыб, а имеющиеся виды имеют морское и очень древнее происхождение;

Полинезийская — пресноводная ихтиофауна, если имеется, то представлена первично морским проходными видами (например, угрями).

Антарктическая — пресноводных рыб нет по причине отсутствия внутренних водоемов (рис. 28).

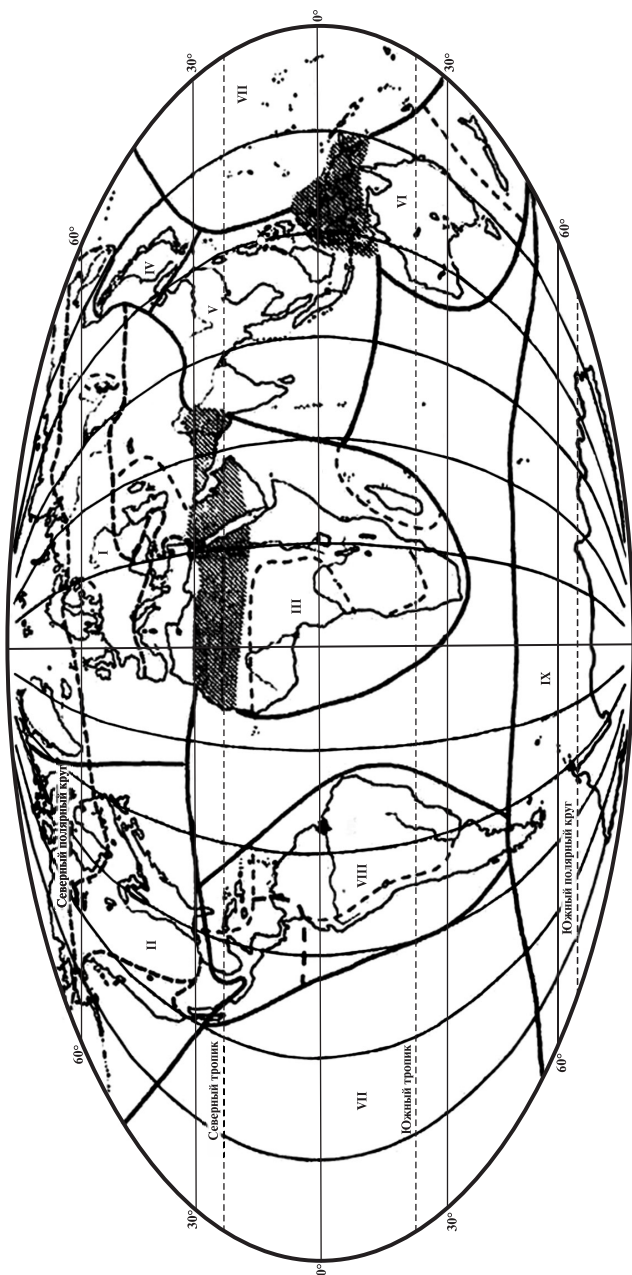


Рис. 28. Зоогеографическое районирование материков (штриховкой показаны переходные зоны, принадлежность которых спорна):
 I — Палеарктическая область; II — Неоарктическая область; III — Африканская область; IV — Амурская область;
 V — Китае-Индийская область; VI — Австралийская область; VII — Полинезийская область;
 VIII — Южно-Американская область; IX — Антарктическая область

В пределах областей выделяются подобласти, а в последних — провинции. В свою очередь, в пределах провинций выделяют округа.

Наибольший интерес может представлять Палеарктическая область, в которой выделяют шесть подобластей — Циркумполярную, Евро-Сибирскую, Средиземноморскую, Арало-Каспийскую, Байкальскую и Нагорно-Азиатскую.

Некоторые исследователи (Л. С. Берг, П. И. Жуков и др.) Средиземноморскую подобласть рассматривали в пределах Средиземного, Адриатического и Мраморного морей, тогда как Черное и Азовское моря объединяли с Каспием и Аралом в Понто-Каспийско-Аральскую подобласть.

В свою очередь, Евро-Сибирская подобласть, занимающая большую часть территории Европы и Азии к югу от Циркумполярной, включает две провинции: Балтийскую и Евро-Сибирскую. Балтийская провинция состоит из двух округов — восточного (Невского) и западного (Рейнского). Применительно к территории Беларуси можно сказать, что она частично отнесена к Балтийской провинции (Невский округ) Евро-Сибирской подобласти, частично — к Средиземноморской подобласти Палеарктической области.

Амфибореальность и биполярность. Нередко одни и те же или близкие виды обитают в разных океанах (Атлантический и Тихий), но отсутствуют в срединных акваториях (Северный Ледовитый). Это, например, атлантические и тихоокеанские представители лососей, сельди, трески, палтуса. Такое распределение называют прерывистым или **амфибореальным**. Предполагают, что в былые времена виды имели единую область распространения.

Существует значительное сходство у многих арктических и бореальных форм северной и южной Атлантики, а также Пацифики (хеки и мерлузы, североатлантические и южноатлантические путассу). Такое явление получило название «**биполярность**». Существует две точки зрения относительно его происхождения:

1) возникает как следствие пересечения тропической зоны холодолюбивыми видами в периоды глобального похолодания или путем перехода к придонному обитанию;

2) биполярные виды были исходно тропическими, с последующим переходом к обитанию в умеренных водах.

Понятие фаунистического комплекса. Важное значение для понимания процесса развития фауны рыб имеет сформулированное Г. В. Никольским (1953) понятие фаунистического комплекса. **Фаунистический комплекс** — это группа видов, связанных общностью географического

происхождения, т. е. развитием в одной географической зоне, к условиям которой виды, слагающие комплекс, наиболее приспособлены.

Идея фаунистического комплекса базируется на двух основных положениях:

1) становление ихтиофауны происходит скачкообразно и охватывает целую группу видов;

2) после становления комплекса виды, его составляющие, сохраняют относительную морфо-экологическую стабильность.

Деление на комплексы проводится по трем векторам: солености (морские или пресноводные), времени становления (верхнетретичный или более поздние) и регионам (Понто-Каспийский и др.).

Виды одного комплекса обладают сходной морфо-биологической спецификой (приспособление к условиям абиотической среды, пищевые взаимоотношения, особенности размножения). Фаунистический комплекс представляет понятие, сочетающее исторический, зоогеографический и экологический подходы к проблеме оценки динамики фауны рыб. Основываясь на биологической специфике видов рыб, слагающих фаунистический комплекс того или иного региона, можно не только реконструировать историю его заселения, но и спрогнозировать основные тенденции развития ихтиофауны в будущем. В целом для Евразии Г. В. Никольским выделено 10 пресноводных и 7 морских фаунистических комплексов.

Применительно к территории Беларуси принято считать, что состав ее современной ихтиофауны представлен девятью фаунистическими комплексами (шесть пресноводных — древний верхнетретичный, бореальный равнинный и бореальный предгорный, арктический пресноводный, понто-каспийский пресноводный и китайский равнинный; три морских — арктический морской, понто-каспийский морской и бореальный атлантический). Семь из них представляют аборигенную ихтиофауну, виды китайского равнинного комплекса завезены человеком, понто-каспийского морского — проникли в последнее историческое время самостоятельно вследствие гидротехнического строительства на реках.

Своеобразие территории Беларуси с точки зрения особенностей формирования современного биоразнообразия рыб состоит в том, что она принадлежит к двум (по мнению других ученых — к трем) зоогеографическим провинциям — Балтийской и Понто-Каспийско-Аральской (Средиземноморской подобласти), а водоемы относятся к бассейнам двух морей — Балтийского и Черного. Это объясняет отличительные особенности фауны рыб в Беларуси, включающей представителей как пресноводных, так и морских фаунистических комплексов.

Древний верхнетретичный комплекс. Эта древняя фауна сформировалась в верхнетретичное время (Л. С. Берг, 1909) и в далеком прошлом была распространена в водоемах всей Южной Сибири, а также в Европе и Америке (Г. В. Никольский, 1956). Комплекс является остатком субтропической фауны и в своем распространении связан с зоной широколиственных лесов. Под влиянием последнего ледникового периода ареалы видов распались на две составляющие – бассейн Средиземного моря и бассейн Тихого океана. В состав древнего верхнетретичного комплекса входят сом, горчак, судак, вьюн.

Арктический пресноводный комплекс. Согласно Г. В. Никольскому (1956), он является наиболее холодноводным элементом палеарктической фауны и связан в своем становлении с зоной тундры. Представители – сиги и налим.

Бореальный равнинный комплекс. По данным Г. В. Никольского, связан с зоной тайги, представлен видами холодноводной третичной ихтиофауны, сохранившей и после ледникового похолодания непрерывный ареал от Европы до Дальнего Востока. Представители – щука, плотва, язь, линь, карась обыкновенный, окунь, елец, голавль, ерш, пескарь, щиповка.

Бореальный предгорный комплекс. Связан в основном с предгорным ландшафтом Сибири и Северной Европы (Г. В. Никольский, 1956). Представители – хариус, голянь обыкновенный, голец, форель ручьевая и подкаменщик.

Арктический морской комплекс. Представлен двумя видами: колюшкой трехиглой и колюшкой девятииглой. Это мелкие рыбы с руслевой окраской и наличием колючек. Встречаются как в реках, так и в озерах, адаптированы к среднему содержанию кислорода в воде. По характеру питания относятся к планкто-бентофагам. Нерестятся летом при температуре 10–20 °С.

Понто-Каспийский пресноводный комплекс. Элементы Понто-Каспийской фауны сформированы в конце третичного периода и распространены, помимо равнинных рек Понто-Каспия, также в реках Балтики и Средней Европы (Г. В. Никольский и др., 1947). Представители – красноперка, верховка, укля, густера, лещ, жерех, подуст, усач, быстрянка, сырть.

Китайский равнинный комплекс. Представлен видами-интродуцентами из бассейна Амура и китайских рек (прудовые растительноядные рыбы, черный амур) и инвазийными (ротан, амурский чебачек), попавшими на территорию Беларуси с помощью человека.

Ихтиофауна водоемов Беларуси в последние 50 лет под воздействием антропогенных факторов претерпела существенные изменения.

Рыбы, в настоящее время обитающие на территории страны, представляют собой остатки древней доледниковой фауны, виды, проникшие в результате отступления ледника и формирования гидрологической сети в послеледниковое время, и виды, появившиеся в XX ст. в результате деятельности человека. В настоящее время состав ихтиофауны насчитывает 61 таксономическую единицу, в том числе 44 вида, 15 подвигов и 2 морфы, которые можно разделить на автохтонную (50 единиц) и аллохтонную (11 единиц) фауны. В свою очередь, по хозяйственно-экологической значимости можно выделить аборигенные виды (промысловые и непромысловые); ценные для хозяйства виды, завезенные в целях рыбоводства; инвазийные виды, попавшие на территорию страны в результате перевозок рыбы (амурский чебачек), неконтролируемого выпуска (ротан-головешка) и расширения своего ареала (бычки, возможно, тюлька и игла-рыба). Из состава ихтиофауны практически полностью выпали проходные виды (осетровые, некоторые карповые, частично лососевые), что связано с гидротехническим строительством на главных реках.

8. ИХТИОЦЕНОЗ. ДИНАМИКА СТАДА. МИГРАЦИИ

Водная экосистема как жизненная среда обладает качествами, которые определяют возможность существования и развития растений и животных и объединяются общим понятием «биогеоценоз» (В. Н. Сукачев, 1972). Данное понятие подразумевает наличие биосистем, состоящих из трех взаимодействующих групп организмов: продуцентов, консументов и редуцентов.

Рыбы как сообщество являются структурным звеном водного биоценоза, представленным в виде отдельных популяций, находящихся между собой в отношениях «хищник — жертва», триотрофными и конкурентными отношениями, но не более. Таким образом, под ихтиоценозом понимается часть биогидроценоза, а именно сообщество рыб, связанных между собой трофически и информационно в единое целое, которое функционирует как относительно обособленная подсистема и претерпевает закономерные изменения сообразно изменениям биогидроценоза. Под объемом ихтиоценоза понимается число видовых популяций в сообществе, находящихся во взаимозависимости.

Встречаемость любого вида рыб в данном регионе есть отношение частного от деления числа ихтиоценозов, включающих данный вид, к общему числу ихтиоценозов данного региона. Анализ ихтиоценоза любого водоема, где встречаются более трех видов рыб, обнаруживает две структурные части. Одна из них представлена видами, неизменно и обязательно присутствующими во всех ихтиоценозах данной территории. Другая часть не имеет определенного состава и создает различия сообществ, их разнообразие. Таким образом, каждое сообщество рыб (ихтиоценоз) можно разделить на ядро, состоящее из видов, обязательно имеющих в данном регионе, и маркирующуюся часть, в которую входят виды, создающие своеобразие сообщества. Иначе говоря, ядром

ихтиоценоза называется подмножество видовых популяций рыб, имеющих встречаемость в ихтиоценозах данного объема, равную 1. По мере увеличения объема ихтиоценозов число компонентов ядра возрастает. В ходе регрессивной сукцессии ядра ихтиоценозов проявляют устойчивость. Это выражается в том, что при сокращении объема ихтиоценоза первоначально теряются виды, не входящие в ядро.

Продуктивность водоемов. Влияние среды на живой мир водоема огромно. Видовое разнообразие фауны и ее количественное развитие зависят от многих факторов, но в первую очередь — от соответствия условий среды и кормовой базы требованиям конкретных видов рыб. Качество среды и кормовая база зависят от количества химических питательных веществ в воде, активной реакции среды, температурного и газового режимов и некоторых других факторов. В результате водоемы имеют различную биологическую продуктивность, под которой принято понимать способность водоема обеспечивать в течение года (одного вегетационного периода) определенный прирост массы живого органического вещества на единицу площади. Качественные и количественные стороны этого прироста зависят от особенностей водоема, поэтому и условия существования для различных рыб в каждом конкретном водоеме неодинаковы, как неодинаковы там их биомасса и численность. Биомасса каждой видовой популяции будет зависеть от численности особей, их темпа роста и возрастной структуры, а биомасса всего рыбного населения — складываться из суммы биомасс видовых популяций. Следовательно, каждый водоем имеет определенную естественную рыбопродуктивность, которая обусловлена объемом ихтиоценоза и продукционных показателей видовых популяций, и под которой понимают его способность обеспечивать в течение года определенный прирост массы рыб с единицы площади за счет естественной кормовой базы.

