

551271
597
M74



П. А. МОИСЕЕВ, Н. А. АЗИЗОВА, И. И. КУРАНОВА

ИХТИОЛОГИЯ

597
1784

**П.А.МОИСЕЕВ
Н.А.АЗИЗОВА
И.И.КУРАНОВА**

ИХТИОЛОГИЯ

Допущено Управлением руководящих кадров
и учебных заведений Минрыбхоза СССР в качестве
учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по специальности 1013 «Ихтиология
и рыбоводство»

551271
⑥

Запорожская
обл. библиотека
им. А. М. Горького

МОСКВА
«ЛЕГКАЯ И ПИЩЕВАЯ ПРОМЫШЛЕННОСТЬ»
1981

ББК 472
М74
УДК 597

М74 **Моисеев П. А., Азизова Н. А., Куранова И. И.**
Ихтиология. — М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1981. — 384 с.

В пер. 1 р. 20 к.

В учебнике в соответствии с программой изложены задачи, предмет, история развития ихтиологии. Приведена характеристика современных ихтиологических исследований.

Описано современное использование биологических ресурсов гидросферы. Дано описание советского рыбного промысла, представлены уловы рыб и других водных объектов.

Приведены особенности строения рыбы, взаимоотношения ее с окружающей средой и основные черты биологии.

Дана характеристика основных промысловых рыб (рост, питание, размножение, миграции), а также новых объектов лова.

Описано географическое распространение рыб.

Учебник предназначен для студентов вузов Министерства рыбного хозяйства СССР.

Рецензенты — кафедра ихтиологии и сырьевой базы Калининградского технического института рыбной промышленности и хозяйства (доцент Т. А. АПОЛЛОВА), инж. А. Г. ЛЯШЕНКО (Главрыбвода Минрыбхоза СССР).

М $\frac{40800 - 077}{044(01) - 81}$ 77—81 (П. П.) 4002020100

ББК 47.2
639.2

© Издательство «Легкая и пищевая промышленность», 1981 г.

ВВЕДЕНИЕ

Ихтиология — наука о рыбах (по-гречески «ихтис» — рыба, «логос» — слово, разум).

Согласно Л. С. Бергу под ихтиологией понимают естественную историю рыб. Ихтиология изучает внешние признаки и внутреннее строение рыб (морфологию и анатомию), отношение рыб 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.

Рыбы — наиболее многочисленная группа позвоночных животных, насчитывающая более 20 тыс. видов.

Ихтиология тесно связана с гидрологией и гидробиологией, изучающими физические условия обитания гидробионтов и их экологию, т.е. абиотические и биотические условия среды обитания. Развитие ихтиологии способствовало выделению 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.

С давних времен и особенно в последние десятилетия лов рыб имеет важное, а иногда и первостепенное значение в жизни и экономике многих народов.

Наши далекие предки жили в основном по берегам рек, озер и морей с тем, чтобы иметь возможность пользоваться дарами «голубой нивы». Позже такое добывательство приобрело характер промысла и, наконец, рыболовство превратилось в отрасль промышленности. Современный ежегодный мировой вылов водных объектов и прежде всего рыб составляет 73 млн. т (1978 г.), или в среднем 16—17 кг на каждого жителя Земли, обеспечивая до 20% всех белков животного происхождения в балансе питания человечества. К 2000 г. для удовлетворения потребностей в пищевых, кормовых и технических продуктах растущему населению нашей планеты потребуется увеличенный в 2 раза объем вылова.

Современное использование биологических ресурсов гидросферы. Биологические ресурсы Мирового океана и пресноводных во-

доемов издавна используются человеком как важнейший источник ценных пищевых ресурсов. Если в XIX в. вылов водных объектов составлял 1,5—2,5 млн. т, то в первые десятилетия текущего века происходит быстрое увеличение объемов добычи, и в 1938 г. они достигают 21 млн. т, а вылов на каждого жителя Земли возрастает с 2,0—2,6 до 9,8 кг (табл. 1).

Таблица 1

Использование ресурсов водных объектов

Показатели	1800 г.	1850 г.	1900 г.	1938 г.	1950 г.	1960 г.	1970 г.	1978 г.
Численность населения, млн. человек	800	1000	1550	2150	2501	2910	3635	4450
Вылов водных объектов, млн. т	1,2	2,0	4,0	21,0	21,1	40,0	70,8	72,4
Вылов на одного человека, кг	1,5	2,0	2,6	9,8	8,4	13,3	19,5	16,7

Если в прошлом столетии все рыболовство осуществлялось в пресноводных водоемах и прибрежных участках моря, то на рубеже XX в. начал развиваться океанический промысел, что позволило к 1938 г. увеличить объем вылова более чем в 5 раз по сравнению с 1900 г.

Годы после второй мировой войны характеризуются бурным ростом масштабов промысловых усилий и объемов вылова, достигшего к 1970 г. 71 млн. т. При этом, несмотря на прогрессирующий рост народонаселения, численность которого за этот период увеличилась на 1,1 млрд. человек, возрастание вылова имело опережающий характер, вылов на каждого жителя нашей планеты более чем удвоился, достигнув 19,5 кг.

Для более позднего периода (до 1979 г.) характерна относительная стабилизация объемов общего вылова, происходящая, несмотря на продолжавшийся процесс увеличения числа и совершенствования орудий лова, промыслового флота и поисковой техники, а также освоения новых объектов и районов лова. Одновременное значительное увеличение численности населения Земли (почти на 1 млрд. человек) привело к заметному снижению средней обеспеченности его продуктами водного происхождения (до 16,7 кг в 1978 г.).

Несомненно, в мировом рыболовстве стали появляться признаки большой напряженности и существенного снижения результативности промысла многих традиционных объектов лова в пределах освоенных участков Мирового океана.

В настоящее время мировой промысел основывается прежде всего на использовании рыб, составляющих почти 90% общего вылова, и в меньшей степени использует беспозвоночных (в основном ракообразных и моллюсков), а также водоросли и морских млекопитающих (киты и тюлени). Океанический промысел обеспечивает резко преобладающую (85%) часть вылова (табл.2).

Состав мирового улова водных объектов

Объекты промысла	1938 г.		1950 г.		1960 г.		1970 г.		1978 г.	
	млн. т	%								
Рыбы	18,60	77	18,42	79	35,43	84	63,37	89	63,9	88
В том числе:										
морские	16,40	68	16,06	69	29,86	71	53,48	75	57,0	79
пресноводные	2,20	9	2,36	10	5,57	13	9,89	14	6,9	9
Млекопитающие	3,18	13	2,21	9	2,57	6	1,80	3	0,01	—
Беспозвоночные	1,82	8	2,29	10	3,43	9	4,99	7	7,0	9
Прочие водные животные	0,06	—	0,07	1	0,07	—	0,07	—	0,1	1
Водная растительность	0,52	2	0,32	1	0,54	1	0,87	1	1,4	2
Всего	24,18	100	23,31	100	42,04	100	71,10	100	72,4	100

До конца 40-х годов текущего столетия рыболовство осуществлялось в основном в Северо-Восточной Атлантике (32% мирового вылова), в Северной и Западно-Центральной Пацифике (40%) и в меньшей степени в Северо-Западной Атлантике (около 10%), т.е. в пределах традиционных промысловых районов, площадь которых составляет около 20% всей акватории Мирового океана, добывалось 82% всего улова.

Другие регионы, и особенно тропическая зона океана и воды южного полушария, были ничтожно мало затронуты промыслом.

С ростом интенсивности рыболовства в упомянутых районах стало наблюдаться снижение результативности промысла камбал, трески, сельди, морских окуней и некоторых других видов рыб, что обусловило необходимость освоения новых районов Мирового океана и прежде всего тропической зоны и акваторий южного полушария (табл.3).

Таблица 3

Распределение мирового вылова морских объектов (без китов) по широтным зонам Мирового океана

Год	Общий вылов		Северное полушарие (к северу от 20° с. ш.)		Тропическая зона		Южное полушарие (к югу от 20° ю. ш.)	
	млн. т	%	млн. т	%	млн. т	%	млн. т	%
1938	18,8	100	15,2	81	3,3	17	0,3	2
1950	18,6	100	13,4	72	4,2	22	1,0	6
1960	34,1	100	21,5	62	10,6	31	2,0	7
1970	60,7	100	32,1	53	21,6	36	7,0	11
1978	65,0	100	37,7	58	16,7	26	10,6	16

Крупномасштабный промысел сардины, сардинопса, мерлузы, скумбрии, ставриды у берегов Африки, анчоуса у тихоокеанского

побережья Южной Америки привел к тому, что доля вылова в пределах вод северного полушария, т. е. в традиционных районах лрва, несмотря на значительное увеличение здесь объема вылова за счет организации промысла таких объектов, как минтай (5 млн. т) и мойва (2 млн. т), относительно снизилась и составила около половины мирового вылова.

В послевоенный период в подавляющем большинстве районов Мирового океана в отношении традиционных объектов рыболовства достигнута высокая степень промыслового использования, а многие популяции рыб оказались в депрессивном состоянии в результате чрезмерно интенсивного промысла.

В мировом промысле пелагические рыбы составляют сейчас более 80%, а доля придонных обитателей, которые были основными объектами морского рыболовства в прошлом веке, уменьшается. Тресковые, сельдевые, а также анчоусовые, скумбриевые, ставридовые, тунцовые, макрелешуковые, корюшковые (мойва) занимают ведущее место среди морских промысловых рыб, что объясняется прежде всего многократным преобладанием биомассы зоопланктона по сравнению с продукцией бентоса в океане (табл. 4).

Таблица 4

Состав мирового улова морских рыб

Семейство	1938 г.		1950 г.		1960 г.		1970 г.		1978 г.	
	млн. т	%								
Сельдевые	4,69	29	5,05	31	6,05	20	6,73	13	10,60	15
Анчоусовые	0,10	1	0,06	1	0,64	3	14,42	27	3,30	4
Тресковые	3,37	20	2,97	18	4,16	14	10,32	19	10,40	14
Ставридовые	0,10	1	0,35	2	1,06	4	1,59	3	8,20	11
Тунцовые	0,37	2	0,51	3	0,92	3	1,35	3	2,50	3
Камбаловые	0,35	2	0,47	3	1,18	4	1,24	2	1,0	1
Скумбриевые	0,49	3	0,47	3	0,80	3	2,79	5	4,10	6
Лососевые	0,94	6	0,50	3	0,61	2	0,52	1	0,60	1
Прочие объекты	5,99	36	5,86	36	11,34	36	14,52	27	32,70	45
Всего	16,40	100	16,04	100	29,86	100	53,48	100	72,40	100

Советское рыболовство развивалось прежде всего за счет промысла в Мировом океане. Если в дореволюционный период, а затем до начала Великой Отечественной войны русское и советское рыболовство существовало за счет использования сырьевых ресурсов внутренних морей и пресноводных водоемов и обеспечивало вылов всего лишь 1,0—1,4 млн. т водных объектов, то с осуществлением рыбохозяйственных исследований бассейна Мирового океана, начатых в 1953—1955 гг., были получены научные данные, позволившие обосновать развитие крупномасштабного океанического рыболовства и освоить сначала акватории морей, прилегающих к побережью Советского Союза, а затем и открытых районов Мирового океана. Использование вновь выявленных запасов рыб и других водных объектов позволило советскому рыболовству из го-

да в год наращивать общий объем вылова. Если в 1955 г. он составлял 2,7 млн. т, то к 1965 г. увеличился до 5,8 млн. т, а в 1975 г. достиг 10,3 млн. т, т.е. по своим темпам существенно опережал процесс развития мирового рыболовства. Весь прирост (9 млн. т) этого вылова был обеспечен за счет океанических биологических ресурсов. В настоящее время улов СССР состоит в основном из тресковых (главным образом минтая), сельдевых, скумбриевых, ставридовых и других морских рыб. Пресноводные обитатели обеспечивают около 5% общего вылова.

Современная результативность рыболовства существенно различается в отдельных регионах Мирового океана.

При средней рыбопродуктивности Мирового океана 166 кг/км^2 наиболее высокий объем продукции (260 кг/км^2) характерен для Атлантического океана, значительно меньший (170 кг/км^2) для Тихого. Совсем малопродуктивным оказывается Индийский океан (40 кг/км^2). В пределах наиболее продуктивных районов (Северо-Восточная и Северо-Западная Атлантика, Северо-Западная Пацифика) современный уровень рыбопродуктивности достигает $690\text{—}830 \text{ кг/км}^2$, а в основных промысловых районах (Баренцево и Северное моря, район Ньюфаундлендских банок, прибрежные воды Японии, Южной и Западной Африки, Тихоокеанское побережье, Перу и Чили и др.) он составляет $1500\text{—}2500 \text{ кг/км}^2$ и даже более.

Исходя из этих показателей рыбопродуктивности и учитывая особенности процессов биопродуцирования в различных зоогеографических зонах, а также многие другие факторы, потенциальную рыбопродуктивность Мирового океана в виде возможного вылова традиционных морских рыб и крупных беспозвоночных можно опередить в $90\text{—}100$ млн. т.

Дальнейшее развитие океанического рыболовства будет определяться степенью использования биологических ресурсов дальненеритических зон, эпипелагиали и батипелагиали (макрелешуки, мелкие тунцы, светящиеся анчоусы, кальмары и др.), а также относительно больших глубин (макруруссы и др.), которые могут обеспечить существенное возрастание общего вылова, при условии развития исследовательских, поисковых и промысловых работ в этих обширных и новых для рыболовства районах Мирового океана.

Большое значение рыбы как объекта хозяйственной деятельности человека ускорило выделение ихтиологии как самостоятельной науки и дисциплины из зоологии и ее развитие. При этом помимо изучения состава ихтиофауны различных регионов нашей планеты и системы рыб в целом особое внимание было привлечено к выяснению закономерностей, определяющих динамику численности и популяционную структуру промысловых видов, лежащих в основе их поведения и распределения в зависимости от биотических и абиотических факторов, являющихся причиной и управляющих миграционными процессами рыб, а также к разработке научных основ организации рационального рыбного хозяйства. Советская ихтиологическая наука способствовала созданию крупномасштабного рыб-

ного промысла СССР, за послевоенный период примерно в 7 раз увеличившего объем вылова.

К побережью Советского Союза, общая протяженность береговой линии которого составляет 62,9 тыс. км, прилегают моря, площадь акватории которых достигает 11,6 млн. км². Территория СССР изрезана тысячами рек общей протяженностью около 3 млн. км, а акватория внутренних пресноводных водоемов достигает 0,25 млн. км². Велика, многообразна и высока численность популяций рыб, составляющих ихтиофауну внутренних вод Советского Союза, а также прилегающих к его побережью морей и т. д. Для организации высокоэффективного рационального рыбного хозяйства в этих бассейнах необходим большой комплекс ихтиологических исследований.

В настоящее время в период интенсивного развития рыболовства, сопровождающегося высокой степенью использования рыбных ресурсов не только внутренних водоемов, но и морей и океанов, особое значение приобретает разработка как научных основ рационального и высокоэффективного морского и океанического рыболовства, так и управляемого человеком рыбного хозяйства в пресных и морских водоемах, включающих осуществление целенаправленной биологической и технической мелиорации, акклиматизации и трансплантации ценных рыб и кормовых объектов в новых районах обитания, создания прибрежных хозяйств по выращиванию товарной рыбы, массовое разведение и подращивание молоди обитающих в прибрежье рыб с последующим их морским пастбищным выращиванием и т. д., что может быть осуществлено только на основании углубленных специализированных ихтиологических исследований.

Быстро растущие потребности нашей страны в рыбных продуктах должны быть удовлетворены за счет более полного использования потенциальных возможностей биологических ресурсов внутренних вод и Мирового океана.

Наряду с необходимостью повышения результативности современного рыболовства путем более рационального использования ресурсов традиционных объектов промысла особое значение приобретает развитие промысла обитателей открытых районов океана.

Используя огромный арсенал гидроакустических и навигационных приборов, систематически получаемые данные о размещении рыб и их физиологическом состоянии, материалы авиационной и космической разведки, широкий набор океанологических и гидрологических данных и опираясь на выявленные закономерности распределения, миграций рыб, ихтиологи систематически помогают промыслу рекомендациями по местам лова, расстановке промыслового флота, разрабатывают принципы управления поведением рыб с тем, чтобы иметь возможность заставить их образовывать стаи, покидать районы, непригодные для облова, не выходить за пределы зоны, облавливаемой орудиями лова, удалять из облавливаемой зоны мелких рыб и т. д.

Наряду с завершением инвентаризации ихтиофауны Мирового океана, возрастающее количество представителей которой переходит в категорию промысловых, становится необходимым изучение внутривидовой и генетической структуры промысловых или разводимых видов с тем, чтобы иметь возможность управлять их численностью, обеспечивать устойчивое воспроизводство и не допускать истощения запасов. Особое значение приобретает задача выявить закономерности, определяющие динамику численности популяции с тем, чтобы прогнозировать ее изменение под воздействием естественных факторов и промысла.

Большое значение приобрели вопросы охраны и воспроизводства рыбных запасов. Если современное рыболовство, оснащенное арсеналом приборов поиска скоплений рыб и наводки орудий лова на них, имеющее на вооружении современные методы и орудия лова, располагающее превосходными промысловыми судами, будет осуществлять нерегулируемый лов, то оно может в очень сжатые сроки истощить запасы любой рыбы. Именно поэтому во всех странах мира, и особенно в Советском Союзе, разрабатываются биологические основы рационального рыбного хозяйства, предупреждающие возможность получения высоких устойчивых уловов и наиболее качественной продукции при обязательном условии сохранения на должном уровне воспроизводительной способности эксплуатируемой популяции. Для достижения этой цели разрабатываются и систематически совершенствуются правила рыболовства, включающие допустимый объем вылова, ограничения на лов неполовозрелой и мелкой рыбы, а также другие меры, направленные на разумное и в то же время эффективное использование рыбных ресурсов. Создание таких правил может быть успешным только на основе глубоких знаний биологии эксплуатируемого вида. Все возрастающие масштабы антропогенного воздействия на природу и в том числе на водные бассейны существенно влияют на их рыбопродуктивность, как правило, заметно снижая численность обитающих в них рыб, а следовательно, и уловы. В современных условиях освоение ихтиофауны любого водоема должно сопровождаться исследованиями различных форм антропогенного влияния на водоемы и обитающих в них гидробионтов.

Наступает эра постепенного перехода на управляемое человеком морское рыбное хозяйство, с тем чтобы от современного рыболовства — охоты — перейти к рациональному научно обоснованному промыслу, созданию прибрежных морских подводных хозяйств, выращивающих водоросли, моллюсков, ракообразных и рыб, осуществлению биологической мелиорации морских промысловых районов и трансплантации водных объектов в новые регионы их обитания.

Ихтиологическая наука призвана научно обосновать новые направления развития рыбного хозяйства.

Краткий обзор развития ихтиологии. Человечество издавна использует водные объекты и прежде всего рыбу в качестве важнейшего, а подчас и основного компонента питания. В «кухонных кучах» стоянок доисторического челове-

жа, 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 3600—3700 гг. до н. э. на папирусах и настенных изображениях Древнего Египта отмечены рисунки рыб, позволяющие установить их видовую принадлежность, а также показаны процессы их обработки — резка и сушка. История многих государств, а также причины ряда географических открытий, заселения новых районов, возникновения некоторых международных конфликтов делаются более понятными, если учитывать стремление народов шире использовать многообразные водные биологические ресурсы различных районов нашей планеты. Население практически всех стран все в возрастающем объеме включает в рацион питания рыбные продукты, а жители некоторых из них, прежде всего Японии, 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 представлений 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. Аристотель 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 наличии у отдельных видов живорождения. Аристотель описал 116 видов рыб. Влияние работ великого ученого было существенным и даже определяющим на протяжении последующих двух тысячелетий. Последователи и ученики Аристотеля долгое время только пересказывали его труды, хотя во времена Древнего Рима и Эллады возросло практическое использование рыб — римляне выращивали рыб 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. начинают осуществляться исследования рыб и других животных, причем появляются попытки описать внешнее строение рыб и создать их систематику. Среди зоологов заметно выделяются П. Белона, Г. Ронделе и И. Сальвиани, оставившие подробные описания рыб. В XVII в., Д. Рэй и А. Виллугби попытались классифицировать рыб.

XVIII в. ознаменовался работами замечательного шведского ихтиолога Петра Артеди (1705—1734 гг.), особое внимание которого привлекала систематика рыб. П. Артеди проанализировал все опубликованные ранее работы, 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 свою знаменитую «Систему природы», являющуюся основополагающей работой для дальнейших усилий ученых по систематизации и каталогизации всего животного мира.

Начиная с XIX в. многие ученые уделяют внимание изучению сравнительной анатомии и палеонтологии рыб. Особенно много в этом отношении сделали выдающийся анатом и естествоиспытатель Ж. Кювье, а также Иоганн Мюллер (1801—1858 гг.), создавший систему рыб, близкую к современным представлениям и являющуюся первой попыткой достаточно обстоятельно для того времени составить и научно обосновать систему ныне живущих рыб.

Крупнейшие ученые-ихтиологи этого времени А. Гюнтер, Г. Буланже, Т. Ригэн и др. продолжали уточнять и совершенствовать представления о системе рыб.

Учение Ч. Дарвина оказало огромное влияние на развитие биологической науки и в том числе ихтиологии второй половины XIX в. Сравнительная анатомия, эмбриология и палеонтология привлекли внимание ученых, а систематику

животных и в том числе рыб стали разрабатывать как эволюционное учение. В конце XIX и начале XX в. ихтиология получает большое развитие и приобретает характер самостоятельной науки.

Из многочисленных зарубежных ученых-систематиков следует отметить ихтиолога Д. Джордэна и ихтиолога-палеонтолога Э. Стеншио. Дальнейшее развитие исследования этих ученых получили в работе замечательного русского ихтиолога акад. Л. С. Берга «Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых».

Интенсивное рыболовство, уже обеспечивавшее к 1900 г. общий вылов в 4 млн. т, сделало особенно необходимым изучение биологии промысловых рыб. Осуществляются рыбохозяйственные экспедиции, строятся исследовательские суда, создаются 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. Поэтому XX в. принес с собой существенное развитие тех разделов ихтиологии, которые имеют практическое значение — тщательно изучаются возраст и темп роста, распределение и миграции, численность и популяционная структура, поведение рыб и т. д.

В России 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 гг.) 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 Камчатки», описав многих рыб и уделив 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 гг.). Акад. Иван 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 на Новой Земле, опубликовал данные о рыбах рек Оби и Северной Двины.

Другой участник экспедиции акад. Петр Паллас со студентом Николаем Соколовым исследовал бассейн Каспийского моря, оз. Байкал, сибирские реки Иртыш, Обь и Енисей, бассейны р. Амура, а также завершил обработку материалов, озаглавленных «*Zoographia Rosso-Asiatica*». В них собраны описания около 300 видов известных тогда морских и пресноводных рыб нашей страны.

Замечательным этапом в дальнейшем развитии ихтиологии явилась Первая научно-промысловая экспедиция (1851—1870 гг.) под руководством акад. К. М. Бэра и Н. Я. Данилевского. Ими собран и обобщен в девяти томах «Исследований о состоянии рыболовства в России» богатый материал об образе жизни промысловых рыб и рыбном хозяйстве важнейших промысловых районов. Были разработаны научно обоснованные 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 сыграли большую роль работы крупного ученого Н. М. Книповича. Он возглавил первую морскую Мурманскую научно-промысловую экспедицию (1898—1908 гг.) на научно-промысловом судне «Андрей Первозванный». Участником 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 гг.) экспедиции, возглавляемые проф. Н. М. Книповичем, явились своеобразной школой.

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 рыбод-

ству в нашей 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 акад. Л. С. Берг (1876—1950 гг.). Его 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 крупных ученых — В. К. Солдатова, исследователя лососевых и осетровых рыб; П. Ю. Шмидта, автора многих работ о рыбах дальневосточных морей; А. Н. 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. Монастырский, усовершенствовавшего методы определения возраста и темпа роста рыб, а также выявившего закономерности, связанные с оценкой состояния их запасов; Г. В. Никольского, автора книг по частной ихтиологии и экологии рыб.

Однако до установления в стране Советской власти ихтиологические исследования не имели необходимой базы и носили эпизодический характер. В 1917 г. в России действовала только одна небольшая Саратовская биологическая станция рыбохозяйственного профиля.

Но уже в первые годы создания Советского государства в 1921 г. издается Декрет, подписанный В. И. Лениным, о создании Плавучего морского института для изучения биологических ресурсов северных морей, научного обоснования развития морского и океанического рыболовства нашей страны. С этой исторической даты начинается становление и быстрое развитие советской рыбохозяйственной и ихтиологической науки.

В последующий период в стране были созданы большая сеть научно-исследовательских рыбохозяйственных институтов, учебные заведения, построены исследовательские и поисковые суда.

В настоящее время все рыбохозяйственные научно-исследовательские учреждения страны объединены в несколько систем институтов, занимающихся изучением биологических ресурсов морей и океанов и возглавляемых Всесоюзным научно-исследовательским институтом морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), имеют на каждом бассейне соответствующий научный центр, в сферу деятельности которого входит обширная акватория. Так, Тихоокеанский институт морского рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО) с Сахалинским, Камчатским, Магаданским и Амурским отделениями осуществляет исследования в бассейне Тихого океана; ПИНО и АтланТИНО — в Атлантическом океане, АзчерНИРО занимается изучением биологических ресурсов Черного моря и Индийского океана; АзНИИРХ, КаспНИИРХ, БалтНИИРХ организуют исследования рыбных ресурсов и разрабатывают научные основы их воспроизводства в соответствующих морях.

Система научных рыбохозяйственных институтов, отделений и лабораторий на многих внутренних водоемах, возглавляемая Государственным научно-исследовательским институтом озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ), внимание уделяет рыбным ресурсам озер, рек и водохранилищ.

Наконец, существует разветвленная сеть институтов, разрабатывающих научные основы рыбоводства, и прежде всего институты Российской Федерации (ВНИИПРХ), Украины (УкрНИИРХ), Белоруссии (БелНИИРХ) и др.

На всех бассейнах действуют хорошо организованные перспективные рыбохозяйственные разведки. Большая когорта ихтиологов и других специалистов, насчитывающая более 9 тыс. человек, трудится в этих институтах и разведках.

Сотрудники рыбохозяйственных институтов в содружестве с учеными Академии наук СССР и высших учебных заведений осуществляют исследования ихтиофауны внутренних водоемов и Мирового океана, а также разработку научных основ рационального рыбного хозяйства.

Раздел первый
ОБЩАЯ ИХТИОЛОГИЯ

Глава I
ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ РЫБ

Среди позвоночных животных рыбы — самая многочисленная и разнообразная группа, насчитывающая более 20 тыс. видов. Это обусловлено тем, что рыбы обитают в самых различных условиях. Они живут как в небольших стоячих водоемах, так и в быстротекущих реках и ручьях, морях и океанах тропических, умеренных и полярных зон. Рыбы встречаются в горных водоемах на высоте до 6 тыс. м, на огромных океанских глубинах, в подземных пещерах. Они обитают при широком температурном диапазоне от минус 2 до плюс 40° С, а также как в пресных, так и высокосоленых водах при солености 80‰.

Для каждого вида рыб характерны определенные условия среды, от особенностей которых в значительной степени зависят их строение и образ жизни. В процессе длительного исторического развития рыбы приспособились к многообразию водной среды, приобрели различные форму и окраску, развили или утратили многие специфические органы.

Среди рыб встречаются парящие в воздухе, ползающие и даже прыгающие по суше виды. Одни из них питаются микроскопическими водорослями — фитопланктоном, другие — высшей водной растительностью, а некоторые способны поедать крупных животных. Многие рыбы заботливо охраняют потомство, зачастую ценой своей жизни. Имеются среди них и живородящие. Некоторые рыбы способны вырабатывать электрический ток высокого напряжения, а у антарктических рыб-белокровок кровь не содержит эритроцитов, бесцветна и т. д.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ И ДВИЖЕНИЕ РЫБ

Форма тела и пластические признаки. Жизнь в различных условиях определила множество форм тела рыб. Наиболее распространенными являются следующие.

Торпедовидная (веретеновидная). Тело хорошо обтекаемое, рыло заостренное. К этому типу относятся хорошие пловцы, способные к продолжительным и быстрым передвижениям: тунцы, скумбрии, лососи. Большинство рыб имеют форму тела, близкую к этому типу (кефалевые, сельдевые, тресковые и др.).

Стреловидная. Тело длинное, спинной и анальный плавники смещены к хвосту. Рыбы, обладающие такой формой тела, продолжительных передвижений не совершают, а держатся в засаде и способны молниеносно бросаться на добычу или спастись от опасности (щука, сарган, сайра).

Лентовидная. Тело длинное, сплющено с боков. Обитатели больших глубин. Плавают медленно, изгибая все тело. Представители: сабля-рыба, сельдяной король.

Угревидная. Такую форму тела имеют миноги, миксины, угорь, вьюн. Тело у них удлинненное, овальное на поперечном срезе. Плавают медленно, изгибая все тело.

Плоская. У одних рыб (камбал, леща, луны-рыбы) тело сжато с боков, высокое, у других (скатов, морского черта) — в спинно-брюшном направлении. Это донные малоподвижные рыбы.

Шаровидная. Такую форму тела имеют еж-рыба, пинагор. Еж-рыба, обитающая на мелководье, в случае опасности набирает в особый мешок воду и раздувается так, что превращается в шар. Рыбы с такой формой тела плавают очень медленно (рис. 1).

Многие рыбы не могут быть отнесены к какой-либо из этих групп и занимают промежуточное положение, а некоторые имеют причудливую форму (конек-тряпичник).

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 определении рыб, изучении внутривидовых различий большое значение имеет установление морфологических признаков — пластических (качественных) и меристических (счетных). Пластические признаки указывают на экстерьер рыбы, соотношение отдельных частей тела и включают различные измерения. Длинной тела (l) считают расстояние от вершины рыла до конца чешуйного покрова, а при отсутствии чешуи до основания лучей хвостового плавника, у сельдевых иногда до средних лучей хвостового плавника (до развилки); абсолютной длиной тела (L) — расстояние от вершины рыла до конца хвостового плавника; рылом — расстояние от конца морды до переднего края глаза; хвостовым стеблем — расстояние от вертикали конца основания анального плавника до конца чешуйного покрова или до основания лучей хвостового плавника; антедорзальным расстоянием — пространство от вершины рыла до начала основания спинного плавника; антевентральным расстоянием — от вершины рыла до начала основания брюшных плавников; антеанальным расстоянием — от вершины рыла до начала основания анального плавника; постдорзальным расстоянием — от вертикали заднего конца основания спинного плавника до основания хвостового плавника, считая по середине тела (если плавников два или три, то эту линию откладывают от конца основания первого плавника); заглазничным отделом — от заднего края глаза до наиболее удаленной точки жаберной крышки (без жаберной перепонки, шипов); щекой — участок между глазом и зад-

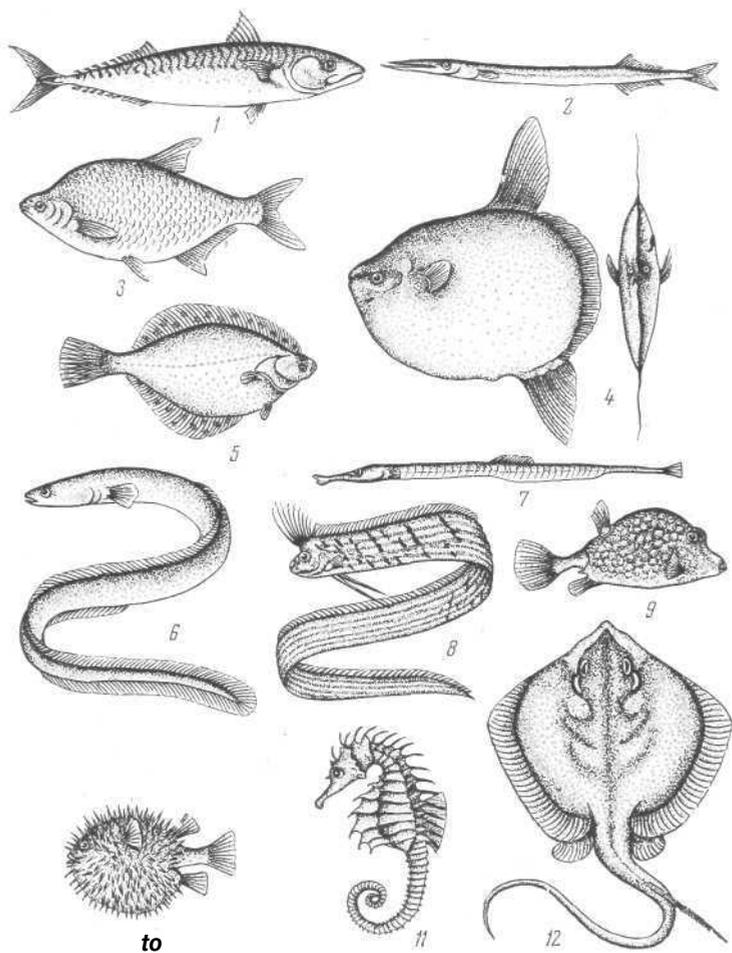


Рис. 1. Форма тела рыб:

1 — скумбрия; 2 — сарган; 3 — лещ; 4 — луна-рыба; 5 — камбала; 6 — уполь; 7 — морская игла; 8 — сельдянойкопаль; 9 — квзювок; 10 — рыба-еж; 11 — морской конек; 12 — скат.

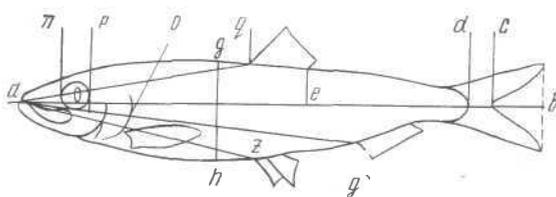


Рис. 2. Схема некоторых измерений рыб:

ab — длина всей рыбы; ac — длина до развилки (по Смитту); ad — длина до конца чешуйного покрова; ae — длина тела; ao — длина головы; gh — наибольшая высота тела; ag — антедорзальное расстояние; az — антевентральное расстояние; ay — антеанальное расстояние; ey — постдорзальное расстояние; po — заглазничный отдел.

ним краем предкрышки; подбородком — участок на брюшной стороне головы между нижней челюстью и местом прикрепления жаберных перепонки; горлом — перегородка, разделяющая снизу жаберную полость (рис. 2).

Голова. Форма головы у рыб довольно разнообразна и является приспособлением к условиям обитания. У меч-рыбы верхняя челюсть вытянута в длинный мечевидный придаток, представляющий собой сильное орудие нападения и 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.

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

У костных рыб на голове имеется одна пара жаберных щелей, а у большинства акул и всех скатов их 5. 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. 3). У рыб различают рот: верхний, когда нижняя челюсть сильно выступает вперед кверху (чехонь, толстолобик); полу-верхний, когда нижняя челюсть едва выступает вперед (уклея); конечный, когда челюсти имеют одинаковую длину (пелядь, скумбрия); полунижний, когда верхняя челюсть едва выступает вперед (вобла, лещ); нижний, когда верхняя челюсть или рострум сильно выступают вперед (хрящевые рыбы, осетровые, рыбец). Нижний рот может быть полулунным (белуга) или в виде поперечной щели (осетр, подуст). У некоторых рыб рот имеет вид косой щели, направленной вверх (синец, шемай). Рыбы, питающиеся у дна, обычно имеют нижний или полунижний рот, а планктофаги — верхний. Исключение составляют акулы, у которых положение рта

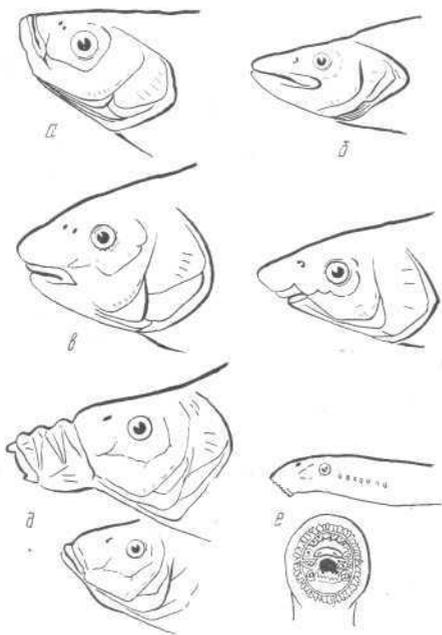


Рис. 3. Различные формы рта:

а — верхний; б — конечный; в — полунижний;
г — нижний; д — выдвигной; е — воронкообразный (круглый).

сильно выступает вперед кверху (чехонь, толстолобик); полу-верхний, когда нижняя челюсть едва выступает вперед (уклея); конечный, когда челюсти имеют одинаковую длину (пелядь, скумбрия); полунижний, когда верхняя челюсть едва выступает вперед (вобла, лещ); нижний, когда верхняя челюсть или рострум сильно выступают вперед (хрящевые рыбы, осетровые, рыбец). Нижний рот может быть полулунным (белуга) или в виде поперечной щели (осетр, подуст). У некоторых рыб рот имеет вид косой щели, направленной вверх (синец, шемай). 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 (осетровые, карповые).

По бокам головы обычно расположены глаза. В некоторых случаях глаза 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 стороне головы. 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. Голова рыб нередко бывает вооружена шипами и колючками.

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

Плавники. Плавники являются характерной особенностью строения рыб. Размеры, форма, количество, положение и функции их различны. Плавники позволяют сохранять равновесие тела, участвуют в движении и торможении.