Естественная рыбопродуктивность водоема зависит от его физико-химических особенностей, наличия кормовых ресурсов, условий роста, развития и размножения рыб, состава и структуры ихтиоценозов. Исходя из совокупности этих факторов, водоемы могут иметь высокую, среднюю и низкую естественную рыбопродуктивность. В свою очередь, величина годового прироста общей массы ихтиофауны не является постоянной. Она колеблется в зависимости от состояния кормовых ресурсов в отдельные годы, гидрометеорологических условий, величины естественной и промысловой смертности.

При высокой численности рыбы и незначительных кормовых ресурсах в водоеме, в котором лов не ведется, прирост ихтиомассы рыб-

ного стада может практически отсутствовать, так как вся пища будет расходоваться на энергетические затраты по поддержанию жизненных процессов рыб, но не на их рост. При ведении промысла из водоема ежегодно изымается определенное количество рыбы, благодаря чему остается неиспользованной часть кормовой базы, за счет которой может происходить прирост общей ихтиомассы.

Разные виды рыб используют на прирост единицы массы неодинаковое количество корма (кормовой коэффициент), поэтому разнообразие видов может существенно влиять на показатели рыбопродуктивности.

Возраст полового созревания и кульминация ихтиомассы. Чтобы понять процессы, происходящие в водоеме, следует рассмотреть ихтиоценоз на структурном уровне.

Всю массу рыб в водоеме (естественный запас) условно можно разделить на две части: пополнение и остаток.

Пополнение — часть рыбного стада, которая отродилась и набирает массу до периода полового созревания.

Остаток — часть рыбного стада, которая участвует в воспроизводстве и остается в живых после нереста.

Рубежом для перехода рыбы из пополнения в остаток является **возраст полового созревания**. По существующим в настоящее время взглядам вылову подлежит та часть популяции рыб, которая достигла половой зрелости и участвовала в размножении. Следовательно, без знания возраста полового созревания невозможно рационально эксплуатировать рыбные ресурсы.

Возраст полового созревания подвержен значительным колебаниям и может варьировать у разных популяций одного вида и даже в пределах одной популяции. Обычно время наступления половой зрелости связано с достижением особью определенного размера, нежели с достижением определенного возраста. Но поскольку в пределах одной климатической зоны значения длины к определенному возрасту не очень сильно различаются, принято употреблять термин «возраст полового созревания», на основании которого устанавливают минимальный размер, разрешенный к вылову.

Вторым важным показателем, определяющим характеристику популяции рыб, является кульминация ихтиомассы возрастных групп. Под **кульминацией ихтиомассы** подразумевают максимальную величину ихтиомассы возрастных групп в пределах одного поколения или одной популяции. По механизму формирования кульминации ихтиомассы Л. А. Кудерский выделяет три типа популяций рыб.

1. Кульминация ихтиомассы совпадает с возрастом полового созревания. Это некоторые мелкие виды рыб с укороченным жизненным циклом (снеток, мелкие формы ряпушки, тугун и др.), из крупных рыб — лососи (атлантический и тихоокеанский). Производители этих видов после первого нереста практически все погибают, поэтому повторно нерестующие особи отсутствуют или составляют небольшой процент от общей численности половозрелой популяции. Таким образом, ихтиомасса в популяциях первого типа формируется в группах, не достигших половой зрелости, и резко снижается в тех, возраст которых превышает возраст первого нереста.

2. Возраст, в котором наступает кульминация ихтиомассы, больше возраста полового созревания. Кульминация ихтиомассы у этого типа популяций может наблюдаться после неоднократного участия в размножении половозрелых рыб. При этом кратность размножения до наступления кульминации ихтиомассы зависит от вида рыбы, а у одного и того же вида — от конкретных условий обитания. К этому типу популяций относятся многие промысловые виды внутренних водоемов с длительным жизненным циклом и многовозрастной структурой стада (осетровые, сомы, судаки, лещи, щуки и др.). Характерная особенность условий обитания популяций этого типа — удовлетворительная обеспеченность кормом не только младших, но и старших возрастных групп. В основном это отмечается в тех водоемах, где зоны размножения разделены, а их площадь ограничена, по сравнению с площадью нагула.

3. Кульминация ихтиомассы возрастных групп предшествует возрасту полового созревания (рыбы со средней продолжительностью жизни). В популяциях данного типа ихтиомасса возрастной группы при наступлении половозрелости оказывается ниже, чем в период кульминации. Данный тип отмечен преимущественно у фитофильных видов рыб, в том числе у тех, которые в ряде водоемов образуют популяции второго типа (лещи). Из промысловых рыб этот тип часто отмечается у лещей и плотвы (карповые), окуней (окуневые) и характерен для водоемов с обширными зонами размножения и довольно ограниченными зонами нагула (рис. 29).

Таким образом, для каждого типа популяций рыб требуется своя стратегия эксплуатации, направленная на разумное использование продукционного потенциала видов и водоемов.

Динамика численности рыб. Жизнь любой популяции рыб — это непрерывная смена поколений, рождение особей, их рост, созревание, воспроизводство и как заключение — смерть. Этот процесс протекает

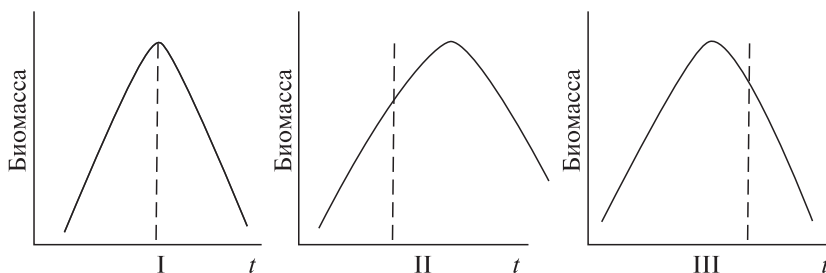


Рис. 29. Типы кульминации ихтиомассы (по Л. А. Кудерскому, 1983):

I — первый тип; II — второй тип; III — третий тип

в непрерывном взаимодействии со средой, как биотической, так и абиотической. В зависимости от условий меняется темп воспроизводства и уровень смертности. Каждое поколение, слагающее популяцию, взаимодействует с другими поколениями и в то же время находится в системе триотрофных связей, т. е. приспособительно взаимодействует со своими кормовыми организмами и хищниками, питающимися особями данного вида.

Тип динамики стада определяется его возрастным составом, соотношением численности отдельных возрастных групп, максимальной и средней продолжительностью жизни, соотношением полов, характером колебания численности, которые специфичны для каждого вида и являются его приспособительным свойством.

Биологические основы рационального использования рыбных запасов подразумевают знание основных механизмов, определяющих динамику численности рыб, — рождения, роста и убыли особей. Убыль особей тесным образом связана с размножением и ростом, поскольку размножение компенсирует убыль, а рост регулирует как интенсивность убыли, так и интенсивность размножения. Убыль (смертность) — общая и естественная, является одним из механизмов, определяющих характер кульминации ихтиомассы, а соответственно, промысловую меру и норму прилова.

Условия стабилизации популяции — постоянство пополнения и неизменность коэффициента смертности в течение периода, равного продолжительности жизни рыбы (Ф. И. Баранов, 1971; С. В. Шибаев, 2006). Убыль (смертность) рыб в популяции описывается убывающей кривой численности возрастных групп, логарифмирование которых дает угол наклона прямой, тангенс которого служит отражением темпа убыли (рис. 30).

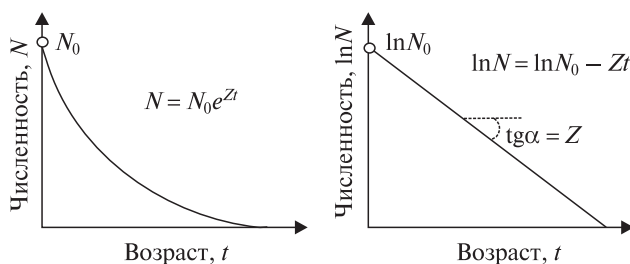


Рис. 30. Графическое представление уравнения Баранова

В естественных условиях при отсутствии промысла считается обычно, что величина смертности максимальна в младших возрастных группах, уменьшается в средних ввиду повышения жизнестойкости особи (в возрасте, близком к возрасту наступления половозрелости t), а затем, по мере старения организма, вновь возрастает, достигая к концу жизни 100 %. Такой характер возрастных изменений смертности дает S-образную кривую выживания (П. В. Тюрин, 1972, 1974; Г. В. Никольский, 1974) (рис. 31).

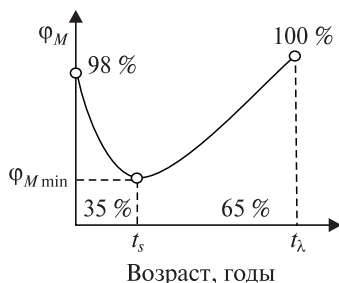


Рис. 31. Кривая естественной смертности (по П. В. Тюрину, 1972)

Проблема динамики численности и биомассы популяций организмов — одна из наиболее актуальных в современной биологии. От степени разработки этих вопросов зависит успех развития тех отраслей (секторов) экономики, которые базируются на природных биологических ресурсах — рыбное хозяйство, охотничье хозяйство, сельское хозяйство и др.

Теория (теоретическая база, основа) динамики популяций организмов — раздел общей теории развития живого, исследующий закономерности воспроизводства, роста и убыли живых организмов.

Структура популяций рыб и закономерности их изменений. Основные закономерности динамики, которым подчиняется динамика популяций (стад) рыб, сходны с таковыми и для многих других организмов. Динамика популяций — непрерывный процесс смены поколений во времени (рождение новых поколений, рост и гибель особей, их составляющих), характер каждого определяется спецификой видовых приспособлений, особенностями взаимосвязей организма со средой.

Темп и характер пополнения, темп полового созревания, соотношение полов, продолжительность жизни, возрастной состав стада, т. е. сам тип динамики стада, есть приспособительное свойство, определяющее специфику взаимоотношений вида и среды.

Возрастная и половая структура. Возрастная структура определяется числом возрастных групп в популяции и численностью (или соотношением числа) особей в каждой возрастной группе. Она зависит от длительности жизненного цикла (коротко- и длинноцикловые) и максимальной продолжительности жизни рыб.

Возрастная структура — видовое приспособление, обеспечивающее популяции существование в конкретных условиях.

Половая структура — определяется соотношением полов (у большинства рыб СП — 1:1) и размерно-половым соотношением у рыб, т. е. процент самок и самцов, приходящихся на каждую размерную (возрастную) группу.

Многовозрастная структура популяции — это приспособление к относительно стабильной кормовой базе, слабому воздействию хищников на половозрелую часть популяции и лабильным условиям воспроизводства. Основной стратегией такой популяции является использование энергетических ресурсов на рост, что позволяет быстрее выйти из-под пресса мелких, а соответственно, наиболее многочисленных хищников. Достигнув половозрелости, отдельное поколение таких рыб, как правило, обладая небольшой плодовитостью, но нерестясь в течение ряда лет, обеспечивает рост популяции даже в условиях нестабильности воспроизводства.

Таким образом, рыбы с многовозрастным составом стада и поздней половозрелостью приспособлены к жизни в условиях относительной стабильности при незначительных колебаниях смертности половозрелых особей и сравнительно слабом воздействии хищников.

Рыбы с коротким жизненным циклом и простой структурой популяции приспособлены к относительно стабильным условиям воспроизводства, лабильной кормовой базе и изменчивому и интенсивному воздействию факторов среды и хищников. Основной стратегией таких

рыб является высокий темп роста, раннее созревание, приводящее к замедлению темпа роста, короткий жизненный цикл и использование основных энергетических ресурсов на воспроизводство.

Следовательно, рыбы с коротким жизненным циклом и популяцией из небольшого числа возрастных групп приспособлены к жизни в условиях сильно колеблющейся смертности, а характер их динамики обеспечивает быстрое восстановление стада.

Динамика возрастного состава хорошо изучена на примере нерестовых стад рыб. Она есть результат взаимодействия пополнения и остатка над воздействием естественной и промысловой убыли (смертности). Изменение соотношения пополнения в сторону его увеличения приводит к омоложению популяции. Возрастной состав нерестового стада в значительной степени определяется возрастом полового созревания пополнения, а последний регулируется через темп роста. В свою очередь, возраст полового созревания связан с продолжительностью жизни. Особи, созревающие раньше, обычно менее долговечны. Самцы у большинства видов созревают и погибают в более молодом возрасте, чем самки. Мощным фактором, определяющим величину убыли, является вылов.

Нерестовая популяция (НП) — половозрелая часть стада. Проанализировал ее структуру и выделил 3 типа НП Г. Н. Монастырский (1953):

- 1-й тип. Состоит только из пополнения (К), т. е. из впервые нерестующих рыб. Рыб, нерестующих повторно, т. е. остатка (Д), в популяции этого типа нет;
- 2-й тип. Состоит из пополнения и остатка, но величина остатка меньше пополнения;
- 3-й тип. Состоит из пополнения и остатка, но величина остатка больше величины пополнения.

Условно эти типы могут быть изображены следующим образом:

популяция I типа	$D = 0, K = P;$
популяция II типа	$D > 0, K > D, K + D = P;$
популяция III типа	$D > 0, K < D, K + D = P;$

где Д — остаток; К — пополнение; Р — нерестовая популяция.

Деление НП различных видов рыб на типы условно, но в принципе отражает взаимодействие организма со средой и влияние других факторов, например антропогенных, в первую очередь промысла.

Естественная, промысловая и общая смертность. Смертность (убыль численности) у рыб имеет различные причины. Все формы смертности можно разделить на смертность от естественных причин (старость,

воздействие абиотических условий, от хищников, паразитов и болезней, нарушение обеспеченности пищей) и от воздействия рыболовства.

Формы смертности от естественных причин обычно объединяются термином «*естественная смертность*», а от вылова — «*промысловая смертность*». Суммирование естественной и промысловой смертности дает общую смертность.

Отношение части популяции, отмершей в течение года, к величине всей популяции в начале года, выраженное в процентах, является коэффициентом естественной смертности популяции.

Отношение части популяции, выловленной в течение года, к величине всей популяции в начале года, выраженное в процентах, представляет собой коэффициент вылова, или промысловой смертности данной популяции.

Коэффициент общей смертности является суммой коэффициентов вылова и естественной смертности.

Процесс убыли может характеризоваться тремя показателями — в виде мгновенных коэффициентов смертности, действительных коэффициентов смертности и коэффициента выживания.

Мгновенный коэффициент смертности характеризует скорость уменьшения численности рыб за элементарный промежуток времени. Единицы измерения — $1/\text{время}$ (сутки, месяц, год), или время^{-1} . Пределы — от нуля до бесконечности.

Действительный коэффициент смертности показывает вероятность гибели рыб в течение определенного промежутка времени. Численно он равен доле или проценту рыб, погибших за определенный период, по отношению к начальной численности. Единицы измерения действительного коэффициента — доли или проценты, пределы изменения — от нуля до единицы (или до 100 %).

Коэффициент выживания — это величина, дополняющая действительный коэффициент смертности до единицы. Он показывает, какая часть рыб остается в популяции (выживает) к определенному моменту времени.

Факторы, определяющие величину и темп пополнения и смертности. Приспособительная перестройка структуры популяции осуществляется автоматически через регуляцию роста, возраста полового созревания, продолжительности жизни и соотношения пополнения и остатка в зависимости от направленности и величины изменения кормовой базы и пресса хищников.

В условиях стабильной кормовой базы снижение численности рыб приводит к увеличению темпа роста и жиронакоплению (поскольку

каждая рыба получает больше корма), более раннему созреванию, увеличению плодовитости и запаса желтка в яйце, что способствует большей выживаемости на ранних этапах онтогенеза и быстрому восстановлению численности. Превышение численности над кормовой базой обуславливает обратный процесс. Эти простые механизмы на фоне естественного отбора, в основном работающего на уменьшение неоправданных энергетических затрат, в конечном счете приводят к соответствию численности популяции и ее кормовой базы, а также к оптимизации темпа роста, сроков созревания, продолжительности жизни и величины плодовитости в соответствии с уровнем смертности.

Воздействие хищника (либо промысла) обеспечивает высвобождение части кормовой базы жертвы и, соответственно, определяет отбор на увеличение темпа роста и воспроизводимости ее популяции. Таким образом, общая максимальная величина стада рыб в целом ограничивается величиной кормовой базы данного вида.

По К. Бэру (1854), рыбы может водиться только такое количество, какое может находить себе пропитание. И как скоро наличное число ее будет ниже этого возможного количества, от ее собственной жадности или от других причин, то число это будет иметь лучшее пропитание, скорее созреет и будет плодovитее.

Оценка запасов рыб и прогнозирование величины возможных уловов.

Запас — биомасса рыб.

Общий (естественный) запас — общая биомасса всех рыб всех возрастов.

Промысловый запас — биомасса рыб промысловых размеров (пригодных к вылову).

Для определения оптимального вылова рыбопродукции необходимо знать величины промыслового запаса ихтиофауны эксплуатируемого водоема и годового прироста основного запаса. Количественная оценка промыслового запаса рыб возможна либо методом прямого учета, либо косвенными методами, например по показателям интенсивности промысла, техническими средствами или по показателям развития кормовой базы рыб.

Знание величин промыслового и естественного запасов, коэффициентов смертности и особенностей динамики численности с учетом возрастной структуры и темпа роста позволяет прогнозировать пики и спады количества рыб во времени и таким образом — промысловые уловы.

Поведение рыб. Под поведением рыб понимают индивидуальные и групповые сомато-вегетативные реакции, направленные на удовлет-

ворение определенной биологической потребности отдельной особи или группы рыб.

Если морфофункциональные возможности животного не обеспечивают адекватных реакций на изменение окружающей среды, ему угрожает или болезнь, или гибель. Один из способов справиться с поставленной природой задачей — изменить морфологию и, следовательно, функциональные возможности организма, т. е. изменить генотип вида. Таким образом, этологическое несовершенство животных является еще одной причиной возникновения новых популяций и видов.

Факторы, определяющие поведение рыб:

- зрение;
- слух;
- обоняние;
- боковая линия;
- высшая нервная деятельность (безусловные и условные) рефлексы.

Поведение регулируется гормонами — веществами особой природы (белки).

В зависимости от происхождения стимулы, определяющие поведение рыб, могут быть разделены на сигналы первого и второго порядка. Сигналы первого порядка производятся специальными органами. Сюда можно отнести призывные акустические сигналы половых партнеров, электрические разряды сильноэлектрических рыб или сигналы удильщиков. В целом сигналы первого порядка ассоциируются с половым, оборонительным и агрессивным поведением.

Сигналы второго порядка возникают в различных ситуациях. Они сопровождают пищевое поведение, дыхание, миграции, питание рыб. Это гидродинамические поля, низкочастотные импульсы, различные акустические эффекты, электрическое поле рыбы. Велико значение химических стимулов, производимых рыбой. Группа водорастворимых соединений из кожи карповых рыб является для них феромоном тревоги — химическим сигналом опасности. Комплекс низкомолекулярных соединений из кожи хищника (кайромоны) служит основным, как и у млекопитающих, источником запаха вида. Установлено, что водорастворимые соединения из кожи и слизи хищных рыб — щуки, судака, змеёголова, угря, трески и форели — несут информацию о присутствии хищника в водоеме.

В эволюционном плане кайромоны и феромоны, скорее всего, появились как видоспецифические продукты метаболизма, выделяемые организмом в окружающую среду и позднее приобрели сигнальную роль в биоценозах.

Индивидуальное и групповое поведение. Поведение рыб — сложный многоуровневый процесс, который складывается из реакций двух типов.

Первый тип реакций направлен на удовлетворение индивидуальных потребностей конкретного организма. Обеспечивает метаболический комфорт и личную безопасность. Рыба подбирает себе участок водоема с оптимальными газовым, температурным, световым и гидродинамическим режимами. Часто этот тип поведения называют физиологическим. Л. Г. Юнг для обозначения данного типа активности предложил термин «интравертное поведение».

Второй тип реакций обеспечивает групповое обитание и как бы социально ориентирован.

Поскольку все рыбы в процессе онтогенеза имеют стадии развития, когда они вынуждены объединяться в группы, общение с сородичами неизбежно связано с размножением, миграциями, территориальным поведением. Другими словами, рыбы обладают сложными формами группового поведения, которые облегчают выживание. Этот тип поведения известен как этологическое поведение. По Л. Г. Юнгу, поведение этого типа называют экстравертным.

Групповое поведение представляет собой многоуровневое явление. В нем выделяют два подуровня:

- 1) отношения индивидуума с сообществом;
- 2) межгрупповые отношения.

Взаимоотношения первого подуровня включают в себя половое, родительское, пищевое поведение, а также поведение члена стаи, связанное с пересмотром его иерархического положения. Половое поведение проявляется между самцом и самкой при подготовке к нересту (оплодотворению), в процессе нереста и при уходе за оплодотворенной икрой (или молодь) у некоторых видов рыб.

Кроме того, примером половых взаимоотношений первого подуровня служит конкурентное поведение самцов. Очень ярко это поведение демонстрируют цихлидовые рыбы, хотя оно в той или иной степени характерно для многих видов рыб. Самцы при встрече принимают особые позы, изменяя пространственное положение тела, плавников и жаберных крышек.

Интересно и поведение разнополых партнеров при нересте. У некоторых видов рыб изучены признаки, по которым самец распознает самку, а самка — самца. Вторичные половые признаки хорошо выражены у пелагических рыб. Донные рыбы и рыбы, обитающие в мутных водах, пещерах, т. е. с плохим зрением, как правило, имеют плохо выраженные вторичные половые признаки. У этих рыб решающее значение

при распознавании половых партнеров приобретают феромоны, а также звуковая, тактильная и электрическая сигнализация.

В редких случаях рыбы образуют парные ассоциации, имеющие и другой биологический смысл (сожительство). Например, между муреной и губаном складываются симбиотические отношения (симбиоз). Губан тщательно обследует кожу и даже пасть мурены. При этом он пожирает паразитов, выкусывает кусочки омертвевшей ткани, очищает ротовую полость от гниющих остатков корма. Губан не одиночка среди рыб. Описано по крайней мере два десятка видов, выполняющих санитарную функцию.

Другим проявлением парных ассоциаций рыб является нахлебничество (комменсализм). Типичным примером комменсализма служит ассоциация акул и рыб-лоцманов. Рыбы-лоцманы сопровождают акулу круглосуточно. Они провоцируют хищника к атаке, совершая первыми броски на жертву. Рыбы-лоцманы имеют небольшие размеры тела, поэтому они довольствуются мелкими остатками пищи, которые акулу не интересуют. Подобным образом удовлетворяет свои пищевые потребности и рыба-прилипала, которая отделяется от акулы только для того, чтобы подобрать объедки.

У глубоководного удильщика очень большая разница в размерах тела между самкой и самцом. Крошечный самец прирастает к телу самки. Большую часть жизни он выступает как паразит, так как питается соками ее тела. Однако в период размножения он участвует в процессе оплодотворения, способствуя поддержанию численности вида. Эта парная ассоциация рыб может быть определена как сексуальный паразитизм (внутривидовой паразитизм).

Среди рыб встречается и истинный паразитизм. Этот вид взаимоотношений с другими представителями водных животных отличает прежде всего миксин, миног и некоторых представителей сомовых. Мелкие сомики из семейства *Trichomycteridae* — представители ихтиофауны Южной Америки — прогрызают кожу крупных рыб и питаются их кровью. Сом-стегофил паразитирует на жабрах крупных рыб при помощи специальных присосок. Другой сомик (ванделия) паразитирует в мочеточниках крупных рыб. Очевидно, что в парных ассоциациях рыб далеко не всегда оба партнера имеют какую-то выгоду. Однако даже в самом благоприятном случае она касается всего лишь пары представителей вида.

Суточная и сезонная ритмика поведения. Зависит от образа жизни рыб (светолюбивые, сумеречные), физиологического состояния (степень зрелости, процент накопления жира) и факторов внешней среды

(температура, длина светового дня, количество выпадающих осадков или уровненный режим).

Молодь часто ведет себя не так, как взрослые рыбы (изменение отношения к свету, изменение состава рациона и мест обитания и т. п.).

Особенности поведения рыб часто используют в практических целях (рыбозащита, рыболовы, разработка новых способов и орудий лова и т. д.).

Стайный образ жизни. Крупные группировки рыб облегчают индивидууму выполнение жизненных задач: защиту от опасности, поиск пищи, ориентацию при миграциях. Стая — это группировка близких по возрасту и физиологическому состоянию особей рыб одного вида, объединяющихся на продолжительный отрезок времени. Стайными являются в основном пелагические виды. Главная биологическая задача стаи — самосохранение. В стае рыбы становятся более пугливыми, настороженными и активно избегают раздражителей, к которым вне стаи относятся терпимо. Стайный образ жизни обеспечивает лучшую выживаемость как молоди, так и взрослых рыб, она эффективнее в поиске корма, распознавании опасностей (раньше ее замечает) и нахождении миграционных путей.

В стаях между отдельными членами складываются взаимоотношения двух типов — равноправные (стая не структурирована, например у хамсы, верховки) и ранжированные (с вожаком, например тунцы, окуневые, кефаль). Стая может быть привязана к определенному месту водоема (территориальная стая). Другой тип стаи (ходовая) постоянно перемещается по водоему. В основе поддержания целостности стаи лежит реакция следования, т. е. врожденная реакция отдельной особи следовать за другими. Как структурированная, так и неструктурированная стая имеет две зоны: внутреннюю и наружную.

На факторы внешней среды реагирует ядро стаи. Рыбы, находящиеся на ее периферии, подражают ядру, т. е. следуют за ним. Эксперименты с моделями показали, что стая как единое целое начинает движение в том случае, если перемещение инициировали не менее 30 % особей ядра. Движению стаи предшествует своеобразное возмущение ядра. И лишь когда моторная активность ядра достигнет критической массы, стая начинает движение. Чаще всего ее движение носит лавинообразный характер.

Миграции рыб. Миграциями называются закономерные массовые направленные перемещения рыб в пределах ареала для обеспечения благоприятных условий своего развития на разных этапах жизненного цикла. Миграции вырабатываются постепенно, путем медленной эво-

люции рыб и геологической истории бассейнов, которые они населяют, это сложное биологическое явление, имеющее глубокие исторические и филогенетические корни. Они представляют собой не цель, а средство наиболее полного использования экологических условий и преодоления видом лимитирующих факторов (Н. Л. Гербильский, 1956).

Значение миграций рыб. Миграции — определенные звенья жизненного цикла, неразрывно связанные между собой. В классификации миграций выделяют два выраженных подхода: функциональный и экологический.

Функциональный подход акцентирует внимание на выделении и рассмотрении типов миграций в соответствии с их биологическими значениями как звеньев жизненного цикла, экологический — базируется на характеристике условий, в которых проходят миграции.

Типы миграций:

- по направлению — горизонтальные и вертикальные;
- способу передвижения — пассивные (дрейфовые) и активные;
- отношению к течению — денатантные и контрнатантные;
- отношению к солености — потамодромные (в пресных водах), океанодромные (в морских водах) и диадромные (из пресной в морскую и обратно);
- отношению к факторам внешней среды — голобиотические и амфибиотические;
- протяженности — далеко мигрирующие и мигрирующие на небольшие расстояния.

Диадромные миграции в свою очередь подразделяются:

- на анадромные — из морских вод в пресную воду;
- катадромные — из пресных вод в морские;
- амфидромные — из одной среды в другую. Но эти перемещения не связаны с размножением.

Горизонтальные миграции бывают пассивными и активными. Пассивные происходят на стадии икры и личинок (угорь, растительныеядные и др.).

Активные миграции делятся:

- на нерестовые (могут быть как анадромные (вверх), так и катадромные (вниз));
- кормовые;
- зимовальные.

Вертикальные миграции в толще воды океанов и морей совершают преимущественно планктофаги.

Роль внутренних и внешних факторов при миграциях. Внешние факторы выступают как раздражители, их источник — внешняя среда.

Внутренние факторы — регуляторные механизмы (высшая нервная деятельность, железы внутренней секреции — гипофиз).

Изучение и прогнозы миграций рыб. Изучение миграций осуществляют путем мечения (типы меток — механические, химические, радиометки) и слежения (повторного отлова).

Прогнозы составляют на основе слежения по многолетним данным с учетом состояния популяций.

9. РЫБОЛОВСТВО И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ

Рыбы и другие водные животные — важнейшие элементы питания человека в части обеспечения животным белком. Объем мирового улова в 1990–2015 гг. составил порядка 90 млн т. На каждого жителя планеты в настоящее время вылавливается (производится) более 19 кг рыбы (Отчет ФАО, 2014).

Морское и океаническое рыболовство. Морской и океанический промысел дает около 90 % мирового вылова рыбы (без аквакультуры). Океанические и морские воды беднее биогенными элементами, кормовыми ресурсами и, соответственно, рыбой. Средняя рыбопродуктивность Мирового океана — 1,6 кг/га. Более 80 % его акватории находится вне досягаемости орудий рыболовства, районы континентального шельфа составляют всего около 8 %, но дают примерно 80 % мирового улова.