Плавники подразделяются на парные, соответствующие конечностям высших позвоночных животных, и непарные. К парным относятся грудные P (*pinna pectoralis*) и брюшные V. (*p. ventralis*), к непарным — спинной D. (*p. dorsalis*), анальный A (*p. analis*) и хвостовой С (*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. 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 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 (двоякодышащие); 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. 4).

У костистых рыб выделяют следующие типы хвостовых плавников: вильчатый (сельди), выемчатый (лосось), усеченный (треска), округлый (налим, бычки), полулунный (тунцы, скумбрии), заостренный (бельдюга). У макруросов задняя часть тела сильно удлинена, а хвостового плавника практически нет. Быстро плавают рыбы с полулунным, вильчатым и выемчатым хвостами. Хвостовой плавник отсутствует редко (его нет у морского кота, конька).

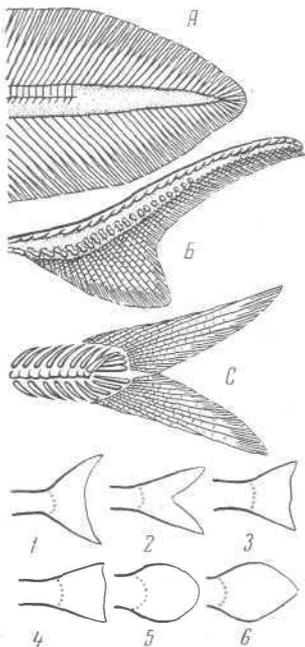


Рис. 4. Формы и типы хвостовых плавников:

А — протоцеркальный (минога);
 Б — гетероцеркальный (осетр);
 С — гомоцеркальный (сельдь);
 1 — полулунный (тунец); 2 — вильчатый (сельдь); 3 — выемчатый (лосось); 4 — усеченный (треска); 5 — округлый (налим); 6 — заостренный (бельдюга).

Спинных плавников может быть один (сельдеобразные, карпообразные), два (кефалеобразные, многие окунеобразные) или три (некоторые трескообразные). Расположение их различно. У засадчиков спинной плавник отнесен назад (щука), у сельдеобразных, карпообразных находится на середине тела, у рыб с массивной передней частью тела (окунь, треска) один из них располагается ближе к голове.

У парусника спинной плавник длинный и высокий, у камбал — очень длинный и одновременно с анальным являющийся основным органом движения. У скумбрии, тунцов, сайры позади спинного и анального плавников расположены маленькие добавочные плавнички.

У морского черта первый луч спинного плавника преобразован в своеобразную удочку, выполняющую роль приманки, а у глубоководного удильщика на этой удочке расположен светящийся орган. У рыбы-прилипалы первый спинной плавник превратился в присоску. Спинной плавника нет у электрического угря, а у малоподвижных придонных видов (сом) он слабо развит или **может отсутствовать** (скаты). У пинагора первый спинной плавник покрыт кожей.

Грудные плавники обычны у костных рыб, они отсутствуют у муруновых и некоторых других, а у круглоротых нет ни грудных, ни брюшных плавников. У скатов грудные плавники увеличены и являются основными органами движения. У летучих рыб они очень удлинены и позволяют им парить в воздухе. У морского петуха 3 луча грудного плавника обособлены и служат для ползания по грунту.

Брюшные плавники занимают у рыб различное положение. У низкоорганизованных рыб (сельдеобразные, карпообразные) они находятся на середине брюшка, занимая абдоминальное положение.

ние. У более высокоорганизованных рыб брюшные плавники смещены в переднюю часть тела, что связано с перемещением сюда центра тяжести, вызванного сокращением брюшной полости и концентрацией внутренностей в передней части. У большинства окунеобразных эти плавники расположены под грудными и им свойственно торакальное положение. Югулярное положение брюшных плавников (впереди грудных и на горле) наблюдается у тресковых. У ошибня брюшные плавники находятся на подбородке, у колюшки они превращены в колючки, а у бычков и пинагоров — в присоску (рис. 5). У самцов хрящевых рыб части брюшных плавников пре-

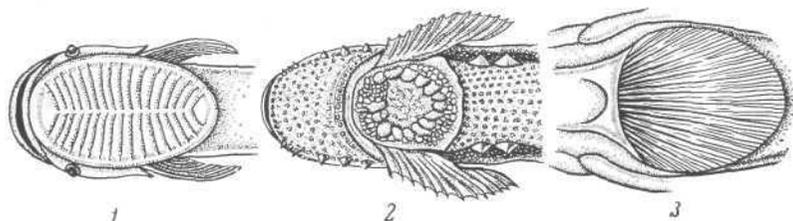


Рис. 5. Присоски рыб:
1 — рыба-прилипало; 2 — пинагор; 3 — бычок-кругляк.

образовались в совокупительные органы — птеригоподии. Совсем нет брюшных плавников у круглоротых, угрей, зубатковых, сросстнечелюстных.

У рыб различают ветвистые и неветвистые лучи плавников. Неветвистые лучи плавников могут быть членистыми, способными гнуться, и нечленистыми жесткими (колючими), которые в свою очередь бывают гладкими и зазубренными. Количество лучей в плавниках, особенно в спинном и анальном, является видовым признаком. Число колючих лучей обозначают римскими цифрами, ветвистых — арабскими. Например, формула спинных плавников для речного окуня такова: DXIII—XVII, I—III 12—16. Это значит, что у окуня два спинных плавника, из них первый состоит из 13—17 колючих, второй из 2—3 колючих и 12—16 ветвистых лучей.

Каждому плавнику обычно свойственно несколько функций. Хвостовой плавник создает движущую силу, обеспечивает высокую маневренность рыбы при поворотах, выполняет роль руля. Только за один взмах хвоста карась, например, поворачивается на 90°. Парные плавники поддерживают равновесие и являются рулями поворотов и глубины. Спинной и анальный плавники выполняют роль кия, препятствуя вращению тела вокруг оси и помогая поддерживать нормальное положение тела. При быстром движении парные плавники (как и спинной и анальный) прижимаются к телу, а у тунцов и пеламид спинные плавники укладываются в особые желоба. У рыб, тело которых при движении не изгибается, плавание осуществляется при помощи волнообразных движений некоторых плавников.

Ю. Г. Алеев (1963) выделяет у рыб четыре функциональные зоны плавников:

1-я зона — передних рулей и несущих плоскостей; к ней относятся грудные и брюшные плавники (если они находятся под грудными или впереди них);

2-я зона — килей; к ней относятся спинной плавник, расположенный впереди центра тяжести, а также брюшные плавники, если они находятся спереди от центра тяжести; если спинной плавник один (как у сельдевых и карповых), в эту зону входит передняя часть его, если их несколько — то первый;

3-я зона — стабилизаторов, роль которых выполняют спинной плавник, расположенный за центром тяжести, и передняя часть

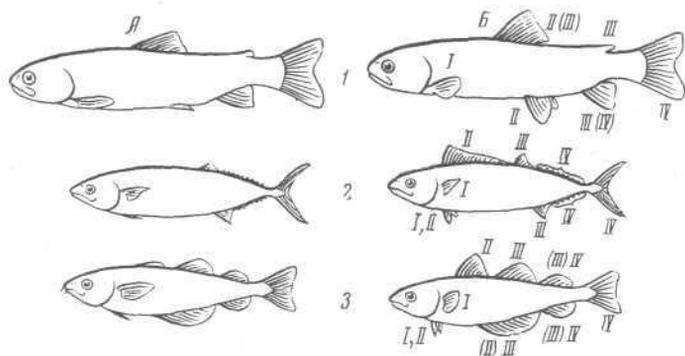


Рис. 6. Функциональные зоны плавников и их положение при прямолинейном движении (А) и при повороте (Б) (по Алееву):

1 — лосось; 2 — пелагида; 3 — треска; при прямолинейном движении плавники I и II зон у большинства рыб не функционируют и прижаты к телу (цифры в скобках указывают, что функция данной зоны для этого плавника не являются главной).

анального, а также жировой плавник (если он имеется); у тресковых, например, в эту зону входят второй спинной и первый анальный, у лососевых — жировой и анальный плавники;

4-я зона — задних рулей и локомоторного органа; она включает хвостовой плавник и у большинства рыб заднюю часть спинного и анального плавников; у трески эта зона включает третий спинной и второй анальный плавники; в эту зону входят дополнительные плавнички, имеющиеся у некоторых рыб за спинным и анальным плавниками (скуприевые) (рис. 6).

Способы движения. Многообразие форм тела и условий их обитания определяет и различные способы движения. У рыб известны три способа передвижения — плавание, ползание и полет. Типичным для рыб является плавание, которое осуществляется в основном за счет боковых изгибов тела и хвоста. Изгибание тела является результатом мышечных сокращений (см. «Мускулатура»).

Сильнее изгибают тело рыбы с большим числом позвонков. Очень короткое тело луны-рыбы (всего 17 позвонков) изгибаться не может. Те рыбы, у которых строение тела исключает возмож-

ность боковых изгибов (кузовок, спинорог, конек, игла-рыба, луна-рыба, электрические рыбы), плавают при помощи волнообразных (ундулирующих) движений плавников: электрический угорь — анального; луна-рыба и кузовок — хвостового; скаты — грудных (рис. 7).

Различают два типа плавания при помощи боковых изгибов тела: угревидный и скумбриевидный. У рыб с угревидной формой тела (миноги, угорь, вьюн) при движении волнообразно изгибается все тело. Этот тип передвижения является наиболее экономичным, хотя скорости плавания при этом невелики (рис. 8).

При скумбриевидном типе плавания рыб большое значение имеет хвост, при помощи которого рыба отталкивается от воды и продвигается вперед. 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.

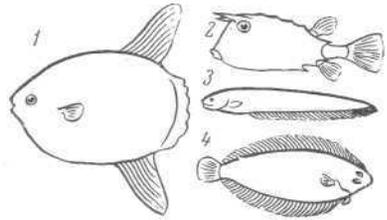


Рис. 7. Движение рыб при помощи волнообразных движений плавников (по Алееву):

1 — луна-рыба; 2 — кузовок; 3 — электрический угорь; 4 — камбала.

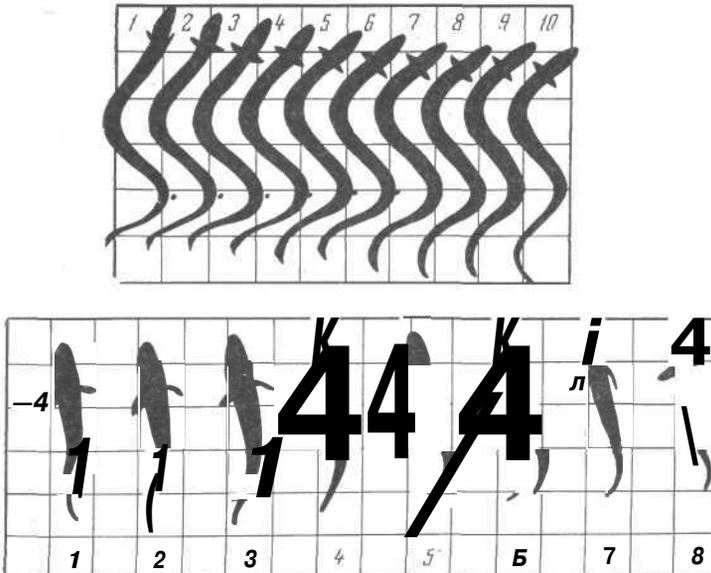


Рис. 8. Способы движения рыб (по Грью).

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 (колошка, 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 килями (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 (*alae*) на хвосте (черноспинка).

Одним из способов передвижения является ползание по грунту, которое осуществляется в основном при помощи грудных плавников и хвоста (окунь-ползун, морской черт, многопер, илестый прыгун, морской петух). Окунь-ползун, например, обитающий в стоячих водах тропических районов, выползает на сушу и передвигается с помощью грудных плавников, а также хвоста и колючек жаберной крышки. Он способен находиться во влажном воздухе вне воды в течение нескольких суток, питаясь наземными беспозвоночными.

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.

КОЖА И ЕЕ ПРОИЗВОДНЫЕ

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 (см. «Органы чувств»).

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.

У круглоротых и рыб эпидермис мягкий и тонкий, состоящий из нескольких (2—15) рядов эпителиальных клеток. Расположенные в верхних слоях клетки уплощены, несколько ороговевают и постоянно отторгаются, не препятствуя выделению слизи.

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 (рис. 9).

У рыб, как и у круглоротых, имеются те же типы железистых клеток. Под слоем плоских клеток расположены бокаловидные слизистые клетки, несколько глубже — округлые (серозные), а в самой нижней части эпидермиса, прилегая к базальному слою, находятся колбовидные клетки. В колбовидных клетках, не имеющих связи с поверхностью кожи, вырабатывается так называемое

вещество испуга, выделяющееся из кожи при ранении и вызывающее чувство страха у всех рыб стаи. У рыб, не имеющих колбовидных клеток, «вещество испуга» находится, видимо, в других клетках, не связанных с поверхностью. 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

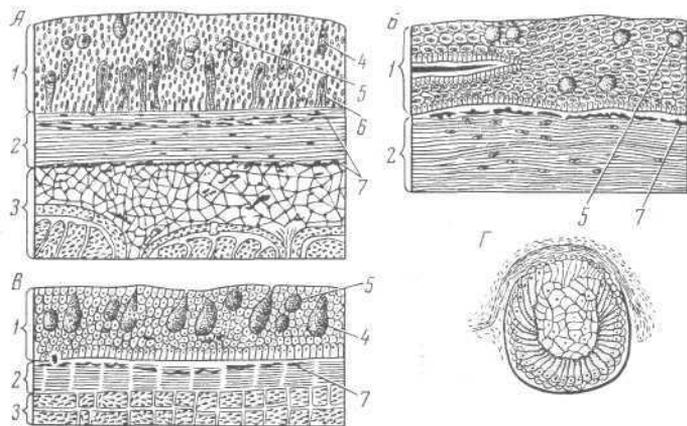


Рис. 9. Кожа некоторых рыб и светящийся орган:

А — 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.

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 уменьшению гидродинамического сопротивления.

Слизь уменьшает трение рыбы о воду, 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 с высокими скоростями, белков в слизи больше, чем у медленноплавающих.

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. Лопасты 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 даже 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, содержащие 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 их 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 изменяется окраска рыбы. Ослепленные рыбы теряют способность к изменению окраски. Брачная окраска рыб является результатом воздействия гормонов гипофиза и половых желез.

Помимо 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 предотвра-

щает возникновение складок кожи на боках. У рыб, плавающих с незначительными скоростями, чешуя обычно отсутствует.

У современных рыб различают три типа чешуи — плакоидную, ганоидную и костную, причем ганоидная и костная являющиеся производными наиболее древней плакоидной чешуи (рис. 10).

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

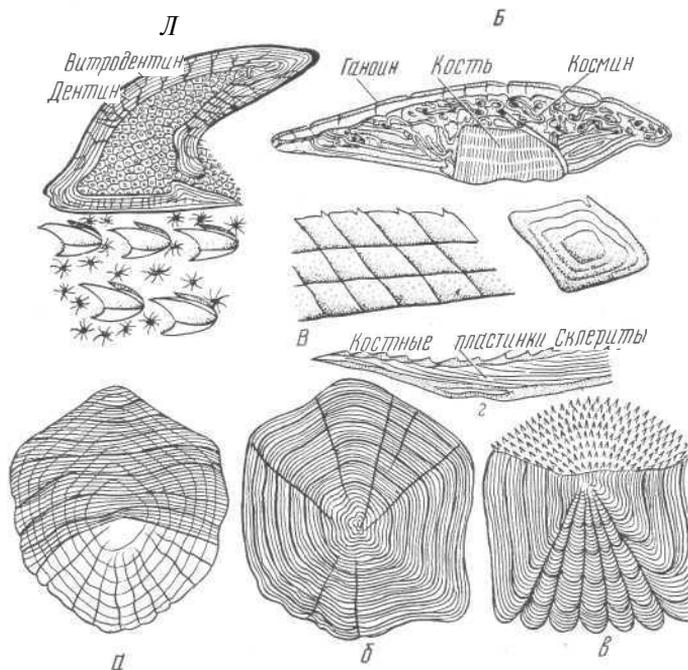


Рис. 10. Строение различных типов чешуи рыб:

А — плакоидная; Б — ганоидная; В — костная: а — сельдь; б — лещ; в — окунь; г — чешуя (в разрезе).

Чешуя состоит из органического вещества, пропитанного известью, — дентина, не содержащего клеточных элементов. Снаружи шип покрыт плотным эмалеподобным веществом — витродентином. Полость зуба 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 чешуи соединяются между со-

бой, 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 каналцы (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 — слои 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 и их подсчет позволяет определить возраст рыбы.

Ядовитые железы. У некоторых рыб в эпидермисе имеются ядоотделительные железы, расположенные в основном у основания шипов или колючих лучей плавников. Иногда ядоотделительные клетки образуются и функционируют только во время размножения, в других случаях — постоянно. У рыб различают три типа ядовитых желез. Наиболее примитивные из них представляют собой отдельные клетки эпидермиса, содержащие яд и разбросанные у основания колючек плавников и шипов жаберной крышки (звездочет).

У других видов рыб в эпидермисе около шипов и колючек образуется комплекс ядовитых клеток (скат-хвосток). И наконец, у многих видов ядовитые клетки образуют около шипов и колючек самостоятельную многоклеточную ядовитую железу с сильным ядом (морской дракончик, бородавчатка страшная, морской окунь) (рис. 11).

У ската-хвостокла при уколе яд по желобу шипа поступает в рану и вызывает острую боль, сильный отек, озноб, тошноту и рвоту, а в некоторых случаях наступает смерть.

Самый сильный яд вырабатывается в ядовитых железах бородавчатки страшной. Он разрушает эритроциты, поражает нервную систему и приводит к параличу. При попадании яда в кровь вскоре наступает смерть.

Рыб, имеющих специализированный ядовитый аппарат, называют ядоносными, а рыб с ядовитыми органами и тканями — ядовитыми. Наиболее ядовитыми считаются рыбы из отряда сростночелюстных, у которых в гонадах, печени, кишечнике, коже содержится нейротоксин (тетродотоксин), способный вызвать быструю смерть, так как он в 10 раз токсичнее яда кураре. Мясо же этих рыб

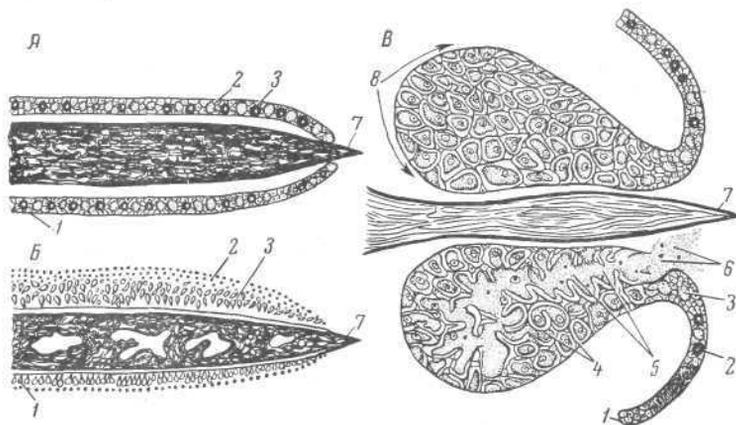


Рис. 11. Основные типы ядовитых желез у рыб:

А — одноклеточные железы эпидермиса плавниковой колочки; *Б* — комплекс одноклеточных желез эпидермиса хвостового шипа ската-хвостокола; *В* — компактная многоклеточная железа жаберной крышки морского дракончика; / — эпидермис; 2 — слизистые клетки; 3 — железистые клетки; 4 — опорные клетки; 5 — ложный выводной проток; 6 — выступающий наружу яд; 7 — шип; 8 — ядовитая железа.

съедобно и в некоторых странах (Япония) весьма ценится, что нередко приводит к смертельным отравлениям.

Из рыб, обитающих в водах СССР, ядовиты икра и молоки маринки и османа. Ядовита также слизь миноги.

Однако не следует относить к ядовитым тех рыб, которые в результате ранения или некачественного хранения оказываются зараженными токсичными микробами (в том числе ботулинусом) и употребление в пищу которых может привести к отравлению.

Светящиеся органы. Светящиеся органы (фотофоры) многих глубоководных рыб состоят из светящихся клеток (фотоцитов), содержащих особое вещество люциферин. Светящиеся клетки фотофоров являются производными железистого эпидермиса.

Строение фотофоров, их расположение и излучаемый свет различны. У светящихся анчоусов, например, скопление светящихся клеток, расположенных в мышечной впадине, подстилают черные пигментные клетки, прикрытые блестящим слоем, выполняющим роль рефлектора. Перед светящимися клетками находится проз-

рачная, измененная чешуйка, выполняющая роль линзы. Некоторые фотофоры имеют диафрагму, позволяющую изменять направление и силу света.

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 приводятся 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

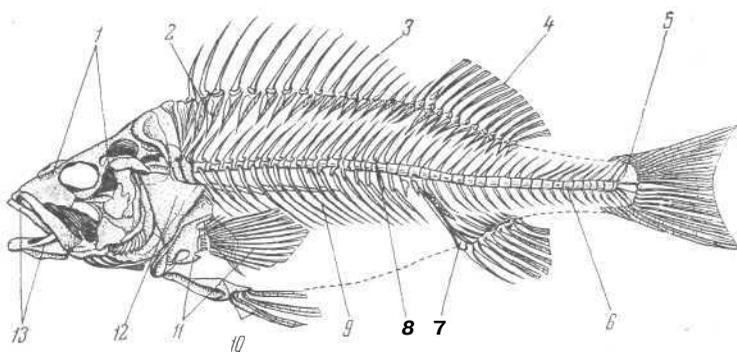


Рис. 12. Скелет костистой рыбы (окуня):

1 — кости черепа; 2 — основные элементы спинного плавника; 3 и 4 — лучи спинного плавника; 5 — уростиль; 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. <

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, плавников и скелет поясов парных плавников (рис. 12).

Осевой скелет. Осевой скелет может быть представлен хордой или позвоночником. Хорда, или спинная струна, образована упругой и эластичной пузырчатой тканью, окруженной оболочкой из коллагеновых волокон. Во взрослом состоянии она сохраняется у цельноголовых, двоякодышащих и хрящевых ганоидов (осетровых). У других рыб хорда развивается лишь на ранних этапах развития, а затем вытесняется развивающимися вокруг нее позвонками. У миног над хордой имеются маленькие хрящевые палочки — зачатки верхних невралных 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 позвонка, 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 навага и некоторых других рыб парапофизы образуют вздутия (см. рис. 135). 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.

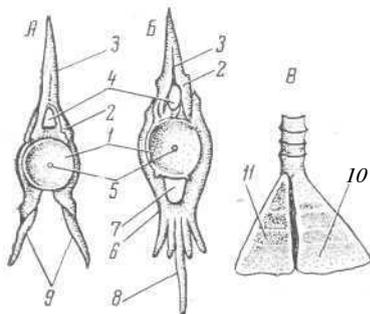


Рис. 13. Туловищный (А), хвостовой (Б) позвонки и задний отдел позвоночника бычка-кругляка (В):

1 — тело позвонка; 2 — невральная дуга; 3 — верхний остистый отросток; 4 — невральная дуга; 5 — отверстие в центре позвонка; 6 — гемальная дуга; 7 — гемальный канал; 8 — нижний остистый отросток; 9 — ребра; 10 — уростиль; 11 — гипуралии.

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 — уростильями (рис. 13).

У рыб, имеющих Веберов аппарат (карповые), входящая в его состав косточка трехногая (tripus), вставочная (incus), чашевидная (scaphium), запор (claustrum) и os suspensorium возникают за счет преобразования первых четырех позвонков (см. рис. 42).

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 мио-септах за счет волокон соединительнотканной прослойки и образуют опору полости тела. У акул 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. Скелет черепа делится на два отдела: черепную коробку (осевой, или нейральный, череп) и висцеральный. Черепная коробка развивается для защиты головного мозга и сложных органов чувств, а также для опоры челюстей и жаберного аппарата. Черепная коробка 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

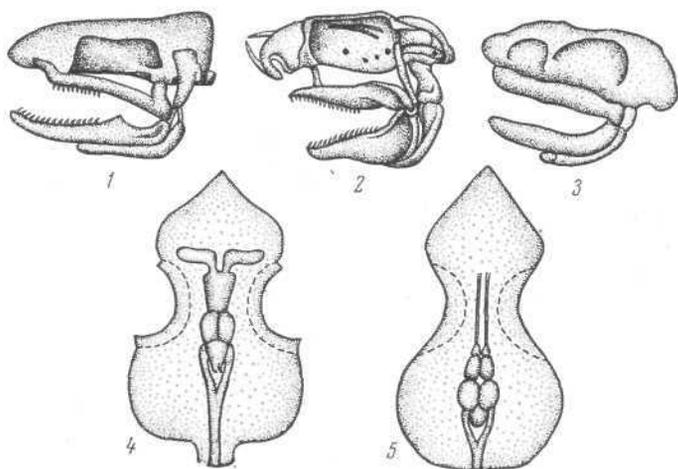


Рис. 14. Типы черепов:

1 — амфистилический; 2 — гиостилический; 3 — аутостилический; 4 — платибазальный; 5 — тропибазальный.

расположен головной мозг (миноги, акулы, двоякодышащие, хрящевые и костные ганоиды, низшие костистые);

тропибазальный, глазницы сближены, и мозг находится в задней части черепной коробки (цельноголовые и высшие костистые) (рис. 14).

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

Черепная коробка и висцеральный скелет развиваются независимо друг от друга.

У круглоротых черепная коробка небольшая и устроена примитивно. Снизу и с боков она ограничена хрящом, верхняя часть ее перепончатая, образованная только соединительной тканью. Затылочный отдел не развит. Висцеральный скелет пред-

ставлен только висцеральными дугами, причем передние из них в связи с отсутствием челюстей преобразовались в сложную систему губных хрящей, поддерживающих присасывательную воронку, а восемь задних жаберных дуг ограничивают жаберные мешки и с помощью четырех продольных перемычек образуют жаберную решетку (рис. 15).

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

Висцеральный скелет состоит из челюстной, подъязычной и жаберных дуг. Челюстная дуга включает верхнюю челюсть, пред-

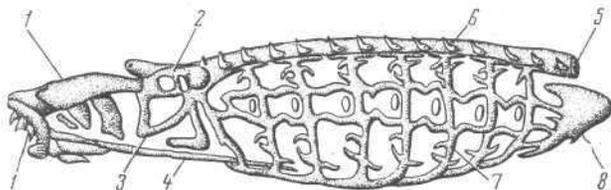


Рис. 15. Скелет головного отдела миноги:

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

ставленную небноквадратным хрящом (*palatoquadratum*), и нижнюю челюсть, состоящую из меккелева хряща. На челюстях в несколько рядов расположены зубы. Подъязычная, или гиоидная, дуга состоит из верхнего элемента — гиомандибуляре (*hyomandibulare*), выполняющего роль подвеска, и гиоидов. Нижние отделы гиоидов соединяются при помощи основного гиоидного хряща. Жаберных дуг пять, и каждая из них состоит из четырех элементов: глоточножаберного (*pharyngobranchiale*), верхнежаберного (*epibranchiale*), среднежаберного (*ceratobranchiale*) и нижнежаберного (*hyobranchiale*). Нижние отделы жаберных дуг соединяются при помощи основного жаберного хряща (*basibranchiale*). На гиоидной дуге и средних элементах жаберных дуг расположены хрящевые лучики, поддерживающие межжаберные перегородки (рис. 16).

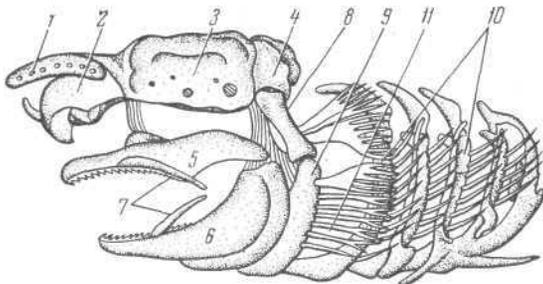


Рис. 16. Череп и висцеральный скелет акулы:

1 — носовой вырост (рострум); 2 — обонятельная капсула; 3 — глазничная капсула; 4 — слуховая капсула; 5 — небноквадратный хрящ; 6 — меккелев хрящ; 7 — губные хрящи; 8 — гиомандибуляре; 9 — гиоиды; 10 — жаберные дуги; 11 — лучи, поддерживающие межжаберную перегородку.

В зависимости от способа прикрепления челюстного аппарата к черепной коробке у рыб различают три типа черепов, эволюция которых шла в следующем направлении:

амфистилический, челюстной аппарат прикрепляется к боковым стенкам черепной коробки в передней части двумя отростками, а в задней — при помощи гиомандибуляре, или подвеска (древние акулы, костные ганоиды);

гиостилический, челюстной аппарат прикрепляется к черепной коробке только при помощи подвеска (современные акулы, хрящевые ганоиды и костистые);

аутостилический, верхняя челюсть сростается с боковыми стенками черепной коробки (цельноголовые, двоякодышащие).

В скелете **хрящевых ганоидов** (осетровых) сохраняется хорда, много хряща, но появляются и кости. У рыб кости могут быть хондральными, или первичными (образовались за счет окостенения хряща); покровными (кожными, или вторичными, появились за счет кожных образований) и смешанными. У осетровых есть только покровные кости, образованные за счет жучек. Для осетровых характерен сложный наружный скелет, представленный покровными костями черепа, одевающими его как панцирем сверху и с боков; пятью рядами костных жучек, являющихся рудиментами ганоидных чешуй, и разбросанными между ними мелкими костными пластинками; покровными костями плечевого пояса, а также ганоидными чешуями и фулькрами-вильчатыми косточками на хвосте.

Внутренний скелет представлен хордой с зачатками дуг позвонков, черепом и плавниками с их поясами. Костные элементы имеются и во внутреннем скелете.

Осевого череп имеет вид сплошной хрящевой коробки, в которой выделяют ростральный, обонятельный, глазничный, височный и затылочный отделы. В основании черепной коробки лежит покровная кость — парасфеноид (*parasphenoideum*).

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

Первичная верхняя челюсть представлена небноквадратным хрящом, небными и крыловидными костями и выполняет функцию неба. Появляются и элементы вторичной челюсти, служащие для захвата и удержания добычи, — межчелюстная (*praemaxillare*) и верхнечелюстная (*maxillare*) покровные кости. Нижняя челюсть состоит из меккелева хряща и покровных костей.

Подъязычный аппарат и жаберные дуги устроены у осетровых так же, как у акул.

Жаберный аппарат прикрыт костной жаберной крышкой.

Скелет **двоякодышащих рыб**, с одной стороны, примитивен, с другой — обладает высокой специализацией. В осевом черепе у них много хряща, но развиваются и костные элементы в основном покровного происхождения. В состав затылочного отдела черепа входят 3 первых позвонка. Небноквадратный хрящ сроста-

ется с боковыми частями хрящевой черепной коробки, поэтому гиомандибуляре утрачивает функцию подвеска. Такой тип черепа называется аутостилическим. Нижняя челюсть представлена меккелевым хрящом, спереди от которого развивается покровная кость с зубами — сплениальная (*spleniale*), сохраняющаяся также у костных ганоидов и многоперов.

Скелет костистых рыб костный. По своему происхождению кости у них могут быть хондральными, покровными и смешанными. Череп костистых, как и у других рыб, делится на черепную коробку и висцеральный скелет. В черепной коробке можно выделить

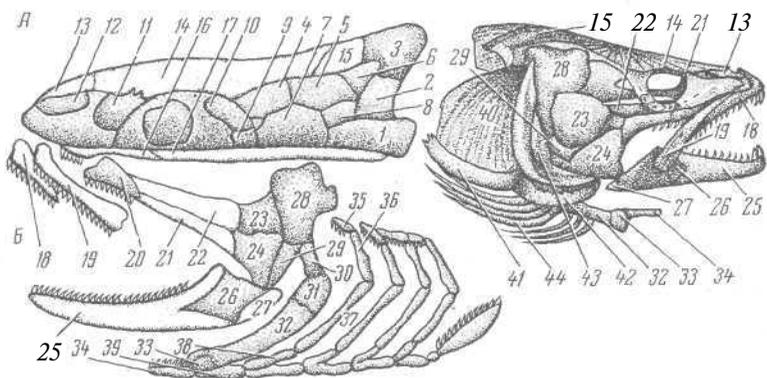


Рис. 17. Схема черепа костистой рыбы:

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

крышу черепа, дно, обонятельный, глазничный, ушной и затылочный отделы. Крыша и дно черепной коробки образованы покровными костями. Крыша черепной коробки включает парные носовые (*nasale*), лобные (*frontale*) и теменные (*parietale*) кости. Дно черепной коробки состоит из сошника *vomer* и парасфеноида (*parasphenoideum*) (рис. 17).

В обонятельный отдел обычно входят непарная средняя обонятельная кость (*mesethmoideum*), примыкающая снизу к сошнику, и парные боковые обонятельные кости (*ectoethmoideum*), хотя у некоторых рыб (щука) средняя обонятельная кость отсутствует. Эти кости хондральные, а у низших костистых рыб они заменяются покровными и имеют уже другое название: средняя обоня-

тельная кость называется верхнеобонятельной (*supraethmoideum*), а боковые обонятельные — предлобными (*praefrontale*).

Глазничный отдел образован большими глазницами, а его кости называются клиновидными. У судака глазничные впадины настолько сближены, что у него нет глазоклиновидной кости (*orbitosphenoidium*), имеющейся у других рыб (карповых). У большинства рыб имеются непарная основная клиновидная (*basisphenoideum*) и парные боковые клиновидные (*laterosphenoideum*) кости. Глазничная орбита окружена окологлазничными косточками, передняя, самая крупная из них, называется слезной.

Ушной отдел у рыб с каждой стороны представлен пятью костями: клиновидноушной (*sphenoticum*), крыловидноушной (*pteroiticum*), верхнеушной (*epioticum*), переднеушной (*prooticum*) и заднеушной (*opisthoticum*), причем последняя у некоторых рыб (щука) отсутствует. К верхнеушной и заднеушной костям при помощи задневисочной кости причленяется плечевой пояс.

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

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

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

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

Вторичная верхняя челюсть состоит из покровных костей — предчелюстной, или межчелюстной (*praemaxillare*), и верхнечелюстной (*maxillare*). На предчелюстной кости имеются зубы (у окуня, судака) или их нет (карповые).

Нижняя челюсть состоит из зубной (*dentale*), сочленовной (*articulare*) и угловой (*angulare*) костей. Сочленовная кость является окостенением меккелева хряща, а зубная и угловая кости — покровными. Вторичной нижней челюстью является крупная зубная кость (у многих рыб с зубами).

Подъязычная дуга состоит из подвеска, добавочной и палочковидной костей и гиоидов. Подвесок, или гиомандибуларе (*hyoman-dibulare*), служит для прикрепления челюстного аппарата к черепной коробке. Добавочная кость (*symplecticum*) соединяет гиоман-

дибуляре с квадратной, а палочковидная (*interhyale*) связывает гиомандибуляре с гиоидами. Гиоидная часть состоит из четырех подязычных (гиоидных) косточек: верхнеподязычной (*epihyale*), среднеподязычной (*ceratohyale*) и двух маленьких нижнеподязычных (*hypohyale*). Внизу гиоиды соединяются при помощи непарной язычной (*glossohyale*), или основной подязычной, кости (*basihyale*), которая выполняет роль языка. От верхне- и среднеподязычных костей отходят лучи, которые поддерживают жаберную перепонку — продолжение кожной складки, окаймляющей жаберную крышку.

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

Жаберных дуг у костистых рыб пять пар, но пятая дуга недоразвита. У судака, окуня на этой дуге находятся мелкие нижнеглоточные зубы для удерживания добычи, у карповых — крупные разнообразной формы глоточные зубы, участвующие в перетирании пищи. Каждая из остальных жаберных дуг состоит из тех же элементов, как у акулых и осетровых рыб: глоточножаберных (*pharyngobranchiale*), верхнежаберных (*epibranchiale*), среднежаберных (*ceratobranchiale*), нижнежаберных (*hypobranchiale*) костей. Жаберные дуги внизу соединяются непарной основной жаберной косточкой (*basibranchiale*), или копулой (*copula*). На самых верхних глоточножаберных косточках у судака и окуня находятся мелкие верхнеглоточные зубы. У карповых таких зубов нет. Над нижнеглоточными зубами у них располагается твердое роговое образование — жерновок. Для перетирания пищи.

Жаберные дуги прикрыты жаберной крышкой, состоящей из четырех костей: крышечной (*operculum*), подкрышечной (*suboperculum*), межкрышечной (*interoperculum*), и предкрышечной (*praepoperculum*).

Плавники и их пояса. Основу спинного и анального плавников составляют радиалии, или птеригофоры. К ним присоединяются плавниковые лучи, поддерживающие тонкую кожную складку. У хрящевых рыб радиалии хрящевые, а плавниковые лучи представляют собой кожные эластиновые нити — эластотрихии. У осетровых радиалии также хрящевые, а плавниковые лучи, как и у всех костных рыб, представлены кожными костными лучами — лепидотрихиями. У костных ганоидов и костистых рыб наблюдается соответствие числа радиалий числу плавниковых лучей. У всех остальных рыб количество плавниковых лучей больше, чем поддерживающих их элементов. Основания радиалий спинных и анальных плавников вклиниваются между остистыми отростками позвонков и связаны с ними только при помощи тонкой соединительнотканной перепонки.