В морях большинство стран ввели 200-мильные экономические зоны для регламентации (регулирования) использования биологических и минеральных ресурсов своего континентального шельфа.

Рыболовство во внутренних водоемах. Площадь учтенных внутренних водоемов мира (озера, водохранилища, реки) составляет около 500 млн га. С этой площади получают около 10 % мирового улова рыбы (без учета любительского вылова, браконьерства и выращивания в аквакультуре).

Сырьевая база рыболовства. Сырьевая база рыболовства — около 20 тыс. видов рыб, однако массовыми промысловыми рыбами является менее 1 тыс. видов.

Основа промысла — представители семейств сельдевых, тресковых, анчоусовых, ставридовых, скумбриевых, тунцовых, камбаловых и лососевых — 60 % вылова в морях и океанах (во внутренних водах — карповых, окуневых, сомовых и др.).

Самые массовые промысловые виды вод Мирового океана — анчоусы, сельди, треска, минтай, ставриды, мерлузы (в том числе хек). Эти виды обеспечивают около 50 % улова.

Во внутренних водоемах Беларуси основными промысловыми видами являются карповые — более 50 %, в том числе лещ, плотва, карась, окунь, щука и некоторые другие.

Рациональное рыболовство. Под рациональным рыболовством понимается:

- получение с водоема в целом или с эксплуатируемой популяции промысловой рыбы максимального улова рыбной продукции наиболее высокого качества;
- получение рыбной продукции с минимальными затратами сил и средств;
- сохранение воспроизводственной способности стада промысловых рыб на высоком уровне, допускающем регулярную интенсивную его эксплуатацию с учетом промысловой и естественной смертности.

Биологические (научные) основы рационального рыболовства:

- закономерности, на основании которых строятся рациональная эксплуатация и воспроизводство сырьевой базы;
- закономерности размножения, индивидуального развития и роста промысловых рыб, их поведения, межвидовых и внутривидовых отношений;
- закономерности, которым подчиняется смертность разных видов рыб;
- закономерности поведения и миграций.

Обычно после достижения наивысшего предела — кульминации ихтиомассы популяции — наступает период, когда весовой прирост популяции с возрастом становится меньше, чем убыль от естественной смертности. Следовательно, *наименьший промысловый размер рыбы должен быть согласован с размерами и возрастом, при котором с учетом коэффициента естественной смертности достигается минимальная величина ихтиомассы популяции.* Очевидно, что этот размер должен предшествовать показателям кульминации ихтиомассы, чтобы последняя использовалась промыслом наиболее полно. Отсюда вывод, что знание показателей смертности очень важно, поскольку позволяет не только определить промысловую меру, но и установить оптимальный коэффициент вылова, процент допустимого прилова молоди, лимит вылова на следующий год.

При эксплуатации популяций I типа промысел основывается на изъятии рыб, впервые участвующих в размножении, преимущественно до или во время нереста, так как после него товарное значение этих видов снижается. Для сохранения запасов рыб на стабильном уровне необходимо обеспечить пропуск к местам нереста достаточного количества производителей, осуществлять охрану нерестилищ, а также поддерживать благоприятные для нереста условия в период размножения.

Промысловая эксплуатация популяций II типа детально регламентируется действующими правилами рыболовства, разработанными на примере именно популяций данного типа. Рыбу можно отлавливать после того, как она отнерестится 1–2 раза (принцип промысловой меры), прилов неполовозрелых особей должен быть минимальным (принцип сохранения пополнения), промысел осуществляется вне периода размножения (принцип обеспечения условий воспроизводства). Кроме того, в целях регулирования интенсивности рыболовства может устанавливаться допустимый лимит вылова (принцип сохранения достаточного количества производителей).

Промысловая эксплуатация популяций III типа возможна лишь при высоком прилове неполовозрелых особей, но не выше удвоенного коэффициента естественной смертности для соответствующих возрастных групп.

Принципы рационального рыболовства с учетом степени эксплуатации и пополнения рыбного стада. Для лучшего понимания процессов рассмотрим графическое представление биомассы ихтиоценоза гипотетического озера и некоторые понятия, применяемые при этом.

Графическое отображение структуры биомассы ихтиоценоза эвтрофного озера представлено на рис. 32. Понятия, применяемые при характеристике ихтиоценоза, приведены ниже.

Естественный запас (общий запас, биомасса) — величина всей ихтиомассы в водоеме.

Основной запас — часть ихтиомассы, которая обеспечивает годовой прирост рыбного стада.

Промысловый запас — часть ихтиомассы, которая обеспечивает основную промысловую рыбопродукцию. Состоит из двух величин — ихтиомассы основного запаса и его годового прироста.

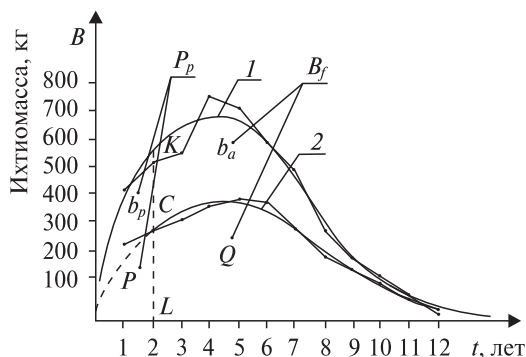


Рис. 32. Структура рыбного стада оз. Первище-Среднее

Годовой прирост основного запаса — величина, получаемая от ихтиомассы основного запаса за счет роста рыб за вегетационный период.

Величина пополнения — часть ихтиомассы, не затрагиваемая промыслом, которая ежегодно пополняет промысловый запас.

Общий годовой прирост рыбного стада состоит из двух величин: годового прироста основного запаса и годового прироста пополнения.

Величина пополнения рыбного стада (P_p) состоит из двух величин: самого пополнения (p) и его годового прироста (b_p), т. е.

$$P_p = p + b_p.$$

Промысловый запас рыб (B_f) (величина биомассы рыб, эксплуатируемая промыслом) также состоит из двух величин — основного запаса (Q) и его прироста (b_q):

$$B_f = Q + b_q.$$

Таким образом, естественный (общий) запас рыбы в водоеме будет складываться из суммы величин:

$$B = B_f + P_p, \text{ или } Q + b_q + p + b_p.$$

В свою очередь, биомасса годового прироста

$$B_{\text{пр}} = b_q + b_p.$$

Взаимодействие промысла и запаса ихтиофауны можно представить в виде трех моделей эксплуатации.

1. Годовой улов рыбы из водоема меньше величины годового прироста основного запаса рыбного стада, т. е.

$$Y < b_q.$$

При данном неравенстве величина годового прироста промысловой части рыбного стада полностью не изымается. Как следствие, часть особей из года в год стареет, накапливается их удельная доля, а прирост на единицу потребленного корма в старшевозрастных группах несоизмеримо меньше, так как корма идут в основном на поддержание существования, а не на прирост. Для биологического движения внутри стада (популяции), т. е. для обеспечения роста рыб, в этом случае увеличивается естественная смертность, которая и обеспечивает необходимую убыль до величины остатка прироста, т. е. остаток годового прироста рыбного стада нивелируется и при соответствующем равновесном состоянии практически равен нулю.

2. Величина годового вылова рыбы больше величины годового прироста основного запаса рыбного стада водоема, т. е.

$$Y > b_q.$$

Если складываются такие условия, то величина вылова состоит из годового прироста b_q и части основного запаса (M_q), т. е.

$$Y = b_q + M_q.$$

При сохранении данного положения в течение ряда лет систематически расходуется основной запас рыбы, что ведет к значительным осложнениям в структуре рыбного стада. Идет уменьшение основного запаса, а следовательно, уменьшается величина ежегодного прироста и все рыбное стадо будет стремиться к новому равновесному состоянию (вылов — прирост) на более низком продукционном уровне.

3. Годовой вылов рыбы равен годовому приросту основного запаса, т. е.

$$Y = b_q.$$

При этом условии основной запас рыбы водоема остается постоянным ($Q = \text{const}$). Данная величина вылова рыбы будет оптимальной и будет называться оптимальным уравнивающим уловом.

Таким образом, при $Y = b_q$ устанавливается режим рыболовства, который считается оптимальным, или рациональным, использованием рыбных ресурсов при данном равновесном состоянии, а величина b_q будет считаться оптимальной нормой вылова.

Определение запасов рыбы. Для определения оптимального вылова рыбопродукции необходимо знать величины промыслового запаса ихтиофауны эксплуатируемого водоема и годового прироста основного запаса. Количественная оценка промыслового запаса рыб возможна либо методом прямого учета, либо косвенными методами, например по показателям интенсивности промысла, техническими средствами или по показателям развития кормовой базы рыб.

Косвенные методы определения запаса рыбы:

- учет кладок икры или площади нерестилищ;
- улов на единицу площади неводами;
- химический метод определения (через потребление O_2);
- мечение рыб и их повторный отлов;
- визуальные методы;
- комплексный телеметрический (гидролокация, фото- и телевидение);
- гидробиологический (по состоянию кормовой базы);
- по интенсивности выедания кормов;
- по уловам и соотношению в них возрастных групп;
- математическое моделирование;
- прогноз взаимосвязи условий среды и рыбопродукции.

Прямые методы определения запаса рыбы:

- спуск, откачка воды и учет рыбы;
- использование взрывчатых веществ;
- использование ихтиоцидов;
- метод тотального отлова и т. п.

Часто применяемые на практике методы основаны на зависимости, объединяющей промысловую интенсивность и величину годового улова.

Метод площадей:

$$B_f = S_{оз} (Y/S_{обл})k,$$

где B_f — искомый промысловый запас, кг/га; $S_{оз}$ — площадь озера, га; Y — количество выловленной рыбы, кг или кг/га; $S_{обл}$ — площадь, обловленная орудиями лова, га; k — коэффициент уловистости орудий лова.

Следует отметить, что при достаточно большой интенсивности лова метод площадей дает искаженные показатели, поскольку не учитывает разреживания стада рыб, поэтому правильнее будет использовать геометрическую зависимость величины улова от обловленной площади, предложенную Ф. И. Барановым (1918), в интерпретации В. А. Федорова (1995).

Согласно этой зависимости промысловый запас определяется по формуле

$$B_f = \frac{Y}{F},$$

где Y — среднегодовой вылов рыбы, кг/га; F — промысловая смертность.

Величина промысловой смертности рыб, в свою очередь, определяется уровнем воздействия промысла на рыбное стадо и равняется коэффициенту вылова рыбы (v), который определяется по формуле

$$v = 1 - e^{-f},$$

где e — основание натурального логарифма; f — отвлеченный показатель интенсивности промысла.

Следовательно, $F = v$.

Для нахождения показателя интенсивности промысла воспользуемся формулой, предложенной Ф. И. Барановым:

$$f = K_p q,$$

где K_p — кратность облова водоема; q — величина уловистости орудий лова.

Показатель кратности облова определяется отношением обловленной площади к площади водоема и определяется по формуле

$$K_p = \frac{S_{\text{обл}}}{S_{\text{оз}}},$$

где $S_{\text{обл}}$ — обловленная площадь, га; $S_{\text{оз}}$ — площадь водоема, га.

Располагая необходимыми параметрами облова водоемов и коэффициентами применяемых орудий лова, легко можно определить показатели интенсивности промысла по интересующему водоему. В свою очередь, подставив значение f в формулу коэффициента вылова, получим его значение (v) для искомого водоема. Далее, разделив среднегодовую величину вылова на искомый коэффициент промысловой смертности, легко рассчитать величину промыслового запаса. Располагая данными по структуре уловов, можно рассчитать величину промыслового запаса по каждому конкретному виду рыб.

Пример: площадь озера составляет 1500 га. Площадь, обловленная неводами, равна 780 га. Годовой улов рыбы неводами равен 13 400 кг, сетями — 580 кг. Найти промысловый запас ихтиофауны.

Расчет проведем, используя метод площадей, но площадь, обловленная сетями, неизвестна, поскольку последние не имеют геометрического отображения, поэтому сначала приведем площади к единому показателю по формуле

$$S_{\text{сет}} = S_{\text{нев}} Y_{\text{сет}} / Y_{\text{нев}}.$$

Тогда

$$S_{\text{обл}} = S_{\text{нев}} + S_{\text{сет}}.$$

Подставим в формулы значения:

$$S_{\text{сет}} = 780 \cdot 580 / 13\,400 = 33,76, \text{ или } 34 \text{ га};$$

$$S_{\text{обл}} = 780 + 34 = 814 \text{ га};$$

$$B_f = 1500(13\,400 + 580) / 814 \cdot 0,3 = 85\,872 \text{ кг, или } 57,2 \text{ кг/га.}$$

Охрана рыбохозяйственных водоемов. Заключается в сохранении тех природных условий, в которых обитали и обитают рыбы на протяжении исторического времени, т. е. охрана среды обитания рыб от следующих видов воздействий:

- вырубка леса в прибрежных районах морей и в границах водоохранных зон и водозащитных полос;
- зарегулирование стока;

- сброс в водоемы различных стоков, в том числе термальных (термальное загрязнение);

- лов молодежи.

Охрана рыб и нерыбных объектов. Осуществляется через систему охранных мероприятий на водоемах (сохранение экосистем водоемов и условий в них), систему мер в виде нормативно-правовых документов (Правила ведения рыболовного хозяйства и рыболовства, Красная книга Республики Беларусь и т. д.).

Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды рыб. В Красную книгу Республики Беларусь (2014) включено 9 видов рыб и рыбообразных (речная минога, стерлядь, лосось, кумжа, форель ручьевая, хариус европейский, европейская корюшка, обыкновенный усач, рыбец), состояние популяций которых позволяет квалифицировать их как редкие или находящиеся под угрозой исчезновения. В то же время более 20 видов фауны рыб водоемов Беларуси (сиги, сом, вьюн, жерех, быстрянка, верховка, чехонь и многие другие) имеют международный (глобальный или европейский) охранный статус или относятся к категории охраняемых в соответствии с различными международными конвенциями (Бернская, СИТЕС и др.), договаривающейся стороной которых Республика Беларусь до настоящего времени не является.

Правила промыслового и любительского рыболовства. Вопросы развития рыболовства на водоемах неизменно сопровождаются и вопросами, связанными с его регулированием. Игнорирование этой проблемы неизбежно приводит к нарушению естественного воспроизводства запасов промысловых видов, сокращению их численности и, как следствие, к снижению рыбопродуктивности и недоиспользованию кормовой базы. Вопросам регулирования рыболовства в последнее полтора столетия уделяли внимание практически все крупные исследователи, работавшие в области рыбного хозяйства. Среди них в первую очередь следует назвать К. М. Бэра, И. Я. Данилевского, О. А. Гримма, Н. А. Бородина, В. К. Бражникова, В. И. Мейснера, Н. Л. Чугунова и др. В более позднее время следует особо отметить работы Ф. И. Баранова и Г. В. Никольского, труды которых имеют важнейшее значение для разработки научных основ рационального рыбного хозяйства на внутренних водоемах. Из зарубежных ученых, работы которых посвящены данному вопросу, стоит назвать Н. Йорта, М. Грэхэма, В. Е. Рикера, М. Б. Шефера, Р. Д. Бивертон и С. Д. Холта и др.

Впервые основные положения о разумном использовании рыбных запасов с серьезным биологическим обоснованием были высказаны русскими академиками К. М. Бэром и Н. Я. Данилевским. Эти поло-

жения признавались всеми наиболее крупными ихтиологами страны в то время, а также признаются многими современными ихтиологами. На их основе были построены дореволюционные правила рыболовства и рыболовное законодательство. Даже промысловая мера на рыбу, согласно правилам, предусматривала лишь одну цель — недопущение вылова раньше, чем рыба достигнет половой зрелости, чтобы, как указывал Данилевский, достаточная часть ее могла содействовать размножению своей породы.

Однако указанные положения Бэра — Данилевского решают лишь одну сторону вопроса. Они касаются только размножения рыб и воспроизводства их запасов, но этого явно недостаточно. Современные правила рыболовства должны предусматривать такое регулирование лова, при котором обеспечивалось бы не только нормальное воспроизводство рыбных запасов, но и наиболее рациональное их использование промыслом.

Принимаемые впоследствии и действующие в настоящее время Правила ведения рыболовного хозяйства и рыболовства в основном сохранили важные принципы и положения, сформулированные более ста лет назад. Главным содержанием Правил являются следующие принципы ограничения и регулирования рыболовства:

- 1) установление наименьших промысловых размеров на рыб;
- 2) установление наименьших размеров ячеи в орудиях лова;
- 3) установление нормы прилова молоди, не достигшей промысловой меры;
- 4) установление лимитов на вылов ценных видов рыб;
- 5) установление запретных для рыболовства мест лова;
- 6) установление запретных для рыболовства сроков лова;
- 7) установление запретных орудий и способов лова.

Первые три ограничения призваны регулировать возраст, в котором рыба вступает в промысел, в то время как четыре последующих осуществляют контроль за интенсивностью промысла.

Главным в Правилах является установление наименьших промысловых размеров на рыб (промысловой меры), допустимых к вылову. Это положение служит основой, определяющей содержание двух других статей, а именно размера ячеи и нормы прилова, поэтому требует детального анализа.

Промысловая мера — это минимальный размер рыбы, допустимый к вылову. Впервые минимальные промысловые размеры были установлены в Правилах 1897 г. лишь на некоторые виды рыб (белуга, осетр, севрюга, шип, стерлядь, судак, сазан, лещ, вобла и некоторые другие). Эти минимальные размеры затем вошли в рыболовное

законодательство, а впоследствии были уточнены и дифференцированы по регионам. За основу промысловой меры взят средний размер тела, при котором основная масса рыб данного вида достигает половой зрелости. В соответствии с действующими Правилами, принятыми в 2005 г., установлены следующие промысловые меры:

угорь — 50 см;	судак — 40 см;
сиг — 40 см;	сом — 70 см;
щука — 35 см;	язь — 25 см;
лещ — 27 см;	линь — 22 см.

Всего промысловая мера устанавливается для 20 видов рыб и 1 вида беспозвоночных (рак).

Дополнительным к промысловой мере ограничением является размер ячеи в орудиях лова.

По Правилам минимально допустимые размеры ячеи в неводах составляют: в мотне — 18 мм, в приводах — 22, в крыльях — 26 мм. В ставных сетях и ловушках для отлова различных видов рыб допускается размер ячеи от 12 до 28 мм. Поскольку при таких размерах ячеи все равно не избежать вылова молоди, то для увязки этих статей введена норма допустимого прилова рыб, не достигших промысловой меры, которая составляет в настоящее время 20 % от улова каждого из охраняемых видов рыб.

Мерами, регулирующими промысловую нагрузку, являются ограничения на рыболовство по месту, сроку и перечню орудий лова. В частности, для охраны воспроизводства рыбных ресурсов запрещается рыболовство на период нереста продолжительностью:

- для весенне-нерестующих рыб — 60 дней;
- для осенне-нерестующих рыб — 45 дней;
- для зимне-нерестующих рыб — 60 дней.

Вне этих сроков запрета ограничивается рыболовство на зимовальных ямах и нерестилищах.

Принятие Правил сыграло весьма положительную роль, поскольку в период слабой изученности сырьевой базы и стихийного развития рыболовства способствовало сохранению рыбных запасов. В то же время и сегодня в них есть недостатки, которые были характерны для первой редакции: не учитывают различия в кульминации их по массе популяций, темпе роста рыбы и селективность орудий лова по отношению к разным объектам промысла.

Задачи мелиорации и ее классификация. Рыбопродуктивность рыбохозяйственных водоемов, как и плодородие почвы, не остается постоянной величиной. Она изменяется во времени и зависит от гидрохими-

ческого и термического режимов водоемов, зарастания, заиленности, водного режима и т. п. Для поддержания и обеспечения устойчивой рыбопродуктивности осуществляют **рыбохозяйственную мелиорацию** — систему мероприятий, направленную на улучшение в водоеме физических, химических и гидробиологических условий как для развития в нем ценной части ихтиофауны, так и для улучшения его эксплуатации.

Выделяют две основные задачи рыбохозяйственной мелиорации:

- улучшение условий естественного размножения и нагула ценных видов рыб в водоемах;
- улучшение условий лова рыбы.

Все мероприятия, направленные на улучшение рыбохозяйственных качеств водоема (биологических и эксплуатационных), носят название мелиоративных. По характеру и продолжительности воздействия на водоем мелиоративные мероприятия подразделяются на коренные и текущие.

Коренные мелиоративные мероприятия приводят к глубоким изменениям режима водоема. Они требуют больших затрат и оказывают свое воздействие в течение длительного времени.

Текущие мелиоративные мероприятия оказывают свое положительное воздействие на водоем в течение короткого отрезка времени, поэтому их систематически повторяют. По характеру воздействия на водоем их можно свести к определенным типам, систематизировать или классифицировать.

Улучшение условий нагула рыб. Все процессы, приводящие к ухудшению биогидрологического режима водоема, создают неблагоприятные условия для нагула в нем промысловых рыб. Это может быть результатом неудовлетворительного гидрологического режима, заиления, зарастания, загрязнения сточными водами, сокращения биогенного стока.

Ухудшение гидрологического режима водоема может происходить под влиянием как климатических, так и антропогенных факторов. Так, уровень воды во многих водоемах зависит от величины поступающего в них речного стока. Изменение водности года, забор воды и осушительная мелиорация ведут к сокращению площади водоемов, падению уровня воды в них, изменению солевого состава вод.

Улучшение режима достигается путем дополнительного водного питания, ограничения безвозвратного водопотребления. Водоемами-донорами могут быть реки с большим расходом воды, водоемы-накопители (водохранилища, болота), озера. Такие работы обычно требуют больших капиталовложений, поэтому должны учитывать потребности и других отраслей хозяйства. Гидрологический режим можно улуч-

шить и путем гидротехнического строительства — регулирования или подпора воды.

Заиление водоемов происходит главным образом в результате притока вод, содержащих большое количество взвешенного вещества. Быстрота заиления зависит от особенностей водоема и характера водосбора, способствует утрате части нерестилищ, зарастанию и заболачиванию водоемов. Предотвратить заиление можно, ограничив смыв почв с водосбора и их попадание в водоем, что достигается путем устройства защитных лесных и луговых полос в водоохранной зоне озер и рек.

Зарастание водоема является следствием массового развития водной растительности. Процесс зарастания завершается заболачиванием водоемов. Небольшие заросли макрофитов оказывают на среду обитания рыб благоприятное воздействие, излишние — отрицательное. Для предотвращения зарастания водоемов практикуют выкашивание растительности или использование в качестве мелиораторов растительноядных видов рыб (белый амур).

Улучшение условий естественного размножения рыб. Работы по улучшению условий естественного размножения промысловых видов рыб проводятся по следующим направлениям: улучшение естественных путей миграции рыб на нерест; строительство рыбопропускных сооружений; улучшение естественных нерестилищ; создание искусственных нерестилищ; спасение молоди из отшнурованных водоемов и устройство рыбозащитных установок.

Улучшение естественных путей миграций предусматривает обеспечение свободного прохода рыб на нерест. К этой категории работ относятся: углубление русел от заносов и засорения, расчистка рыбоходных каналов и протоков, ликвидация завалов в руслах рек и т. п.

Улучшение естественных нерестилищ сводится в большинстве случаев к сохранению гидрологического режима рек и охране от загрязнения. Поддержание уровня воды препятствует промерзанию нерестовых бугров в лососевых реках и заилению нерестилищ псаммофилов. Сохранению водности нерестовых рек и ручьев способствует прежде всего сохранение облесенности их водосбора, что не дает быстро таять снеговому покрову, предотвращает смыв плодородного слоя в реку и сдувание снежного покрова со льда.

Создание искусственных нерестилищ практикуется в водоемах, где не сохранились или недостаточно естественных нерестилищ.

Рыбопропускные сооружения. Строительство плотин на реках отрицательно влияет на условия миграций и воспроизводство речных видов рыб. Степень этого влияния определяется местом расположения плотины относительно нерестилищ. Если она построена выше нерести-

лищ, то производители свободно мигрируют на нерест, если ниже — то препятствует проходу к нерестилищам. В этом случае возникает вопрос об устройстве для прохода рыб в верхний бьеф специальных сооружений, которые называются рыбопропускными. По способу перевода рыб из нижнего бьефа в верхний эти сооружения делятся на два типа:

- сооружения не принудительного действия, в которых создают условия, обеспечивающие рыбам самостоятельный проход в верхний бьеф;
- сооружения принудительного действия, обеспечивающие проход в верхний бьеф рыб путем шлюзования или с помощью разного рода подъемных устройств.

К первому типу относятся рыбоходы, ко второму — рыбоподъемники и рыбопропускные шлюзы. Выбор типа рыбопропускного сооружения зависит от высоты напора в гидроузле, скорости течения, колебания горизонта воды и видов рыб, пропускаемых на нерест.

Рыбозащитные сооружения. Сооружение водозаборов промышленных и энергетических предприятий и других потребителей воды на реках, озерах и водохранилищах приводит к тому, что вместе с засасываемой водой забирается много молоди — личинок и мальков. В результате этого рыба гибнет, а рыбному хозяйству наносится существенный ущерб. Максимум попадания рыб в водозаборы приходится на весенне-летний период, когда молодь еще не в состоянии активно противостоять всасывающему потоку воды.

Для предотвращения гибели молоди в водозаборных сооружениях последние оборудуются рыбозащитными устройствами различной конструкции.

Рыбозащитные устройства (РЗУ) — это устройства, являющиеся частью водозаборных сооружений, предотвращающих вынос рыбы из водоема при заборе из него воды, обеспечивающие сохранение жизнеспособности рыбы и отведение ее за пределы зоны влияния водозабора. Все РЗУ классифицируются по принципу действия заградительных устройств на поведение рыб и условно подразделяются на три группы: механические, гидравлические и физиологические.

Механические РЗУ — наиболее часто употребляемые установки. Представляют собой механическую преграду перед водозабором. В зависимости от характера преграды бывают сетчатыми и фильтрующими. Такие РЗУ устанавливаются у оголовка водозабора и могут быть как с рыбоотводом, так и без него.

Чаще всего употребляются кассетные фильтры, плоские сетки, сетчатые барабаны.

Гидравлические РЗУ — устройства, с помощью которых перед водозаборами создаются условия, препятствующие попаданию рыбы в водо-

забор. По конструкции это бывают запани, отбойные козырьки, вихревые камеры, зонтичные заградители и т. д.

Физиологические РЗУ – рассчитаны на использование поведенческих реакций рыб на различные отпугивающие раздражители. Воздействуют через зрение, слух, боковую линию рыб. К этой группе РЗУ относятся электрические, световые, звуковые, воздушно-пневматические устройства. Часто применяются как отдельные раздражители, так и их комплекс.

Улучшение условий лова рыбы на водоеме. Мероприятия по улучшению условий лова рыбы на водоемах, как и мероприятия по улучшению условий естественного размножения и нагула ценных видов рыб, являются весьма важными в создании управляемых рыбных хозяйств. При комплексном решении они обеспечивают улучшение условий эксплуатации водоемов.

Устранение причин, мешающих вылову рыбы из водоемов, входит в одну из задач рыбохозяйственной мелиорации. Для осуществления мелиоративных мероприятий в этом направлении необходимо установить их характер и масштабы. Сюда могут относиться: расчистка дна водоемов от коряг, камней и прочих зацепов, предотвращение засорения тоневого участка при прохождении паводка, устройство тоневых участков и другие работы. Размеры и порядок работ определяются составом ихтиофауны, ее распределением по водоему, морфометрией и площадью водоема.

10. РЫБОВОДСТВО, ЕГО ЗНАЧЕНИЕ

Аквакультура – разведение и выращивание водных организмов (гидробионтов). Рыбоводство – направление развития аквакультуры в части разведения и выращивания рыб.

В связи с сокращением ресурсов Мирового океана и внутренних водоемов аквакультура приобретает все большее значение. Многие считают ее индустрией будущего, так как по продуктивности она значительно превосходит культивирование наземных животных.

По прогнозу ФАО объемы продукции аквакультуры к 2015 г. должны были достигнуть 55 млн т и составить до 50 % общего мирового объема рыбной продукции. В настоящее время ФАО считает аквакультуру наиболее динамично развивающимся направлением мирового производства продуктов питания, не имеющим альтернативы в обеспечении растущего населения планеты животным белком. Динамика вылова рыбы из естественных и искусственных угодий представлена в табл. 2.