Хвостовой плавник у хрящевых и осетровых рыб гетероцеркальный. У хрящевых он представлен эластотрихиями, которые поддер-

живаются позвоночником, заходящим в верхнюю лопасть, и его верхними и нижними дугами. У осетровых скелет хвостового плавника состоит из лепидотрихий. Кроме того, на верхней части плавника есть особые вильчатые косточки — фулькры, а с боков — ганноидные чешуйки. Хвостовой плавник поддерживается продолжающейся в верхнюю лопасть хордой и дугами позвонков. У костистых рыб хвостовой плавник также состоит из лепидотрихий, но поддерживаются они видоизмененными элементами последних позвонков — уростилем и гипурале.

Парные плавники состоят из поясов плавников и скелета свободного плавника. У круглоротых парные плавники отсутствуют.

У хрящевых рыб плечевой пояс представлен хрящевой дугой, охватывающей тело с брюшной стороны и с боков. В ней выделяют

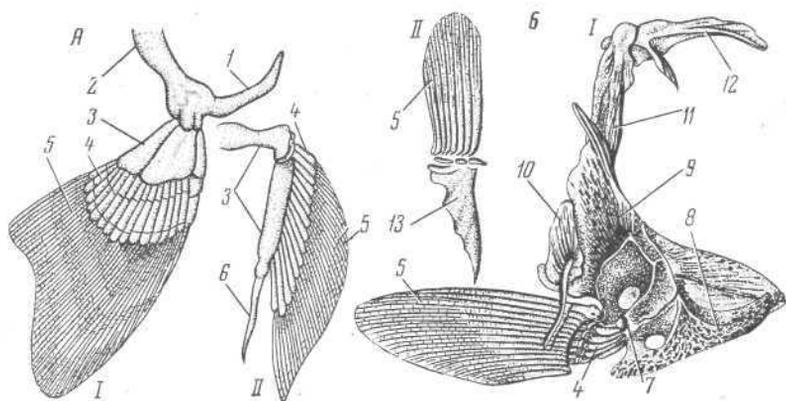


Рис. 18. Скелет парных плавников и их поясов:

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

лопаточную (дорзальную) и коракоидную (вентральную) части. Скелет свободной конечности состоит из трех базалий, радиалий, разделенных на 2—3 хрящика, и эластотрихий, поддерживающих кожную лопасть (рис. 18).

Пояс брюшных плавников, или тазовый пояс, у рыб с осевым скелетом не связан. У хрящевых он представлен небольшой хрящевой пластинкой, к которой причленяется скелет брюшного плавника, состоящий из длинного базального луча, радиалий и плавниковых лучей — эластотрихий. У самцов задние концы базалий и радиалий преобразованы в совокупительный аппарат — птеригоподии.

У осетровых пояс грудных плавников состоит из хряща и покровных костей. В хрящевом поясе выделяют коракоидный, мезокоракоидный, лопаточный и надлопаточный хрящи. Из покровных костей имеются ключица (clavicula), клейтрум (cleithrum), задняя

клейтрум (postcleithrum), верхняя клейтрум (supracleithrum) и задневисочная кость (posttemporale).

У костистых рыб пояс грудных плавников костный и состоит из лопатки (scapula), коракоида (coracoideum), трех косточек клейтрума (как у осетровых) и задневисочной кости. Обе клейтрума на брюшной стороне тела соединяются между собой, а на спинной стороне при помощи верхней клейтрума и задневисочной кости прикрепляются к черепу, что обеспечивает почти неподвижное укрепление плечевого пояса.

У осетровых тазовый пояс представлен двумя хрящевыми пластинками — базиптеригиями, а у костистых — парой треугольных костей.

Парные плавники у рыб бывают: бисериальные (двойкодышащие), унисериальные (кистеперые) и простые (лучеперые). В плавнике бисериального типа от длинной центральной членистой оси (базалий) отходят с двух сторон боковые членики (радиалии), к которым причленяются кожные костные плавниковые лучи — лепидотрихии, поддерживающие кожную лопасть (рис. 19). У некоторых рыб радиалии могут редуцироваться. В плавнике унисериального типа радиалии расположены только с одной стороны от базалий. С поясом конечность сочленяется при помощи одного членика центральной оси. В простом плавнике базалии редуцируются.

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

Рис. 19. Тазовый пояс и брюшные плавники бисериального типа (неоцератод):

1 — тазовый пояс; 2 — базалии; 3 — радиалии.

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

МУСКУЛАТУРА

Мускулатура рыб разделяется на соматическую, или париемальную (мускулатуру тела), 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 является приспособлением для боковых изгибов тела при плавании.

Мышечные сегменты • — миомеры — отделены друг от друга соединительнотканными прослойками — миосептами. Последовательное сокращение миомеров левой и правой сторон вызывает волнообразные изгибы тела, 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 мышечных волокон — 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 (тунцов, скумбрий) наблюдается большой процент красных мышц. У медленноплавающих рыб в постоянном движении находятся плавники и жаберные крышки, которые состоят в основном из красных мышц.

У круглоротых туловищная мускулатура представлена двумя продольными мышечными тяжами. Миомеры имеют небольшие изгибы, расположены косо и таким образом, что предыдущий миомер накладывается на последующий, у которого остается свободным лишь задний край (рис. 20). Таким образом на поперечном срезе видны несколько миомеров. У круглоротых уже намечается дифференциация туловищной мускулатуры: в брюшной части появляются парные косые мышцы и прямая мышца живота.

У рыб туловищная мускулатура тоже представлена двумя боковыми мышцами, но миомеры разделены горизонтальной перепо-

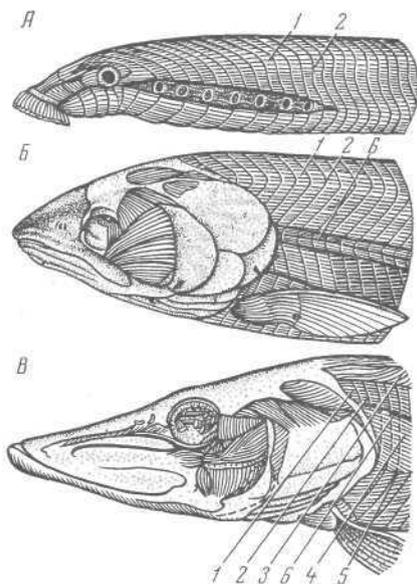


Рис. 20. Мускулатура круглоротых и рыб:

А — миноги; Б — лососы; В — щуки; 1 — миомеры; 2 — миосепты; 3 — длиннейшая мышца спины; 4 — наружная косая мышца живота; 5 — внутренняя косая мышца живота; 6 — горизонтальная перегородка.

родкой на дорзальную и вентральную части. Миомеры расположены косо, образуя с наружной стороны изгибы, вершины которых в дорзальной и вентральной частях направлены назад. Миомеры имеют вид конусов, вложенных один в другой, поэтому на поперечном срезе боковая мышца представляет собой ряд колец. Количество миомеров соответствует количеству позвонков, что способствует хорошей работе мускулатуры, причем каждый миомер начинается от середины одного позвонка и заканчивается на середине другого.

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

У большинства костистых рыб, в частности у щуки, развиваются длиннейшая мышца спины, внутренняя и наружная косые мышцы живота, а также прямая мышца живота.

Длиннейшая мышца спины расположена с каждой стороны вдоль всей спины. Миомеры в ней сначала направляются назад, а затем опять вперед.

Наружная косая мышца живота с волокнами, направленными косо от верхнего края вниз и назад, расположена в верхней части вентрального тяжа.

Внутренняя косая мышца живота с волокнами, направленными от верхнего края вниз и вперед, образует всю боковую стенку, т. е. весь вентральный тяж, однако дорзальный его участок, прилегающий к горизонтальной перегородке, скрыт под наружной косой мышцей.

Прямая мышца живота с волокнами, идущими в продольном направлении, расположена в передней части брюшной стороны.

Соматическая мускулатура головы у рыб представлена наджаберными, поджаберными и шестью парами глазных мышц. Мускулатура плавников состоит из пучков мышц, отходящих от туловищных миомеров. У большинства рыб мышцы бесцветны, однако у некоторых видов они окрашены. Так, у щуки мускулы сероватые, у осетра — желтоватые, у лососей — оранжевые. У осетровых и лососевых в мускулатуре откладывается большое количество жира, который и обуславливает их цвет.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Пищеварительная система у рыб состоит из пищеварительного тракта и пищеварительных желез.

Пищеварительный тракт. Пищеварительный тракт начинается ротовым отверстием и представлен ротовой полостью с челюстями, глоткой, пищеводом, желудком и кишечником. В зависимости от характера питания рыб эти отделы имеют различное строение.

У круглоротых, например, ротовой аппарат сосущего типа, он

начинается с присасывательной воронки, края которой окружены тонкими сосочками. На дне воронки находится ротовое отверстие. Челюстей у них нет, а на внутренней поверхности воронки расположены роговые зубы. В глубине воронки имеется мощный язык, усаженный зубчиками, скелетную основу которого составляет подъязычный хрящ. При помощи воронки круглоротые присасываются к жертве, а языком просверливают ее тело. Под вершиной языка открываются слюнные железы, что связано с особым характером питания. Слюнные железы выделяют в рану антикоагулянты и ферменты, растворяющие белки, а затем уже частично переваренная пища засасывается в ротовую полость.

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

У хищных рыб большой хватательный рот, вооруженный зубами. Многие бентосоядные рыбы имеют всасывательный рот в виде трубки, иногда выдвижной, как правило, без зубов (карповые, морская игла). Рот дробящий с мощными зубами в виде пластин и шипов имеют зубатки. У планктоноядов рот большой или средней величины, зубы мелкие или отсутствуют (сиги, сельди, анчоусы). У перифитоноядов рот в виде поперечной щели расположен на нижней стороне головы, а нижняя губа покрыта роговым чехликом (подуст, храмуля).

Рот может быть верхним, конечным, нижним.

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. У цельноголовых и двоякодышащих рыб зубы растут непрерывно. У многих мирных рыб, например у карповых, зубов в ротовой полости нет. У хищников острые, загнутые назад зубы служат для схватывания и удерживания добычи.

Зубы могут находиться не только на челюстях, но и на других костях ротовой полости и даже на языке. У многих скатов зубы плоские. У зубаток передние конические зубы предназначены для схватывания добычи, а боковые и задние уплощенные — для раздавливания раковин моллюсков, иглокожих, морских звезд. У сросточелюстных рыб передние зубы преобразовались в своеобразный клюв, которым они отщипывают кусочки растений и кораллов, а другие сдвинуты назад и служат для перетирания пищи. Большинство рыб, за исключением карповых и некоторых других, глотают пищу целиком. Пиранья своими чрезвычайно острыми зубами способна выдирать куски мяса из крупной жертвы.

Настоящего языка, способного выдвигаться из ротовой полости, у рыб нет. Роль его выполняет 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

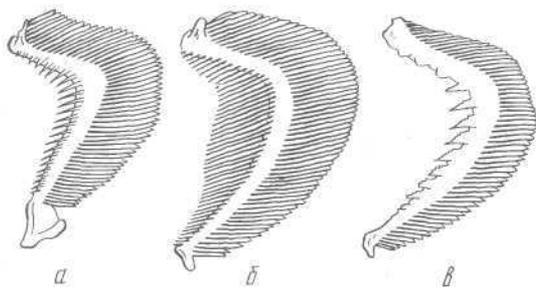


Рис. 21. Жаберные тычинки планктоноядных и хищных рыб:

а — невского сига; б — пеляди; в — судака.

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 отцеживания пищевых организмов (рис. 21). У толстолобика, питающегося фитопланктоном, жаберные тычинки образуют своеобразную сетку. Ко-

личество жаберных тычинок 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 некоторых рыб — микрофитофагов (толстолобик) — в дорзальной стенке глотки развивается особый наджаберный орган, образованный с каждой стороны верхними элементами четырех жаберных дуг в виде изолированных спиральных слепых каналов, в полость которых проникают окончания жаберных тычинок. Функция наджаберного органа состоит в концентрации мелкой пищи и прежде всего фитопланктона.

У хищных рыб имеются верхне- и нижнеглоточные зубы.

Верхнеглоточные зубы расположены на самых верхних элементах жаберных дуг, а нижнеглоточные зубы — 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 однорядные (лещ, плотва), двухрядные (густера, шемай), трехрядные (сазан, усач) (рис. 22). По форме они могут быть крючковидными (лещ), зазубренными (красноперка). Глоточные зубы ежегодно сменяются. При описа-

нии 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 срост-

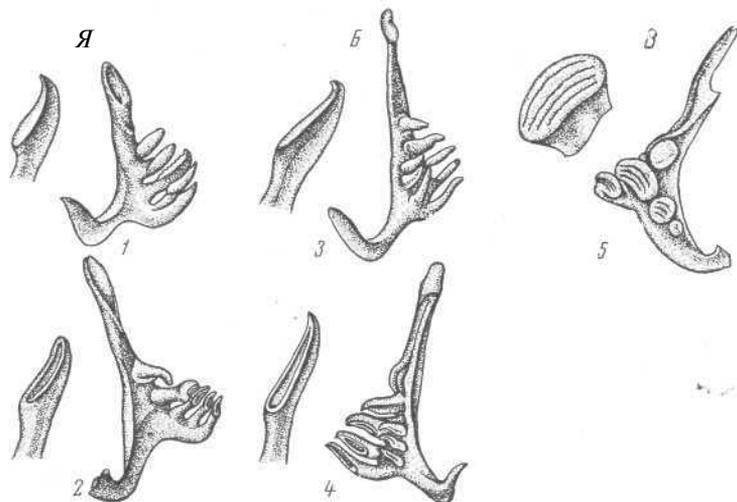


Рис. 22. Глоточные зубы карповых рыб:

А — однорядные; Б — двухрядные; В — трехрядные; 1 — плотва; 2 — лещ; 3 — язь; 4 — густера; 5 — сазан.

ночелюстных 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 не отличимой от пищевода, у окуня — слепого выроста, а у некоторых рыб желудок изогнут в виде буквы V. 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 (усач) 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, двоякоды-

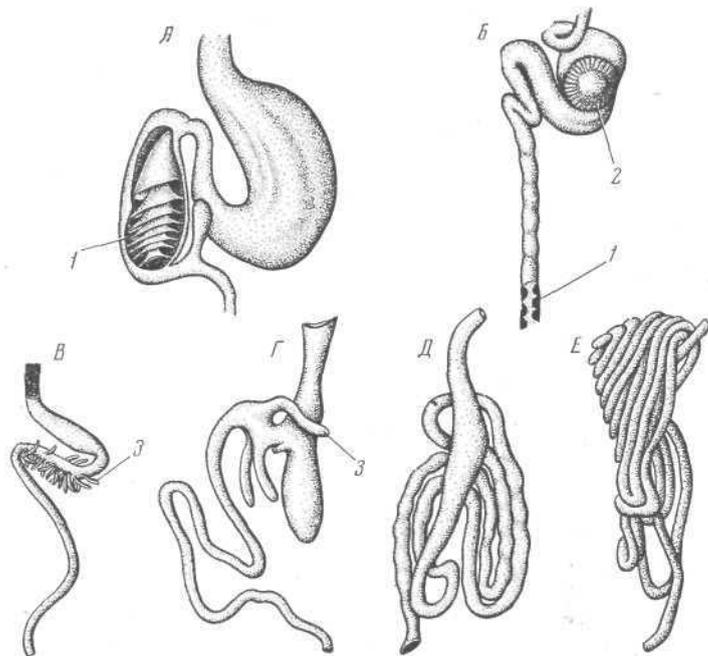


Рис. 23. Строение кишечника рыб:

А — скат; Б — осетр; В — лосось; Г — окунь; Д — карп; Е — толстолобик; 1 — спиральный клапан; 2 — пилорическая железа; 3 — пилорические придатки.

шащих, кистеперых имеется вырост стенки кишки — спиральный клапан (рис. 23). У миног он образует пологорота, 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 фер-

ментативную функцию. Количество пилорических придатков у некоторых рыб (лососевые, кефалевые) является систематическим признаком. Длина кишечника у рыб зависит от калорийности пищи, и у различных видов рыб отношение длины кишечника к длине тела рыбы варьирует от 0,5 до 22,0. Очень короткий кишечник у хищных рыб. У них отношение длины кишечника к длине тела рыбы 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 имеется 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 поджелудочной железы 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.

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 (тунцов, пелагиды, обыкновенной скумбрии). У быстроплавающих беспузырных рыб нейтральная или почти нейтральная плавучесть обеспечивается за счет накопления большого количества жира в печени (акулы) или в теле (скумбрия, пелагида).

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

Плавательный пузырь образуется в результате выпячивания дорзальной стенки пищевода. Основная функция его 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 2 (карповые) или 3 (ошибень) 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 обитания, физиологического состояния рыбы 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 плавательном пузыре 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 ганоиды, 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 1,0—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 соответственно увеличивается, что облегчает его 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 пузыря 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 их 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, когда давление уменьшается, объем газов в плавательном пузыре увеличивается, избыток их поглощается через овал в кровь, а затем через жабры удаляется в воду. При быстром поднятии рыбы 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, как, например, при подъеме рыбы, и на поверхности воды перед появлением косяка образуется слой пены. Большинство открытопузырных рыб (сельдевые, лососевые) не имеют и газовой железы. Секреция газов из крови в пузырь развита у них слабо и осуществляется с помощью эпителия внутреннего слоя пузыря.

Многие открытопузырные рыбы для того, чтобы после погру-

жения 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, и 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 вьюновых 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.

ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ

У рыб в процессе эволюции развились два типа дыхания: водное и воздушное. Водное дыхание осуществляется при помощи жабр и кожи, воздушное дыхание — при помощи кожи, плавательного пузыря, кишечника и наджаберных органов. Основными органами дыхания рыб являются жабры, а все остальные можно назвать дополнительными, или вспомогательными, органами дыхания, хотя некоторые из них иногда имеют первостепенное значение.

Основные органы дыхания. Главной функцией жабр является газообмен — поглощение кислорода и выделение углекислого газа, но жабры участвуют также в водно-солевом обмене, выделяя аммиак, мочевины, поглощая и выделяя воду и ионы солей, особенно ионы натрия.

У круглоротых органы дыхания представлены жаберными мешками энтодермального происхождения, образовавшимися в результате отщепления от глотки (рис. 24). У миноги насчитывается семь пар жаберных мешков с двумя отверстиями в каждом из них: наружным и внутренним, ведущим в дыхательную трубку и способным закрываться. Дыхательная трубка образовалась в результате деления глотки на две части: нижнюю дыхательную и и верхнюю пищеварительную. Заканчивается трубка слепо, а от ротовой полости отделена особым клапаном. У личинки миноги-пескоройки дыхательной трубки нет и внутренние жаберные отверстия открываются прямо в глотку. У большинства миксин наружные жаберные отверстия с каждой стороны объединяются в

общий канал, который открывается значительно дальше последнего жаберного мешка. Кроме того, носовое отверстие у миксин сообщается с глоткой. Вода у круглоротых может поступать через ротовое отверстие в глотку или дыхательную трубку (у взрослых миног и миксин), а затем в жаберные мешки, откуда выталкивается наружу. При питании, когда рот занят, вода засасывается и выводится через наружные жаберные отверстия. У зако-

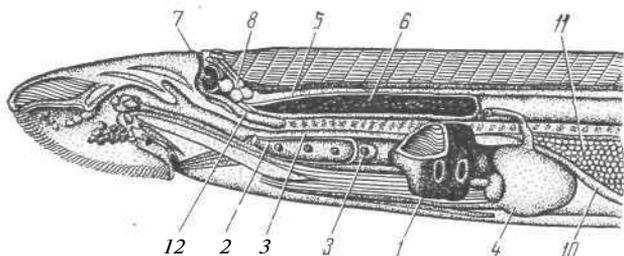


Рис. 24. Продольный разрез через головной отдел миноги:

1 — жаберный мешок; 2 — дыхательная трубка; 3 — внутренние отверстия жаберных мешков; 4 — сердце; 5 — спинной мозг; 6 — хорда; 7 — ноздря; 8 — головной мозг; 9 — пищевод; 10 — кишка; 11 — гонада; 12 — питуитарный вырост.

павшихся в ил миксин вода поступает в жаберные мешки через носовое отверстие.

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, вьюн и др.) развиваются наружные жабры.

Основными органами дыхания взрослых рыб являются жабры эктодермального происхождения.

У большинства хрящевых рыб имеется пять пар жаберных отверстий (у некоторых 6—7) и столько же жаберных дуг. Жаберной крышки нет, за исключением цельноголовых (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. 25).

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.

Жабрные 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 гиодной дуге есть еще одна полужабра. Следовательно, у хрящевых рыб имеются четыре с половиной жабры.

У хрящевых рыб к органам дыхания могут быть отнесены брызгальца, представляющие собой рудиментарную жаберную

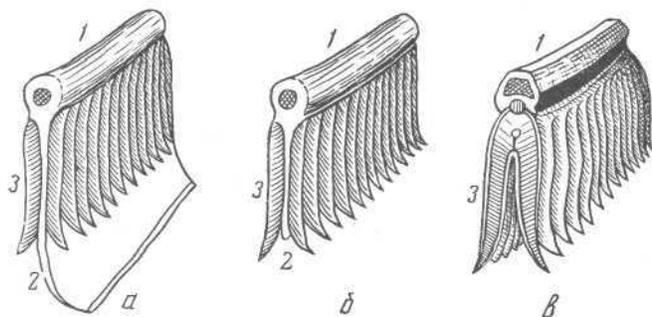


Рис. 25. Развитие жаберного аппарата (схематические отрезки): а — хрящевой рыбы; б — химеры; в — костистой рыбы; / — жаберная дужка; 2 — жаберная перегородка; 3 — жаберные лепестки;

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 стенке — 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 гиодной 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 имеется 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. 26). Основу жабры составляет костная жаберная дуга, на которой располагаются жаберные лепестки треугольной формы. Вершины лепестков последовательно отогнуты вправо и влево, что 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 формы.

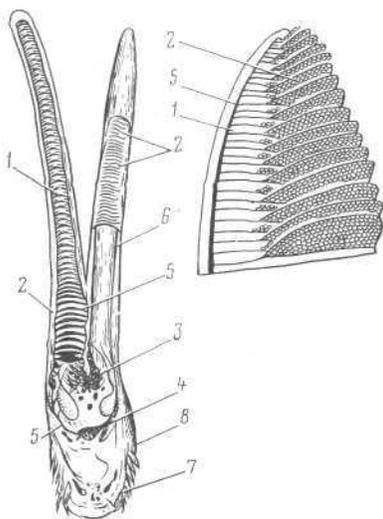


Рис. 26. Строение жабр костистых рыб:

1 — жаберные лепесточки; 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.

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 наружу кожистый край жаберной крышки выталкивается наружу. Обратное 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 приоткрытыми 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 (температуры воды, содержания в ней кислорода, физиологического состояния рыбы и т. д.). У карпа, например, при 12—16° С частота дыхания составляет 30—40 в минуту, а при 0,5—1,0° С всего 3—4 в минуту. У колюшки частота дыхания достигает 150 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 (карп, 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. 27). В верхней части глотки у многих из них развиваются парные полые камеры, или наджаберные полости, в

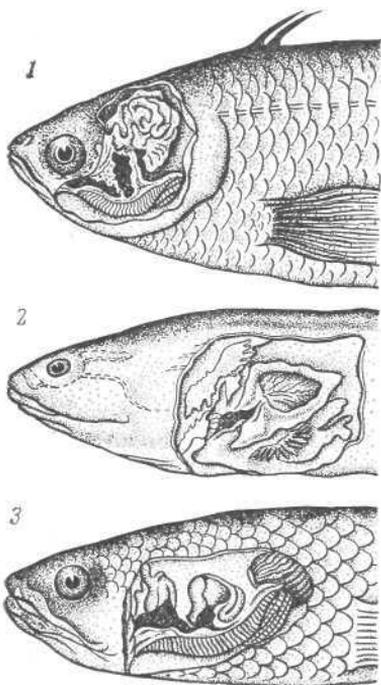


Рис. 27. Виды наджаберных органов (по Нога):

1 — окунь-ползун (*Anabas*); 2 — кучия (*Amphipnaus*); 3 — змееголов (*Ophiocephalus*).

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 (Claridae) 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.

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 (у вьюна) или выталкивается обратно и выходит через рот (тропические сомы). Вьюн даже при достаточном содержании кислорода в воде активно использует кишечное дыхание, для чего он периодически поднимается к поверхности и заглатывает воздух. У ряда тропических рыб для дыхания воздухом используется желудок или специальный слепой вырост желудка, 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 являются 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, а у некоторых появляется ячеистость. Другие рыбы, накапливающие в плавательном пузыре большое количество кислорода, могут его при необходимости использовать.

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 (скат) до 7,3% (ставрида) 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, так как у них помимо специализированных органов в кроветворении 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 (акула) до 4 млн./мм³ (пелагида) 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 в этом случае 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 заболевания 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 считает, что у рыб незернистые лейкоциты представлены лимфоцитами, моноцитами и полиморфноядерными лейкоцитами, а зернистые — эозинофилами, нейтрофилами и базофилами. Н. Т. Иванова установила, что кровь осетровых и костистых рыб различается прежде всего по составу зернистых лейкоцитов. У осетровых они представлены нейтрофилами и эозинофилами, а у костистых — нейтро-

филами, 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 рыбы очень сильно колеблется, поэтому не всегда в крови обнаруживаются все свойственные данному виду гранулоциты.

Тромбоциты у рыб многочисленны, причем более крупные, чем у млекопитающих, с ядром. Они имеют важное значение в свертывании крови, чему способствует и слизь кожи.

Таким образом, для крови рыб характерны признаки примитивности: наличие ядра в эритроцитах и тромбоцитах, сравнительно небольшое количество эритроцитов и малое содержание гемоглобина, обуславливающие низкий обмен веществ. 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 различных очагах — головной почке, селезенке, тимусе, жаберном аппарате, слизистой оболочке кишечника, стенках кровеносных сосудов, а также в перикарде у костистых и эндокарде у осетровых рыб.

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 много 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 слой, корковый и мозговой. Здесь образуются лимфоциты. Кроме того, тимус стимулирует образование их 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 объем его заметно уменьшается.

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

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 тоже 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 (рис. 28).

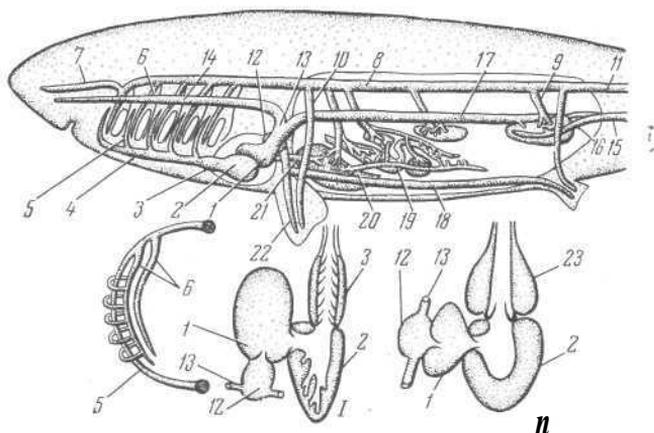


Рис. 28. Схема кровеносной системы акулы и строение сердца акул (I) и костистых (II):

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

У 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 (каrp) до 2,5% (летучая рыба) 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 молодки 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.

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 (рис. 29).

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 почки хвостовая вена разделяется на две воротные вены почек, которые на некотором 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.

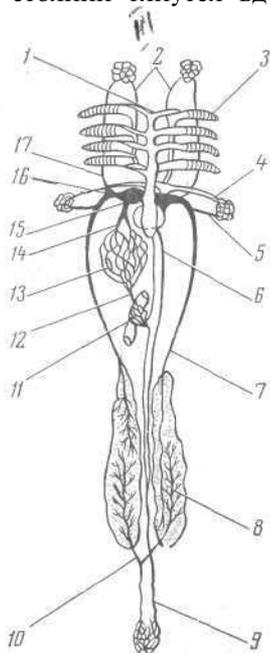


Рис. 29. Схема кровеносной системы костистой рыбы:

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

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 большого 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 яремной вены нет.

У хрящевых рыб приносящих жаберных артерий пять, выносящих — десять. Имеются подключичные артерии и вены, кото-

рые 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 она 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 (рис. 30).

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. Часть тканевой жидкости, содержащей продукты обмена, вновь поступает в кровеносные капилляры, а другая часть 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.

Наиболее крупными лимфатическими стволами у рыб являются парные подпозвоночные, которые тянутся по сторонам спинной аорты от хвоста до головы, и боковые, которые проходят под кожей вдоль боковой линии. Через эти и головные стволы лимфа изливается в задние кардинальные вены у кюльеровых протоков. Кроме того, у рыб есть несколько непарных лимфатических сосудов: дорзальный, вентральный, спинальный. Лимфатических сосудов у рыб нет, однако у некоторых видов рыб под последним позвонком

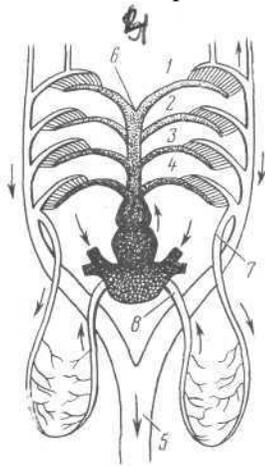


Рис. 30. Схема кровообращения двоякодышащей рыбы (по Наумову):

1—4 — жаберные артерии; 5 — спинная аорта; 6 — брюшная аорта; 7 — легочная артерия; 8 — легочная вена.

имеются пульсирующие парные лимфатические сердца в виде небольших овальных тел розового цвета, которые проталкивают лимфу к сердцу. Движению лимфы способствуют также работа туловищной мускулатуры и дыхательные движения. У хрящевых рыб лимфатических сердец и боковых лимфатических стволов нет. У круглоротых лимфатическая система обособлена от кровеносной.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА И ВОДНО-СОЛЕВОЙ ОБМЕН

Выделительная система служит для выведения продуктов обмена и обеспечения водно-солевого состава 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 происходит в последовательной смене трех типов почек: предпочки, туловищной и тазовой.

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 (амниот) 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.

Самой примитивной является 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, атерина, бельдюга), 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 каналы, отходящие от капсул,

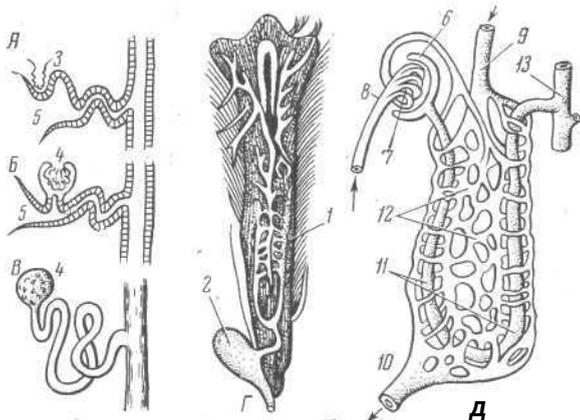
извиваются, а затем открываются в собирательные каналцы, которые объединяются в более крупные, впадающие затем в мочеточники (рис. 31).

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

В почках выделяют три отдела: передний, средний и задний, которые у разных рыб имеют разную форму. У всех рыб передний отдел — 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 пу-

Рис. 31. Почка форели и схема почечных канальцев рыб:

А — головная почка (передняя почка); Б, В, Д — туловищная почка; Г — почка форели; 1 — мочеточники; 2 — мочевого пузыря; 3 — наружный клубочек; 4 — мальпигиево тельце; 5 — воронка; 6 — капсула; 7 — сосудистый клубочек; 8 — ветвь спинной аорты; 9 — воротная вена почек; 10 — почечная вена; 11 — почечные канальцы; 12 — венозные синусоиды; 13 — собирательная трубка.



зырь. У щуки и окуня передние и задние части почек слиты, а средние лежат раздельно.

Основным компонентом мочи хрящевых рыб является мочеви́на, костистых — аммиак, причем аммиак токсичнее мочевины. Почки выполняют в основном роль фильтра́тора. 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 (воды, глюкозы, аминокислот), и образуется вторичная, или окончательная, моча.

Выводным протоком головной почки является пронефрический канал. При развитии туловищной почки пронефрический канал 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 мочеточника.

У самцов хрящевых рыб на ранних стадиях развития вольфов канал выполняет одновременно функции мочеточника и семяпровода. У взрослых хрящевых образуется самостоятельный мочеточник, открывающийся в мочеполовой синус, а он в свою очередь — в клоаку, в то время как вольфов канал становится семяпроводом (рис. 32).

Для мочеполовой системы костистых в отличие от других рыб характерно отсутствие у них клоаки и полное разделение выделительной и половой систем. Мочеточники (вольфовы каналы) у

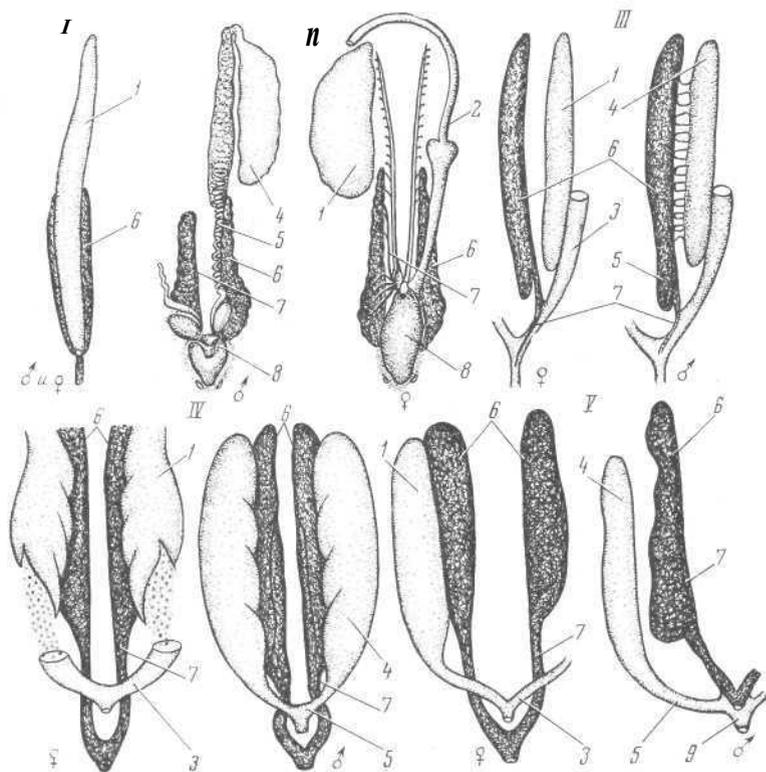


Рис. 32. Мочеполовая система круглоротых и некоторых рыб: / — миноги; Я — акулы; III — осетровых; IV — лососевых; V — костистых; / — яичник; 2 — яйцевод (мюллеров канал); 3 — вторичный яйцевод; 4 — семенник; 5 — семяпровод; 6 — почка; 7 — мочеточник; 8 — клоака; 9 — мочеполовой синус.

них по 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.

Строение почек и их функционирование у разных групп рыб связаны с особенностями осморегуляции. У морских хрящевых

рыб кровь и тканевые жидкости изотоничны по отношению к окружающей среде, у пресноводных костистых гипертоничны, 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. 33).

Морские костистые рыбы живут в гипертонической среде, и вода выходит из организма через кожу, жабры, с мочой и фекалиями. Поэтому во избежание иссушения морские костистые 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 (морская игла, морской черт).

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.

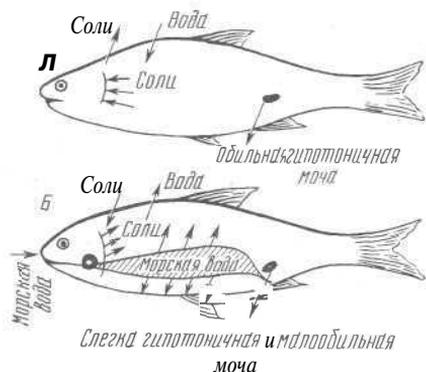


Рис. 33. Типы водно-солевого обмена костистых рыб (по Флорикену):

А — пресноводные; *Б* — морские костистые рыбы.

ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Воспроизводительная система рыб 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, яйцевиворождением, 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.

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 (см. рис. 32).

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.

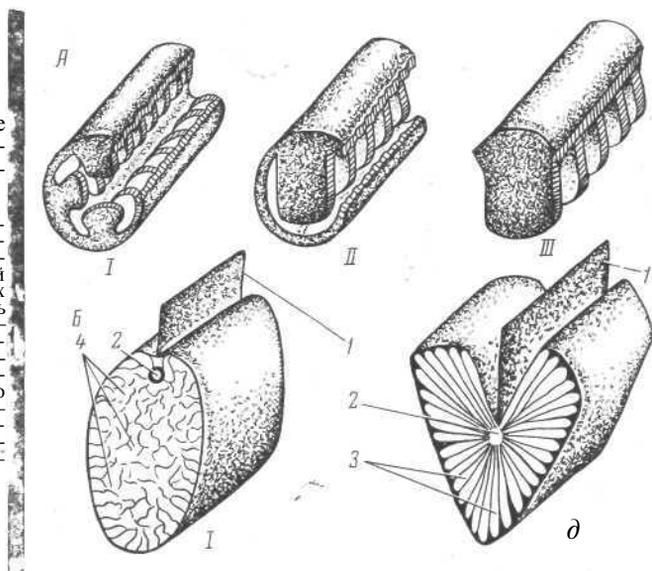
Костистым свойственно полное разделение половой и выделительной систем. Вольфовы каналы выполняют роль мочеточников, а мюллеровы каналы полностью редуцированы. Половыми прото-

ками служат особые короткие каналы, являющиеся задней удлиненной частью гонад. У лососевых, выюновых, щиповок и муреновых 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 яйценозные пластинки. 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) (рис. 34).