Таблица 2

**Объемы производства продукции гидробионтов
(без водорослей) по данным ФАО**

Год	Вылов, тыс. т	Аквакультура, тыс. т	Всего, тыс. т
1950	18 683,9	603,9	19 287,8
1960	33 835,7	1655,4	35 491,1
1970	62 755,5	2566,9	65 322,4
1980	67 177,2	4706,9	71 884,2
1990	84 765,4	13 079,5	97 844,9
2000	92 380,2	35 496,3	130 998,3
2010	88 100,0	59 900,0	148 000,0
2012	91 300,0	66 600,0	157 900,0
2015	93 700,0	106 000,0	199 700,0

Можно выделить основные цели аквакультуры:

- получение пищевой продукции и сырья для промышленной переработки, лекарственного и технического материала;
- выращивание кормовых компонентов для сельскохозяйственных животных, рыбовосадочного материала для зарыбления водоемов и водотоков в целях мелиорации, промысла и любительского рыболовства, культивирование организмов, являющихся тест-объектами в биологических исследованиях и индикаторами загрязнения водоемов, декоративных рыб, беспозвоночных и растений;
- очистка водоемов и водотоков от органических и неорганических загрязнений (макрофиты, черви, моллюски, ракообразные и т. п.);
- улучшение качества воды питьевых, рекреационных и технических водоемов через изъятие органического вещества в виде растений, животных и продуктов их жизнедеятельности, ликвидация биологических помех в водоснабжении.

Аквакультура имеет природоохранное значение и оказывает следующее влияние на состояние окружающей среды:

- под прудовые площади используются малоценные и бросовые земли, тогда как более плодородные могут быть использованы под агрокультуры;
- рыбохозяйственные водоемы увлажняют воздух, улучшают микроклимат и содействуют повышению урожайности сельскохозяйственных культур, могут служить резерватами или рефугиумами для охраняемых животных и растений;
- организация аквакультуры в искусственных пресноводных и морских водоемах часто способствует улучшению экологической обстановки в них за счет контроля за развитием водных организмов наиболее ресурсо-, энергосберегающим и экологически чистым способом (с помощью других организмов), не прибегая к механическим и химическим методам;
- рыбохозяйственные водоемы имеют в основном комплексное назначение и могут быть использованы для орошения и водоснабжения, организации досуга и т. д.;
- интенсивно эксплуатируемые рыбохозяйственные водоемы могут быть использованы для очистки сточных вод предприятий сельского хозяйства и пищевой промышленности путем утилизации растворенного органического вещества и биогенных элементов;
- аквакультура помогает бороться с тепловым загрязнением водоемов благодаря утилизации избытка органического вещества.

По способу разведения и выращивания гидробионтов различают два типа аквакультуры:

- разведение и выращивание гидробионтов в контролируемых условиях — **интенсивная** аквакультура, характеризующаяся применением специальных устройств и кормов;

- разведение и выращивание гидробионтов в частично контролируемых или не контролируемых условиях — **пастбищная**, или **экстенсивная**, аквакультура (выращивание происходит исключительно на естественных кормах).

В зависимости от характера водоема и качества воды различают **пресноводную** и **морскую** аквакультуру (марикультуру).

Самым распространенным объектом пресноводной аквакультуры является рыба, поэтому рыбоводство — наиболее развитая отрасль аквакультуры.

Основными объектами современного рыбоводства являются две группы рыб, различающиеся между собой по биологическим свойствам: теплолюбивые и холоднолюбивые. Соответственно разводимым объектам современное рыбоводство можно условно разделить на тепловодное (оптимум температур для выращивания лежит выше 18 °С) и холодноводное (ниже 18 °С). В тепловодных хозяйствах объектами разведения являются в основном карповые рыбы (каarp, растительные, карась, линь), а также сомовые, чукчановые, осетровые и т. д. В холодноводных хозяйствах разводят в основном лососевых и сиговых рыб.

По цели производства различают **товарные рыбоводные хозяйства** (ТРХ), дающие пищевую продукцию, **нерестово-выростные хозяйства** (НВХ) и **рыбозаводные заводы**, производящие рыбопосадочный материал (молодь рыб) для зарыбления водоемов.

По характеру используемых устройств различают прудовые, садковые, с установками замкнутого водоснабжения, озерные товарные рыбободные хозяйства и морские товарные рыбободные хозяйства.

Выращивание рыбы практикуется как в монокультуре, так и в поликультуре. В индустриальных условиях, в узких пределах по состоянию среды, температуры и кормления выгоднее использовать монокультуру рыб. В прудах и озероподобных водоемах для более полного использования естественной кормовой базы практикуется совместное выращивание нескольких видов рыб — поликультура. В поликультуре обычно выращивают два и более вида, различающиеся по характеру питания. Преимущества выращивания рыбы в поликультуре определяются следующим образом:

- специализация рыб по питанию не позволяет одному виду достаточно полно использовать естественную кормовую базу водоема;

- потребление одним видом рыб определенного вида корма может вызвать чрезмерное развитие не потребляемых этим видом гидро-

бионтов, которые с кормовыми организмами могут препятствовать их размножению и развитию, тем самым снижая продуктивность водоема;

- не существует двух полностью сходных по пищевым потребностям видов рыб, которые полностью конкурировали бы друг с другом в потреблении определенного корма; расхождение в спектрах питания делает возможным совместное выращивание даже близкой данному спектру рыбы;

- в условиях поликультуры одни виды могут способствовать воспроизводству кормов для других;

- некоторые виды рыб могут обеспечивать питание другого вида за счет продуктов своей жизнедеятельности;

- в условиях поликультуры рыба не только потребляет корма, но и стимулирует процесс их биологического воспроизводства в водоеме;

- многие объекты поликультуры являются биологическими мелиораторами водоемов;

- в рыбохозяйственных водоемах с интенсивным рыбоводством поликультура способствует утилизации продуктов жизнедеятельности рыбы и тем самым улучшает условия ее выращивания;

- поликультура — одна из сторон комплексного использования водоемов, организации ресурсосберегающего и безотходного выращивания аквакультуры;

- применение поликультуры в товарном рыбоводстве способствует расширению ассортимента продукции и более равномерному снабжению им благодаря различию в сроках разведения и достижения товарной массы рыбы разных видов;

- поликультура способствует снижению интенсивности поражения рыбы паразитами и уменьшению опасности возникновения вспышки инфекционных заболеваний благодаря выеданию промежуточных хозяев пораженной заболеваниями рыбы.

10.1. Прудовое рыбоводство

Характер типов, систем и оборотов прудового рыбоводства. По структуре в прудовом рыбоводстве различают полносистемные и неполносистемные хозяйства.

Полносистемные прудовые хозяйства разводят и выращивают рыбу от икры до товарных размеров. К таким хозяйствам относятся и племенные хозяйства, выращивающие рыб-производителей и племенной материал младшего возраста (ремонт).

Неполносистемные хозяйства — в производственной цепочке отсутствует одно или несколько звеньев, например:

- хозяйство-питомник с задачей выращивания рыбопосадочного материала: личинок, мальков, сеголетков, годовиков, а при трехлетнем обороте хозяйств — двухлетков карпа и других видов;
- нагульное хозяйство, где производится выращивание товарной (столовой) рыбы.

В зависимости от почвенно-климатических условий зоны рыбоводства и принятой технологии выращивания рыбоводные хозяйства могут работать с одно-, двух- и трехлетним оборотом. Под оборотом в прудовом рыбоводстве понимают отрезок времени, необходимый для выращивания рыбы от икринки до товарной массы. В Беларуси в основном принят двухлетний оборот. Только в отдельных хозяйствах из-за неблагоприятных условий выращивания используют трехлетний оборот.

При двухлетнем обороте товарную рыбу выращивают в течение двух лет. В первый год посадочный материал — сеголетки стандартной массой 20—30 г. В течение второго года из него, в зависимости от почвенно-климатических условий, получают товарного карпа массой 350—500 г или товарную форель массой 125—150 г. Продолжительность двухлетнего оборота составляет 16—18 мес.

При создании особо благоприятных условий для роста (в том числе и карпа) время выращивания товарной рыбы можно сократить до одного сезона.

При трехлетнем обороте товарная продукция получается только к концу третьего года (в течение 28—30 мес.). При этом появляется возможность выращивания более крупной рыбы, например карпа массой 1000—1500 г, но увеличивается срок эксплуатации прудов (оборачиваемость), растут кормозатраты и уменьшается производительность хозяйств.

Понятие зоны прудового рыбоводства. Темп роста рыбы в условиях пруда определяется многими факторами, но при прочих равных условиях основное значение имеет сумма тепла, получаемая за период выращивания, и обеспеченность пищей. В свою очередь, естественная кормовая база зависит от суммы тепла и минерального состава воды, обеспечивающего нормальное функционирование первичного звена (фито- и бактериопланктона). Таким образом, естественная кормовая база, а соответственно, и рыбопродукция, получаемая за ее счет, не является строго постоянной величиной и изменяется в зависимости от почвы, климатических условий, количества и качества воды, состояния пруда, возраста и плотности посадки рыбы.

Деление территории стран бывшего СССР на зоны проведено в зависимости от количества дней с температурой 15 °С и более. Интервал

между зонами составляет 15 дней. Наиболее высокую естественную продуктивность будут иметь пруды, находящиеся в местах с продолжительным теплым летом, расположенные на плодородных почвах и питаемые источником с плодородным водосбором. Следовательно, наименьшую продуктивность будут иметь пруды в зонах с холодным и умеренным летом, расположенные на бедных, часто заболоченных почвах, питаемые атмосферными осадками.

По количеству дней с температурой 15 °С и выше выделяют:

1) северо-запад, Эстонию, Латвию, большую часть Литвы (60–75 дней);

2) центральную часть Российской Федерации, южную часть Литвы, в Республике Беларусь – Витебскую, Гродненскую, Минскую и Могилевскую области (76–90 дней);

3) Северные области Украины, Поволжье, в Республике Беларусь – Брестскую и Гомельскую обл. (101–105 дней);

4) Черноземные области Российской Федерации, срединные области Украины (106–120 дней);

5) Южное Поволжье, Донбасс (121–135 дней);

6) Крым, Северный Кавказ, Южную Украину, Прикаспийский регион, Армению, Грузию (136–150 дней);

7) Азербайджан, Среднюю Азию (151–175 дней).

Применительно к каждой зоне рыбоводства разработаны соответствующие нормативы ведения пресноводной аквакультуры, которые необходимо учитывать в практической работе.

Объекты прудового рыбоводства. В практике рыбоводства Беларуси используются следующие теплолюбивые рыбы: карп, белый и пестрый толстолобики, белый амур, канальный и европейский сомы, серебряный карась, линь, щука, сибирский осетр, стерлядь; из холодолюбивых – радужная форель и сиговые рыбы.

Структура карпового прудового хозяйства и назначение прудов. Пруды – основная производственная база по выращиванию рыбы в прудовом хозяйстве, поэтому в них должны быть созданы оптимальные условия для выращивания рыбы разных возрастов. Устройство и расположение прудов определяются биологическими свойствами различных возрастных групп рыбы, которые обязательно учитываются при проектировании и строительстве хозяйства. По своему назначению пруды рыбоводного хозяйства подразделяются на четыре группы:

1) водоснабжающие – головные, согревательные, пруды-отстойники;

2) производственные – используются для разведения и выращивания рыбы (нерестовые, мальковые, выростные, зимовальные, нагульные и маточные);

- 3) санитарно-профилактические — карантинно-изоляционные;
- 4) подсобные — пруды-садки.

Головные пруды. Предназначены для накопления воды с последующей ее подачей в производственную систему. Строительство головного пруда осуществляется таким образом, чтобы горизонт воды в нем был выше горизонта производственных прудов, что обеспечивает самоточную водоподачу. В случае если водоисточник несет большое количество взвешенных веществ, этот пруд играет еще и роль *пруда-отстойника*. Размеры головного пруда определяются исходя из размеров производственных прудов. Если водоисточник не поверхностный (артезианский), то вода из него подается в питомные пруды через специальный *согревательный пруд*.

Нерестовые пруды. Предназначены для размножения рыбы, а следовательно, должны отвечать оптимальным условиям для нереста рыб, развития икры и личинок. Обязательным условием проектирования и строительства этих прудов является независимое залитие и спуск воды, полное и быстрое опорожнение, наличие зарослей луговой растительности на дне. Площадь нерестовиков принята 0,1 га, средняя глубина 0,4–0,5 м. Данные пруды не следует использовать для других целей, так как это может привести к вымоканию и исчезновению растительности на ложе пруда.

Мальковые пруды. Предназначены для подращивания личинок, пересаживаемых из нерестовиков или поступающих из инкубаторов. Подращивание длится в течение 15–18 сут, иногда до 40 сут. Для лучшего развития кормовой базы ложе прудов рекомендуется распахивать и вносить органо-минеральные удобрения. Размеры прудов 0,5–1 га, средняя глубина 0,5–0,8 м.

Выростные пруды. Служат для выращивания сеголетков в первый год разведения. Водоснабжение таких прудов должно быть независимым, с устройством на водоподаче фильтров для предотвращения попадания хищных и сорных видов рыб. Размеры выростных прудов составляют 2–10 га, средняя глубина по ложу — около 1 м. В зависимости от оборота различают выростные пруды первого и второго порядков.

Зимовальные пруды. Предназначены для зимнего содержания рыбы. Располагаются вблизи от источников водоснабжения, что позволяет уменьшить возможность переохладения и промерзания водной массы. Основное требование к ним — оптимальные условия для зимовки рыбы. По этой причине их площадь составляет всего 0,2–1,0 га при средней глубине не менее 1,3–1,8 м и проточности из расчета 15 л/с на га. Вода

водоисточника должна иметь высокое содержание кислорода, низкую окисляемость, отсутствие промышленного и бытового загрязнения.

Нагульные пруды. Предназначены для выращивания товарной (столовой) рыбы. Пруды этой категории в хозяйстве наиболее крупные. Их размеры определяются рельефом местности, но в среднем оптимальны в пределах 20–100 га. Рыбоводная практика показывает, что рыбопродуктивность прудов в значительной степени зависит от их размеров. На небольших прудах легче осуществлять комплекс интенсификационных мероприятий, тем самым обеспечивая большую рыбопродуктивность. В больших прудах соотношение кормовой зоны (литорали) и общей площади менее благоприятно. Длина береговой линии определяет величину мелководной зоны, где кормовая база более богата и разнообразна вследствие большего прогрева воды и наличия мягкой растительности. Однако при выборе оптимальных площадей следует учитывать и экономический фактор, так как сооружение малых прудов обходится дороже.

Маточные (летние и зимние) пруды. Предназначены для содержания производителей и ремонтного молодняка. Размеры прудов зависят от численности стада и могут составлять 1–2 и более га при средней глубине 1,2–1,5 м. Обеспечение надлежащих условий для ремонтно-маточного стада — важное условие получения качественного потомства, которому следует придавать особое значение.

Карантинно-изоляционные пруды. Предназначены для временного содержания больной или завозимой из других хозяйств рыбы. Площадь этих прудов 0,2–0,3 га при средней глубине 1,2–1,5 м.