Рис. 34. Строение яичников и семенников рыб (по Кузнецову):

А — 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* — шиприноидного типа (ацинозного); *II* — перкоидного типа (радиального); *1* — мезорхий; *2* — семявыносящий проток; *3* — семенные каналцы; *4* — ампулы.



Семенники состоят из системы семенных каналцев, отходящих от его стенок и впадающих в общий выводной проток. В зависимости от формы семенника и расположения выводного протока различают семенники шиприноидного типа (карповые, осетровые, лососевые, сельдевые, сомовые, щуковые) и перкоидного (окуневые). Поперечный срез семенника шиприноидного 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 называется также и радиальным.

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 7‰ объема тела. Как и у других позвоночных, головной мозг рыб состоит из пяти отделов: переднего, промежуточного, среднего, мозжечка и продолговатого мозга (рис. 35). 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 центром обоняния, и размеры его в основном связаны со способностью рыбы к обонянию. Кроме того, передний мозг регулирует функции стайного поведения рыб.

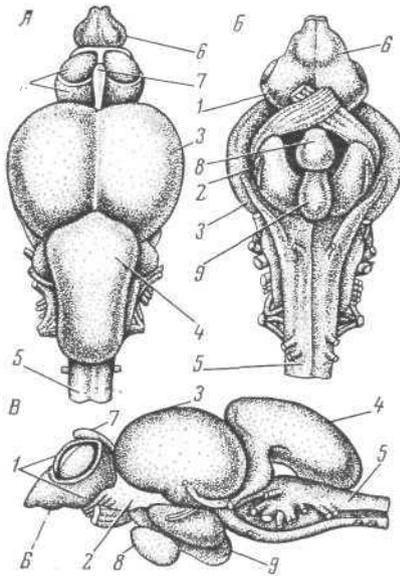


Рис. 35. Строение головного мозга лосося:

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.

При разрушении этого отдела у рыб нарушается общение между собой и 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 железка — 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 сильвиевым 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 не выделяется в самостоятельный отдел. У хрящевых рыб мозжечок представляет полый вырост крыши продолговатого мозга, который сверху налегает на зрительные доли среднего мозга и на продолговатый мозг. У скатов поверхность мозжечка разделена бороздами на 4 части.

Дно и стенки продолговатого мозга состоят из нервной ткани, а крыша его образована тонкой эпителиальной пленкой. Внутри его 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 развит средний мозг и недоразвит мозжечок. У акул высоко развит передний мозг, крыша которого в отличие от костных рыб состоит из нервного вещества, также хорошо развиты мозжечок и продолговатый мозг. Так как у костистых пелагических подвижных рыб (скумбрия, летучая рыба, лососи) хо-

рошо развито зрение, то наиболее развиты у них средний мозг и мозжечок. У прибрежных свободноплавающих рыб (морские собачки, морской окунь 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 (рис. 36).

У прибрежных донных рыб (звездочет, морской черт, рыба-уточка) сильно развит передний и продолговатый мозг, в то время как

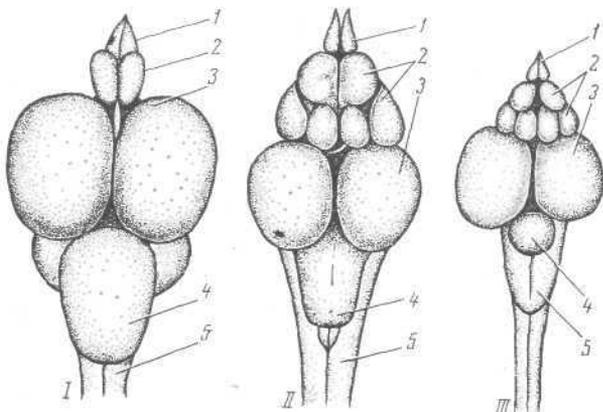


Рис. 36. Строение головного мозга в зависимости от образа жизни рыб:

/ — летучая рыба; // — морская собачка; III — бычок; / — обонятельные доли; 2 — передний мозг; 3 — средний мозг; 4 — мозжечок; 5 — продолговатый мозг.

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

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

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

IV. Блоковый нерв (п. 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 (п. trigeminus) распадается на три ветви. Иннервирует кожу верхней части головы, выстилку ротовой полости, челюстную мускулатуру.

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

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

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

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

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

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

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

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Общим свойством живых организмов является реакция на внешние раздражители. Связь организма с внешней средой осуществляется с помощью органов чувств, которые воспринимают раздражения и передают их в центральную нервную систему. Рыбы реагируют на растворенные в воде вещества, механическое воздействие, температуру, свет, звук, электрический ток, а также изменение положения тела.

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 ноздря непарная) — неполной складкой делятся на два: переднее входное и заднее выходное, хотя у некоторых (терпуги, бельдюга, колюшка 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. 37).

У миксин непарный орган обоняния сообщается с глоткой, у миног — нет. У миног 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 вляется гипофиз. Поэтому обонятельный канал называют также назогипофизарным. Движение воды в обонятельной капсуле осуществ-

ляется за счет питуитарного выроста, выполняющего роль пипетки, а сокращение и расширение этого выроста происходят за счет движения жаберных мешков (см. рис. 34).

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 макросматиков органы обоня-

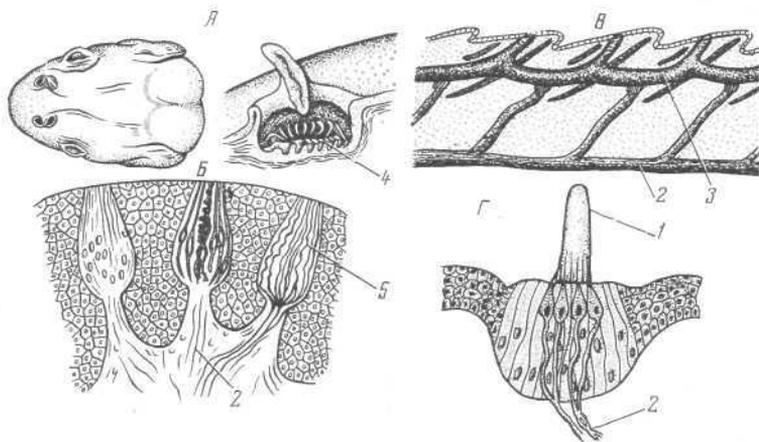


Рис. 37. Органы чувств рыб:

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.

ния 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, например, реагирует на запах фенилэтилового спирта в ничтожной концентрации $3 \cdot 10^{-20}$ (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 (см. с. 24). 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 миграций 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 солёности, активной реакции среды (рН), содержании углекислоты и др., 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 ею 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, солёное, кислое. Чувствительность их к некоторым растворам во много раз превышает способность человека воспринимать оттенки вкуса (к поваренной соли в 205 раз, хинина в 24 раза, фруктозе в 2,6 раза). Они воспринимают разницу в солёности 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 рыбы. Вследствие низкого уровня развития нервной системы болевая чувствительность у рыб невысока, но к изменениям температуры они весьма чувствительны. Даже небольшие отклонения в температуре от обычной могут изменить пути миграций рыб, сроки нереста. Быстрое понижение температуры воды 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 (Mormyridae), гимнарх (Gymnarchidae), гимнот (Gymnotidae) и др.; неэлектрическими — большинство других рыб. Представители двух первых групп обладают специализированными электрическими органами (рис. 38).

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

Восприятие рыбами биоэлектрических полей происходит по-разному. У электрических рыб, за исключением электрического сома

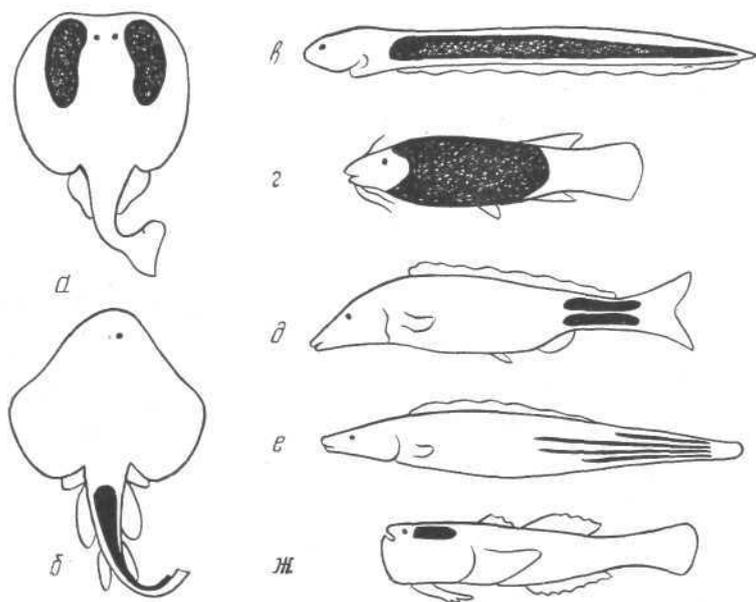


Рис. 38. Расположение электрических органов у электрических рыб (по Гриффину и Новичку):

а — электрический скат; *б* — морская лисица; *в* — электрический угорь; *г* — электрический сом; *д* — слонорыл; *е* — гимнарх; *ж* — звездочет (выделенные участки на контурном изображении каждой рыбы представляют собой проекции электрических органов).

и звездочета, имеются специальные электрорецепторы, относящиеся к органам чувств системы боковой линии. У неэлектрических рыб (кроме хрящевых, некоторых осетровых, сомовых) электрорецепторы не обнаружены. Но тем не менее эти рыбы обладают способностью воспринимать электрический ток, действующий непосредственно на мышечную или нервную системы или на другие рецепторы.

Наиболее чувствительны к биоэлектрическим полям слабо- и неэлектрические рыбы, у которых слабые электрические сигналы служат для ориентации и общения.

У неэлектрических рыб, излучающих поля очень низкого напряжения, в стае электрические поля отдельных рыб суммируются, и образуется довольно мощное общее биоэлектрическое поле, которое стая во время перемещения использует для ориентации.

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

Электрические органы у ската очень крупные (до 25% массы рыбы) и напоминают пчелиные соты. Один орган состоит приблизительно из 600 шестигранных призм, расположенных вертикально. В каждой призме насчитывается до 40 электрических пластинок, имеющих вид дисков, заполненных студенистым веществом. Каждая призма представляет собой своеобразную электрическую батарею (рис. 39).

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

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

Центрами деятельности электрических органов у одних рыб являются крупные электрические доли продолговатого мозга (скаты), у других — спинной мозг.

У большинства рыб основными элементами электрических органов являются измененные и сильно уплощенные мышечные волокна, у некоторых угрей — нервные клетки, у электрического сома — железистые клетки. Эти видоизмененные клетки называются электрическими пластинками. Одна сторона электрической пластинки, к которой подходят нервные окончания, называется мембраной, нервной, или лицевой, стороной пластинки. Она управляет распределением ионов натрия, калия и хлора. К другой стороне пластинки подходят кровеносные сосуды. В момент возбуждения лицевая, или нервная, сторона пластинки становится электроотрицательной, а противоположная — электроположительной. Электрические клетки в столбиках или призмах соединены последовательно, что значительно увеличивает общее напряжение разряда, а ряды столбиков

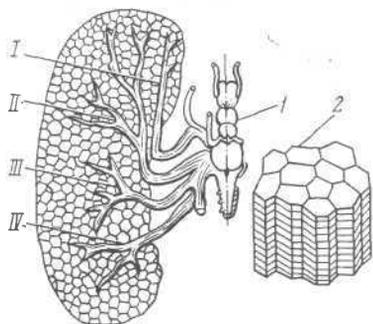


Рис. 39. Схема строения электрического органа ската:

I, II, III, IV — электрические нервы;
1 — электрические доли головного мозга; 2 — электрические столбики.

в электрических органах соединены параллельно, что увеличивает общую силу тока разряда.

Электрические сом и угорь обитают в пресной воде, обладающей слабой электропроводностью. Чтобы эффективно парализовать свою жертву и защищаться от врагов, они генерируют ток высокого напряжения: угорь до 600 В при силе тока 1,2 А, сом до 350 В при силе тока десятые доли ампера.

Электрический скат, обитающий в морской воде, хорошо проводящей электричество, достигает этой цели с помощью разрядов меньшего напряжения, но высокой силы тока (40—60 В при силе тока 50—60 А).

Длительность электрических разрядов у рыб неодинакова. Например, длительность одного разряда электрического ската длится 0,3 с, причем он способен производить один за другим до 100 разрядов.

Звездочеты и обыкновенные скаты (*Rajidae*) занимают промежуточное положение между сильно- и слабоэлектрическими рыбами. Их специализированные органы, называемые псевдоэлектрическими, небольшого размера и расположены в хвостовой части тела. Электрические органы скатов разделены на небольшие камеры (их около 2000). В каждой из них в студенистом веществе находится электрическая пластинка. Напряжение, создаваемое скатом морской лисицей, например, составляет около 4 В.

Слабоэлектрические рыбы имеют небольшие хвостовые электрические органы, а напряжение, создаваемое ими, измеряется десятками долями вольта.

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 их устроены своеобразно и у разных видов рыб связаны с условиями их обитания.

Хрусталик у рыб шаровидный, а роговица плоская. Зрачок у многих пресноводных рыб неподвижен, в то время как у некоторых видов (угорь, камбалы, звездочет, 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.

У большинства рыб глаза расположены по бокам головы, и зрение у них 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 у рыб очень невелико — всего 15—30°. Основной недостаток монокулярного зрения — неточная оценка расстояния.

Для рыб характерна подвижность глаз, которые в основном двигаются согласованно, но у некоторых видов (камбалы, зеленушка) — независимо 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 дальнорукими являются хрящевые, что обусловлено способностью их глаза сужать и расширять зрачок, что увеличивает остроту зрения.

У большинства рыб со снижением освещенности размер глаз уменьшается, но в то же время для обитателей больших глубин (морской окунь, светящиеся анчоусы) характерные крупные глаза, способные улавливать ничтожно слабый свет. У ряда глубоководных и пещерных рыб глаза отсутствуют.

Обычными органами зрения в воздушной среде рыбы почти не видят, но у некоторых рыб для этой цели в глазах имеются специальные приспособления. У тропической рыбки четырехглазки, например, каждый глаз разделен горизонтальной перегородкой на две части. В верхней части глаза хрусталик уплощен, а роговица выпуклая, что позволяет видеть в воздушной среде.

Рыбы способны видеть предметы в воздушной среде и не выставляя глаз из воды. В этом случае они видят предметы как бы через круглое окно, диаметр которого увеличивается при погружении и уменьшается при подъеме.

В схеме строения глаза рыб много общего с наземными позвоночными (рис. 40).

Несколько сплющенное спереди глазное яблоко состоит из трех оболочек: наружной (склеры), средней (сосудистой) и внутренней (сетчатки, или ретины). Склера, защищающая глаз от механических повреждений и придающая ему форму, в передней части глаза образует прозрачную роговицу. С помощью сосудистой оболочки осуществляется кровоснабжение глаза. В том месте, где в глаз входит зрительный нерв, располагается характерная для рыб сосудистая железа. В передней части глаза сосудистая

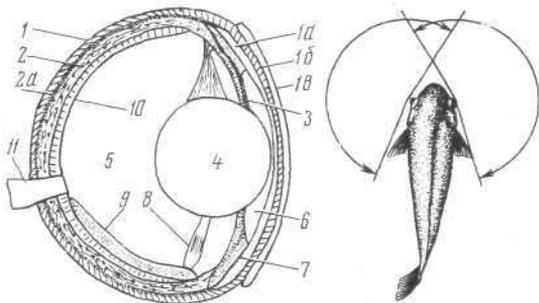


Рис. 40. Орган зрения рыб и поле зрения:

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

оболочка переходит в радужную, имеющую отверстие — зрачок, в который выдается хрусталик. Внутренняя оболочка, или сетчатка, имеет сложное строение. Она состоит из четырех основных слоев: пигментного, светочувствительного (палочки и колбочки) и двух слоев нервных клеток, от которых начинаются волокна зрительного нерва.

Палочки функционируют в сумерки и ночью и нечувствительны к цвету, а с помощью колбочек рыбы воспринимают цвета.

Хрусталик в верхней части поддерживается связкой, а в нижней части он при помощи особой мышцы, называемой колоколом Галлера, прикрепляется к серповидному отростку, который имеется у большинства костистых рыб. Серповидный отросток представляет собой особую складку на дне глазного яблока и служит, видимо, для кровоснабжения сетчатки. Как уже указывалось, хрусталик у рыб шаровидный и своей формы не изменяет. Аккомодация осуществляется при помощи колокола Галлера, который то подтягивает хрусталик к сетчатке, то удаляет его от нее. Вещество хрусталика имеет такую же плотность, как и вода, в результате чего свет, проходя через шаровидный хрусталик, не преломляется и на сетчатке получается четкое изображение.

В зависимости от наличия тех или иных светочувствительных клеток рыб разделяют на сумеречных и светлюбивых (дневных). У дневных рыб в пигментном слое сетчатки много меланина, палочки немногочисленны, колбочки большие. У сумеречных рыб в пигментном слое меланина мало и в сетчатке содержатся только палочки. У миноги, например, в сетчатке больше палочек, чем колбочек, а у большинства хрящевых имеются только палочки, а колбочки встречаются лишь у некоторых видов, у хрящекостных (осетровые) рыб колбочек очень мало.

Почти все рыбы (кроме сумеречных и большинства хрящевых) воспринимают цвета, и некоторые из них могут рефлекторно изменять окраску тела (см. с. 25).

Орган равновесия и слуха. У круглоротых и рыб орган равновесия и слуха представлен только внутренним ухом, или перепончатым лабиринтом, расположенным в слуховых капсулах задней части черепа. Ни наружного, ни среднего уха, ни барабанной перепонки у них нет. Перепончатый лабиринт состоит из двух мешочков: верхнего овального и нижнего круглого. У хрящевых лабиринт еще не полностью разделен на овальный и круглый мешочки. У многих рыб от круглого мешочка отходит вырост — лагена, представляющая собой зачаток улитки. От овального мешочка во взаимно перпендикулярных плоскостях отходят три полукружных канала (у миног их 2, у миксин 1). На одном конце полукружных каналов имеется расширение — ампула, которая сообщается с полостью лабиринта, заполненной эндолимфой. От лабиринта отходит эндолимфатический проток, который у костистых рыб заканчивается слепо, а у хрящевых сообщается с наружной средой (рис. 41).

Чувствительными элементами внутреннего уха являются волосковые клетки, представляющие собой окончания слухового нерва и

находящиеся в виде пятен в ампулах полукружных каналов, мешочках и лагене. Для обеспечения равновесия рыб большое значение имеют полукружные каналы и отолиты, или слуховые камешки (по три с каждой стороны: один, самый крупный отолит, в круглом мешочке, другой в овальном, третий в лагене).

Функцию органа равновесия выполняет верхняя часть перепончатого лабиринта — овальный мешочек с полукружными каналами, а восприятие звуков осуществляется в основном нижней частью лабиринта.

Отклонение положения тела от нормального вызывает движение эндолимфы в одном из полукруглых каналов, которая раздражает волосковые клетки в ампулах. Подобное действие оказывают и отолиты. На отолитах хорошо видны годовые кольца, по которым у некоторых видов рыб определяют возраст.

Несмотря на сравнительно примитивное строение органа слуха, рыбы слышат достаточно хорошо, воспринимая в воде звуки в диапазоне от 5 Гц до 15 кГц. Звуки более высоких частот (ультразвуки) рыбами не воспринимаются.

Восприятие звуков у рыб кроме внутреннего уха осуществляется с помощью органов чувств системы боковой линии.

Чувствительные клетки внутреннего уха и боковой линии имеют сходное строение и происхождение, иннервируются ветвями слухового нерва и относятся к единой акустиколатеральной системе, центр которой находится в продолговатом мозгу. Боковая линия (1.1.) расширяет диапазон воспринимаемых звуковых колебаний. В частности, низкочастотные колебания (частотой от 5 до 20 Гц), являющиеся результатом землетрясений, поверхностных волн, течений, взрывов, шумов промысловых судов, воспринимаются органами чувств системы боковой линии.

Чувствительность внутреннего уха повышается у рыб с плавательным пузырем, являющимся резонатором и рефлектором звуковых колебаний. Соединение плавательного пузыря с внутренним ухом осуществляется при помощи веберовских косточек (у карповых), слепых выростов плавательного пузыря (у сельдевых, тресковых) или особых воздушных полостей (рис. 42). Наиболее чувствительными к звукам являются рыбы, имеющие Веберов аппарат. При помощи плавательного пузыря, связанного с внутренним ухом, рыбы способны воспринимать звуки низких и высоких частот. Следовательно, низкочастотные колебания воспринимаются рыбами с помощью как органов чувств системы боковой линии, так и плавательного пузыря, связанного с внутренним ухом. Звуки высоких частот (1—15 кГц) воспринимаются рыбами, имеющими Веберов аппарат.

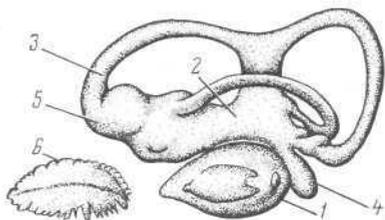


Рис. 41. Орган равновесия и слуха:

1 — круглый мешочек; 2 — овальный мешочек; 3 — полукружные каналы; 4 — зачаток улитки; 5 — ампулы полукружных каналов; 6 — отолит.

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. 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.

Невромасты позволяют рыбам ориентироваться в окружающей среде, улавливая токи воды, и воспринимать звуки низких частот (см. с. 77).

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

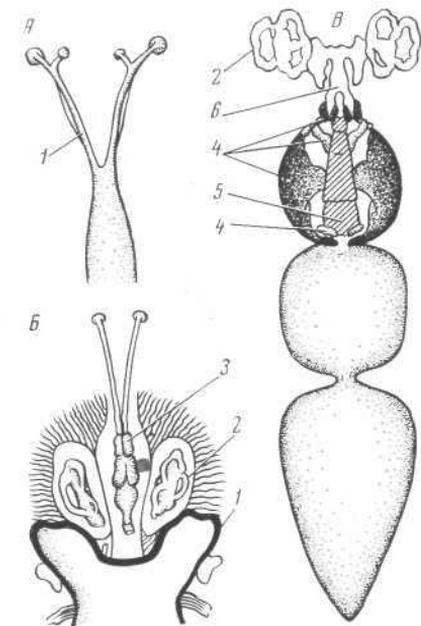


Рис. 42. Связь плавательного пузыря с внутренним ухом:

А — сельдь атлантическая; *Б* — треска; *В* — карповые; *1* — выросты плавательного пузыря; *2* — внутреннее ухо; *3* — головной мозг; *4* — косточки Веберова аппарата; *5* — передние позвонки; *6* — общий эндолимфатический проток.

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 гольяна).

Каналы боковой линии и головы заполнены слизью, и в полость их вдаются купулы чувствующих почек. С наружной средой каналы соединяются небольшими прободающими чешуи отверстиями.

Ампулярные органы, называемые еще ампулами Лоренцини, имеющиеся только у пластиножаберных, являются электрорецепторами. Они имеют вид трубочек, заполненных желеобразным веществом и заканчивающихся на поверхности тела небольшими отверстиями. Трубочки внутри тела имеют расширение (ампулу), в котором находятся чувствительные клетки с волосками на вершине. К каждой ампуле подходят нервные окончания.

К органам чувств системы боковой линии относятся и электрорецепторы, имеющиеся почти у всех электрических рыб, а также у некоторых неэлектрических костистых (см. с. 72). Они сходны по строению с чувствительными клетками системы боковой линии, однако на вершине у них нет волоска.

К органам чувств системы боковой линии подходят ветви слухового нерва, что свидетельствует о генетической связи этой системы с перепончатым лабиринтом.

Строение и расположение органов чувств системы боковой линии специфичны для каждого вида рыб и у некоторых видов являются систематическим признаком.

ЖЕЛЕЗЫ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

Железами внутренней секреции, или эндокринными, называются железы, не имеющие выводных протоков, а выделяемые ими гормоны разносятся вместе с кровью по всему организму. Такая система называется **гуморальной**.

Значение гормонов в жизни рыб очень велико. Они оказывают влияние на обмен веществ, процессы осморегуляции, развития и созревания половых клеток и др.

К железам внутренней секреции рыб относятся щитовидная железа, адреналовая железа, гипофиз, каудальная нейросекреторная система, **ультимобранхиальные железы**, эпифиз и др.

Щитовидная железа. Щитовидная железа разной формы и объема располагается вблизи брюшной аорты. У большинства костистых рыб она представлена здесь несколькими островками.

У рыб, как и у других позвоночных, щитовидная железа состоит из фолликулов. Гормон щитовидной железы йодтиреоглобулин регулирует развитие, в частности метаморфоз (миноги, угорь, камбалы), влияет на обмен веществ и поведение рыб. Наиболее активная деятельность щитовидной железы наблюдается в период нерестовых миграций у проходных рыб, что обуславливает их двигательную активность.

Адреналовая железа и тельца Станниуса. У высших позвоночных среди желез внутренней секреции имеются надпочечники, состоящие из коркового и мозгового вещества, которые развились из разных зачатков, вырабатывают различные гормоны и впоследствии образуют единый орган. Клетки коркового вещества называют **интерреналовыми**, мозгового — **хромафинными**.

У рыб интерреналовые и хромафинные клетки существуют всю жизнь в виде отдельных скоплений. Нередко комплекс интерреналовых и хромафинных клеток у них называют соответственно интерреналовой и хромафинной тканью, а все вместе — адреналовой железой.

Расположение интерреналовой и хромафинной ткани у разных видов рыб неодинаково. У хрящевых рыб скопление интерреналовой ткани превратилось в межпочечную железу, впереди которой встречаются дополнительные участки интерреналовой ткани. Хромафинная ткань в виде небольших образований располагается около симпатических ганглиев или в них.

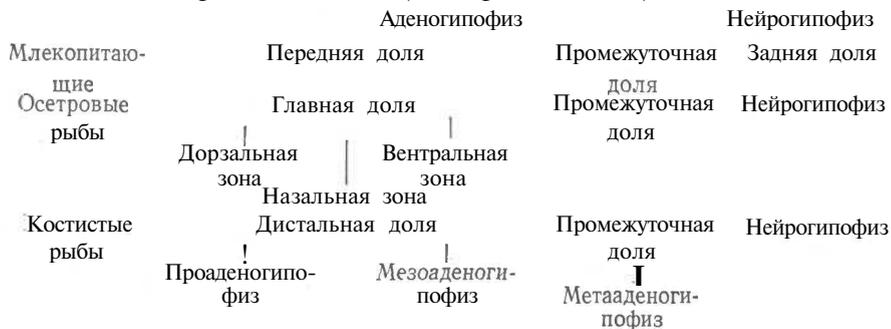
У костистых интерреналовая и хромафинная ткань находится в области головной почки.

Интерреналовая ткань выделяет половые гормоны, глюкокортико-костероиды (кортизон и гидрокортизон) и минералкортико-костероиды. Эти гормоны оказывают большое влияние на обмен белков и углеводов, водно-солевой обмен, стимулируют характерное для пола поведение. Хромафинная ткань выделяет гормоны адреналин и норадреналин, влияющие на возбудимость и силу сокращений сердца, кровяное давление, уровень сахара в крови.

Кроме описанных тканей у костистых рыб имеются еще тельца Станниуса, расположенные в туловищной почке. Единого мнения о роли телец Станниуса нет. Предполагают, что они играют роль в процессе осморегуляции.

Гипофиз. Гипофиз расположен у дна промежуточного мозга и состоит у рыб из двух основных частей: аденогипофиза и нейрогипофиза, которые развиваются из разных зачатков. Аденогипофиз филогенетически связан с органами пищеварения, состоит из эпителиальной железистой ткани и образован из эпителиального выпячивания задней стенки глотки. Нейрогипофиз является продолжением нижней части промежуточного мозга — гипоталамуса. Он состоит в основном из нейроглии, отростков нейросекреторных клеток, расположенных в ядрах гипоталамуса, а также тел Герринга, представляющих собой окончания проводящих секрет нервных волокон, которые выполняют функции накопителей гормонов.

Схема строения гипофиза рыб в сопоставлении с гипофизом млекопитающих приведена ниже (по Баранниковой).



Нейрогипофиз у рыб в отличие от млекопитающих представлен не компактной долей, а, как правило, корнями, которые в различной степени пронизывают доли аденогипофиза (рис. 43).

По строению гипофиза рыб разделяют на две группы: с примитивным (сельдевые, лососевые, угревые) и с хорошо развитым гипофизом (все остальные рыбы). Гипофиз примитивного строения имеет уплощенную форму, и доли аденогипофиза в нем следуют одна за другой. Корни нейрогипофиза в основном разветвлены в метааденогипофизе. У рыб с хорошо развитым гипофизом нейрогипофиз пронизывает все доли аденогипофиза.

Нейрогипофиз хорошо развит у всех костистых и имеет различную форму — шаровидную, древовидную и др.

В аденогипофизе костистых выделяют 6—8 типов клеток, которые помимо морфологических особенностей и расположения различаются и по своим функциям. Каждый тип клеток продуцирует определенный гормон. Следовательно, у рыб вырабатывается в аденогипофизе 6—8 гормонов.

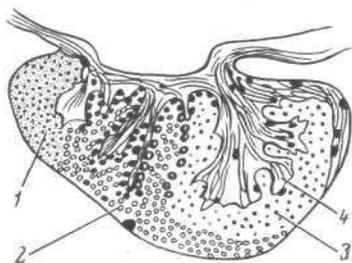


Рис. 43. Гипофиз окуня:

1 — проаденогипофиз; 2 — мезоаденогипофиз; 3 — метааденогипофиз; 4 — нейрогипофиз.

Гипофиз является одной из важнейших желез внутренней секреции. Гормоны аденогипофиза участвуют в процессе осморегуляции, оказывают влияние на рост, изменение окраски, работу слизистых клеток, регулируют деятельность других желез внутренней секреции. Гонадотропный гормон регулирует процесс развития и созревания половых клеток. Введение экстракта гипофиза рыбам стимулирует у них развитие половых продуктов. Метод гипофизарных инъекций, разработанный Н. Л. Гербильским, широко применяется в рыбоводстве.

В нейрогипофизе содержатся два гормона: вазотонин и ихтиотонин, образующиеся в ядрах гипоталамуса и участвующие в процессе осморегуляции.

Каудальная нейросекреторная система (урогипофиз). В отличие от наземных позвоночных у рыб имеется особая каудальная нейросекреторная система, видимо, связанная с особенностями их водного образа жизни. В хвостовом отделе спинного мозга рыб имеются очень крупные нейросекреторные клетки, толстые отростки которых образуют своеобразный тракт, оканчивающийся в выросте нижней части спинного мозга (нейрофизе), по своему строению сходному с нейрогипофизом. В нейрофизе происходит накопление и выведение гормона уротензина, который регулирует процесс осморегуляции и, возможно, принимает участие в регуляции кровяного давления и процесса размножения.

Ультимобранхиальные железы. Ультимобранхиальные железы, располагающиеся по бокам пищевода, регулируют обмен фосфора и калия.

Эпифиз. Эпифиз, или верхний мозговой придаток, представляет собой вырост крыши промежуточного мозга. Он вырабатывает гормоны, вызывающие сужение мелких артерий и побледнение кожи, усиливающие перистальтику кишечника, участвующие в регуляции минерального обмена.

Островковые клетки. У млекопитающих в паренхиме поджелудочной железы разбросаны островковые клетки, или островки Лангерганса, не имеющие выводных протоков и выполняющие роль железы внутренней секреции. У рыб, за исключением хрящевых, поджелудочная железа еще не оформлена в единый компактный орган, а островковые клетки обособлены от ткани самой поджелудочной железы и расположены диффузно. Они встречаются в области желчного пузыря, его протоков, селезенки, но наиболее многочисленны в печени. У хрящевых, имеющих оформленную поджелудочную железу, островковая ткань находится снаружи. Островки Лангерганса представляют собой скопление эпителиальных клеток, пронизанных густой сетью кровеносных капилляров. В этих клетках вырабатывается гормон инсулин, регулирующий уровень сахара в крови.

Половые железы. Яичники и семенники помимо половых клеток вырабатывают половые гормоны. У самцов они вырабатываются интерстициальными клетками семенника, у самок — клетками фолликулярного эпителия. Половые гормоны способствуют развитию вторичных половых признаков рыб и брачного наряда, проявлению заботы о потомстве.

Глава II

РЫБА И ВНЕШНЯЯ СРЕДА

Рыбы живут в различных условиях, и их сложные и многообразные взаимоотношения с окружающей средой объединяются в две группы факторов: абиотические и биотические.

Биотическими являются факторы органической природы и прежде всего внутривидовые и межвидовые взаимоотношения, а также взаимоотношения с другими группами животных и растениями.

К абиотическим относятся факторы внешней среды и прежде всего водной среды (соленость, температура, содержание газов и др.), а также другие факторы неорганической природы.

При изучении абиотических и биотических факторов следует исходить из единства организмов (вида, популяции) и среды и рассматривать все видовые свойства приспособительными. Поэтому изучение рыб надо вести таким образом, чтобы получить полное комплексное представление об условиях среды и поведении рыб.

ВЛИЯНИЕ НА РЫБ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Абиотические факторы, воздействующие на рыб многообразно и взаимосвязанно, играют большую роль в их жизни. Знание влия-

ния на рыб абиотических факторов необходимо для прогнозирования численности, распределения и поведения рыб, т. е. для обеспечения рационального промысла.

Важнейшими свойствами воды являются ее большая теплоемкость и способность к расширению при замерзании. Температура воды не подвергается резким изменениям и колебаниям, характерным для атмосферы, что имеет существенное значение для рыб — холоднокровных животных, не способных регулировать температуру своего тела. При понижении температуры пресной воды ниже 4°C она расширяется, делается более легкой, чем вода с более высокой температурой. Процесс вертикальной циркуляции прекращается, препятствуя полному промерзанию пресноводных водоемов.

Вода — плотная, тяжелая, почти несжимаемая жидкость, что затрудняет передвижение в ней, поэтому быстроплавающие рыбы имеют обтекаемую форму тела. Удельный вес воды изменяется в зависимости от солености, температуры и глубины нахождения водных масс в водоемах, что способствует их сезонному вертикальному перемешиванию.

Температура. Рыбы — холоднокровные животные, и температура их тела близка к температуре окружающей среды. У большинства видов она лишь на $0,5-1,0^{\circ}\text{C}$ выше температуры воды, но у тунцов в результате интенсивной мускульной деятельности во время быстрого движения эта разница температур достигает 10°C .

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

Рыбы живут в водоемах с различной температурой воды, причем каждому виду свойственны предельные и оптимальные температуры. Для карася, например, нижняя предельная температура составляет 0°C , верхняя — 30°C , оптимальная — 25°C . Для окуневых верхними летальными температурами являются $29-35^{\circ}\text{C}$. Оптимальными температурами для речного окуня являются $22-25^{\circ}\text{C}$, для обыкновенного судака — $22-27^{\circ}\text{C}$, для сазана — $22-29^{\circ}\text{C}$. При температуре ниже $8-10^{\circ}\text{C}$ сазан не питается.

Рыб по отношению к температуре делят на stenotherмных и эвритермных.

Эвритермные рыбы, населяющие в основном умеренные широты (щука, сазан, карась, окунь, тюлька), выдерживают значительные колебания температуры (в несколько десятков градусов). Тюлька, например, может жить в пределах от 0 до 24°C .

Stenotherмные рыбы более требовательны к изменению температурных параметров и обычно обитают при узкой амплитуде колебаний температуры ($5-7^{\circ}\text{C}$). Это в основном тропические, субтропические, арктические, антарктические и глубоководные рыбы.

Среди представителей ихтиофауны СССР немало теплолюбивых (сазан, линь, окунь, кефали и др.) и холодолюбивых (лососи, форели, сига, наваги и др.).

Некоторые теплолюбивые рыбы умеренных широт зимой впадают в оцепенение (лещ, сазан, судак). Более того, даллия, или

черная рыбка, обитающая в озерах Чукотки и Северной Америки, обладает удивительной способностью вмерзать в лед. Весной при таянии льда рыба оживает, если не замерзла у нее плазма крови.

Многие тропические рыбы обитают при температуре до 31° С, а некоторые виды выдерживают и более высокую температуру. Например, в горячих источниках горной Калифорнии, где температура воды более 40° С, обитает небольшая рыбка лукания.

У холодолюбивых форм основные жизненные процессы — питание и размножение — происходят в холодное время года. Многие рыбы Арктики (сайка, полярная камбала) и Антарктики (ледяная рыба, антарктические широколобики) могут переносить отрицательные температуры (до минус 2° С), когда морская вода находится на грани замерзания.

У рыб, способных переносить отрицательную температуру, в крови имеются особые вещества, понижающие точку замерзания плазмы. Так, у большого широколобика плазма крови замерзает при минус 2,07° С.

Большинство рыб чувствительны к незначительным колебаниям температуры (0,03—0,07° С) и нередко гибнут при смене и резких изменениях ее.

С повышением температуры (в пределах, свойственных данному виду) активизируются многие жизненные процессы: увеличиваются частота сердцебиений и двигательная активность, потребление кислорода и усвояемость корма, усиливается обмен веществ, рыба лучше растет. Температура влияет на время и продолжительность созревания половых продуктов у рыб, начало и конец нереста, длительность инкубационного периода икры и т. д.

При повышении температуры воды на каждые 10° С частота сердцебиений у рыб увеличивается в 1,8—2,5 раза (табл. 5).

Таблица 5

Частота сердцебиений рыб в минуту в зависимости от температуры (по Пучкову)

Вид рыбы	5°С	10°С	15°С	20°С	25°С	30°С
Угорь	9,7	14,7	24,8	34,2	48,7	144,5
Линь	6,8	9,2	15,0	33,0	—	—

С повышением температуры воды увеличивается и потребление кислорода рыбой, например золотой рыбой (Пучков):

Потребление O ₂ , см ³ /(кг/ч)	4,8	37,8	147,8
t, °С	2,0	10,0	30,0

Переваримость корма, а следовательно, и усвояемость его также увеличиваются с повышением температуры. Так, для карпа эта

зависимость выражается следующими показателями (по Карзинкину):

Температура воды, °С	10—10,4	21—21,5
Переваримость сухого вещества, %	72,1	81,7

При температуре 0° С обмен веществ примерно в 6 раз ниже, а при 30° С в 2 раза выше, чем при 20° С. Если учесть, что в средних широтах температура воды изменяется от зимы к лету на 15—20° С, то интенсивность энергетического обмена рыб здесь в течение года изменяется в 5—7 раз.

Нерест рыб обычно наступает при определенной температуре. Так, судак начинает размножаться при температуре 17—18° С, налим — при 0,2—4° С, беломорская треска — ниже 0° С. Температурные границы развития некоторых рыб показаны на рис. 44.



Рис. 44. Верхние и нижние температурные границы развития рыб (Державин).

Большое влияние оказывает температура воды и на выживание икры. При аномально низких температурах наблюдается большая гибель икры (например, у каспийского пузанка до 85%), а также выклев уродливых личинок (Краснова).

Для многих видов рыб установлена прямая зависимость между урожайностью поколения и средней температурой воды на нерестилищах (табл. 6).

Данные табл. 6 свидетельствуют о том, что чем выше положительная аномалия, тем выше урожайность трески поколения данного года.

Таблица 6

Средние годовые аномалии поверхностной температуры и урожайность поколений атлантической трески (Кисляков)

Год	Ст. Анденес, 69°19' с.ш. 16°07' в. д.	Ст. Скумвэр, 67°25' с.ш. 11°53' в. д.	Оценка урожайности поколения трески данного года
1948	0	0	Хорошее
1949	+0,2	+0,3	»
1950	+0,8	+0,9	Наиболее урожайное
1951	-0,1	+0,1	Среднее
1952	-0,4	-0,5	Бедное
1953	+0,2	+0,2	Среднее
1954	+0,2	+0,2	Среднее (хорошее)
1955	-0,7	-1,3	Бедное

Продолжительность инкубации икры также зависит от температуры воды.

Для многих видов рыб диапазон оптимальных температур составляет не более $10-15^{\circ}\text{C}$, поэтому сезонные изменения температурного режима, а также географические отличия оказывают большое влияние на распределение и поведение рыб. Температурные характеристики водных масс обычно используются в качестве границ при биогеографическом районировании.

В зависимости от степени прогретости Мирового океана в нем выделяют пять крупномасштабных температурных, или географических, областей: арктическую и антарктическую, тропическую, две области умеренных вод — бореальную (к северу от тропической) и нотальную (к югу от нее). Переходными между тропической областью и умеренными являются субтропические подобласти. Границами тропической области служит зимняя изотерма 15°C , средняя температура бореальной области $8-10^{\circ}\text{C}$, нотальной $7-8^{\circ}\text{C}$. В Арктике и Антарктике средняя температура близка к 0°C . Каждая из областей характеризуется специфическим для нее составом ихтиофауны. В арктической области, например, преобладают бельдюговые, костнощечки, лососевые, в бореальной — большинство тресковых, камбаловые, сельдевые, скумбриевые, в тропической — светящиеся анчоусы, летучие рыбы, корифеновые, парусниковые.

Для каждого вида рыб характерно обитание не только в той или иной температурной области, но и в ее отдельных регионах, которых он придерживается в известные периоды жизни. Определенная, довольно четко выраженная широтная зональность распространения наблюдается почти у всех пелагических рыб (рис.45).

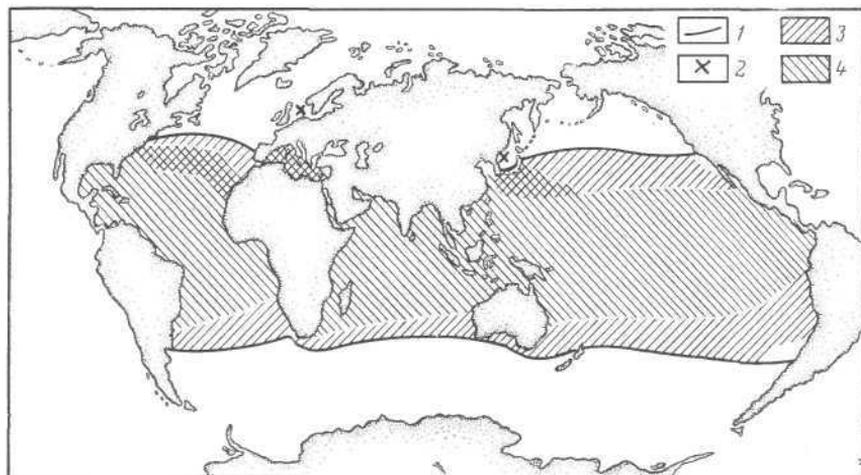


Рис. 45. Географическое распространение летучих рыб (сем. Exocoetidae) в Мировом океане (Парин):

1 — границы области распространения сем. Exocoetidae; 2 — места случайных ловов летучих рыб за пределами основной области распространения; 3 — ареал *Hirundichthys rondeletii*; 4 — область распространения тропических видов семейства.

Свидетельством своеобразной приуроченности рыб к температурным параметрам может служить тихоокеанская треска. В зависимости от температурного режима места размножения трески в северных участках находятся на глубине 150—200 м, в южных — в прибрежной зоне на глубине 20—30 м (рис. 46).

На распределение рыб влияют сезонные и многолетние изменения температурных режимов водоемов. Так, в 1953—1964 гг. в связи с похолоданием в Баренцевом море заметно сократился ареал пикши, изменились сроки подхода ее к берегам и последующего отхода в море. В Норвежском море в холодные годы сельдь зимует к югу от 65° с. ш., в то время как в обычные — к северу от 65° с. ш.

„Температура воды часто служит своеобразным сигналом для миграций рыб. Так, иваси обычно весной с повышением температуры поверхностных вод до 8° С и более движется из районов своего нереста на север и образует наиболее плотные скопления при температурах от 10 до 20° С.

Изменение температуры воды, выходящее за пределы оптимальной для данного вида, нередко сопровождается массовой гибелью рыб. В Черном море, например, при быстром понижении температуры воды до 5° С наблюдалась массовая гибель хамсы, а в Японском море — иваси.

Температурный режим может оказывать косвенное влияние и на анатомическое строение рыб. Количество позвонков и лучей в спинном и анальном плавниках у одного и того же вида обычно больше у особей, обитающих в холодной воде, что связано с приспособлением рыб к движению в воде с повышенной плотностью.

Соленость. В воде рек, озер, морей и океанов содержится большое количество различных элементов и минеральных солей. В зависимости от количества растворенных солей различают воду пресную (до 0,5‰), солоноватую (0,5—25‰), морскую (25—40‰) и пересоленную (более 40‰).

Соленость воды в морях различна: в Балтийском 4—16‰, Азовском 9—10‰, Черном 16—19‰. Соленость океанической воды достигает 35‰.

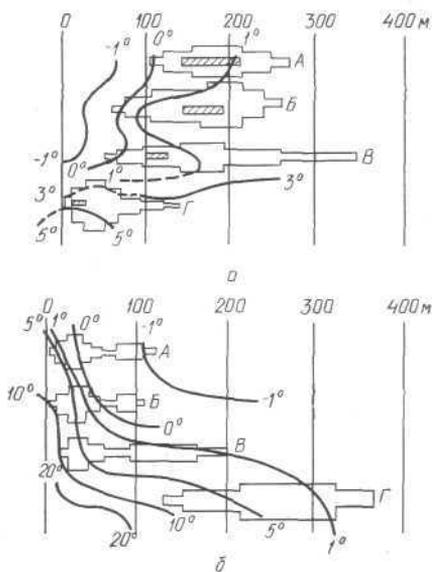


Рис. 46. Распределение тихоокеанской трески в различных участках области распространения ее в зависимости от температуры:

a — февраль; *б* — август; Л — Берингово море; Б — Западная Камчатка; В — Татарский пролив; Г — южная часть Японского моря. Косая штриховка — места размножения.

Большинство рыб приспособились к жизни в воде определенной солености, однако некоторые из них способны переходить из пресной воды в соленую и обратно. По отношению к солености различают стеногалинных и эвригалинных рыб.

Среди стеногалинных рыб встречаются пресноводные и морские. Пресноводный лопатанос, например, погибает, если соленость воды составит 0,2—0,3‰. Из морских рыб стеногалинными являются, например, глубоководные рыбы.

Эвригалинные рыбы, например кефали, тюлька, каспийская атерина, игла-рыба, некоторые бычки и др., способны обитать при широком диапазоне солености. Азовские тюльки обитают при солености от 0 до 13‰, а игла-рыба, атерина, бычки (песочник, кругляк и др.) могут жить как в пресной, так и в очень соленой воде (до 60‰), например в осолоненных заливах Каспийского моря. Кефали способны обитать в воде с широким диапазоном солености — от 0 до 83‰ (в засоленных лиманах).

Соленость воды влияет на рост рыб. Представители одного и того же вида обычно в морской воде растут лучше, чем в солоноватой, а в солоноватой в свою очередь более интенсивно растут некоторые пресноводные рыбы. У карпа, например, максимальная подвижность и интенсивность питания, а также наиболее быстрый рост наблюдаются при солености 3—5‰.

С повышением солености возрастает плотность воды. Рыбы приспособились к жизни в воде определенной солености и, следовательно, определенного осмотического давления. Различия в осмотическом давлении воды разной солености являются основным препятствием перехода рыб из одной среды в другую.

Возможность обитания некоторых рыб в воде различной солености обеспечивается развитием у них осморегуляторных приспособлений, направленных на сохранение внутреннего осмотического давления (см. «Выделительную систему»).

Соленость воды — один из основных факторов, обуславливающих расселение рыб. Одни рыбы живут только в пресной воде, другие — в морской, предпочитая определенную соленость. Многие рыбы могут переходить из морской воды в пресную и обратно. Лабрадорская треска, например, во время нагульных миграций придерживается районов с температурой 0,2—1,2°С и соленостью 34,2—34,4‰. Поэтому изменения в распределении водных масс различного происхождения подчас существенно меняют распространение рыб и влияют на эффективность промысла в том или ином районе. Так, вблизи Гавайских островов проходит Калифорнийское течение с соленостью 34,8—35,0‰ и Северо-Тихоокеанское пассатное с соленостью более 35‰. Полосатый тунец очень чувствителен к изменению солености и избегает вод с соленостью более 35‰. В зависимости от ветра к островам прижимается то одно течение, то другое. При приближении вод Северо-Тихоокеанского пассатного течения резко уменьшается плотность косяков, и уловы их уменьшаются почти вдвое по сравнению с периодами преобладания Калифорнийского течения.

Сельдяной промысел у юго-западных берегов Швеции продолжается до тех пор, пока соленость воды составляет 32—33‰, и прекращается по мере поступления под влиянием ветров более соленых вод.

Осолонение или опреснение вод обычно сопровождается изменением видового состава как ихтиофауны, так и ее кормовой базы, что происходит в наших южных морях в результате гидростроительства на впадающих в них реках. Так, осолонение Азовского моря привело к массовому развитию в нем медуз, а следовательно, к уменьшению биомассы зоопланктона.

Большое значение в жизни рыб имеет и солевой состав воды. Соли азотной, фосфорной и кремниевой кислот (биогены) способствуют развитию первичной продукции в водоемах — прежде всего фитопланктона, а следовательно, и животных (планктонных и бентосных), служащих пищей для рыб.

Морская вода содержит в основном хлористые, а пресная — углекислые и сернокислые соли, поэтому пресная вода бывает жесткой или мягкой. Форель, например, по сравнению с другими рыбами предпочитает более жесткую воду.

Внесение минеральных удобрений в водоемы создает благоприятные условия для развития кормовой базы и способствует повышению их продуктивности. Однако, по данным исследований И. А. Шехановой, фосфорные удобрения не только способствуют улучшению кормовой базы, но и непосредственно воздействуют на выращиваемую молодь рыб, повышая обмен веществ, стимулируя рост и развитие рыб.

Большое влияние на обмен веществ рыб оказывают содержащиеся в воде соли железа, которые в концентрации до 0,1 мг/л стимулируют рост рыб, а при большем содержании вызывают снижение потребления кислорода и замедление их роста.

Растворенные в воде газы. Вода как среда обитания рыб содержит растворенные газы, особенно кислород, азот и в небольшом количестве углекислый газ.

Все рыбы дышат растворенным в воде кислородом, поэтому содержание его в воде имеет для них решающее значение. Лишь немногие рыбы частично приспособились к дыханию атмосферным кислородом. К содержанию кислорода в воде рыбы относятся неодинаково. Как правило, пелагические рыбы, речные и холодолюбивые, более требовательны к содержанию кислорода, чем донные, озерные и теплолюбивые.

По количеству кислорода, необходимого для нормального развития рыб, их делят на несколько групп:

рыбы, нуждающиеся в очень большом содержании кислорода в воде (7—11 см³/л); при снижении его до 5 см³/л дыхание рыб делается практически невозможным (форели, сиги);

рыбы, которым также необходима высокая степень содержания кислорода в воде, однако существование их возможно и при содержании его 5—7 см³/л (хариусы);

рыбы, менее требовательные к содержанию кислорода и легко

переносящие уменьшение количества его до 4 см³/л (окунь, карп, плотва, щука);

рыбы, довольствующиеся еще меньшим содержанием кислорода и могущие жить в водоемах, где его количество уменьшается до 0,5—2,0 см³/л (линь, сазан, карась).

Морские рыбы, как правило, более чувствительны к недостатку кислорода, чем пресноводные, и задыхаются при уменьшении его содержания до 60—70% нормального.

Количество растворенного в воде кислорода зависит от температуры, солености, ледового покрова, развития растительности, процессов распада органического вещества и др.

При повышении температуры и солености растворимость кислорода в воде уменьшается. Так, при 0° С и солености 0‰ в воде может раствориться 10,29 см³/л, а при 30° С — только 5,57 см³/л кислорода.

Потребление кислорода рыбами зависит от их вида, возраста, подвижности, плотности посадки, физиологического состояния, а также температуры и солености воды.

При повышении температуры воды обмен веществ возрастает и потребность в кислороде (в см³ на 1 кг массы за 1 ч) увеличивается (Зернов).

Карп		Гольян	140,0
при 8° С	25,0	Султанка	171,0
при 24° С	104,5	Форель	
Камбалы	80,0	при 10° С	100,0
Морской петух	94,5	при 15° С	220,0

На потребление кислорода рыбами оказывает влияние и соленость воды. У пресноводных рыб, например, при небольшом увеличении солености обмен веществ возрастает, а при значительном замедляется, и потребление кислорода уменьшается.

Потребление кислорода карасем в зависимости от изменения солености (Веселов) приведено ниже.

Соленость, ‰	Пресная вода	3,9	7,8	И, 7	15,6
Потребление О ₂ , % от нормы	100	112,0	120,8	87,5	58,3

У некоторых рыб чувствительность к кислороду обостряется на определенных стадиях развития. У молоди лосося, например, первые 40 дней минимальная пороговая концентрация кислорода составляет 1,5 см³/л, к 50-му дню она повышается до 3 см³/л, а к 107-му дню уменьшается до 1,3 см³/л.

Обычно молодь рыб более требовательна к содержанию кислорода, чем старшие возрастные группы. Так, личинки плотвы на 8-й день после вылупления гибнут в воде с содержанием кислорода ниже 3,45 см³/л, в то время как 49-дневные мальки выдерживают уменьшение его до 1 см³/л, а взрослые рыбы — даже до 0,6 см³/л (Привольнев).

Чем рыба подвижнее, тем она больше потребляет кислорода. Пелагические рыбы, даже относительно малоподвижные (зеленушка), нуждаются в большем количестве кислорода, чем донные (бычки, камбалы). Мелкие пелагические рыбы (хамса, тюльки) потребляют наибольшее количество кислорода на единицу массы.

Интенсивность обмена веществ и потребление кислорода одиночными рыбами и в скоплениях неодинаковы. При высокой плотности населения рыб потребление кислорода ими снижается. У рыб, залегающих на зимовку в ямы (карповые), потребление кислорода по сравнению с одиночными рыбами значительно уменьшается. У голяна, помещенного в водоем, где до этого содержались рыбы, потребление кислорода снижается до такого же уровня, как и при групповом содержании.

Потребление кислорода изменяется в зависимости от физиологического состояния рыбы. Перед нерестом у некоторых рыб потребление кислорода повышается на 25—50% первоначального.

При плохом кислородном режиме интенсивность питания низкая и не увеличивается даже при обилии корма.

Для рыб неблагоприятен не только недостаток кислорода в воде, но и избыток его, причем в обоих случаях замедляются окислительные процессы. При быстром повышении содержания кислорода у рыб появляются беспокойство, одышка, кислородный наркоз, и они погибают от удушья.

Избыток кислорода в воде по сравнению с оптимальным режимом в период эмбрионального развития снижает функцию цветковых органов, что вызывает анемию у рыб.

Снижение содержания кислорода может привести к летним и зимним заморам.

Зимние заморы обычно характерны для проточных и слабопроточных водоемов — озер, прудов, болот, богатых органическими веществами, на окисление которых расходуется большое количество кислорода, а поступление его из воздуха становится невозможным из-за ледового покрова. Зимние заморы возникают и на некоторых реках, длительное время покрытых льдом. Так, например, на р. Оби зимние заморы происходят ежегодно, так как она питается грунтовыми и болотными водами, бедными кислородом.

Летние заморы чаще всего происходят в заросших прудах и озерах ночью или в период массового развития в них водорослей, особенно часто ночью, когда происходит усиленное потребление кислорода растениями.

Морская вода обычно хорошо насыщена кислородом благодаря притоку его из атмосферы, а также в результате жизнедеятельности фитопланктона. Вертикальное перемешивание способствует обогащению кислородом глубинных вод Мирового океана, однако на глубинах содержание его бывает низким.

В Мировом океане известно немало районов, где наблюдаются дефицит кислорода и заморные явления, что затрудняет обитание рыб и сказывается на их распределении и численности, а в отдельных случаях приводит к массовой их гибели. Так, около

0,6 млн. км² площади шельфа и верхней части склона Мирового океана из-за крайне неблагоприятного кислородного режима обладают низкой биологической продуктивностью и отличаются ограниченной численностью донных рыб.

Своеобразный кислородный режим наблюдается у берегов Юго-Западной Америки в районе Перуанского течения. В поверхностном слое (до 50 м) прибрежных вод (до 70—100 миль от берега) в течение года сохраняется благоприятная для анчоуса температура 13—20° С. Однако если на поверхности содержание кислорода составляет 6—7 см³/л, то уже на глубине 10—20 м его количество уменьшается до 1—4 см³/л, а глубже 25—30 м — до 0,25—0,5 см³/л, причем в прибрежных водах в результате подъема глубинных вод уже на глубине 10 м содержание кислорода составляет 2 см³/л. Если считать кислородным порогом рыб содержание его 1 см³/л, то для обитания анчоуса наиболее благоприятными являются глубины до 20—30 м на некотором расстоянии от берега. Указанный температурный и кислородный режим в этом районе приводит к образованию плотных и ограниченных по вертикали скоплений анчоусов и существенному лимитированию донных рыб.

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

Углекислый газ образуется в результате дыхания животных и растений, при разложении органических веществ. Наличие большого количества его является показателем загрязнения водоема. Даже при небольшом содержании углекислого газа в воде кровь теряет способность усваивать кислород, и рыба погибает от удушья, поэтому такие водоемы непригодны для рыб (табл. 7).

Таблица 7

Основные гидрохимические показатели в прудовых хозяйствах СССР
(по Мартышеву)

Пруды	Пределы		
	желательные	допустимые	летальные или вредные
Содержание CO ₂ , см ³ /л			
Летние карповые	До 10	До 30	Около 140
Зимовальные	» 20	» 30	» 100
Форелевые	—	—	» 40
Содержание H ₂ S, мг/л			
Карповые	0	До 1	5—12
Форелевые	0	—	1
Активная реакция (рН)			
Карповые	7—8	От 6	5 и 10,8
Форелевые	Близка к нейтральной	6-9	От 9,2

Сероводород появляется в водоеме при недостатке кислорода. Так, глубинные зоны Черного, а также отчасти Белого и других морей в результате почти полного отсутствия вертикального перемешивания лишены кислорода и оказываются насыщенными сероводородом, образующимся в результате жизнедеятельности анаэробной бактерии — микроспиры. Поэтому эти зоны становятся непригодными для обитания рыб и беспозвоночных. Сероводород может образовываться и на дне пресных стоячих водоемов, и некоторые малоподвижные рыбы, такие, как линь, карп, карась и др., могут переносить небольшую концентрацию сероводорода.

Следует отметить, что иногда в некоторых участках рек с быстрым течением, особенно под водосливом гидроэлектростанций, вода перенасыщается газами воздуха, что может вызвать у рыб газопузырковую болезнь.

Активная реакция среды (рН), имеющая важное значение для жизни рыб, зависит от соотношения растворенных в воде кислорода и свободной углекислоты и закономерно изменяется в зависимости от суточного и сезонного хода фотосинтеза.

В пресных водоемах избыток углекислого газа вызывает увеличение кислотности воды, в то время как в морской, содержащей в большом количестве бикарбонаты, избыток этого газа связывается, и рН более постоянна.

Для каждого вида рыб характерны определенные значения активной реакции среды. При изменении этих величин обмен веществ нарушается, так как снижается способность организма поглощать кислород. Оптимальная величина рН для рыб обычно составляет от 7 до 8.

Движение водных масс. Существует ряд типов движения водных масс (течения, волнения, вертикальная циркуляция, приливотливные явления, смерчи и др.), многие из которых непосредственно или косвенно влияют на рыб.

Течения влияют на физические, химические и биологические процессы, происходящие в водоемах. Теплые течения, приносящие тепло в холодноводные районы, создают благоприятные условия для развития кормовых организмов, а следовательно, и для рыб. Так, например, Гольфстрим в Баренцевом море и Куро시오 в северной части Тихого океана способствуют повышению биологической продуктивности в этих районах, причем особенно там, где они встречаются с холодными водами Арктического бассейна и потоком Ойясио. В местах соприкосновения теплых и холодных течений образуются фронтальные зоны, в пределах которых происходят интенсивное вертикальное перемешивание водных масс и обогащение их биогенными элементами, интенсивное развитие фито- и зоопланктона, а следовательно, создаются условия, благоприятные для рыб.

Течения имеют большое значение для распространения пелагической икры и личинок у многих видов рыб (тунцы, речной угорь и др.). Например, икра и личинки трески аркто-норвежского стада дрейфуют в струях Гольфстрима от мест размножения, располо-

женных в районе Лофотенских островов, до высококормных мелководий Баренцева моря, а затем уже подросшие половозрелые рыбы мигрируют в обратном направлении.

Установлено большое значение круговых течений в различных областях океана для развития пелагической икры и личинок рыб. В пределах локальных круговых течений икра и личинки многих промысловых рыб (например, тихоокеанской сардины) развиваются до стадии активно двигающегося малька. При нарушении круговых течений они прямолинейными течениями уносятся далеко от районов нереста, нередко попадая в районы с неблагоприятным гидрологическим режимом и погибая.

В реках движущийся поток оказывает влияние на строение рыб. Одни из них имеют вальковатое тело и являются хорошими пловцами (форель, усач, маринка), у других тело удлинненное, позволяющее им жить между камнями (пескарь, голец).

Волнения, вызываемые действием ветров, оказывают значительное влияние на выживаемость икры. В штормовую погоду вследствие механических повреждений может погибать икра многих видов рыб (тихоокеанская сельдь, треска, мойва, каспийский пузанок и др.).

У многих рыб, обитающих в прибрежной зоне, имеются присоски (бычки), костный панцирь (кузовок) и другие приспособления, предохраняющие их от повреждений во время волнений моря.

Вертикальная циркуляция воды вызывает перемешивание нижних и верхних слоев ее и способствует выравниванию температуры и солености, а также подъему биогенных элементов из глубинных зон и, следовательно, повышению продуктивности водоема.

Приливо-отливные явления особенно значительны у берегов Северной Америки и северной части Охотского моря, где разница уровня во время прилива и отлива достигает 15 м. Рыбы, обитающие в приливо-отливной зоне, приспособились к жизни в мелких лужицах, остающихся после отлива. Большинство из них имеют удлинненное вальковатое тело (бельдюга, маслюк).

В связи с особым гидрологическим режимом в приливо-отливной зоне нормальное размножение рыб затруднено, поэтому некоторые рыбы для размножения уходят из этой зоны, другие (бельдюга) являются живородящими.

Пинагор, обычно откладывающий икру ниже уровня отлива, при обсыхании кладки поливает ее водой из рта.

Приливо-отливные явления, как и вертикальная циркуляция воды, способствуют перемешиванию слоев воды и выносу в прибрежную зону биогенных элементов.

Смерчи нередко захватывают огромные массы воды из моря и переносят их вместе с рыбой и другими организмами на большие расстояния, обрушиваясь затем своеобразными «рыбными дождями» и способствуя расселению рыб.

Грунт и взвешенные частицы. Большинство донных и придонных рыб в течение всей жизни связаны с грунтом (питание, раз-

множение). Среди пелагических также есть рыбы (атлантическая сельдь, лососевые), откладывающие донную икру или закапывающие ее в грунт.

У многих рыб, например у бычков и пинагора, имеются специальные приспособления — присоски — для прикрепления к грунту с тем, чтобы удержаться на быстром течении или в прибрежной зоне. Некоторые рыбы, например тригла, морской черт и окунь-ползун, для передвижения по грунту используют своеобразные грудные плавники. Камбалы, скаты, вьюн, шиповка и морской дракончик, спасаясь от преследования, маскируясь или подстерегая добычу, зарываются в грунт. Караси при пересыхании водоема могут долгое время жить, закопавшись в грунт. Двоякодышащая рыба протоперус, обитающая в мелких африканских водоемах, при их высыхании вырывает в грунте камеру, образует с помощью слизи вокруг себя капсулу, в которой может находиться в течение нескольких месяцев до наступления периода дождей, при этом она дышит кислородом воздуха.

Привязанность бентосоядных рыб к определенным грунтам во время их нагула зависит от спектра их питания, а также наличия основного корма. Бентосоядные рыбы потребляют не только эпифауну, но и организмы, зарывшиеся в грунт. Так, карась длиной 8 см в поисках пищи проникает в грунт на глубину 4,5 см, линь длиной 10 см — на глубину 8 см, лещ такого же размера — на глубину 11,5 см, а карп длиной 10 см — на глубину 13 см. Еще глубже могут зарываться песчанки, угри и другие рыбы.

В некоторых водоемах находится большое количество взвешенных частиц, снижающих прозрачность воды, а также неблагоприятно сказывающихся на органах зрения и жабрах рыб. Поэтому у рыб, обитающих в мутной воде, глаза небольшие (лопатонос), а кожа выделяет специфическую слизь, ускоряющую процесс оседения мути и очищения от нее воды.

Свет. Основным источником света в воде является солнечная радиация. Солнечный свет поглощается поверхностным слоем воды, и только 0,45% его достигает глубины 100 м. В некоторых районах Мирового океана с прозрачной водой ничтожно малое количество света проникает до глубины 1000 м. Освещение водной среды отличается от освещения воздушной. Волны света разной длины достигают разных глубин. Инфракрасные (тепловые лучи) поглощаются в самом верхнем (до 1 м) слое воды. На глубину 5 м проникает лишь 10% красных лучей, на глубину 13 м — лишь 10% зеленых лучей, а на глубины 500 м и более проникают только фиолетовые и ультрафиолетовые лучи.

В связи с такой освещенностью водной среды глаз рыб в отличие от глаза человека менее чувствителен к красным лучам и более чувствителен к желтым, зеленым, синим и фиолетовым. Рыбы чувствительны и к ультрафиолетовым лучам.

Большинство рыб ведут дневной образ жизни, и поэтому свет для них имеет сигнальное значение при разыскивании пищи, бегстве от врагов, образовании стай, миграциях, созревании гонад.

По отношению к свету различают дневных (светолюбивых) и сумеречных (светобоязливых) рыб. Отношение к свету неодинаково и на различных этапах жизненного цикла рыб. Так, например, осетр и севрюга сразу после выклева относятся к свету положительно, при переходе к жаберному дыханию — безразличны к нему, а на более поздних стадиях развития избегают света, прячась днем под камнями.

Большинство рыб, за исключением сумеречных и большинства хрящевых, обладают цветовым зрением. Цветовое зрение возможно только при высокой освещенности, когда могут функционировать колбочки.

Биологическое значение цветового зрения рыб связано с возможностью распознавания окраски водных животных и приспособления их окраски к окружающему фону. Основная функция окраски рыб защитная (см. с. 25), однако имеет большое значение и во взаимоотношениях между полами, в стайном поведении.

У многих глубоководных рыб развиваются органы свечения, которые служат для отыскивания особей другого пола, ослепления хищника неожиданной вспышкой света, а также привлечения жертвы.

Биолюминесценция характерна только для морских рыб. Известно около 300 видов светящихся рыб, из них 18 видов хрящевые, остальные костные.

Различают три типа свечения: внеклеточное, внутриклеточное и за счет симбиотических светящихся бактерий.

Внеклеточная биолюминесценция, встречающаяся редко (род *Sargana*), появляется в результате выделения рыбой светящейся слизи, излучающей зелено-голубой свет.

Внутриклеточная биолюминесценция является результатом деятельности специальных светящихся органов — фотофоров.

Светящиеся органы (одиночные или многочисленные) могут находиться на поверхности тела, на кончиках усиков или придатков, в ротовой полости рыб.

У многих глубоководных рыб, например удильщиков, светящиеся органы представляют собой железу, заполненную слизью, в которой находятся светящиеся бактерии. Рыбы могут регулировать свечение этих органов поступлением к ним кислорода, сужая или расширяя артериальные сосуды, снабжающие их кровью.

Реакция рыб на электрический свет используется в промышленном и спортивном рыболовстве.

По отношению к электрическому свету рыб разделяют на несколько групп:

рыбы, уходящие от света (угорь, минога и др.);

рыбы, привлекаемые светом независимо от наличия или отсутствия в зоне кормовых организмов (каспийские кильки, тюлька, хамса, снеток и др.);

рыбы, входящие в освещенную зону лишь в том случае, если в ней есть кормовые организмы (сайра, сельди, сарган, скумбрия и др.);

рыбы, безразлично относящиеся к свету (осетр, судак и др.).

Положительно реагируют на электрический свет и образуют в освещенной зоне промысловые скопления кроме указанных многие другие рыбы: атлантическая сельдь, европейский шпрот, хамса, атлантическая сардина, сардинелла, мойва, сайра, макрелешука, иваси и др.

Стремление килек к электрическому свету было использовано П. Г. Борисовым для разработки принципиально нового способа их лова, который с 1951 г. успешно применяется в Каспийском море. Вначале кильку ловили с помощью подъемных конусных сетей, а позднее стали ловить с помощью рыбонасосов.

В дальнейшем электрический свет стали использовать для лова многих видов рыб. В Черном море при помощи электрического света ловят хамсу, в морях Дальнего Востока — скумбрию, сайру.

У рыб, обладающих цветовым зрением, наиболее сильная положительная реакция проявляется на цветное освещение. Атлантическая сельдь, например, хорошо реагирует на лампы синего цвета, круглая сардинелла — красного. П. Г. Борисов и В. Р. Протасов предложили комбинированное использование ламп белого света с регулируемой яркостью и ламп определенного цвета. Этот способ с успехом применяется для лова африканской сардины и сайры.

Суточные изменения интенсивности освещенности являются основной причиной суточных вертикальных миграций рыб.

Освещенность оказывает влияние и на скорость созревания гонад у рыб. Например, развитие икры у севрюги, камбал и некоторых сельдей под действием света происходит быстрее, а в темноте замедляется. У лососей и форелей развитие икры под действием света замедляется.

Солнечные лучи также влияют на обмен веществ у рыб. У гамбузии, например, лишенной света, развивается авитаминоз, и она теряет способность к размножению.

Освещенность для дневных рыб наряду с чувством голода является основным фактором, обуславливающим двигательную активность.

Звук. Практически все рыбы издают определенные звуки и хорошо их улавливают. Звуки могут возникать произвольно в процессе питания, движения или издаваться при помощи каких-либо органов: плавательного пузыря, жаберных крышек, глоточных зубов и др. Характер издаваемых звуков весьма различен. Некоторые из них напоминают скрип, хрюканье, карканье, барабанный бой, писк.

Звуки, издаваемые рыбами одного вида при питании, передвижении, испуге, размножении и т.д., различны и имеют существенное значение в их жизни при ориентации, общении, создании стай, обнаружении особей своего вида, избегании хищников, поисках пищи и т.д. (рис. 47). У большинства рыб звуки издают только самцы.

Способность рыб воспринимать и издавать звуки используют при промысловой разведке, а также управлении поведением рыб.

В промышленном рыболовстве используют приемы, основанные на имитации звуков рыб, имеющих сигнальное значение (питания, движения, угрозы).

Некоторых лососевых привлекают с помощью специальных жужжащих приспособлений, имитирующих звуки воздушных насекомых, которыми они питаются. Имитацию звуков движения рыб используют на Дальнем Востоке при ловле тунцов. На судне запускают дождевальную установку, и звуки падающих капель имити-

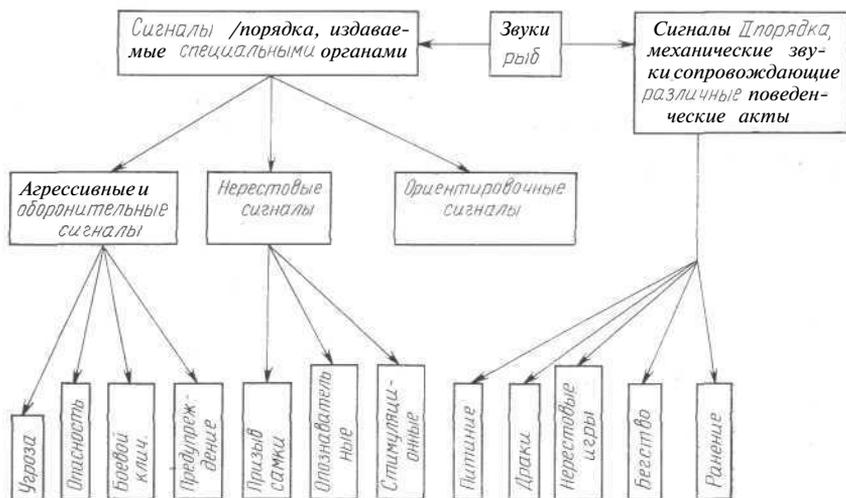


Рис. 47. Схема классификации звуков рыб (Протасов).

руют всплески мелких рыбок, которыми питаются тунцы. Они бросаются по направлению звуков, где их ловят крючками. Сомов издавна привлекают в зоны облова на булькающие звуки. Скумбрию удерживают в кошельковом неводе с помощью звуков, издаваемых дельфинами.

Электрический ток. Большое значение имеет изучение поведения рыб в сильном электрическом поле. Оно зависит прежде всего от напряжения и характера электрического тока (постоянный, переменный, импульсный).

По мере увеличения напряжения в электрическом поле постоянного тока у рыб наблюдаются несколько стадий изменения поведения:

1-я стадия — первичная пороговая реакция; рыба вздрагивает при включении и выключении тока;

2-я стадия — возбуждения; рыба проявляет беспокойство, у нее учащается дыхание, и она стремится выйти из электрического поля;

3-я стадия — анодная реакция; рыба поворачивается головой к аноду и плывет по направлению к нему; анодная реакция начина-

ется при очень высоком напряжении электрического поля — более 50 мВ на 1 см;

4-я стадия — электронаркоз (шок); рыба теряет подвижность и не реагирует на внешние раздражители; при дальнейшем увеличении напряжения она гибнет.

В электрических полях переменного и импульсного тока стадии реакций примерно такие же, как при воздействии постоянного тока, однако поведение рыб несколько иное.

Одной из интересных особенностей поведения рыб в зоне действия электрического тока является их движение к аноду, причины которого пока не совсем ясны. Однако именно на анодной реакции основано применение электрического тока в рыбном хозяйстве.

Создание косяками рыб мощных биоэлектрических полей позволяет с помощью специальных приборов осуществлять электропеленгацию стаи, что используют при разведке рыбы. Способность рыб реагировать на электрическое поле используют для управления поведением рыб при помощи электрического тока в зоне орудий лова (электролов), а также для создания электрозаграждений.

Электрозаградительные установки, предназначенные для отпугивания рыбы от опасных зон и в том числе от гидротехнических сооружений, состоят из большого количества стальных труб, выполняющих роль электродов, на которые подается переменный ток.

Электролов осуществляется путем оснащения обычных сетных орудий лова, например тралов, электродами, привлекающими рыбу в зону облова. Существует и бессетевой электролов, когда анодная реакция используется для привлечения, концентрации и электронаркоза, а подъем рыбы производится сачками или рыбонасосами. При электролове пресноводных рыб обычно используется ток напряжением 800 В.