Пруды-садки. Относятся к группе вспомогательных прудов и используются главным образом для временной передержки рыбы. По этой причине площадь их невелика (0,05–0,1 га) при глубине до 1,5 м.

10.2. Рыбоводство в естественных водоемах

Товарное рыбоводство на базе естественных водоемов (озера, водохранилища, лиманы и т. п.). Данное рыболовство является одним из перспективных направлений рыбохозяйственного использования водного фонда. Оно способно давать более дешевую товарную рыбу, поскольку ее выращивание базируется на использовании естественной кормовой базы и водных ресурсов озер. Этим рыбоводство на естественных водоемах выгодно отличается от прудового и особенно индустриального, где основной прирост ихтиомассы обеспечивается искусственными кормами.

Рыбоводство на естественных водоемах имеет собственный предмет, методы и структуру:

- предмет — рыба как элемент биопродукционного процесса в ихтиоценозе;

- метод — экспериментальный биотехнический, основанный на ресурсосберегающей технологии;

- структура — товарные рыбные хозяйства, работающие на основе однолетнего, двухлетнего или многолетнего нагулов рыбы.

Подобно прудовым хозяйствам, по структуре озерные товарные хозяйства могут быть трех типов: полносистемными, неполносистемными и специализированными.

Полносистемные хозяйства. К этому типу могут быть отнесены все хозяйства, в которых осуществляется полный цикл разведения рыбы — от получения икры от собственных производителей до выращивания товарной рыбы. В составе такого хозяйства необходимо иметь водоем для создания и эксплуатации полноценных маточных стад разводимых рыб, инкубационные цеха, специально подготовленные озерные или прудовые питомники, обеспечивающие посадочным материалом лучшего качества и в необходимом количестве, нагульные озера для выращивания товарной рыбы. Как показала практика, соотношение различных типов озер в таком хозяйстве наиболее оптимально следующее: маточные озера — 1–1,5 % общей площади, озера-питомники — 4–6 % (до 10 %) и нагульные озера — 95–92,5 %. Кроме этого, необходимо иметь соответствующую базу обеспечения (склады, мехдвор, ремонтные мастерские и т. д.).

Неполносистемные хозяйства. Отличаются отсутствием одного или нескольких звеньев в хозяйственной цепи выращивания товарной рыбы.

Специализированные хозяйства. Этот тип озерных хозяйств можно разделить на следующие три категории: нерестово-выростные, питомные и нагульные. Нерестово-выростные специализируются на получении ранней молоди рыб в виде личинок.

Питомные хозяйства обычно включают в свой состав озера (пруды), которые специально подготовлены для заселения личинками рыб и получения сеголетков.

Нагульные озерные хозяйства имеют в своем составе разнотипные специально подготовленные для заселения сеголетками разнообразные нагульные озера с одно-, двух-или трехлетним циклами выращивания.

По объектам выращивания озерные хозяйства могут быть двух типов:

- основывающиеся на монокультуре (кормовые ресурсы водоемов используются одним видом);

- основывающиеся на поликультуре (кормовые ресурсы используются двумя и более видами выращиваемых рыб).

10.3. Индустриальное рыбоводство

Кроме традиционных методов рыбоводства (в искусственных или естественных водоемах с нерегулируемыми условиями выращивания) в последнее время развитие получило рыбоводство в условиях искусственных водоемов ограниченного объема с относительно регулируемыми условиями обитания рыб. Такие методы называются индустриальными и включают в себя выращивание рыбы либо в открытых (бассейны, садки), либо в закрытых (силосы, танки) системах.

Основное требование к ведению рыбоводства в данных условиях — это создание оптимального режима выращивания, подразумевающего поддержание соответствующего газового режима, качества воды, рациона рыб, температуры. Поскольку выращивание рыбы сопровождается значительными энергозатратами, наиболее выгодны такие методы рыбоводства на промышленных и энергетических предприятиях (ТЭЦ, ГРЭС), имеющих избыток теплой воды. Биотехника выращивания рыбы там существенно отличается от методов ее разведения в обычных прудовых хозяйствах. Это связано прежде всего с тем, что в индустриальных и тепловодных хозяйствах рыбу содержат в водоемах-охладителях, садках, бассейнах, где на один объем рыбы приходится всего 5–10 объемов воды и практически полностью отсутствует естественная пища. Необходимым условием для выращивания рыбы в этих условиях является оптимальная температура (23–28 °С для карпа, 16–18 °С для форели), достаточное количество кислорода, проточность и полноценность корма.

Особо следует остановиться на наиболее перспективном направлении — выращивании рыбы в установках с замкнутым циклом водоснабжения (УЗВ). Использование таких установок позволяет полностью контролировать процессы выращивания, сократить потребность в воде и достичь высокой степени автоматизации. Поскольку себестоимость такой рыбы довольно высока, то разводятся преимущественно хозяйственно ценные виды: осетры, африканские сомы, форели, угри.

В замкнутых пространствах, при оборотном водоснабжении и высоких плотностях посадки вода сильно загрязняется азотистыми соединениями, прежде всего ионами аммония, выделяемого через жабры. В этих условиях особое значение приобретает биологическая очистка воды от азотистых соединений, производящаяся с помощью биофильтра, на котором путем бактериального разложения аминов идет очистка воды (денитрификация).

10.4. Интегрированные хозяйства

Использование водоемов только для целей рыбоводства не всегда представляется рациональным, поскольку, как и в любом виде хозяйственной деятельности, рыбоводство хорошо увязывается с другими отраслями сельского хозяйства. Опыт других стран (Венгрия, Китай, Вьетнам) позволяет утверждать, что целесообразно проектировать и строить прудовые хозяйства так, чтобы рыбоводство было интегрировано с растениеводством, животноводством, птицеводством, что позволяет получить более дешевую, экологически чистую рыбную и сельхозпродукцию по практически безотходной технологии, частично решить проблему с кормами, повысить рентабельность производства. Из существующих форм интегрированных хозяйств в настоящее время в мире наибольшее значение получили карпо-утиные и рисо-рыбные хозяйства.

В интегрированном карпо-утином хозяйстве выращивают двух объектов — карпа и уток. При этом за счет удобрения прудов утиным пометом улучшается естественная кормовая база рыб, уничтожаются многие вредители и конкуренты в питании, промежуточные хозяева паразитов, уменьшается степень зарастания растительностью. Для птицеводства также имеются выгоды: часть прироста уток обеспечивается за счет естественных кормов, снижается себестоимость, за счет укрепления иммунитета уменьшается гибель молодняка. Однако успех интегрированного карпо-утинового хозяйства возможен только при правильной его организации.

Второе направление — выращивание рыбы на рисовых полях (чеках). Эти поля представляют собой неглубокие водоемы с хорошо спланированным дном. На рисовых чеках карп питается естественной пищей. Однако при существующей мелководности рыба становится легко доступной рыбадным птицам, поэтому выход обычно невысокий.

10.5. Естественная рыбопродуктивность прудов

Под естественной рыбопродуктивностью пруда понимают суммарный прирост рыбы, полученный в течение одного вегетационного сезона за счет естественной кормовой базы пруда с единицы площади при установленном индивидуальном привесе. Выражается рыбопродуктивность в килограммах или центнерах на один гектар площади пруда. Величина этого показателя не является строго постоянной и изменя-

ется в зависимости от качества почвы и воды, климатических условий, вида рыбы, ее возраста, плотности посадки и т. п.

Наибольшую естественную продуктивность имеют пруды, расположенные на плодородных почвах, питаемые водоисточником с плодородным водосбором и находящиеся в районах с продолжительным вегетационным периодом. В основу рыбоводных расчетов принимается обычно средняя рыбопродуктивность за ряд лет.

Рыбопродуктивность, получаемая за счет естественной пищи, зависит от состояния кормовой базы прудов и степени ее использования рыбой. Под кормовой базой обычно понимают все звенья трофической цепи (фито- и зоопланктон, фито- и зообентос, детрит, рыба и т. д.), которые могут использоваться рыбой в качестве объектов питания.

Растительные организмы — водоросли и высшие растения — в той или иной форме поедаются всеми животными, включая молодь и взрослых рыб. Организмы, не питающиеся зелеными растениями напрямую (хищники), потребляют их опосредованно, через пищевые объекты. Соответственно, чем короче пищевая цепь от автотрофа к гетеротрофу, тем меньше потери энергии на переходе от ступени к ступени.

Последним звеном круговорота веществ в водоеме является культивируемая рыба, которая питается планктоном, бентосом или водной растительностью (макрофитами). При культивировании хищных рыб поедаются мирные виды. Процессы круговорота веществ в водоеме, возникающие пищевые связи, поедание одних организмов другими, приводящие к образованию органических веществ, способствуют, в конце концов, нарастанию продукции, используемой человеком. Величина этой продукции (рыб) будет зависеть от качества и количества естественной пищи для рыб, экологических условий водоема и видового состава рыб. Чем быстрее растут рыбы, чем короче их пищевой ряд, тем выше может быть продукция.

Проблемы интенсификации прудового рыбоводства. Увеличение выхода рыбной продукции с единицы водной площади, повышение эффективности прудового рыбоводства обеспечивается за счет применения комплекса интенсификационных мероприятий, таких как мелиорация прудов, оптимизация среды обитания, применение удобрений, кормление рыбы, использование поликультуры рыб, различающихся по характеру питания, улучшение продуктивных качеств разводимых рыб.

Удобрение прудов. Способствует оптимальному развитию естественной кормовой базы и тем самым повышению естественной рыбопродуктивности (до 1,5–2,0 раз). В прудовом рыбоводстве применяют как минеральные, так и органические удобрения.

Минеральные удобрения. Фосфорные удобрения являются одним из наиболее важных и часто используемых видов удобрений в прудовом рыбоводстве. Их применение повышает рыбопродуктивность на всех почвах, за исключением легких песчаных и закисных. Использование фосфорных удобрений более эффективно в водоемах, где вода и почва содержат много извести в сочетании с большим количеством органической материи. В этих условиях фосфорные удобрения стимулируют развитие азот-фиксирующих и нитрифицирующих бактерий.

В качестве фосфорных удобрений используют простой суперфосфат (16–20 % водорастворимой фосфорной кислоты), двойной суперфосфат (30 %), фосфорную муку (16–20 %). Почва способна адсорбировать большое количество фосфора, поэтому удобрения рекомендуется вносить по воде, дробными порциями.

Азотные удобрения повышают интенсивность биологических процессов, вызывают усиленное развитие планктонной и донной флоры и фауны прудов. В качестве удобрений используют селитры (содержат до 35 % азота), сульфат аммония (около 20 %) и синтетическую мочевины (46 %). Наилучший результат азотное удобрение дает в сочетании с фосфорным, в результате чего усиливается действие каждого из них. Азотные удобрения вносят весной, после заливки прудов и летом при температуре воды 16 °С до достижения оптимальной концентрации суммарного азота 2 мг/л.

Кальциевые удобрения усиливают процессы минерализации органики и стимулируют среду. Известкование почвы и воды — необходимое условие для действия азотных и фосфорных удобрений. Норма внесения извести зависит от pH: чем ниже величина pH, тем больше необходимо внести извести. Негашеную известь вносят осенью по грунту, гашеную можно вносить по воде вместе с удобрениями. Известкование нейтрализует кислую реакцию воды и грунта, ускоряет процессы минерализации органических веществ в прудах, способствует обогащению воды биогенными элементами.

Органические удобрения. В рыбоводной практике применение органических удобрений так же эффективно, как и минеральных. В качестве удобрений используют навоз, навозно-торфяные компосты, навозную жижу, отходы пищевой промышленности, зеленые удобрения. Наиболее часто применяют обычный навоз, который раскладывается по урезу воды. Норма внесения колеблется от 1 до 16 т/га.

Бактериальные удобрения. В последнее время разработаны и нашли применение бактериальные удобрения на основе влаголюбивых штаммов азотобактера. Это экологически чистое удобрение пролон-

гированного действия, по эффективности не уступающее органическим удобрениям.

Удобрение нагульных прудов следует начинать при прогреве воды до 10–12 °С, выростных — за 7–10 дней до зарыбления. Заканчивается удобрение прудов за 20–30 дней до облова. Определение потребности в тех или иных элементах проводят на основании химического анализа воды. Оптимальным считается содержание в воде до 2 мг/л суммарного азота и 0,5 мг/л минерального фосфора. При меньшей концентрации и слабом развитии фитопланктона вносят удобрения, чтобы завести их концентрацию до указанных норм. Для определения дозы внесения удобрений можно пользоваться формулой

$$A = \frac{(K - b)100}{p},$$

где A — необходимое количество удобрений, мг/л; K — рекомендуемая концентрация биогена в воде, мг/л; b — концентрация в воде по данным анализа, мг/л; p — содержание действующего вещества в удобрении, %; 100 — поправка на проценты.

Общее количество удобрений определяют путем умножения на объем воды пруда.

Существуют и косвенные методы определения, например по прозрачности воды (по белому диску). При прозрачности менее 0,2 м удобрения не следует вносить, при прозрачности более 0,5 м — вносят.

Кормление рыбы. Кормление — один из основных методов интенсификации рыбоводства, позволяющий значительно увеличить (до 5–8 раз) выход рыбной продукции с единицы площади. Эффективность кормления рыбы зависит от качества используемых кормов, техники кормления, экологических условий.

Известно, что обмен веществ и интенсивность питания у рыб находятся в прямой зависимости от температуры воды. Рыба реагирует на изменение температуры изменением количества потребляемого корма. Суточный рацион карпа увеличивается с температурой до определенного предела (оптимума), выше которого потребление вновь уменьшается. Так, к примеру, рацион двухлетков карпа при температуре 16 °С составляет 2 % от массы тела, при 22 °С — 4, при 25 °С — 5 %. Оптимум для питания двухлетков карпа — 23–29 °С, для сеголетков 25–30 °С.

Столь же важное значение имеет и концентрация кислорода. При снижении до 4 мг/л ухудшается аппетит и снижается усвояемость корма. При дефиците кислорода не только уменьшается или прекращается рост и снижается рацион, но и увеличивается кормовой коэффици-

ент. Таким образом, кормление рыбы надо вести с учетом состояния погоды, температуры воды, концентрации кислорода, возраста рыбы и интенсивности поедания ею кормов. Суточные рационы в зависимости от массы тела и температуры воды рассчитаны и изложены в специальных таблицах.