Электролов успешно используется в настоящее время в Рыбинском, Цимлянском водохранилищах и других пресноводных водоемах нашей страны. Этот способ лова является перспективным, так как его можно применять в весьма засоренных водоемах и он может обеспечивать избирательность вылавливаемых рыб по виду и размеру.

Электролов в море пока не нашел широкого применения, так как при большом расходе энергии зона, в которой можно у рыб вызвать анодную реакцию, очень мала. Тем не менее работы по освоению электролова в море ведутся как у нас, так и за рубежом. Так, советские рыбаки использовали бессетевой электролов при лове сайры, а также при траловом лове, предотвращая выход пойманной рыбы из трала. Сайра сначала привлекается светом, а затем создается электрическое поле постоянного тока, в котором катодом служит корпус корабля, а анодом — всасывающее устройство рыбонасоса.

Влияние загрязнений на рыб. В результате хозяйственной деятельности человека в водоемы поступают сточные воды и промышленные отходы различных предприятий, ядохимикаты, используе-

мые в сельском хозяйстве для борьбы с вредителями и болезнями растений, нефть и нефтепродукты и др.

В зависимости от токсичности вещества, его концентрации отрицательное воздействие на организмы может происходить быстро или медленно. При больших концентрациях вредных веществ происходят острое отравление и гибель рыбы, а некоторые концентрации действуют на рыбу постепенно. Особенно чувствительны к загрязнению воды вредными веществами икра, личинки и молодь рыб.

В настоящее время в водах Мирового океана наиболее распространенными и биологически опасными загрязнениями являются загрязнения нефтью, тяжелыми металлами и радиоактивными веществами (табл. 8).

Таблица 8

Поступление в Мировой океан основных глобальных токсикантов (Патин)

Вещество	Поток в океан, тыс. т в год	
	прямое загрязнение и сток с суши	атмосферное выпадение
Нефть -	5100	0
Углеводороды нефтяного происхождения (бензин, керосин и др.)	?	90000
Тяжелые металлы		
свинец	100	300
ртуть	< 8	18
кадмий	0,5	10
Хлорированные углеводороды		
ДДТ	0,1	25
альдрин	< 1	25
бензилгексахлорид	?	50
Легколетучие органические соединения		
дихлорэтан	?	500
фреон	?	500
прочие	?	3000

Морские воды загрязняются нефтью в результате добычи ее в шельфовых зонах, перевозки водными путями, промывки теплоходов и танкеров, а также их аварий.

Нефтяные загрязнения оказывают отрицательное влияние на всех гидробионтов, включая и рыб. Они способны накапливаться в различных органах и мускулатуре рыб, придавая керосиновый запах и горький вкус мясу, поражая центральную нервную систему, печень, мышцы, жаберный эпителий, вызывая нарушение питания, размножения, поведения. Нефтяные загрязнения могут привести к массовой гибели икры и личинок рыб, что неизбежно скажется на их запасах.

Радиоактивные вещества рыбы аккумулируют в себе не только из воды, но и из кормовых организмов, поэтому содержание их в

рыбе нередко оказывается в несколько раз больше, чем в воде. Накапливаются радиоактивные вещества в основном в костях и внутренностях рыб.

БИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ У РЫБ

Биотические взаимоотношения у рыб многообразны. Здесь прежде всего следует выделить внутривидовые, межвидовые взаимоотношения, а также взаимоотношения рыб с другими водными животными и растениями.

Внутривидовые взаимоотношения у рыб. Внутривидовые связи у рыб проявляются в образовании стад, элементарных популяций, стай, скоплений, колоний, а также в пищевых взаимоотношениях.

Популяция, или стадо—это одновидовая разновозрастная самовоспроизводящая группировка рыб, приуроченная к определенному месту обитания и характеризующаяся определенными морфобиологическими показателями — размерно-возрастным составом, темпом роста, сроками нереста и т.д. Например, во бла в Каспийском море образует северокаспийское, куринское и туркменское стада. Морской судак в Южном Каспии также представлен несколькими стадами. Тихоокеанская сельдь распадается на большое количество локальных стад, промысловое значение из которых имеют декастринское, стадо сельди залива Петра Великого, сахалино-хоккайдское, гижигинское и корфо-карагинское (рис. 48).

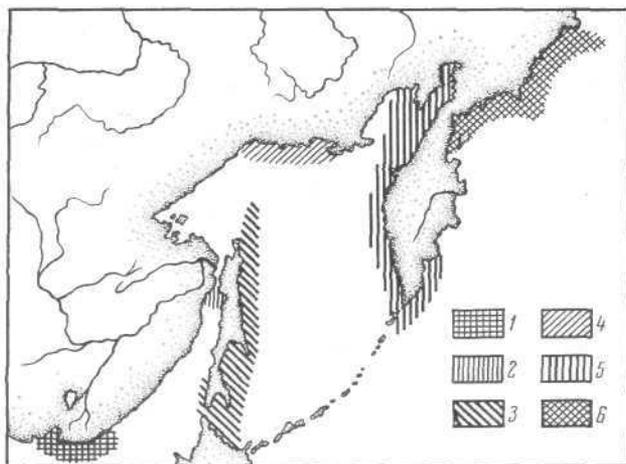


Рис. 48. Ареалы стад тихоокеанской сельди (Правоторова):

1 — сельдь залива Петра Великого; 2 — декастринское; 3 — сахалино-хоккайдское; 4 — охотское; 5 — гижигинское; 6 — корфо-карагинское.

Жизнь популяции состоит в непрерывной смене поколений, их росте, созревании, воспроизводстве потомства и смерти. Каждая популяция, как и вид в целом, представляет собой саморегулиру-

ющуюся систему, находящуюся в постоянном взаимодействии с абиотическими и биотическими факторами, которые влияют на все этапы жизненного цикла рыб и сказываются на численности популяции. Популяция является основной структурной единицей вида, на которой резко ощущается воздействие промысла, хищников, паразитов и болезней, обеспеченность пищей, а также изменение абиотических условий.

Колебания численности популяции в значительной степени зависят от выживания икринок и личинок на ранних стадиях развития, интенсивности промысла и обеспеченности рыб пищей.

В настоящее время интенсивный промысел с применением высокоэффективных орудий лова и поисковой техники, позволяющей обнаруживать рыбу в толще воды, в ряде случаев является важнейшим фактором, определяющим изменение численности и структуры популяций промысловых рыб. В последние годы весьма нарушилась структура и сократилась численность популяций многих промысловых рыб — атлантической трески, пикши, атлантической сельди, морского окуня, большинства камбал, лососей и др.

Промысел, воздействуя на определенную часть популяции, может изменять ее структуру (возрастной состав, соотношение полов), значительно «омолаживая» ее.

Рыбы с коротким жизненным циклом, ранней половой зрелостью, т. е. с большой воспроизводительной способностью и относительно простой структурой популяции, могут переносить большее промысловое изъятие, чем рыбы с длинным жизненным циклом и поздним созреванием. Так, горбуша может компенсировать изъятие до 60% половозрелого стада, кета с более сложной структурой популяции — не более 50%, а такие рыбы, как осетровые, — всего несколько процентов.

Основными приспособлениями популяции к регулированию численности при улучшении условий откорма являются ускорение роста, более раннее наступление половой зрелости, увеличение плодовитости у одноразмерных групп, повышение жизнестойкости молоди, уменьшение поедания собственной молоди у хищных рыб. При недостатке пищи наблюдается обратное явление.

В последнее время большое внимание уделяется изучению внутрипопуляционной структуры вида. С. М. Коновалов (1979), изучая популяционную биологию тихоокеанских лососей, установил, что нерка образует много популяций (изолятов), общее число которых составляет около 130. В свою очередь каждая популяция может распадаться на весенне- и летнерестующие расы, приспособленные к определенным условиям инкубации икры и одновременному выклеву личинок. Каждая сезонная раса состоит из субпопуляций (субизолятов), количество которых в значительной мере зависит от числа и особенностей нерестовых рек и озерных нерестилищ. В бассейне оз. Азабачьего (Камчатка), например, выделено до 40 субпопуляций нерки. Субпопуляции различаются по генетической, размерно-весовой, возрастной, половой и трофической структурам и характеризуются самовоспроизводимостью.

Знание субпопуляционной структуры используемого промыслом вида имеет большое значение для осуществления рациональной его эксплуатации.

Элементарные популяции, впервые выделенные у рыб В. Д. Лебедевым (1967), представляют собой группировки, состоящие в основном из рыб одного возраста, близких по физиологическому состоянию (упитанность, степень зрелости гонад, количество гемоглобина в крови, зараженность паразитами) и сохраняющихся пожизненно. Элементарными их называют потому, что они не распадаются ни на какие внутривидовые биологические группировки. Элементарные популяции возникают в местах рождения, потому что отдельные группировки в результате разнокачественности икры проходят одни и те же этапы развития в разное время и с разной скоростью.

Элементарные популяции обнаружены у самых различных видов рыб — азовской хамсы, северокаспийской и аральской воблы, тюльки, красноперки, морского окуня, трески Баренцева моря и др.

Структура элементарных популяций изменчива. Они могут образовывать стаи различной величины или сливаться в одно большое скопление, простирающееся на 20—30 миль и более, или какое-то время находиться в разреженном состоянии, а затем вновь образовывать стаи. Поэтому эти группировки нельзя назвать ни стаями, ни скоплениями, так как они существуют и тогда, когда находятся в разреженном состоянии.

В элементарные популяции объединяются рыбы с одинаковым сезонным ритмом жизнедеятельности. Они устойчивы и могут быть прослежены в течение длительного времени.

Элементарная популяция и стая — группировки разного порядка. Если элементарная популяция представляет собой единицу популяционной структуры вида и является частью стада, то стая связана с поведением рыб.

Большинству видов рыб свойствен одиночный образ жизни (щука, сом, скаты, гигантская акула, луна-рыба и др.). Из всего многообразия рыб (более 20 тыс. видов) лишь около 4 тыс. видов являются стайными.

Стая (косяк) — это группировка близких по возрастному и биологическому состоянию рыб, объединяющихся на более или менее длительный период. Стайными являются в основном пелагические рыбы. Наиболее отчетливо стайность выражена у анчоусовых, сельдевых, ставридовых, скумбриевых рыб. Большие стаи образуют полупроходные рыбы — вобла, лещ, судак и др.

Свойство стайности сложилось у рыб в процессе длительного развития как приспособление, обеспечивающее лучшую выживаемость, так как стайный образ жизни способствует поиску пищи, защите от хищников, нахождению миграционных путей. Поведение стаи напоминает единый организм, а ее устойчивость в первую очередь обусловлена зрительными контактами, чему способствуют стайная окраска у некоторых рыб (у пикши черное пятно над груд-

НЫМИ плавниками), а также издаваемые стайными рыбами звуки и образуемые ими электрические поля.

Форма, величина, плотность и структура стай даже у одного вида рыб бывают различными, но вместе с тем при сходных условиях стаи разных видов рыб могут иметь много общего. Стаи многих видов рыб (ставрида, сардина, сельдь, пелагида) многослойные, при быстром движении имеют форму клина, а при откорме — округлую.

Стаи каспийской кефали однослойные, плоские, а форма их может быть округлой, подковообразной или лентообразной. Общая протяженность цепи косяков кефали может достигать 100 км.

Количество рыб в стае различно — от нескольких особей до огромного количества. Так, площадь стай зимующей хамсы в Черном море в 1952 г. изменялась от 3,4 до 444,4 тыс. м² при средней высоте 14,0—23,5 м. Объем этих косяков достигал 8,7 млн. м³.

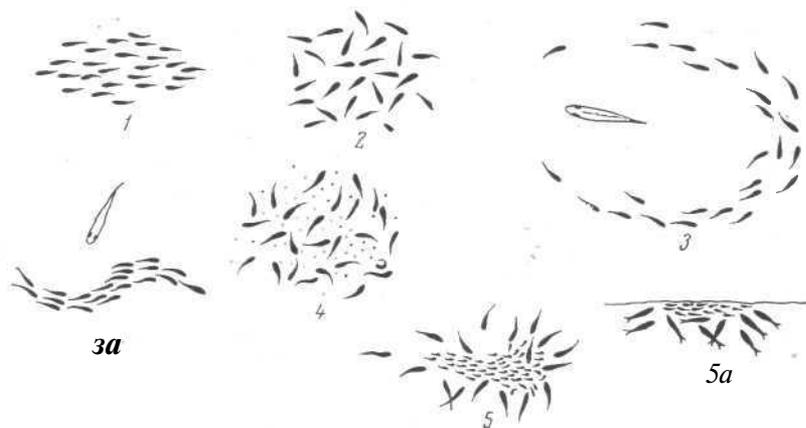


Рис. 49. Основные типы структуры стаи рыб (Радаков): 1 — ходовая; 2 — кругового обзора; 3 и 3а — оборонительная; 4 — при питании рыб-планктофагов; 5 — при питании пелагических хищников (5а — вид сбоку).

Структура стай (взаимное расположение особей в пространстве) также различна и связана с действием рыб в данный момент. Различают следующие типы структуры стай рыб: ходовая (все рыбы движутся, в одном направлении), кругового обзора (рыбы малоподвижны и ориентированы в разные стороны), оборонительная (стая стремится ускользнуть от хищника), питающаяся (рис.49).

Защитное значение стаи пелагических рыб от дневных хищников при высокой освещенности заключается в том, что рыбы, находящиеся в стае, менее доступны для них. Стая рыб раньше замечает опасность, а между тем отдельные движущиеся рыбы в стае трудноразличимы, и невозможно остановить взгляд на одной рыбе. Бросок вслепую бывает в основном безуспешным, так как стая раз-

деляется на две части и перед хищником образуется пустота. Поэтому хищник стремится отбить от стаи отдельных рыб, а затем уже пытается схватить их. Иногда голодные хищники могут подолгу кружить вокруг стаи, не нападая на рыб.

Реакция на опасность у стайных рыб различна. Стая анчоуса при нападении хищника превращается в плотный шар, а стая скумбрии рассеивается и опускается на глубину, что дезориентирует хищника.

Пелагические стайные рыбы, ориентирующиеся в основном при помощи органов зрения, днем держатся стаями, питаются и спасаясь от хищников. Ночью стаи рассредоточиваются, так как, находясь в стае, рыбы более доступны для ночных хищников, чем одиночные особи или объединившиеся в мелкие косячки.

Изучение поведения рыб в зоне действия орудий лова имеет важное значение для промышленного рыболовства. Поймать косячную рыбу движущимися орудиями лова значительно труднее, чем рассредоточенную, так как стая на большем расстоянии, чем одиночные рыбы, замечает орудие лова и стремится избежать его. Перед орудиями лова тралящего типа рыбы обычно не проявляют беспокойства. Находясь между крыльями трала, они легко могли бы избежать поимки, но не используют этой возможности. Во время движения трала мелкие рыбы не пытаются выйти через крупную ячею его крыльев и сквера, а, держась плотными стайками, плывут обычно со скоростью движения трала, постепенно замедляя скорость своего движения и попадая в куток. Крупные быстроплывающие рыбы обычно не выплывают из трала, хотя без особых усилий могли бы это сделать. При облове кошельковыми неводами рыба очень быстро реагирует на них, пытаясь уйти из зоны облова еще до замата или выйти из зоны облова при кошельковании.

Большие уловы стайных рыб обычно получают в том случае, если орудие лова охватывает всю стаю. Поэтому для эффективного облова стай орудия лова должны быть малозаметными, достаточно большими, позволяющими захватить всю стаю. При этом необходимо дезориентировать рыбу и облов производить очень быстро.

Кормовое значение стайного поведения рыб состоит в том, что мирные рыбы, находясь в стае, скорее находят скопления кормовых организмов и интенсивнее питаются, чем хищные. Стайное поведение некоторых хищников облегчает им поимку добычи, так как они могут оттеснить ее от обычных укрытий, окружить, лишив возможности спастись бегством.

Приспособительное значение имеет стая и при миграциях. Как уже указывалось, биоэлектрические поля отдельных рыб в стае суммируются, и образуется единое биоэлектрическое поле стаи, благодаря которому стая ориентируется в пространстве и находит необходимые для данного периода места обитания.

Знание закономерностей образования стай, их распада, передвижения, реакции на орудия лова имеет важное значение для организации эффективного промысла.

Скопление—это огромная масса рыбы, представляющая со-

бой ряд стай, которые могут сливаться или быть обособленными. Состав рыб в скоплениях часто бывает разнокачественным.

Скопления бывают нерестовые, нагульные, миграционные и зимовальные.

Огромные зимовальные скопления образует, например, хамса в Черном море. Такие скопления хамсы обычно малоподвижны. При переходе из одного района в другой скопление распадается на отдельные косяки, которые после прекращения движения сливаются снова.

Нерестовые скопления образуются на местах размножения и состоят в основном из половозрелых особей, например скопления сельди, трески или мойвы у берегов Норвегии.

Нагульные скопления образуются на местах откорма рыб. Они могут состоять из рыб разных видов и разного возраста. Примером могут служить нагульные скопления атлантической сельди в Норвежском море.

Миграционные скопления возникают на путях движения рыб на нерест, нагул или зимовку, например скопления азовской хамсы,двигающейся из Азовского моря в Черное на зимовку.

Колонии— это временные защитные группировки рыб, обычно состоящие из особей одного пола. Они образуются на местах размножения для защиты кладок икры от врагов. Колонии известны у косатки-скрипуна, панцирных американских сомов (*Logicariidae*) и др.

Внутривидовой паразитизм, являющийся одним из проявлений многогранных взаимоотношений у рыб, наблюдается у глубоководных удильщиков, крошечные самцы которых прирастают к телу самки и питаются через ее кровеносную систему (см. рис. 69).

Важное значение в жизни рыб имеют внутривидовые пищевые взаимоотношения. Путем ряда приспособлений достигаются ослабление напряженности внутривидовых пищевых отношений и обеспечение популяции пищей. В частности, ослабление внутривидовых противоречий из-за пищи связано с такими приспособлениями, как наличие у ряда видов нескольких генераций молоди в течение года, образующихся в результате порционного нереста, из-за расхождения в составе пищи на разных этапах развития у молоди и взрослых рыб, у самцов и самок (см. «Питание»). Кроме того, обычно в условиях плохой обеспеченности пищей наблюдается расширение спектра питания рыб, а в условиях хорошей обеспеченности — сужение.

Приспособлением к условиям откорма взрослых рыб является характер их роста. У многих рыб при ухудшении условий питания наблюдается замедление темпа роста, что ведет к более позднему созреванию, а следовательно, сокращению численности стада в соответствии с кормовой базой. Ускорение роста и созревания рыб в молодом возрасте происходит при улучшенных условиях откорма.

Более рациональное использование кормовых ресурсов обеспечивается также и тем, что у некоторых видов наблюдается большая

гибель самцов после нереста (лососи, бычки), так как на восстановление жизненных функций одного старого самца затрачивалось бы больше корма, чем на рост двух молодых.

Приспособлением к сохранению популяции при неблагоприятных условиях питания является также образование карликовых форм, для которых характерно сильное замедление роста и созревание при небольших размерах (карликовые самцы лососей, мелкий карась в некоторых водоемах и др.).

У некоторых хищных рыб (треска, навага, корюшка, щука, речной окунь) при недостатке корма сокращение численности достигается переходом на питание собственной молодью (каннибализм). Щуке, речному окуню и другим рыбам каннибализм позволяет жить даже в таких водоемах, где нет другой рыбы.

Межвидовые взаимоотношения у рыб. Межвидовые взаимоотношения у рыб довольно разнообразны и проявляются в форме пищевой конкуренции, хищника и жертвы, мирного сожительства, паразитизма и др.

Межвидовые связи рыб лучше всего рассматривать на примере фаунистических комплексов. Фаунистический комплекс — это группа видов, связанных общностью своего географического происхождения, т. е. развитием в одной географической зоне, к абиотическим и биотическим условиям которой они приспособились.

Основные фаунистические комплексы пресноводной и солоноватоводной
ихтиофауны СССР (Никольский, 1953)

Бореальный предгорный (хариус, речной голянь и др.)

Бореальный равнинный (щука, карась, окунь, ерш, плотва и др.)

Арктический пресноводный (сиги, нельма, лосось, налим и др.)

Арктический морской (камбалы, рогатка, колюшки и др.)

Понтокаспийский пресноводный (лещ, красноперка, жерех и др.)

Понтокаспийский морской (сельдь, бычки, морской судак и др.)

Третичный равнинный пресноводный (сазан, вьюн и др.)

Переднеазиатский (храмуля, быстрянки, гольца и др.)

Нагорноазиатский (маринка, гольца, османы и др.)

Туркестанский равнинный (лжелопатоносы, щуковидный жерех, остролючка, гольца и др.)

Индоевропейский (змееголов, косатки и др.)

Китайский равнинный (амур, верхогляд, колючий горчак, востробрюшка)

Межвидовые взаимоотношения у рыб одного фаунистического комплекса прежде всего характеризуются ослаблением пищевой конкуренции (особенно у взрослых рыб) путем расхождения спектров питания и мест кормления. Конкуренция наблюдается в основном из-за второстепенных кормовых объектов. Так, например, в р. Или балхашская маринка питается растительной пищей, а илийская — хищник. Молодь илийской маринки кормится выше по течению, чем балхашской.

Однако ихтиофауна отдельных водоемов, в том числе и рек, обычно слагается из разных фаунистических комплексов, которые вступают в определенные взаимоотношения. Но и в этом случае наблюдается приспособление к ослаблению пищевой конкуренции. В реке, например, снижение пищевой конкуренции достигается тем, что разные фаунистические комплексы занимают в основном

разные участки реки. Так, в Амударье нагорно-азиатский комплекс занимает верховье, переднеазиатский и индоафриканский — предгорье, туркестанский — равнинное течение, а понтокаспийский — нижнее течение.

Обостренные пищевые отношения между различными фаунистическими комплексами возникают в местах их соприкосновения и существуют из-за основных кормовых объектов. Так, основными фаунистическими комплексами в Амударье являются туркестанский и понтокаспийский. Аральский жерех конкурирует в питании со щуковидным жерехом из-за чехони и остролучки, сом — с большим лжелопатоносом из-за молоди усача и гольцов, а гольцы — с молодькой усача из-за личинок хирономид (рис. 50).

Характер размножения видов, относящихся к одному фаунистическому комплексу, их плодовитость, наличие гнезд также яв-

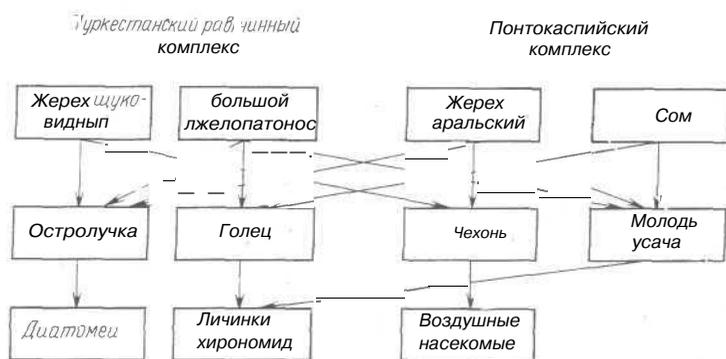


Рис. 50. Пищевые взаимоотношения рыб различных фаунистических комплексов (по Никольскому).

ляются приспособлением к условиям определенной географической зоны и к хищникам. Например, рыбы понтокаспийского фаунистического комплекса мечут икру на растительность (лещ, красноперка, линь и др.), а многие рыбы, входящие в китайский фаунистический комплекс, откладывают икру в толщу воды и в раковины моллюсков, что связано с определенным водным режимом рек этой географической зоны. Так, в Амуре наблюдается два паводка (весенний и летний), и колебания уровней достигают значительной величины. Пелагическая икра проходит свое развитие, сплывая с током воды, что обеспечивает ей лучшую выживаемость по сравнению с икрой, отложенной на растительность.

Взаимоотношения хищника и жертвы привели к выработке у хищников разнообразных приспособлений для добывания пищи — сильных зубов, способности к быстрому передвижению, хорошему обонянию и зрению и т. д., а у потенциальной жертвы появились шипы, колючки, часто снабженные ядовитыми железами. У иглобрюха, например, имеется особый мешок, представляющий со-

бой вырост желудка, который при опасности раздувается, превращая рыбу в своеобразный шар и делая ее недоступной для хищника.

Сложность взаимоотношений хищника и жертвы возрастает потому, что, истребляя разные виды, хищники влияют на межвидовые отношения. Например, в Веселовское водохранилище был вселен судак, который стал питаться в основном мелкими рыбами, конкурирующими в питании с лещом и сазаном. И если до вселения судака на долю леща и сазана приходилось всего 18% улова, а на мелочь — 36%, то после акклиматизации судака соотношение уловов изменилось: более 70% улова составили лещ и сазан, 14% — судак, а мелочь — всего около 3%.

Формы сожительства у рыб различны, это мирное сожительство (комменсализм, симбиоз) и паразитизм.

Примером комменсализма (нахлебничества) могут служить взаимоотношения акул с рыбой-прилипалой и рыбой-лоцманом. Используя преобразованный в присоску передний спинной плавник для прикрепления к телу акулы, прилипала следует вместе с ней и отделяется только для того, чтобы съесть остатки пищи.

Рыбы-лоцманы плывут рядом с акулой и при приближении к добыче бросаются вперед, как бы указывая направление к ней, а затем также поедают пищевые остатки.

Симбиоз (сожительство полезное для обоих видов) наблюдается, например, у рыб-чистильщиков с их «клиентами» (рис.51).

Кожа и жабры рыб, особенно в тропической области, часто поражаются эктопаразитами, грибковыми и бактериальными заболеваниями. Избавиться от них помогают рыбы-санитары, или чистильщики. Известно около 25 видов таких рыб; к ним относятся в основном мелкие окунеобразные рыбы коралловых рифов: губановые, рыбы-бабочки и др. Эти рыбы ярко окрашены и хорошо заметны. Они внимательно осматривают тело «клиента», забираются в рот и жаберную полость, выщипывая паразитов, обкусывая кусочки омертвевшей ткани, снимая грибковый налет. Рыба «клиент» никогда не поедает «чистильщика». Такая санитарная обработка рыб производится в определенных местах, где нередко скапливаются рыбы, нуждающиеся в такой помощи. Один чистильщик за 1 ч может обработать до 50 «клиентов». Исчезновение рыб-чистильщиков приводит к возрастанию степени поражения грибковыми заболеваниями обитающих здесь рыб (Оммани, 1975).

Межвидовой паразитизм у рыб встречается сравнительно редко. Так, например, паразитируют на рыбах миксины и миноги, но наиболее яркими паразитами являются маленькие сомики (дли-

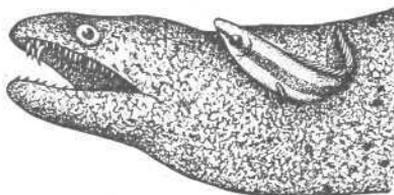


Рис. 51. Радужный губан исцеляет хищную мурену (по Оммани).

ной до 9 см) из семейства ванделлиевых (*Trichomycteridae*), обитающие в водоемах Южной Америки, прогрызающие кожу крупных рыб и питающиеся их кровью. Сомик-стегофил паразитирует в жаберной полости крупных сомов и других рыб, где он удерживается при помощи присоски. Сомик-ванделлия паразитирует в мочеполовых протоках крупных рыб, удерживаясь там при помощи шипов жаберной крышки, а также может проникать в мочеполовую систему купающихся людей.

Взаимоотношения рыб с другими животными и растениями. У рыб существуют тесные связи не только между собой, но и с другими водными животными, как беспозвоночными, так и позвоночными, а также с растениями, бактериями и вирусами.

Многие заболевания рыб имеют бактериальную или вирусную природу. Вирусными заболеваниями являются краснуха и инфекционная водянка у карпов, бактериальными — фурункулез и др. Известны случаи массовой гибели карпа в прудовых хозяйствах и сазана в ряде водоемов (оз. Балхаш и др.) от краснухи, судачка в Южном Каспии от фурункулеза.

Некоторые рыбы, в частности белый толстолобик, наряду с фитопланктоном используют в пищу бактерии в виде бактериальной пленки. Бактерии служат пищей для беспозвоночных.

Светящиеся органы некоторых рыб включают в себя особые бактерии, которые светятся при контакте с кислородом.

Водоросли и высшие растения, выделяя кислород и поглощая углекислый газ, создают благоприятные условия для жизни рыб. Многие рыбы используют растительность как субстрат при откладывании икры (лещ, сазан, вобла, тихоокеанская сельдь и др.). Есть рыбы, которые сооружают гнезда из кусочков растительности (колюшка трехиглая). В зоне макрофитов обитают многие кормовые организмы, а также некоторые рыбы, использующие их для укрытия. Ряд рыб используют плавающие водоросли для откладывания икры (сайра).

Водоросли и высшие растения являются объектами питания растительноядных рыб. Фитопланктоном питаются белый толстолобик, перуанский анчоус, перифитоном, который состоит в основном из нитчатых водорослей, подуст, макрофитами — белый амур, красноперка. Некоторые растения (пузырчатка) питаются личинками рыб.

Из низших растений некоторые грибы вызывают у рыб серьезные заболевания, например бранхиомикоз, или жаберную гниль, и сапролегнию. Сапролегния развивается на икре, ослабленных рыбах, в ранках и разрушает ткани. Эти заболевания иногда приводят к массовой гибели рыб в пресных водоемах.

Бурное развитие одноклеточных водорослей — динофлагеллят, известное под названием «красное цветение», возникает в некоторых районах Мирового океана в жаркое время и в результате выделяемых ими токсинов может привести к массовой гибели рыб.

Чрезмерное развитие фитопланктона и макрофитов ухудшает

кислородный режим водоемов, нарушает равномерное прогревание воды, мешает отлову рыбы.

Молодь почти всех рыб на ранних этапах развития питается простейшими (Protozoa), в основном инфузориями. Однако среди простейших есть немало паразитов, наносящих существенный ущерб рыбному хозяйству.

Паразиты из жгутиковых (Flagellata) поселяются на коже, в кишечнике, крови. На коже паразитирует *Costia nasatrix*, в крови — *Trypanosoma*.

Корненожки (Rhizopoda) поражают органы пищеварения и выделения.

Из споровиков (Sporozoa) *Mухobolus* паразитирует на коже, вызывая вздутия и язвы. Кишечными паразитами являются кокцидии, а *Lentospora* поражает мозг и хрящевые части скелета, вызывая массовую гибель форелей в прудовых хозяйствах.

Паразитическими инфузориями (Ciliata) являются *Chilodone-lla* и *Ichthyophthirius*, поражающие жабры и кожу и вызывающие массовую гибель рыб.

Кишечнополостные (Coelenterata) лишь в небольшой степени используются рыбами для питания. Только кораллы поедаются некоторыми рыбами и являются убежищем для них. Известно немало примеров сожительства кишечнополостных с рыбами. Так, молодь трески, пикши и других рыб укрывается от хищников под куполом крупной арктической медузы *Cyanea capillata* и объедает остатки пищи с ее щупалец. Среди щупалец гигантских морских анемонов живут рыбки рода *Amphiprion*.

Некоторые кишечнополостные (гидра, медузы, гребневики) являются хищниками и уничтожают личинок и молодь рыб. Многие из кишечнополостных являются серьезными конкурентами в питании рыб, уничтожая огромное количество зоопланктона, например калянуса — основного компонента питания сельди в Баренцевом море. В Азовском море в связи с повышением солености в последние годы наблюдается массовое развитие медуз, активно выедающих планктон и являющихся большим конкурентом промысловых рыб.

Среди кишечнополостных есть и паразитические формы, например *Polypodium*, поражающий гонады осетровых рыб.

Черви (Vermes) круглые, малощетинковые и многощетинковые имеют важное значение в пище рыб.

Из малощетинковых червей энхитреусом (*Enchytraeus albidus*) кормят молодь некоторых рыб на рыбоводных заводах. Многощетинковый червь nereis (*Nereis succinea*), которым в Азовском море питаются многие рыбы, акклиматизированный в Каспийском море, также стал важным кормовым объектом для осетровых, бычков, воблы и др.

В то же время многие черви и особенно ленточные, а также моногенетические и дигенетические сосальщики, скребни и круглые черви являются паразитами, и почти все рыбы в той или иной степени заражены ими.

Круглые черви (Nematoda) паразитируют в самых различных органах — кишечнике, плавательном пузыре, брюшине, мускулатуре. Хищные рыбы заражаются ими, поедая мирных.

Моногенетические сосальщики (Monogenea) паразитируют в основном на жабрах и коже рыб. В результате поражения сосальщиком *Nitzschia* наблюдалась массовая гибель сельди у берегов Канады и шипа в Аральском море. В основном на жабрах карпа и других карповых рыб паразитирует *Dactylogyrus vastator*.

Дигенетические сосальщики (Trematoda) поражают главным образом внутренние органы (кишечник, почки, мочевой пузырь, мозг, кровеносную систему) рыб. Развитие у них происходит с одним или двумя промежуточными хозяевами.

Ленточные черви (Cestoidea) оказывают наибольшее отрицательное воздействие на рыб. К ним относится ремнец, или лигула (*Ligula intestinalis*), поражающий плотву, леща и других мирных рыб.

Скребни (*Acanthocephala*) паразитируют в кишечнике.

Пиявки (Hirudinea) высасывают кровь из рыб, являются переносчиками паразитических простейших и др.

Моллюски (Mollusca) играют важную роль в питании многих видов рыб — плотвы, воблы, русского осетра, бычков, камбал и др. Так, для плотвы и ее подвидов характерен широкий спектр питания, однако пищей, стимулирующей ее рост, являются моллюски (рис. 52).

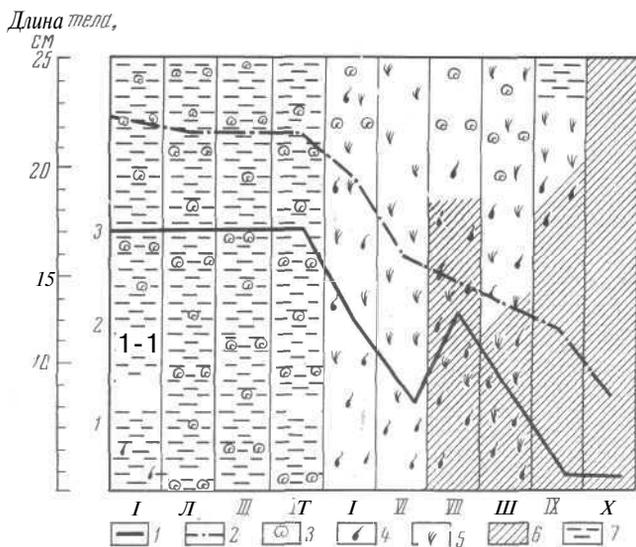


Рис. 52. Характер питания, темп роста и промысловое значение разных подвидов и популяций вида *Rutilus rutilus* (Желтенкова): I — Аральское море; II — Азовское море; III — Северный Каспий; IV — Шешинский залив Балтийского моря; V — оз. Сартлан; VI — оз. Мюнгель; VII — оз. Чаны; VIII — оз. Селигер; IX — оз. Бисерово; X — оз. Штраусс; 1 — промысловое значение; 2 — длина пятгодовников; 3 — моллюски (в донной фауне); 4 — личинки насекомых; 5 — растения; 6 — планктонные ракообразные; 7 — моллюски (в пище *R. rutilus*).

На рис. 52 промысловое значение отдельных популяций плотвы и ее подвидов указано в баллах. Наиболее высокий балл 3 означает, что рыба имеет большое промысловое значение и вывозится за пределы водоема. Балл 2 означает, что плотва составляет основу уловов данного водоема, но состоит в основном из мелких рыб. Балл 1 означает, что плотва играет второстепенную роль в промысле, а балл 0 — промысла этой рыбы нет. В Азовском, Каспийском, Аральском морях и в Щецинском заливе Балтийского моря основу донной фауны составляют моллюски, и именно они являются основной пищей тарани, воблы и плотвы, что способствует высокому темпу роста этих рыб.

В мантийную полость двустворчатого моллюска *Anodonta* горчаки откладывают икру.

В то же время головоногие моллюски, кальмары и каракатицы поедают рыб и в том числе промысловых. Личинки двустворчатых моллюсков *Unio* и *Anodonta* ПЛОХИДИИ паразитируют на жабрах и плавниках рыб.

Ракообразные (Crustacea) имеют наибольшее значение в питании рыб. Преимущественно ракообразными питается подавляющее большинство мелких пелагических рыб — сельдевых, анчоусовых, скумбриевых и др. Океаническая сельдь, например, питается в основном каланусом (*Calanus finmarchicus*) и черноглазками (*Euphausiacea*). В молодом возрасте почти все рыбы, в том числе и хищники потребляют ракообразных (табл. 9).

Таблица 9

Возрастные изменения состава пищи камбалы в Балтийском море (в % по массе) (Желтенкова)

Пищевые организмы	Длина камбалы, см			
	до 5	до 10	15—20	30
Копеподы	60	—	—	—
Мизиды	—	90	—	—
Гаммариды	—	—	60	—
Моллюски	—	—	—	100

Наряду с огромным кормовым значением ракообразных для рыб некоторые из них приносят существенный вред рыбному хозяйству. К ним относятся представители отрядов веслоногих (*Copepoda*), жаброхвостых (*Branchiura*) и листоногих (*Phyllopora*) ракообразных.

Из веслоногих циклопы, например, нападают на личинок рыб и повреждают их. В некоторые годы на оз. Байкал сильное развитие циклопов в планктоне влечет за собой уменьшение численности эпишуры — основного кормового объекта байкальского омуля. *Ergasilus sieboldi* паразитирует на жабрах рыб и вызывает в прудовых хозяйствах массовую гибель рыб. Представитель жаброхвостых карпоед *Argulus foliaceus* также является одним из серьезных паразитов рыб. Он присасывается к коже рыбы, ослабляет

ее, что иногда приводит к массовой гибели молоди. Существенный вред молоди рыб наносят листоногие раки (щитни и др.), являющиеся пищевыми конкурентами и нападающие на мальков рыб. Кроме того, взрыхляя ил, они сильно взмучивают воду, что приводит к загрязнению жабр и массовой гибели мальков.

Некоторые ракообразные являются промежуточными хозяевами ремнеца, широкого лентеца и др., выполняя роль переносчиков глистных инвазий (веслоногие рачки).

Насекомые (Insecta) и их личинки, особенно хирономид, ручейников, стрекоз и поденок, являются важными пищевыми объектами пресноводных и солоноватоводных рыб. Немалую роль в питании некоторых рыб имеют воздушные насекомые. Так, в питании форели в конце лета и осенью упавшие в воду воздушные насекомые составляют около 93%. Некоторые насекомые (водяные жуки и клопы) являются конкурентами рыб в питании, а многие из них, например различные плавунцы (Dytiscidae), водяные клопы—гладыш (Notonecta), водяной скорпион (Nepa) — уничтожают икру и молодь рыб. Жук-плавунец и водяной скорпион в нерестовых прудах уничтожают молодь, а гладыш нападает и на небольших взрослых рыб. Жук-плавунец, например, может в день съесть до 8 четырехдневных рыбок. Мальков рыб поедают также крупные стрекозы.

Иглокожие (Echinodermata) используются некоторыми рыбами в пищу (например, пестрой зубаткой в Баренцевом море), а небольшая рыбка карапус (Carapus), обитающая в Средиземном море, почти в течение всей жизни живет в полости тела голотурии, питаясь на одной из стадий своего развития гонадами и водными легкими хозяина. Это сожительство не приносит вреда голотурии, поврежденные органы которой быстро восстанавливаются. Многие иглокожие, например морские звезды, морские ежи, поедая донных беспозвоночных, являются пищевыми конкурентами, а в ряде случаев и хищниками.

Земноводные (Amphibia) употребляются в пищу змееголовом, форелеокунем, сомом, щукой и др. В свою очередь лягушки уничтожают икру и молодь промысловых рыб.

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

Некоторые **птицы** (Aves) поедают в водоемах головастиков, лягушек и их икру, вредных насекомых, а их экскременты являются удобрением. Нередко в прудовых хозяйствах совместно выращивают карпа и уток. В то же время многочисленные рыбоядные птицы (гагары, поганки, бакланы, пеликаны, цапли, чайки и др.) уничтожают большое количество взрослой рыбы и молоди. Так, у берегов Перу бакланы ежегодно съедают около 3 млн. т анчоуса. Кроме того, являясь окончательными хозяевами некоторых опасных для рыб паразитических червей, рыбоядные птицы способствуют распространению ряда заболеваний, например, лигулеза.

Некоторые рыбы (хариус, щука, сом, гольцы, таймень и др.)

употребляют в пищу мелких наземных млекопитающих (Mammalia) — мышей и землероек. На крупных млекопитающих может нападать небольшая хищная рыба — пиранья, обитающая в реках Бразилии. Большое количество рыбы уничтожают киты и ластоногие. Например, дельфины в Черном море поедают хамсу, шпрота, мерланга, ставриду, барабулю. В пище усатых китов также часто встречается рыба (мойва, сельдь, анчоусы и др.), но основу их пищевого рациона составляют ракообразные, являющиеся кормом для рыб. Морские котики, например, в северной части Тихого океана ежегодно поедают более 2 млн. т рыбы.

Как показано, поведение рыб и их уловы зависят как от абиотических, так и биотических факторов. Поэтому изучение влияния этих факторов на рыб должно стать основой для организации рационального рыбного хозяйства и эффективности прогнозов.

Зная условия существования рыб, можно управлять биологическими процессами во внутренних водоемах, особенно в прудовых хозяйствах, повышать их рыбопродуктивность. В прудовых хозяйствах это достигается путем проведения профилактических и лечебных мероприятий против болезней и паразитов, повышения кормности водоемов за счет внесения удобрений, наиболее полного использования кормовой базы путем выращивания поликультуры. В водохранилищах и внутренних морях повышение рыбопродуктивности может быть достигнуто за счет акклиматизации рыб и водных беспозвоночных.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РЫБ

Животных каждого класса по местообитанию и отношению к окружающим условиям обычно делят на экологические, или биологические, группы. В настоящее время существует немало таких биологических классификаций рыб. Чаще всего классифицируют рыб по отношению к солености и месту обитания, выделяя следующие экологические группы: пресноводных, проходных, солоноватоводных и морских рыб.

Пресноводные, или жилые, или туводные, рыбы, как правило, всю жизнь проводят в пресной воде. Известно около 8,3 тыс. видов пресноводных рыб. Среди них выделяют реофильных, обитающих в текучей воде (форель, подуст, хариус, маринка), лимнофильных, предпочитающих стоячую воду озер и прудов (карась, линь, красноперка), и общепресноводных, обитающих как в стоячей, так и в текучей воде (сибирский осетр, щука, окунь, плотва, густера, синец). Некоторые из пресноводных рыб заходят в солоноватые воды (густера, белоглазка, синец).

Проходных рыб, в отдельные периоды обитающих то в морской, то в пресной воде, насчитывается 125—130 видов. Большинство из них нагуливаются в море, а для размножения заходят в реки: лососевые (семга, кета, горбуша и др.), осетровые (русский осетр, севрюга, белуга, шип) и др. Их называют трофически морскими рыбами. Очень немногие виды, например речной угорь, на-

гуливаются в реках, а для размножения уходят в море. Их называют трофически пресноводными. Некоторые проходные рыбы (русский осетр, нерка, чавыча) имеют и жилые формы.

Солоноватоводные рыбы обитают в воде пониженной солености. Их разделяют на полупроходных и собственно солоноватоводных. Полупроходные рыбы нагуливаются в солоноватых предустьевых районах морей, а для размножения заходят в низовья рек (вобла, лещ, сазан, судак, сом). Эти рыбы зимуют на ямах в низовьях рек. Собственно солоноватоводные рыбы постоянно живут в солоноватой воде лиманов, предустьевых пространств, в наших внутренних морях, например в Каспийском, Азовском. Такими рыбами являются бычок-кругляк, морской судак, большеглазый пузанок, бражниковские сельди и др.

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

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

Эпипелагические рыбы обитают в верхних слоях пелагиали открытого океана. Нижней границей обитания этих рыб является слой температурного скачка, положение которого в разных районах Мирового океана различно и находится на глубине около 200 м. К постоянным обитателям эпипелагиали относятся гигантская и синяя акулы, летучие рыбы, полосатый, длинноперый, желтоперый и большеглазый тунцы, меч-рыба, луна-рыба и др. Фауна эпипелагиали неоднородна. В этом биотопе встречаются прибрежные пелагические рыбы, которые здесь проводят лишь определенное время (тихоокеанские лососи, атлантическая сельдь) и некоторые глубоководные рыбы, совершающие вертикальные миграции и также проводящие определенную часть жизненного цикла в эпипелагиали (карликовая акула). В эпипелагиали насчитывается около 260 видов.

Глубоководные рыбы населяют склон и ложе океана, а также толщу воды от нижней границы эпипелагиали до почти максимальных, известных в настоящее время глубин 11 тыс. м. Общее количество глубоководных рыб составляет около 2 тыс. видов, но на глубине более 6 тыс. м пока известно не более 10—15 видов.

Условия обитания глубоководных рыб довольно своеобразны. На большие глубины не проникает свет, здесь нет растительности, для них характерны низкие, но весьма постоянные температуры воды (0—3,5° С), высокая соленость. В связи со слабой освещенностью или полным отсутствием света глубоководные рыбы или имеют огромные глаза (морской окунь), или слепы.

Одной из особенностей глубоководной фауны является наличие

большого количества светящихся организмов. Около 45% видов рыб, обитающих на больших глубинах, обладают органами свечения (рис. 53)..

Среди глубоководных рыб выделяют с одной стороны, донных и придонных, с другой — пелагических. На дне и у дна обитают долгохвостовые, бротулевые, моровые, солнечниковые и др.

Многие рыбы глубоководной пелагиали обитают в широком диапазоне глубин, отдавая предпочтение определенным горизонтам воды. В зависимости от глубины обитания их делят на мезопела-

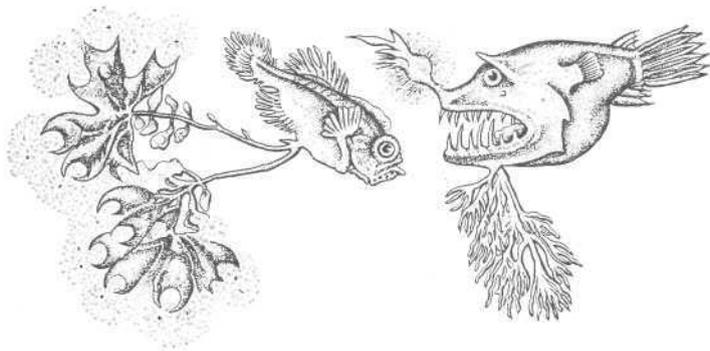


Рис. 53. Глубоководные рыбы.

гических, обитающих до глубины 500—700 м, батипелагических (до 2000—3000 м), абиссопелагических (более 3000 м) и абиссальных, живущих на дне глубоких впадин.

К мезопелагическим рыбам относятся некоторые гоностомовые (*Gonostomidae*), светящиеся анчоусы (*Myctophidae*) и др. Батипелагическими являются меланоновые, некоторые долгохвостовые, глубоководные удильщики и др. К абиссопелагическим относятся некоторые циклотоны (*Gonostomidae*).

Ряд глубоководных рыб, например долгохвостовые, лемонема (из моровых), угольная рыба, палтусы, имеют промысловое значение, а многие из них являются перспективными объектами глубоководного промысла: солнечниковые (*Zeidae*), бериксовые (*Berycidae*), строматеевые (*Stromateidae*), моровые (*Moridae*), светящиеся анчоусы (*Myctophidae*) и др.

РОСТ И ВОЗРАСТ РЫБ

Размеры рыб. Размеры тела рыб различаются весьма существенно. Так, некоторые представители океанических акул (например, китовая акула) достигают длины более 20 м. и массы 15 т. Гигантская акула достигает длины 15 м и массы 4 т. Значительные размеры характерны и для белой акулы — длина около 10 м и масса более 3 т. Отличаются большими размерами и некоторые скаты. Так, например, ширина диска морского дьявола, или манты, со-

ставляет около 7 м, масса — 2 т. Из промысловых рыб внутренних водоемов нашей страны наиболее крупные рыбы — белуга и калуга, длина которых иногда превышает 4 м, масса — 1 т. Известны случаи поимки белуг длиной 9 м и массой около 2 т. Пресноводные сомы достигают длины 5 м и массы 300 кг.

В то же время встречаются крошечные бычки в озерах Филиппинских островов, достигающие половой зрелости при длине тела 10—11 мм. Это самые мелкие позвоночные в мире. К отряду карпообразных относится другая небольшая рыбка — гетерандрия, самцы которой не превышают длины 2 см. Масса обыкновенной шиндлерии, относящейся к отряду окунеобразных и обитающей в прибрежных водах Тихого и Индийского океанов, не превышает 8 мг при длине тела 2,5 см. Это самая маленькая масса среди всех позвоночных животных. Одним из наиболее мелких представителей ихтиофауны СССР является каспийский бычок Берга, который становится половозрелым при длине тела 21 мм, причем максимальная длина не превышает 31 мм.

Среди представителей морской ихтиофауны крупных рыб больше, чем среди пресноводной.

Рост рыб. Под ростом рыбы подразумевают увеличение ее длины (или массы) с каждым годом жизни.

Одной из особенностей рыб по сравнению с теплокровными животными является постоянный рост, не прекращающийся в течение всей жизни. У высших животных (млекопитающих и птиц) рост почти прекращается вскоре после достижения половой зрелости, в то время как у рыб к этому времени замедляется (но не прекращается) темп линейного роста, а прирост массы нередко даже возрастает. Примером может служить жерех нижней Волги, наступление половой зрелости у которого происходит в возрасте 3—4 лет.

Возраст, лет	1	2	3	4	5	6	7
Длина, см	11,7	23,3	34,4	40,9	47,8	53,6	59,0
Прирост, см	11,7	И,6	11,1	6,5	6,9	5,8	5,4

Наиболее значительное замедление темпа роста происходит у рыб с достижением половой зрелости и первым нерестом. Так, например, каспийский пузанок впервые созревает при длине тела 17—19 см в возрасте 2—5 лет, причем быстрорастущие особи созревают раньше медленнорастущих (рис. 54).

Темп роста рыб одной и той же популяции, а тем самым и время наступления половой зрелости могут существенно изменяться под влиянием абиотических и биотических факторов, например гидрологического режима, кормовых условий, численности поколений и т. д. Иногда темп роста в год, предшествующий первому нересту, также замедляется (например, у черноспинки).

У большинства рыб самцы растут медленнее самок. Так, среднегодовые приросты длины самок азовской (донской) чехони в нерестовой популяции в 1965—1967 гг. превышали таковые самцов в 1,5—2 раза.

Возраст, лет	2—4	5—8	9—13
Прирост самок	1,9	1,6	0,9
самцов	1,1	0,8	0,6

Рост рыб в течение года неравномерен. Наиболее быстрый темп роста рыб характерен для периода интенсивного питания их, что для большинства обитателей северного и южного полушарий соответствует теплomu периоду года. Наиболее медленно растет или почти полностью прекращает рост рыба в период гидрологической зимы.

Однако такая закономерность свойственна не всем рыбам. Например, основной рост азовского судака происходит осенью, что объясняется умеренными температурными условиями этого сезона, а также особенностями поведения и физиологии судака в этот сезон. Весной почти при такой же температуре судак растет плохо, что обусловлено более активным поведением и интенсивным обменом веществ. Основная часть получаемой с пищей энергии расходуется на поддержание жизнедеятельности судака. Летом рост рыб снижается из-за высоких температур, а также заморозов. Зимой рост судака продолжается, так как низкие температуры не препятствуют росту его, причем малоподвижный образ его жизни в это время значительно благоприятствует его росту (Бойко, Макаров, Кукарина, 1975) (рис. 55).

Влияние на рост рыб различных факторов. Значительное влияние на скорость роста рыб оказывают условия внешней среды: температура, освещенность, газовый и прежде всего кислородный режим, плотность населения водоема, количество и доступность корма и др.

Каждой рыбе и ее физиологическому состоянию свойственны оптимальные температуры, при которых наиболее интенсивно происходит процесс обмена веществ и, как следствие, быстрый рост. Наибольшее значение для роста рыб имеют количество корма, его доступность и условия питания. Рост рыб одного и того же вида в различных водоемах, отдельных его популяций и даже различных поколений одной и той же популяции нередко значительно различается. Это объясняется различием в периодах откорма из-за климатических условий, количества и качества пищи, численности популяции и отдельных поколений и др. Примером может служить лещ, который в северных районах Европы растет намного хуже, чем на юге, где период питания более продолжительный.

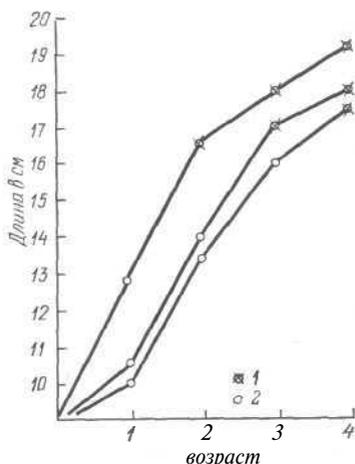


Рис. 54. Рост четырехгодовалых пузанков в зависимости от возраста первого икротематия (Замахаяев):

1 — нерест; 2 — возраст, лет.

Возраст, лет	1	2	3	4	5	6	7	8
Длина леща, Нижняя Волга (Дементьева), см	7,5	13,2	19,2	24,3	28,2	31,3	33,9	35,7
Длина леща, оз. Туусула (Финляндия) (Никольский), см	3,0	5,3	7,6	9,8	12,3	14,7	17,4	19,8

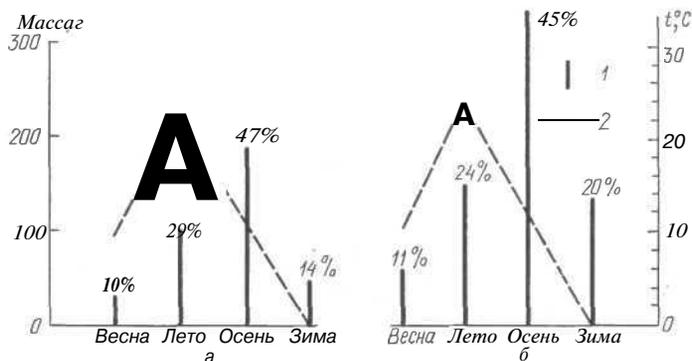


Рис. 55. Распределение по сезону годового прироста массы судака (Бойко, Макаров, Кукарина):
 а — в Таганрогском заливе; б — в Азовском море; 1 — прирост массы за сезон (в г и %), средний 1+–6+; 2 — средняя за сезон температура воды.

Сазан, вселенный в оз. Балхаш, растет здесь намного хуже, чем в других бассейнах (Никольский).

Возраст, лет	1	2	3	4	5
Длина сазана оз. Балхаш	8,8	16,0	21,0	25,0	28,0
Азовское море	13,0	25,5	34,9	41,0	45,5

Причиной замедленного роста сазана в оз. Балхаш являются плохие кормовые условия.

Темп роста сайки, или полярной тресочки, в Баренцевом море лучше, чем в Карском (табл. 10).

Таблица 10

Темп роста сайки в 1970 г. (Печеник и др.)

Возраст, лет	Баренцево море		Карское море	
	длина, см	прирост, см	длина, см	прирост, см
1	8,0	—	6,9	—
2	13,2	5,2	10,9	4,0
3	17,1	3,9	13,9	3,0
4	20,5	3,4	16,3	2,4
5	23,9	3,4	19,8	3,5
6	26,2	2,3	22,1	2,3
7	27,7	1,5	—	—

Весьма существенно отличается темп роста леща в Азовском и Каспийском морях, так как кормовые ресурсы в Азовском море лучше (табл. 11) (Земская).

Таблица 11

Темп роста леща в Азовском и Каспийском морях (в см)

Возраст, лет	Азовское море	Каспийское море	Возраст, лет	Азовское море	Каспийское море
1	9,5	7,3	5	35,0	33,2
2	18,9	16,2	6	39,3	36,0
3	25,5	25,3	7	41,7	29,3
4	30,7	29,5	8	43,2	40,5

В то же время темп роста рыб в одном и том же водоеме может существенно изменяться в зависимости от многих факторов и прежде всего в результате изменения гидрологических условий, количества и качества пищи, а также численности популяции или отдельных поколений рыб. Так, масса отдельных поколений донской чехони, вылавливаемых в 1920, 1941—1950 и 1965—1967 гг., существенно различалась (рис. 56).

Примером резкого изменения темпа роста в связи с изменением условий обитания и характера питания может служить атлантический лосось, или семга. Первые годы жизни семга проводит в реке, где питается в основном личинками насекомых и растет очень медленно. Скотившись в море после 2—3-летнего, реже 4—5-летнего пребывания в реке и перейдя на питание рыбой, семга резко увеличивает свой рост (Берг).

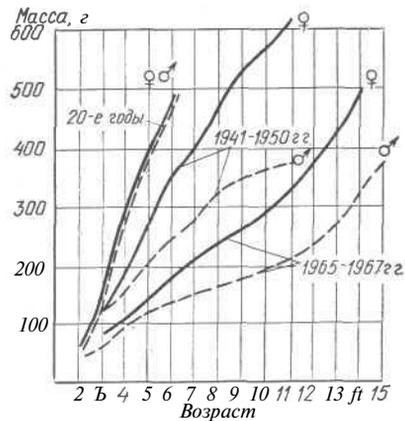


Рис 56 Рост чехони

Период жизни	Речной				Морской		
	1	2	3	4	5	6	7
Возраст, лет	1	2	3	4	5	6	7
Длина, см	7	11	15	37	64	81	101
Масса, г	6	16	36	1370	3850	6600	9150

Различие в размерах у близких форм нередко зависит от масштабов водоема, в котором они обитают, а следовательно, и от протяженности миграций. Так, треска и сельдь Северной Атлантики достигают длины соответственно 80 и 40 см, в то время как предельная длина беломорской трески и сельди не превышает 60 и 30 см. Морской проходной лосось крупнее озерного проходно-

го лосося (длина семги до 1,5 м, озерного лосося до 1 м). Караси в больших водоемах и прудах обычно значительно крупнее обитателей небольших прудов.

Промысел, уменьшая численность популяции, создает лучшие условия для откорма невыловленных рыб, приводя к увеличению темпа роста и ускорению полового созревания. Перенаселение водоемов рыбой приводит к снижению темпа ее роста.

Хорошим примером, показывающим воздействие на рост численности популяции (Бойко), могут служить данные табл. 12.

Таблица 12

Средняя длина ископаемого и современного судака
разного возраста (в см)

Возраст, лет	Хазарские отложения Нижнего Дона (по Лебеву)	Донской судак, 1952—1958 гг. (по Бойко)
3	—	40,4
4	—	46,9
5	37,5	53,5
6	43,5	59,8
7	45,0	64,0

Как уже упоминалось, с наступлением половой зрелости рост рыбы замедляется. На скорость роста влияют различные заболевания, а также глистные инвазии.

Продолжительность жизни рыб. Продолжительность жизни рыб весьма различна. Некоторые представители отряда карпообразных, обитающие в небольших пресных водоемах Африки и Южной Америки, (нотобранхии — *Nothobranchius*, афиосемионы — *Aphyosemion*, цинолебии — *Synolebias*) живут всего несколько месяцев, достигая половой зрелости уже на 2—3-м месяце жизни. В жаркий период года водоемы пересыхают, рыбы погибают, а отложенная икра сохраняет жизнеспособность.

Для большинства небольших по размерам рыб также характерен короткий жизненный цикл. Звездчатая пуголовка, например, *Benthophilus stellatus* (Sauvage) живет всего один год. Анчоус (хамса), азовская тюлька, трехглая колюшка и многие другие рыбы живут 2—3 года. У тихоокеанских лососей жизнь заканчивается после первого нереста — у горбуши это происходит в возрасте 1+, кеты и кижуча — в возрасте 3+ ÷ 4+.

Долгожителями являются некоторые представители осетровых (белуги и калуги), живущие до 100 лет, щука, сазан, сом, палтус, достигающие возраста 30 лет и более, и др.

Под влиянием многих факторов и особенно интенсивного промысла рыбы не достигают (или очень редко достигают) своего предельного возраста. Поэтому популяции рыб, не облавливаемых промыслом, включают большое количество старших возрастных групп.

Методы определения возраста рыб. Впервые на возможность определения возраста рыб по концентрическим линиям чешуи, соответствующим числу прожитых лет, указал еще в 1684 г. А. Левенгук. Позднее многие ученые также указывали на возможность определения таким образом возраста рыб. В 1898 г. немецкий ихтиолог С. Гоффбауер описал структуру чешуи карпа и указал на возможность определения возраста по образующимся на чешуе годовым кольцам.

Однако только с начала XX столетия в связи с развитием промысловых исследований определение возраста становится необходимым для решения научных и практических задач рыбного хозяйства. Первым русским ихтиологом, который широко применил этот метод для определения возраста рыб, был Е. К. Суворов, определивший в 1909—1910 гг. возраст балтийской камбалы, салаки и кильки. В 1911 г. была опубликована методическая работа И. Н. Арнольда «К вопросу об определении возраста рыб», обеспечившая развитие отечественных исследований. Особенно много сделали для создания, совершенствования и применения методики определения возраста и роста рыб в СССР Г. Н. Монастырский, А. В. Морозов, А. А. Майорова, Н. Л. Чугунов, Е. Г. Бойко, К. Г. Дойников, Н. И. Чугунова.

Определение возраста рыб по чешуе. Определение возраста производится по костной чешуе, характерной для костистых рыб. Плакоидная и ганоидная чешуя для этой цели непригодна. Для определения возраста используют покровный слой чешуи (строение чешуи см. в разделе «Кожа и ее производные»).

Как уже указывалось, на покровном слое чешуи образуются склериты, или валики. Ширина склеритов и расстояние между ними оказывается то широким (в периоды интенсивного роста рыбы), то суженным (в период медленного роста). Таким образом, на чешуе образуются широкие и узкие зоны роста, соответствующие в северном и южном полушариях теплым (интенсивный рост) и холодным (замедленный рост) периодам года. Внешняя граница сближенных склеритов — суженной зоны роста — рассматривается как годовое кольцо (рис. 57). У большинства рыб годовое кольцо образуется весной, однако у азов-

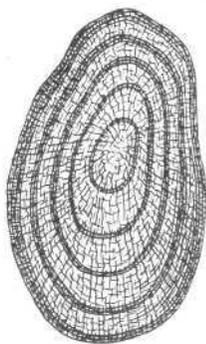


Рис. 57. Годовые кольца на чешуе трески.

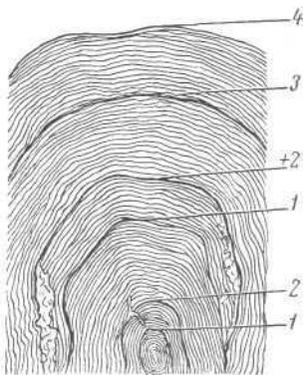


Рис. 58. Нерестовые отметки на чешуе семги.

ского судака, например, оно формируется во второй половине лета, у взрослого аральского леща — осенью.

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

Некоторым рыбам и прежде всего сельдевым характерно неконцентрическое

расположение склеритов, носящих у этих рыб название стрий. Стрии располагаются под углом к краям чешуи и не распространяются на заднюю ее часть. Годовые кольца у сельдевых имеют вид в проходящем свете белых и в отраженном свете темных концентрических линий, отделяющих зоны роста отдельных лет.

Кроме годовых колец на чешуе рыб иногда наблюдаются и другие кольца, образующиеся в результате некоторых жизненных этапов. Так, могут образовываться нерестовые отметки (или кольца), мальковые кольца, речные и морские зоны роста (например, у семги), миграционные кольца и другие так называемые дополнительные кольца.

Нерестовые отметки образуются в результате частичного разрушения чешуи во время нереста и последующего ее восстановления. Нерестовые отметки хорошо видны на чешуе атлантических лососей (рис. 58), каспийских и азово-черноморских сельдей и некоторых других рыб. По нерестовым кольцам можно установить время (возраст) наступления половой зрелости, число нерестов, а также их периодичность.

Мальковые кольца образуются на чешуе, не имеющей годового кольца, т. е. на первом году жизни, в период резко изменяющихся условий обитания молоди, например при скате молоди из рек в море (вобла, лещ и др.), переходе от обитания в прибрежных водах к жизни в открытых участках моря (Сазово-черноморская сельдь), переходе с пелагического образа жизни на придонный (черноморская султанка). Эти кольца обычно менее отчетливы, чем годовые. Изучая чешую мальков перед зимовкой, можно установить наличие или отсутствие малькового кольца.

У проходных рыб (атлантических лососей) на чешуе наблюдаются речные и морские зоны роста, образующиеся в речные и морские периоды жизни, отражающие продолжительность обитания и скорость роста этих рыб в реке и море.

Миграционные кольца могут образовываться у некоторых рыб в период миграций. Если такие кольца появляются на первом году жизни, то они относятся к мальковым.

Добавочные кольца образуются в результате воздействия факторов среды (резкое изменение условий обитания, питания и др.), в связи с чем их появление не носит устойчивого ежегодного характера. Добавочные кольца обычно не столь отчетливо выражены, как годовые, нередко имеют вид полуколец или кольца с разрывами.

Изучая (в случае их наличия) дополнительные кольца, можно получить информацию о возрасте и размерах рыбы при наступлении половой зрелости, числе нерестов, условиях обитания в различные годы, т. е. довольно подробные данные о жизни рыбы.

В отдельных случаях кольца на чешуе образуются в результате механического нарушения положения чешуи в кармане кожи, и их в таком случае называют кольцами смещения (рис. 59).

Следует учитывать, что чешуе рыбы свойственно восстанавливаться, когда на месте выпавшей образуется новая чешуйка, центральная часть которой, однако, не будет повторять структуру чешуи, существующей с первых этапов

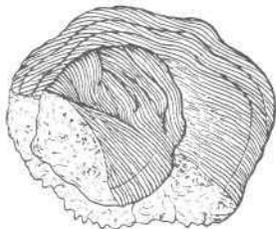


Рис. 59. Кольцо смещения на чешуе каспийского пузанка.

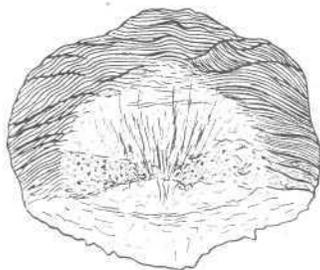


Рис. 60. Регенерированная чешуя сельди.

жизни рыбы. Центральная часть такой обновленной чешуи по размеру примерно равна таковой ранее выпавшей чешуйки или не имеет склеритов (стрий), или их расположение носит хаотический характер, и соответственно в ее пределах нет годичных колец. Такие чешуйки называются регенерированными, непригодными для определения возраста рыбы (рис. 60).

Методика определения возраста рыб по чешуе разработана довольно хорошо, но и теперь в отдельных случаях возникают сомнения в правильности таких определений. Нередко бывает сложно различить годовые и добавочные кольца, вычленив сближенные годовые кольца у медленно растущих рыб, заметить годовые кольца у особей старших возрастных групп и т. д. Осложняет процесс определения возраста и то, что у некоторых рыб число колец не соответствует количеству прожитых рыбой лет. Например, у речного угря закладка чешуи происходит на 3-м, 4-м или даже 5-м году жизни. В этих случаях может облегчить или уточнить определение возраста использование костей и отолитов.

Определение возраста рыб по костям и отолитам. На костях и отолитах у рыб, как и на чешуе, образуются наслоения, соответствующие годовым циклам жизни. Широкие слои образуются во время интенсивного роста рыбы, узкие — замедленного роста. Узкий слой принимают за годовое кольцо.

Годовые кольца бывают хорошо заметными на различных костях (костях жаберной крышки, большой покровной кости плечевого пояса — клеитруме, позвонках, уростиле, гипурале, челюстной кости, срезах жестких и мягких лучей плавников), на известковых образованиях в ушной капсуле — отолитах, или слуховых камешках. Для обнаружения годовых колец кости (или их спилы) просматривают под небольшим (5—10) увеличением.

У осетровых, сомов, акул и других бесчешуйных рыб возраст определяют по шлифам спилов твердого луча грудного плавника — маргинале (рис. 61). Этот метод применим и для крупных рыб с чешуей.

Возраст мелких рыб (тюльки, хамсы, шпрота и др.), а также особей старших возрастных групп рыб, например трески, удобнее определять по отолитам, так как чешуя у этих рыб или очень мелкая или годовые кольца на чешуе плохо различимы. При определении возраста отолиты можно просматривать под лупой или микроскопом без предварительной обработки (в основном плоские и некрупные отолиты у сельдевых, многих камбал, судака и др.) или после обработки (крупные отолиты трески и др.). Предварительная обработка заключается в подготовке шлифов в виде пластинок с тем, чтобы сделать отолиты более тонкими и прозрачными пластинками. Кроме того, их разламывают пополам и полируют поперечный разлом. (В первом случае пластинки просматривают в проходящем или отраженном свете, разлом — только в отраженном).

Для того чтобы быть убежденным в правильности определения возраста, следует одновременно пользоваться несколькими методами.

Методика определения возраста рыб по спилам плавников описана Е. Г. Бойко, по чешуе — Н. И. Чугнуовой.

Возрастные группы. Совокупность рыб одного возраста образует возрастную группу, которая может состоять из мальков, сеголетков, годовиков, двухлетков, двухгодовиков и т. д.

Сеголеток — рыба данного года рождения во второй половине лета, которая обозначается знаком 0. В первой половине года ее называют мальком.

Годовик — перезимовавший сеголеток в первой половине календарного года, который обозначается 1.

Двухлеток — рыба, прожившая два вегетационных периода, т. е. годовик, доживший до второй половины лета или до осени, который обозначается 1+.

Двухгодовик — перезимовавший двухлеток в первой половине календарного года, который обозначается 2.

Трехлеток — двухгодовик во второй половине лета, который обозначается 2+ и т. д.

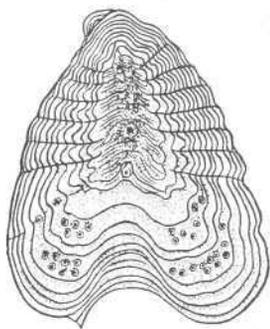


Рис. 61. Спил первого луча грудного плавника серврюги.

Возрастной состав популяции. Одной из основных задач при определении возраста рыб является установление как возрастной структуры всей облавливаемой популяции, так и возрастного состава улова, характеризующихся соотношением в них возрастных групп рыб. На основании анализа средних проб из уловов промысловых или исследовательских орудий лова устанавливают возрастную состав популяции или уловов. Существует два метода определения возрастного состава рыб.

Метод Петерсена. Норвежский исследователь Петерсен на основе анализа размерного распределения рыб в улове предложил выделять возрастные группы рыб, различающиеся своими размерами. Суммарной кривой длин рыб в улове (Петерсен изучал камбал) обычно свойственно несколько вершин, каждая из которых соответствует группе рыб определенного возраста. Это позволяет оценить возрастную состав всего улова.

Однако этот метод оказался не всегда приемлемым, так как размерная кривая многих видов рыб и особенно особей старших возрастных групп не приобретает многовершинный характер. Размерные ряды рыб соседних возрастов часто заходят друг за друга и сглаживают суммарную кривую их графического изображения.

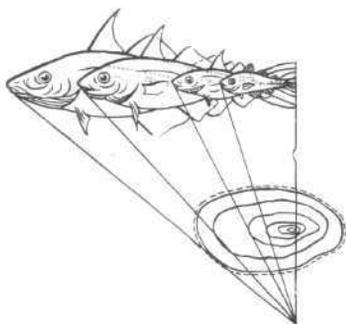


Рис. 62. Зависимость между скоростью роста рыбы и ее чешуи (по Оммани).

Этот метод успешно может быть применен для определения возрастного состава рыб с четко различающимися своими размерами возрастными группами, а также для выделения сеголетков и годовиков у большинства рыб.

Метод прямого определения возраста рыб. По результатам непосредственного определения возраста рыб (по чешуе, костям или отолитам) устанавливают процентное соотношение возрастных групп в пробе и переносят эти данные на весь улов, из которого взята проба. Для оценки возрастного состава уловов за месяц, сезон или за год может быть рассчитан средний возрастной состав на основании проб, взятых в течение данного периода, при использовании метода, предложенного А. В. Морозовым и А. А. Майоровой.

Методы вычисления темпа роста. Большое значение для разработки научных основ рационального рыбного хозяйства имеют статистические данные как о многолетнем, так и о сезонном линейном и весовом росте рыб, которые можно определить путем измерения и взвешивания разновозрастных групп рыб, а также путем обратного расчисления темпа роста. Сопоставление размеров рыб разного возраста, пойманных в одно и то же время, приводит к представлению о сезонных и ежегодных приростах, скорости роста, замедлении или усилении роста в отдельные периоды жизни и годы и т. д. Для того чтобы узнать рост данной рыбы в предыдущие годы ее жизни, применяется метод обратного расчисления роста рыб норвежского ученого Эйнара Леа. Э. Леа обратил внимание на соотношение между длиной сельди и размерами ее чешуи и показал, что чешуя с возрастом увеличивается прямо пропорционально длине рыбы, и для этой зависимости справедливо соотношение $l_n/k = V_n/V$, откуда

$$l_n = l(V_n/V),$$

где l — длина рыбы в момент поимки; V — длина чешуи от центра до ее края, V_n — длина чешуи от центра до кольца n ; l_n — искомая длина рыбы во время образования кольца n (рис. 62).

Имея исходные данные анализа чешуи (костей или отолитов), вычислив по приведенной формуле линейный размер рыбы для каждого года ее жизни, можно установить ежегодные приросты ее тела. Для этого из рассчитанной длины рыбы для года жизни, в отношении которого желают определить прирост l_n , вычитают длину, свойственную ей в предыдущем году l_{n-1} , и получают величину прироста l . Таким образом, l_1 — прирост за первый год жизни равняется l_1 — вычисленной длине за первый год жизни, а $t_2 = l_2 - l_1$; $t_3 = l_3 - l_2$ и т. д.

Средние расчисленные длины (в см) сайки по возрастным группам (по данным Печеника и др.) приведены ниже.

Возраст, лет	3	4	5	6	7
Длина					
самок	17,86	20,90	24,17	26,70	29,33
самцов	17,87	20,95	23,41	25,78	28,85
Прирост					
самок	—	3,04	3,27	2,53	2,63
самцов	—	3,08	2,46	2,37	3,07

Для ускорения процесса вычисления роста разработаны специальные приборы. Один из них, предложенный Э. Леа, известен под названием доски Леа. В нем используется принцип теоремы подобия прямоугольных треугольников. Доска Леа была усовершенствована Г. Н. Монастырским. В дальнейшем были сконструированы более удобные и точные приборы для этих целей: Ю. Г. Алевым угловой масштаб, В. Л. Брюзгиным окуляр-масштаб, Г. Н. Монастырским логарифмический прибор.