Поликультура. Традиционным объектом прудового рыбоводства является карп. Однако монокультура карпа не в состоянии эффективно использовать все имеющиеся ресурсы кормовой базы водоема, поэтому все более широкое значение получает поликультура рыб, способная за счет выращивания добавочных видов, не конкурируя с карпом, получать более высокую ихтиопродукцию с единицы площади (на 30—40 %). Чаще всего в качестве объектов поликультуры используются растительноядные рыбы амурско-китайского ихтиологического комплекса, реже — хищники или другие виды. Норма введения добавочных видов рыб зависит от применяемой технологии рыбоводства и определяется исходя из ожидаемого прироста продукции. При традиционной интенсивной технологии выращивания карпа в условиях Беларуси при поликультуре можно получать до 3 ц/га растительноядных и 0,5—0,7 ц/га щуки.

Улучшение продуктивных качеств рыбы. Достигается при использовании высокопродуктивных пород, линий и гибридных межпородных форм карпа. Использование чистопородных линий с улучшенными качествами, а также межпородных кроссов позволяет за счет гетерозисного эффекта получить дополнительно до 20 % ихтиопродукции без увеличения материальных затрат. Широкое использование гибридов I поколения карпа и амурского сазана позволяет получать более устойчивую к заболеваниям и условиям среды, более быстрорастущую, чем исходные формы, рыбу.

11. АККЛИМАТИЗАЦИЯ И ИНТРОДУКЦИЯ ГИДРОБИОНТОВ

Акклиматизация рыб и кормовых беспозвоночных является составной частью комплексных мероприятий по пополнению и воспроизводству рыбных запасов. Ее задача — повышение продуктивности водоемов, улучшение видового состава ихтиофауны, сохранение и увеличение численности отдельных ценных видов за счет расширения их ареала.

Понятия акклиматизации. Различают пять основных понятий акклиматизации.

Интродукция — любое переселение особей в водоем, не освоенный ими ранее или за пределами ареала. Интродукция всегда является первым этапом акклиматизации, но не всегда завершается собственно акклиматизацией.

Вселение — переселение особей вида в водоем, условия обитания в котором не отличаются от условий в материнском водоеме (обычно внутри ареала). Вселенные особи успешно размножаются на новом месте без какой-либо внутренней перестройки организма. Биологические особенности потомства вселенцев не изменяются.

Зарыбление — регулярный выпуск молоди одного и того же вида в апробированный водоем.

Акклиматизация — процесс приспособления переселенных в другой водоем организмов к новым условиям среды, в результате чего из их потомства образуется популяция. Протекает медленно и с перестройкой, происходящей в организме. В биологических особенностях следующих поколений вселенцев возможны изменения.

Натурализация — конечный высший этап акклиматизации, когда определяется новый ареал вида, его взаимоотношения со средой и возможность хозяйственного использования.

Кроме основных понятий акклиматизации употребляются и некоторые другие.

Позатная акклиматизация — незавершенная акклиматизация, когда некоторые ее этапы не могут завершиться в условиях данного водоема и проходят в других водоемах или под контролем человека.

Реакклиматизация — интродукция особей вида в целях восстановления его популяции в пределах его естественного (в прошлом) ареала, в котором вид по каким-то причинам ранее исчез.

Аутоакклиматизация — самостоятельное вселение вида с последующей акклиматизацией и интродукцией в новом водоеме.

Теоретические основы акклиматизации водных организмов разработаны такими учеными, как Л. А. Зенкевич, Б. С. Ильин, Б. Г. Иоганзен, А. Ф. Карпевич, Т. С. Расс. Процесс расселения водных организмов по новым акваториям подразделяют на самопроизвольный и целенаправленный, осуществляемый в основном в хозяйственных целях.

Критерии акклиматизации. При выборе объекта акклиматизации необходимо обосновать целесообразность намечаемого мероприятия. Исходя из основных критериев акклиматизации, Б. Г. Иоганзен предложил два критерия: **биологический**, который аргументирует возможность нормального существования переселенца в новом биотопе, и **хозяйственный**, обосновывающий сохранение переселенцем хозяйственной ценности. Т. С. Расс и А. Ф. Карпевич предложили свои критерии.

Географический — показывает возможность акклиматизации выбранного объекта в данном водоеме, исходя из сопоставления климатических и физических характеристик маточного и заселяемого водоемов.

Биотический — выявляет наличие свободных кормовых ниш в заселяемом водоеме для всех стадий развития вселенца, наличие или отсутствие близких ему видов, конкурентов, врагов и паразитов.

Экологический — рассматривает соответствие экологических требований вселенца и физико-химических условий среды заселяемого водоема.

Хозяйственный — предусматривает хозяйственную целесообразность интродукции.

Формы целенаправленной акклиматизации. Различают три формы целенаправленной акклиматизации водных организмов.

Промыслово-хозяйственная форма — предусматривает полноцикловую акклиматизацию гидробионта в естественных водоемах с последующей их натурализацией и промысловым или кормовым значением.

Аквакультурная форма — предусматривает использование объектов акклиматизации для полносистемных или неполносистемных рыбо-водных хозяйств.

Прицельная форма — основывается на возможности введения в экосистему особей нового вида для подавления представителей малоценного вида, уничтожения вредителя или возбудителя болезни, использования резерва непотребленного корма или свободного биотопа.

Типы акклиматизации. Исходя из взаимоотношений вселенца и аборигенов водоема выделяют пять типов акклиматизации.

Акклиматизация внедрения — проводится при наличии свободной ниши, которую занимает вселенец, не вступая в конкурентные отношения с аборигенами.

Акклиматизация замещения — предусматривает замену малоценных аборигенов более выгодными в хозяйственном отношении видами. Для подавления в водоеме особей малоценных видов выбирают ценный объект, который по своей жизнестойкости и конкурентоспособности превосходит их.

Акклиматизация отторжения — это вселение в водоем нового вида, который по своей жизнестойкости не может противостоять аборигенам, но его особи способны образовывать малочисленную популяцию, которая займет ограниченный ареал, располагаясь на окраинах местных биоценозов.

Акклиматизация пополнения — пополнение вселенцем обедненной ихтиофауны водоема, который находится в изоляции.

Акклиматизация конструирования — высший этап акклиматизации. Предусматривает целенаправленное формирование кормовой базы и ихтиофауны в водоеме, который только образован (водохранилище) или в котором произошли глубокие изменения из-за внешнего воздействия, приведшие к потере местных видов.

Фазы процессов акклиматизации переселенца. А. Ф. Карпевич выделяет пять узловых фаз процесса акклиматизации и натурализации вида в новых условиях.

1-я фаза — выживание переселенных объектов в новых условиях. Продолжительность фазы — от момента вселения особей до появления потомства.

2-я фаза — размножение и начало формирования популяции. На данном этапе определяющими факторами являются абиотические (температура, соленость, газовый режим и т. д.). Биотические факторы играют подчиненную роль, так как из-за малой численности популяции паразиты и враги еще не оказывают существенного давления.

3-я фаза — максимальная численность вселенца. При наличии в водоеме подходящих условий наблюдается резкое увеличение (взрыв) численности вселенца. Данная фаза завершается успешно, если ни один из факторов среды не оказывает отрицательного влияния на популяцию вселенца.

4-я фаза — обострение противоречий переселенца с биотической средой. Увеличение численности при отсутствии защитных механизмов ведет к последующему ее снижению и стабилизации на новом уровне.

5-я фаза — натурализация в новых условиях. Пройдя ряд поколений, вселенец адаптируется к новым условиям и вступает в стадию натурализации, которая является завершающей фазой акклиматизации. На этом этапе происходят следующие изменения: проявляется морфофизиологический облик; вырабатываются новые особенности в биологии и поведении; определяется место в экосистеме водоема; закрепляются нерестовые и нагульные площади.

Методы акклиматизации. *Пассивный метод* — сущность сводится к выбору и переносу объекта. Процесс акклиматизации идет без вмешательства человека.

Активный метод — предусматривает вмешательство человека путем проведения рыбоводно-мелиоративных и охранных мероприятий.

Метод радикальной акклиматизации — предусматривает вселение объекта в водоем до его натурализации с последующим использованием в качестве источника расселения в новом ареале.

Метод ступенчатой акклиматизации — предусматривает постепенное продвижение объекта акклиматизации в новые районы, отличающиеся климатическими условиями.

Способы интродукции. Применяют четыре способа переселения выбранного объекта.

Прямой способ — особи на любой стадии развития пересаживаются из материнского в новый водоем.

Рыбоводное освоение — исходный материал доставляется на рыбоводное предприятие, где получают молодь для последующего заселения.

Адаптация — исходный материал перед выпуском в водоем проходит предварительную адаптацию к действующим абиотическим условиям среды.

Карантинизация — перед выпуском в водоем вселенцы содержатся в специальных хозяйствах в целях проверки на зараженность паразитами и бактериями.

Оценка результатов акклиматизации. Результаты акклиматизации обычно оценивают по трехбалльной шкале.

Выживание интродуцентов — поимка в водоеме особей вселенца.

Биологический эффект — произошло размножение вселенца и выживание потомства в новых условиях.

Промысловый эффект — вселенец образовал многочисленную популяцию, натурализовался и вступил в промысел или пищевые отношения в новом водоеме.

Проведение акклиматизации. Целесообразно проводить акклиматизации того или иного вида, если:

- какой-либо вид ранее обитал в водоеме, но в результате воздействия ряда причин, не связанных с изменением среды обитания, исчез;
- в водоеме обитают ценные виды рыб, но кормовая база ограничивает увеличение их запасов;
- обитающие в водоеме промысловые виды недоиспользуют имеющуюся кормовую базу;
- ценные виды рыб имеют узкий ареал и существует потребность в его расширении;
- в водоеме обитают лишь малоценные виды рыб и существует потребность их утилизации;
- изменился режим водоема и условия обитания в нем аборигенных видов рыб стали неудовлетворительными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васнецов, В. В. Этапы развития костистых рыб / В. В. Васнецов // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М. : Наука, 1953.

Жизнь животных : энцикл. : в 6 т. / под общ. ред. Т. С. Расс. М. : Просвещение, 1971. Т. 4, ч. 1.

Жуков, П. И. Биологические основы рыболовства / П. И. Жуков. Минск : Наука и техника, 1968.

Жуков, П. И. Справочник по экологии пресноводных рыб : справ. пособие / П. И. Жуков. Минск : Наука и техника, 1988.

Иванов, А. П. Рыбоводство в естественных водоемах : учебник / А. П. Иванов. М. : Агропромиздат, 1988.

Карпевич, А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов / А. Ф. Карпевич. М. : Пищевая пром-сть, 1975.

Макеева, А. П. Эмбриология рыб : учебник / А. П. Макеева. М. : Изд-во МГУ, 1992.

Микулин, А. Е. Зоогеография рыб : учебник / А. Е. Микулин. М. : ВНИРО, 2003.

Моисеев, П. А. Ихтиология : учебник / П. А. Моисеев, Н. А. Азизова, И. И. Куранова. М. : Легкая и пищевая пром-сть, 1981.

Никольский, Г. В. Теория динамики стада рыб / Г. В. Никольский. М. : Пищевая пром-сть, 1974.

Никольский, Г. В. Экология рыб : учебник / Г. В. Никольский. М. : Высш. шк., 1974.

Пономарев, С. В. Ихтиология : учебник / С. В. Пономарев, Ю. В. Баканева, Ю. В. Федоровых. М. : Моркнига, 2014.

Правдин, И. Ф. Руководство по изучению рыб / И. Ф. Правдин. М. : Пищевая пром-сть, 1966.

Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях / отв. ред. Е. Н. Павловский. М. : Изд-во АН СССР, 1961.

Тылик, К. В. Общая ихтиология : учебник / К. В. Тылик. Калининград : Аксиос, 2015.

Тюрин, П. В. Биологические обоснования регулирования рыболовства на внутренних водоемах / П. В. Тюрин. М. : Пищепромиздат, 1963.

Шибаетов, С. В. Основы промысловой ихтиологии : учебник / С. В. Шибаетов. Калининград : ФГОУ ВПО «КГТУ», 2006.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1. СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ РЫБ.....	13
1.1. Систематика рыб	13
1.2. Филогения рыб	14
1.3. Филогенетические связи рыбообразных и рыб.....	18
2. СТРОЕНИЕ РЫБ.....	19
2.1. Форма тела, голова, боковая линия, плавники, способы передвижения	19
2.2. Кожа рыб и ее производные	26
2.3. Скелет.....	31
2.4. Мускулатура	34
2.5. Пищеварительная система	34
2.6. Плавательный пузырь и гидростатическое равновесие	38
2.7. Органы дыхания	41
2.8. Сердечно-сосудистая система.....	46
2.9. Выделительная и воспроизводительная системы	53
2.10. Нервная система	59
2.11. Органы чувств	63
2.12. Железы внутренней секреции	68
3. РОСТ И ВОЗРАСТ РЫБ	69
4. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ РЫБ	82
5. ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РЫБ.....	92
6. РЫБЫ И СРЕДА. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА РЫБ.....	103

7. РАСПРОСТРАНЕНИЕ РЫБ И ОСНОВЫ ЗООГЕОГРАФИИ	117
8. ИХТИОЦЕНОЗ. ДИНАМИКА СТАДА. МИГРАЦИИ.....	131
9. РЫБОЛОВСТВО И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ	147
10. РЫБОВОДСТВО, ЕГО ЗНАЧЕНИЕ	161
10.1. Прудовое рыбоводство	164
10.2. Рыбоводство в естественных водоемах.....	168
10.3. Индустриальное рыбоводство.....	170
10.4. Интегрированные хозяйства	171
10.5. Естественная рыбопродуктивность прудов.....	171
11. АККЛИМАТИЗАЦИЯ И ИНТРОДУКЦИЯ ГИДРОБИОНТОВ	176
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	181

Учебное издание

Костоусов Владимир Геннадьевич

ИХТИОЛОГИЯ

Пособие

Редактор *О. Н. Зорина*

Художник обложки *Т. Ю. Таран*

Технический редактор *Л. В. Жаборовская*

Компьютерная верстка *И. К. Ржеуцкой*

Корректор *Е. В. Гордейко*

Подписано в печать 29.05.2018. Формат 60×84/16. Бумага офсетная.

Цифровая печать. Усл. печ. л. 10,69. Уч.-изд. л. 12,14.

Тираж 120 экз. Заказ 391.

Белорусский государственный университет.

Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,
распространителя печатных изданий № 1/270 от 03.04.2014.

Пр. Независимости, 4, 220030, Минск.

Республиканское унитарное предприятие

«Издательский центр Белорусского государственного университета».

Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,
распространителя печатных изданий № 2/63 от 19.03.2014.

Ул. Красноармейская, 6, 220030, Минск.