Метод обратного расчисления темпа роста по чешуе, предложенный Э. Леа, широко распространен, однако был в дальнейшем несколько видоизменен. Английский ихтиолог Роза Ли обратила внимание на более низкие показатели, получаемые при обратном расчислении длины для первых годов жизни рыб, по сравнению с действительно наблюдаемыми. Это различие тем больше, чем старше используемая для определения возраста рыба. Это явление получило название «феномен Розы Ли». Одной из причин его может быть сжатие чешуи по мере ее роста или роста рыбы, так как медленнорастущие особи позднее достигают половой зрелости и обычно дольше живут, чем быстрорастущие. По мнению Ли, пропорциональны друг другу не размеры, а только приросты чешуи и длины рыбы. Основная причина, нарушающая пропорциональность между длиной рыбы и чешуи, заключается в том, что чешуя на теле малька закладывается лишь по достижении им некоторой длины и поэтому первоначальный рост тела на чешуе не представлен. На основании этого в формулу Леа Ли предлагает включить величину a , соответствующую длине рыбы в момент закладки у нее чешуи. После введения поправки Ли формула Леа приобретает вид $(l_n - a)/(l - a) = Vn/V$, откуда $l_n = V_n(l - a)/V + a$.

Дальнейшие исследования метода Леа принадлежат английскому математику К. Шериф, которая пришла к заключению 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 способу наименьших квадратов.

Г. Н. Монастырский также установил, что зависимость между ростом рыбы и чешуи не всегда является прямо пропорциональной, поэтому в ряде случаев пользоваться методом прямолинейной зависимости для вычисления роста рыб нельзя. Он пришел к выводу, что зависимость между длиной рыбы и чешуи выражается 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 логарифмов.

Отсюда Г. Н. Монастырский заключает, что приросты логарифмов длины чешуи пропорциональны приростам логарифмов длины рыбы, и на основе этого предлагает для обратных расчислений роста особый прибор — логарифмические шкалы, при помощи которого можно вычислять рост при наличии криволинейной зависимости между длиной рыбы и ее чешуи.

Дальнейшие работы Ф. И. Вовка показали, что зависимость между длиной рыбы и размерами чешуи всегда изменяется с ростом рыбы криволинейно. Связь между ростом рыбы и чешуи специфична для каждого вида. Даже для одного вида, но из разных водоемов она будет различна. Имея точную, раз установленную для данного вида корреляционную зависимость, ее необходимо

использовать в качестве основы для расчисления роста. Корреляционная зависимость находится графически. На основе измерений чешуи и длины рыбы составляют специальные шкалы-номограммы, по которым затем проводят расчисление роста рыбы.

Знание возраста и особенности роста рыбы является в настоящее время необходимым условием при изучении биологии рыб, оценке их численности и состояния запасов, прогнозировании уловов, установлении хозяйственной ценности отдельных видов.

Определение размеров рыбы, по достижении которых начинается замедление темпов весового прироста, является важным показателем при разработке рациональных методов рыболовства и рыбоводства. Старые крупные рыбы используют корм в основном на поддержание жизненных функций, а не на увеличение длины и массы. Поэтому в рациональном рыбном хозяйстве должны быть определены размерные и возрастные группы каждого вида, наиболее целесообразные для промыслового использования.

ПИТАНИЕ

Характеристика питания. Каждый вид рыбы питается определенными кормовыми организмами. Состав пищи характеризуется спектром питания — процентным отношением массы того или иного кормового объекта к массе всего пищевого комка. По характеру питания рыб делят на хищных и мирных.

Хищные рыбы (лососи, треска, щука, сом) питаются в основном рыбой и в меньшей степени другой пищей.

Среди мирных рыб выделяют бентофагов, планктофагов и растительноядных. Среди бентофагов есть ракоеды (бычок-песочник), червееды и мотылееды (стерлядь), моллюскоеды (вобла, зубатка). Планктофагами являются океанические сельди, ряпушки, шемая, сайка и др. К группе растительноядных рыб относятся микрофитофаги (белый толстолобик), макрофитофаги (белый амур, красноперка) и детритофаги, куда входят собственно детритофаги (кефали) и перифитофаги (подуст).

Естественно, что такое деление условно, так как рыбы, отнесенные к той или иной группе, нередко потребляют и другую пищу. Многие рыбы питаются смешанной пищей. Карп, например, — всеядная рыба. Он поедает как растительную, так и животную пищу. Белый толстолобик помимо фитопланктона потребляет бактериопланктон, которого много в рыбоводных прудах. Около 80% всех бактерий в планктоне находится в виде крупных агрегатов (хлопьев, пленки), и толстолобик способен задерживать их жаберным аппаратом. Небольшие агрегаты задерживаются наджаберным органом.

При отыскивании добычи рыбы пользуются разными органами чувств. Планктофаги (сельди, молодь трески и сайды), а также дневные стайные хищники (ставрида, пеламида, тунцы) обнаруживают добычу в основном при помощи органов зрения, пресноводные дневные хищники (щука, окунь) — органов зрения и боковой линии, придонные хищники, питающиеся в сумерках и в темноте (налимы, речной угорь, скаты, сом, белуга), — органов обоняния, боковой линии, органов вкуса; донные хищники-засадчики

(камбала-калкан, морской черт) — органов зрения и боковой линии, в меньшей степени органов обоняния и вкуса; бентофаги (сазан) — при помощи органов осязания и вкуса.

Хищные рыбы по-разному добывают пищу. Одни, например, подстерегают добычу у дна (сом, звездочет), другие — в толще воды (щука), а третьи являются активнодвигающимися пелагическими хищниками (акулы, тунцы).

Большинство хищных рыб заглатывают рыбу целиком с головы. Некоторые хищники (пиранья, хищные акулы) откусывают куски от жертвы. Планктофаги плавают с открытым ртом, и кормовые организмы вместе с водой поступают в их жаберную полость, где отфильтровываются многочисленными жаберными тычинками. У многих бентосоядных рыб рот выдвижной, позволяющий обнаруживать и всасывать находящиеся в грунте беспозвоночных (карповые).

Избирательная способность в питании. Рыбы обладают элективной (избирательной) способностью в питании, отдавая предпочтение определенным объектам. В связи с этим А. А. Шорыгин предложил различать пищу у рыб по предпочтению и по фактическому значению.

По предпочтению пища бывает излюбленной, заменяющей и вынужденной, что можно определить на основе вычисления индекса избирания и экспериментального исследования. Излюбленная пища состоит из 2—6 видов организмов, составляющих 50—70% массы пищевого комка, заменяющая — из 5—6 видов. (15—30% массы пищевого комка), 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 по фактическому значению вызвано тем, что зачастую излюбленная пища не доминирует в пищевом комке, т. е. не является главной, а основу его составляет заменяющая пища. Например, у воibly в пищевом комке преобладают моллюски, следовательно, эта пища для нее является главной, а между тем излюбленная пища для нее — ракообразные (корифиды, мизиды), но они более подвижны и менее доступны. У трески излюбленной пищей являются мойва и сельдь, заменяющей — ракообразные, вынужденной — гребневики.

А. А. Шорыгин для установления индекса избирания пищи предложил формулу

$$I_i = r_i / P_i,$$

где r_i — процентное значение организма в пище; P_i — процент этого же организма (или группы) в природном сообществе (планктоне, бентосе, нектоне).

Для бентосоядных рыб процент объектов питания в природном сообществе устанавливаются при помощи анализа проб, взятых со дна дночерпателем, для планктоноядных — планктонной сетью, для хищных — тралом. Если рыба ест все подряд, то индекс из-

бирания равен 1, если выбирает организм, то индекс избирания более 1, а если избегает, то индекс избирания менее 1 (табл. 13).

Таблица 13

Индекс избирания пищи лещом (Комарова)

Водоем	Объекты питания		
	черви	моллюски	ракообразные
Азовское море	7,7	0,20	2,2
Северный Каспий	6,2	0,20	13,6
Аральское море	0,3	0,13	27,0

Лещ в Азовском море предпочитает червей и ракообразных, в Аральском — только ракообразных. Во всех указанных морях он избегает моллюсков.

А. С. Константинов при вычислении индекса избирания брал отношение разности процентных значений компонентов в пище и кормовой базе ($r_i - P_i$) к значению в кормовой базе (P_i)

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

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

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

Однако следует иметь в виду, что рыбы очень пластичны в выборе пищи и могут потреблять все, что им доступно. В пищевом рационе пикши например, зарегистрировано более 300 видов беспозвоночных и рыб, но наибольшее значение имеют 40—50 видов.

Состав пищи рыб не остается постоянным в течение жизни, а изменяется в зависимости от возраста, места обитания, физиологического состояния, а также сезона и доступности объектов питания.

Возрастные изменения в питании. Молодь рыб переходит на внешнее питание не сразу после выклева. Сельдевые, карповые, окуневые и другие рыбы, в икре которых имеется небольшой объем питательных веществ, начинают питаться уже через несколько дней после выхода из икринки, а лососи — через несколько недель, но еще до того, как полностью израсходуется желток. Промежуток времени, когда молодь питается одновременно остатками желтка и внешней пищей, называется периодом смешанного питания.

Молодь подавляющего большинства рыб на начальных стадиях развития обычно питается простейшими, затем мелкими ракообразными, а потом переходит на питание свойственными ей объектами. Так, например, молодь белого толстолобика питается зоопланктоном, а взрослые особи — фитопланктоном. Личинки щуки питаются циклопами и дафниями, мальки длиной 1,2—1,5 см начинают поедать личинок карповых, а по достижении ими длины

тела 5—6 см полностью переходят на питание молодью рыб. Молодь речного окуня длиной около 8 см питается в основном зоопланктоном, а более крупные особи переходят на питание бентосом. Рыбы длиной более 10 см начинают питаться рыбой, значение которой по мере их роста увеличивается (табл. 14).

Таблица 14

Значение различных объектов питания у окуня (по Лещевой)

Длина тела, мм	Встречаемость, %		Длина тела, мм	Встречаемость, %	
	беспозво- ночные	рыба		беспозво- ночные	рыба
40—99	100	—	130—139	21	79
100—109	88	12	140—149	8	92
110—119	68	32	150—159	6	94
120—129	30	70	160 и более	—	100

При недостатке объектов питания для щуки, окуня и других хищных рыб характерен каннибализм — поедание особей своего вида.

Локальные изменения в питании. В разных частях одного большого водоема, а тем более в разных водоемах состав кормовых организмов для рыб неодинаков. Поэтому у рыб, обладающих большой пищевой пластичностью, наблюдаются локальные изменения в питании, являющиеся приспособлением к условиям существования. Значительные различия в составе пищи в зависимости от районов обитания характерны для многих рыб. У бычка-кругляка в Северном Каспии ракообразные в пище составляют 29%, в Среднем Каспии — 6—7%, в Южном Каспии (Красноводский залив) — всего 1%, а доля потребляемой ими рыбы соответственно 3,2; 14,6 и 58,0%. Камбала-калкан в северо-восточной части Черного моря питается в основном пелагическими рыбами, когда они концентрируются в придонных слоях, а в северо-западной части — придонными обитателями — бычками, пикшей и др. У балтийской трески в Рижском и Гданьском заливах в пище преобладает рыба, в районе Клайпеды — мизиды, в районе о-ва Саарема — полихеты, а в районе о-ва Борнхольм — морской таракан. Плотва в оз. Штраусс питается исключительно планктонными ракообразными, в оз. Сартлан — растительностью, в Щецинском заливе Балтийского моря — моллюсками (см. рис. 52).

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, а также физиологическим состоянием рыбы. Например, черноморская скумбрия летом питается ракообразными, весной и осенью — мелкими рыбами. Минтай в период ранневесеннего нереста не питается, а после него интенсивно откармливается корюшкой и мойвой. Летом интенсивность его

питания уменьшается, и основными объектами питания становятся ракообразные. Треска в Баренцевом море весной питается в основном мойвой, летом — капшаксом (эуфаузидами), осенью — сайкой, собственной молодь и бентосом, а зимой включает в ассортимент своего питания сельдь. Пикша в Баренцевом море весной питается мелкой рыбой, икрой мойвы и сельди, а летом и осенью — донными животными. У форели в январе в пище преобладают гаммариды, в марте — личинки хирономид, в июне — личинки ручейников, в августе и сентябре — воздушные насекомые, в ноябре — водяной ослик.

Состав пищи изменяется и в преднерестовый период. С развитием гонад, заполняющих большую часть брюшной полости, рыбы переходят на более калорийную пищу. Например, каспийская вобла в этот период вместо моллюсков начинает питаться ракообразными.

Суточный ритм питания. Ритм питания рыб зависит от доступности кормовых организмов, их размера, калорийности, способа разыскывания, а также времени суток и др. Хищные рыбы, питающиеся крупной добычей, одновременно заглатывают много пищи, и период ее переваривания у них весьма длителен (до 3 сут и более). Взрослый окунь и щука питаются круглосуточно, днем подстерегая добычу, а в сумерки гоняясь за ней, но наиболее интенсивный откорм (жор) у них происходит утром и вечером. Днем эти рыбы почти не питаются, потому что добыча рыб-планктофагов с увеличением освещенности, когда они образуют оборонительные стаи затруднена. Треска наиболее активна в сумерки и ночью, причем мойвой она наиболее интенсивно питается в период восхода и захода солнца, а нерестящейся песчанкой, которая все время держится у дна, — в сумерки и ночью. Суточного ритма у трески при питании бентосом не наблюдается. Днем она прекращает преследование подвижной добычи.

Мирные рыбы питаются понемногу, но часто, принимая пищу через 4—6 ч.

Интенсивность питания. Показателями интенсивности питания рыб являются наполнение пищеварительного тракта, а также суточный и годовой рацион. Визуально определение степени наполнения пищеварительного тракта пищей производится по пятибалльной шкале: 0 — пусто, 1 — единично, 2 — малое наполнение, 3 — среднее наполнение, 4 — много пищи (пищеварительный тракт полный), 5 — масса (пищеварительный тракт растянут).

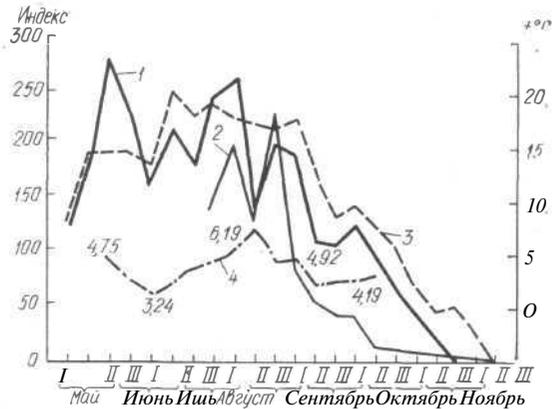
Количественным выражением интенсивности питания рыб являются общий и частный индексы наполнения желудка и кишечника. Общий индекс наполнения — это отношение массы всего пищевого комка к массе рыбы, частный индекс наполнения — отношение массы одного компонента (например, дрейссены) или группы (например, моллюсков) к массе рыбы. Индексы можно выражать в процентах, однако, чтобы они не были дробными, их принято увеличивать в 10 000 раз и выражать в проделах (‰).

Интенсивность питания рыб зависит от ряда факторов — видовой принадлежности, пола, длины тела, физиологического состояния, а также температуры воды, сезона, времени суток, калорийности доступности пищи и др. (рис. 63).

Рыбы живут в определенном диапазоне температур, и для каждого вида характерны свои оптимальные температуры, при которых они питаются наиболее интенсивно. Так, например, ручьевая форель начинает питаться при 2° С, наиболее интенсивно питается

Рис. 63. Изменение индекса наполнения кишечника карпа и сазана из лимана Сухого (Азовское море) в зависимости от температуры и солености (Теплова):

1 — индекс наполнения кишечника сеголетков сазана; 2 — индекс наполнения кишечника двухлетков гибрида; 3 — температура воды; 4 — соленость.



при 12—14° С, а при 19° С совсем не принимает пищу. Наибольшая интенсивность питания карпа наблюдается при температуре 20—27° С, при 18—22° С рацион его уменьшается в 1,5 раза, а при 15—17° С — в 2,5—4,0 раза. При температуре ниже 4° С и выше 30° С карп не питается.

Многие рыбы питаются как в теплый период года, так и зимой (щука, окунь, налим). Некоторые арктические (сайка) и антарктические (широколобик) рыбы обитают и питаются при весьма низкой температуре (до минус 1,9° С).

В периоды, характеризующиеся пониженной температурой воды, интенсивность питания рыб уменьшается или они совсем перестают питаться, а их жизнеспособность в этот период обеспечивается за счет накопленного к этому времени большого количества жира. Так, сазан, лещ, сом, судак в Волго-Каспийском районе зимой залегают в ямах и находятся в состоянии оцепенения (зимняя спячка) с половины октября до апреля. Они не питаются. Тепло их покрывается толстым слоем слизи, дыхание и обмен веществ замедляются.

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

Рыбы способны выдерживать длительное голодание. Например, карась может не питаться в течение 8 мес, теряя 73 массы. Проход-

ные лососи в период нерестовых миграций и нереста, длящихся иногда по несколько месяцев, не питаются совсем. Озимая семга не питается в реке в течение года и более. Развитие половых желез у рыб в зимний или миграционный период происходит за счет накопленного жира.

Суточный и годовой рационы. Под суточным рационом понимают количество пищи, съедаемое рыбой за 1 сут, и выражают его в процентах от массы тела. Зная суточный рацион, интенсивность питания по месяцам, можно определить годовое потребление пищи.

Существует несколько способов определения суточного рациона рыб: метод прямого учета съеденной пищи, метод балансовых опытов по азоту, респирационный метод и др. Однако все они весьма трудоемки.

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

$$D = A(2i/n),$$

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

В зависимости от характера питания рыбы в эту формулу вносят поправки. Скорость переваривания пищи определяют по наибольшему спадам в питании, для чего нужно наблюдать за суточным ходом питания.

Суточный рацион зависит от образа жизни, возраста рыбы, а также температуры воды, калорийности пищи и других факторов. Чем подвижнее рыба и больше энергии она затрачивает на добычу пищи, тем больше величина суточного рациона. Хищные рыбы, питаясь калорийной пищей, потребляют ее немного. У судака и речного окуня в периоды максимальной активности питания суточный рацион достигает 5,5% массы тела и снижается до 0,5% в другие сезоны. Между тем суточный рацион воблы при питании ракообразными составляет 17%, моллюсками — 28,4% массы тела.

У мелких рыб суточное потребление пищи больше, чем у крупных. Из взрослых рыб наибольшая величина суточного рациона наблюдается у верховки, в отдельные периоды достигающая 29,3%. Суточный рацион у годовиков карпа составляет 6—8%, у двухлетков — 2%.

Потребности в пище на единицу массы по мере роста рыбы уменьшаются. Очень высок суточный рацион у молодежи. У 9-дневных мальков бычка-кругляка в Азовском море он составлял 32%, у осетра и карпа — 100% массы тела. Суточный рацион сеголетков судака в низовьях Дона при увеличении массы тела с 2,1 до 59,5 г уменьшился с 23,8 до 9,4% (табл. 15).

Большое влияние на потребление пищи оказывает температура воды. У карпа, например, суточный рацион при повышении температуры воды резко возрастает (рис. 64).

Суточный рацион сеголетков судака в низовьях Дона (по Брызгуновой)

Дата	$t, ^\circ\text{C}$	Средняя масса, г	Суточный рацион, %
1970 г.			
июнь	21	2,1	23,8
июль	25	6,9	17,4
август	23	18,3	13,1
Сентябрь 1972 г.	13	59,5	9,4

Суточное потребление пищи меняется и в зависимости от упитанности. Рыбы низкой упитанности потребляют пищи больше по сравнению с хорошо упитанными (табл. 16).

Годовой рацион — это количество пищи, съеденное рыбой за год. Его выражают как отношение массы пищи, съеденной рыбой за год, к массе рыбы или в процентах от массы рыбы. Годовой рацион показывает, во сколько раз количество потребленной пищи больше массы рыбы. Годовой рацион, как и суточный, в значительной степени зависит от калорийности пищи и у хищников минимальный (табл. 17).

Интенсивность питания рыб в течение года неодинакова. Например, щука и окунь в отличие от других хищных рыб (сома, жереха) питаются в течение всего года. Щука за холодный период (с октября по апрель) потребляет до 30% годового рациона. Основной откорм ее происходит в мае и сентябре — октябре (рис. 65). Окунь интенсивно питается весной (40% годового рациона) и летом (30%). Осенью интенсивность питания его снижается до 10%, а зимой возрастает до 20%. Сом, один из наиболее теплолюбивых видов, в дель-

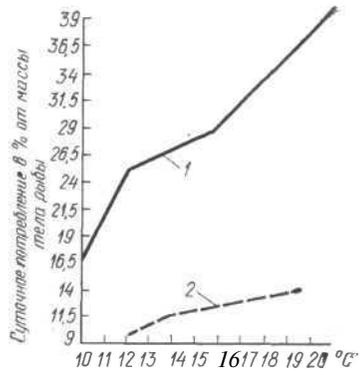


Рис. 64. Изменение величины суточного потребления корма (*Ch. thummi*) карпом в зависимости от температуры воды (Карзинкин):

потребление корма:
1 — сеголетком; 2 — годовиком.

Таблица 16

Влияние упитанности на величину потребления пищи молодью севрюги (по Карзинкину)

Начальная упитанность	Коэффициент упитанности	Всего за 19 сут съедено % от массы тела
Хорошая	0,22	83,9
Средняя	0,20	106,7
Ниже средней	0,16	225,4

Годовой рацион некоторых видов рыб

Вид рыбы	Годовой рацион	Район	Автор
Сом	1,7—2,1*	Дельта Волги	Фортунатова
Судак	2,02—2,39	» »	»
Щука	3,41—3,44	» »	»
Лещ	15,0	Азовское море	Желтенкова
Рыбец	16,0	» »	»
Осетр	16,0	» »	»
Бьчки	21,0	» »	»
Тарань	23,0	» »	»

* Первая цифра за 1948—1949 г., вторая — за 1945—1950 г.

те Волги прекращает питаться уже при температуре 5°C (с ноября до середины апреля) и в течение 5,5 мес не потребляет пищи. Наиболее интенсивно сом и судак откармливаются весной. Судак около 60% всего годового рациона потребляет весной, 15% — летом, 22% — осенью и только 3% — зимой.

Годовой рацион может значительно меняться по годам в зависимости от условий обитания. Так, в дельте Волги годовой рацион сома и щуки в 1971 г. увеличился почти вдвое по сравнению с 1970 г., что было связано с условиями их откорма, зависящими от различий в уровнях паводков. В годы с низким паводком (1971 г.) доступность пищи увеличивается и потребление ее значительно возрастает (табл. 18).

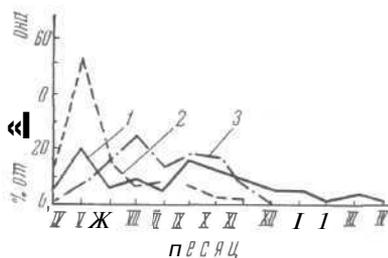


Рис. 65. Годовой ритм питания хищных рыб в нижней зоне дельты Волги (по Фортунатовой): 1 — щука; 2 — сом; 3 — жерех.

Таблица 18

Изменение годового рациона сома и щуки в дельте Волги (в %) (по Орловой и Поповой)

Хищник	1970 г.	1971 г.
Сом	171,9	379,0
Щука	165,8	297,6

Кормовой коэффициент. Одним из показателей рационального питания рыб является кормовой коэффициент, показывающий, сколько килограммов данного корма должно быть съедено рыбой для получения 1 кг прироста массы за известный период. Кормовой коэффициент зависит от питательной ценности корма, темпера-

туры воды, ее гидрохимических показателей, а также вида и возраста рыбы (рис. 66).

При питании калорийной пищей кормовой коэффициент уменьшается. Для хищных рыб он равен 5—10, для рыб, питающихся моллюсками и ракообразными, — 20—26, для моллюскоядов — около 40, для растительоядных — около 30.

Таблица 19

Изменение кормового коэффициента у молоди щуки (по Карзинкину и др.)

Возраст, сут	Кормовой коэффициент при кормлении	
	дафниями	мальками рыб
7	4,8	—
21	5,1	—
38	7,6	2,4
152	15,0	2,8

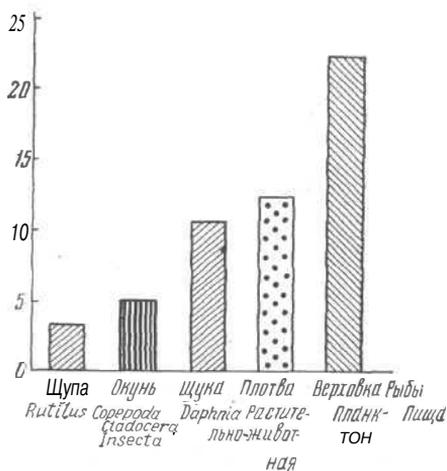


Рис. 66. Величина кормового коэффициента у молоди некоторых видов рыб (Карзинкин).

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

С ростом рыбы кормовой коэффициент возрастает. Так, например, при кормлении карпов люпином кормовой коэффициент для сеголетков составил 2,5, двухлетков — 4,5, трехлетков — 5,8 и четырехлетков — 6,3. Для азовской хамсы в двухлетнем возрасте кормовой коэффициент составил 8, в трехлетнем — 17.

Величина кормового коэффициента сопряжена и с концентрацией кормовых организмов и увеличивается по мере снижения ее. У молоди севрюги, питающейся диаптомусами, при концентрации их 1030 шт./л кормовой коэффициент был равен 8,8, а при концентрации 5134 шт./л — только 4,1 (Карзинкин).

При несоответствии пищи потребностям рыбы наблюдается повышение кормового коэффициента (табл. 19).

У молоди щуки, в определенное время не перешедшей на хищное питание, кормовой коэффициент увеличился вдвое.

Очень высок кормовой коэффициент у взрослой верховки (до 69,8). Это сопряжено не только с низкой питательной ценностью планктона, но и повышенным обменом веществ у нее. Следовательно, верховка является сорной рыбой, потребляющей огромное

количество планктона, необходимого молоди промысловых рыб.

Часть потребляемого рыбами корма, или так называемый поддерживающий корм, используется на поддержание жизнедеятельности организма. Его требуется тем больше, чем крупнее рыба. Другая часть корма, или продуцирующий корм, расходуется на прирост массы тела. С наступлением определенного для каждого вида возраста рост замедляется и возрастает доля поддерживающего корма. Поэтому для рационального рыбного хозяйства старые рыбы, поглощающие много поддерживающего корма, являются невыгодными. Например, леща в Каспийском море целесообразнее ловить с четырехлетнего возраста, так как в более старшем возрасте большая часть пищи будет использоваться на поддержание жизненных функций, а не на увеличение его массы.

Пищевые цепи. Важное значение для разработки научных основ рыбного хозяйства имеет изучение пищевых взаимоотношений водных организмов. Первыми продуцентами органического вещества являются микро- и макрофиты. Фитопланктоном питаются многие беспозвоночные и некоторые рыбы. Беспозвоночных в свою очередь потребляют мирные рыбы, а их — хищники. Очень крупные хищники (меч-рыба, акулы) могут поедать других крупных рыб (тунцов). В результате различных пищевых взаимоотношений складываются трофические, или пищевые, цепи, иногда весьма протяженные, иногда короткие (рис. 67).

Самая короткая пищевая цепь — это фитопланктон — рыба (белый толстолобик, перуанский анчоус) и макрофиты — рыба (белый амур). Более длинная пищевая цепь у многих планктоноядных (сельдь, хамса, тюлька и др.): фитопланктон — зоопланктон — рыба. Наиболее длинные пищевые цепи, нередко состоящие из 5—6 звеньев, характерны для крупных хищных океанических рыб (акул, тунцов и др.).

При переходе с одного звена цепи на другой теряется большое количество энергии: у рыб, питающихся растительностью, эти потери 20—30-кратные (в массе), у животной — 5—10-кратные. Вот почему хищные рыбы с длинной пищевой цепью не могут быть многочисленными.

Пищевая конкуренция и обеспеченность рыб пищей. При питании различных видов рыб одними и теми же пищевыми организмами возникает конкуренция. А. А. Шорыгин (1939, 1952) предложил устанавливать степень схождения состава пищи, или индекс пищевого схождения, который представляет собой сумму наименьших величин из спектра питания сравниваемых рыб (табл. 20): $(17,0 + 1,0 + 6,7 + 47,0 + 0)$.

При полном совпадении пищи индекс пищевого схождения равен 100. Если характер питания рыб различен и конкуренции нет, то индекс пищевого схождения равен 0.

Например, у осетровых Северного Каспия индекс пищевого схождения с бычком-песочником составляет 49,6, судаком — 29,7, лещом — 26,4, воблой — 9,6. Следовательно, наиболее сильным конкурентом осетра в питании является бычок-песочник.

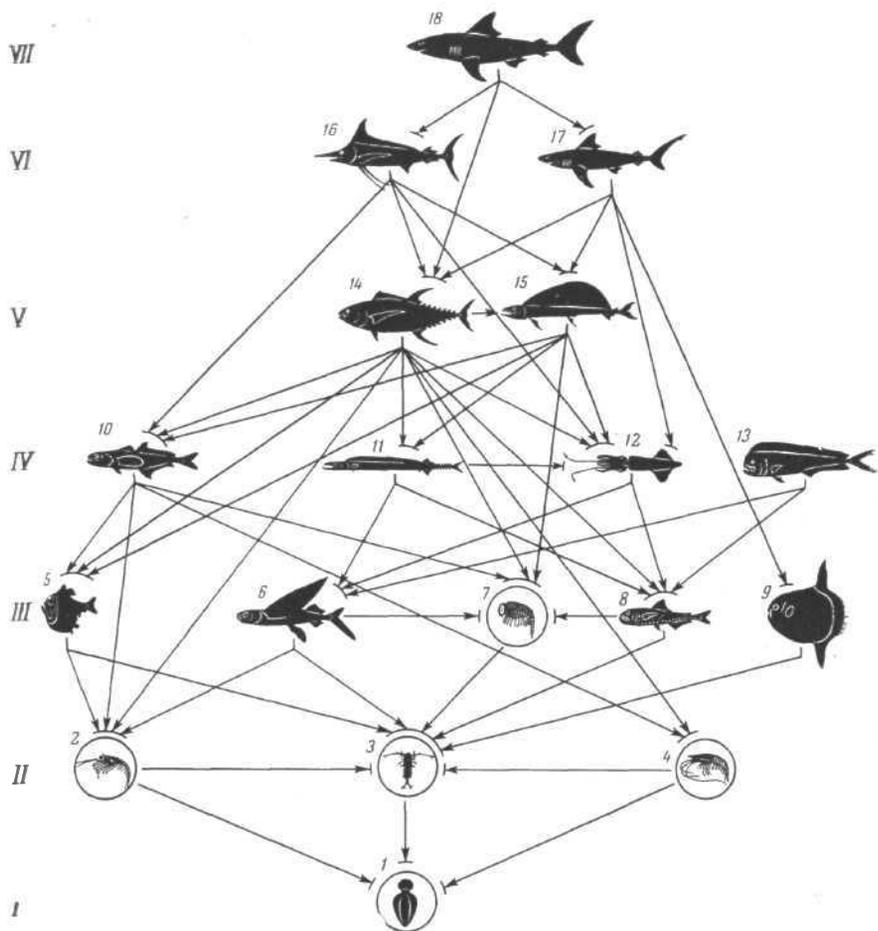


Рис. 67. Схема пищевых взаимоотношений оксанических рыб (по Ларину): уровень I — фитопланктон (1); уровень II — зоофауныды (2), копеподы (3), креветки (4); уровень III — рыбы мигрирующие слоев (5), летучие рыбы (6), гипериды (7), приповерхностные светящиеся анчоусы (8), луна-рыба (9); уровень IV — мелкие глубоководные иктиофаги (хиазмоды и др.) (10), нектоэпипелагические хищники (змеиная макрель (11), кальмары (12), корифены (13); уровень V — тунцы (14), алейзавры (15); уровень VI — марлины (16), акулы средних размеров (17); уровень VII — крупные акулы (18).

Индекс пищевого сходства изменяется в зависимости от возраста рыбы, а также сезона.

Большое значение для понимания особенностей питания рыб имеет обеспеченность их пищей, определяющаяся кормовыми ресурсами водоема, включающими совокупность животных и растений независимо от использования их рыбами. Кормовая база является частью этих ресурсов, используемых рыбами.

В зависимости от обеспеченности рыб пищей изменяются темп роста, упитанность, интенсивность питания и состав пищи рыб,

Состав пищи бычков (песочника и кругляка) в Красноводском заливе (в % по массе)

Компоненты пищи	Бычок-кругляк	Бычок-песочник
Моллюски	34,0	<u>17,0</u>
Ракообразные	<u>1,0</u>	6,0
Нерис	<u>6,7</u>	30,0
Рыба	58,0	<u>47,0</u>
Растительность	0,3	<u>0</u>

Примечание. Подчеркнуты наименьшие величины.

численность популяции, а также эффективность промысла. Так, при хорошей обеспеченности пищей личиночный период леща, например, продолжается 14 дней, а при плохой — 32 дня. Значительно возрос темп роста камбал в заливе Петра Великого после разрежения популяции под воздействием промысла и улучшения обеспеченности пищей оставшейся части стада.

Практически нет ни одной многочисленной популяции рыб, которая не зависела бы от изменений численности других популяций. В результате резкого снижения численности калифорнийской и южноафриканской сардин увеличивается объем популяций обитающих в этих районах анчоусов, и наоборот. В настоящее время в северной части Тихого океана интенсивный промысел, а также неблагоприятные условия среды привели к снижению численности сельди, морских окуней и некоторых других рыб, что в свою очередь способствовало увеличению численности и расширению ареала минтая. Уменьшение численности трески в северной части Атлантического океана способствовало увеличению численности и изменению в распространении мойвы и сайки, или полярной тресочки.

Одним из показателей обеспеченности рыб пищей является напряженность пищевых отношений, или сила пищевой конкуренции, вычисляемая по формуле предложенной А. А. Шорыгиным (1946),

$$e = \frac{100(a_1 + a_2)}{b} dg,$$

где e — напряженность пищевых отношений по отношению к какой-либо группе организмов, потребляемых обоими видами рыб; a_1 и a_2 — размер суточного потребления группы организмов обоими видами рыб; b — биомасса данных пищевых организмов в водоеме; d — индекс пищевого сходства группы организмов; g — поправка на положение пастбищ.

Так, у западного побережья Каспийского моря в районе Махачкалы — Дербента общая сила пищевой конкуренции между осетровыми и бычками в 3—4 раза ниже, чем в районе о-ва Че-

чень, что свидетельствует о лучшей обеспеченности этих рыб пищей в Среднем Каспии.

Рациональное использование кормовой базы рыбами способствует повышению рыбопродуктивности водоема, а следовательно, и объему вылова. Рыбопродуктивность водоемов можно также увеличить с учетом сведений о кормовой базе, питании и пищевой конкуренции рыб путем совместного выращивания различных видов, акклиматизации тех или иных кормовых организмов, а также путем вселения новых для данного водоема видов рыб, которые способны использовать имеющуюся кормовую базу без развития конкурентных отношений с обитающими здесь видами. Так, в настоящее время в прудовых и озерных хозяйствах СССР совместно выращивают карпа (бентофаг), белого амура (макрофитофаг), белого толстолобика (микрофитофаг) и пестрого толстолобика (зоопланктофаг).

ЖИРНОСТЬ И УПИТАННОСТЬ

Жирность и упитанность являются показателями биологического состояния и условий откорма рыб и находятся в зависимости от возраста, пола, условий нагула, степени зрелости гонад рыб, а также времени года. При хорошем питании у лососевых, миноговых, угрей жир накапливается в мускулатуре, у судака — на внутренних органах, у тресковых и акулковых — в печени, у сельдевых и осетровых — в мышцах и на внутренностях.

Жирность характеризует процентное содержание жира в теле. У некоторых рыб определяют коэффициент жирности: у тресковых — это отношение массы печени к массе рыбы, у леща, судака, воблы и др. — это отношение массы жира на внутренних органах к массе рыбы.

О жирности некоторых рыб можно судить визуально по количеству жира на внутренних органах. Для этой цели существует шкала жирности: 0 — нет жира на внутренностях, 1 — мало, 2 — среднее, 3 — много жира. Для каспийской воблы предложена 6-балльная шкала.

Жирность рыб колеблется в широких пределах (средние показатели, в %):

Треска	0,3	Палтус	5,0
Судак	0,5	Осетр	8,0
Сазан	1,5	Лосось	11,0
Вобла	2,5	Угорь	22,0
Сом	4,0	Хамса	23,0

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

Жирность рыб, как и упитанность, обычно увеличивается с возрастом. Средняя жирность мелкого леща в Северном Каспии составляет 1,6%, среднего — 4,0%, крупного — 7,8%. При подго-

товке к нересту у сазана значительно понижается жирность мускулатуры, а у самок заметно уменьшается и жир на внутренностях.

Жирность рыб изменяется в зависимости от длительности и дальности миграций. У проходных рыб, совершающих протяженные миграции, жирность выше, чем у рыб с более короткими миграционными путями. Так, жирность японской миноги, поднимающейся по р. Амуру на 1200 км, достигает 31,1%, а речной миноги, нерестящейся в р. Неве на расстоянии 70—80 км от устья, не превышает 16,1%.

Коэффициент жирности у многих рыб также меняется в зависимости от возраста, сезона и района обитания. У баренцево-морской сайки, например, с увеличением возраста он уменьшается (Печеник и др.).

Возраст, лет	3	4	5	6	7	В среднем
Коэффициент жирности, %	11,1	10,6	9,1	8,7	7,6	9,5

Максимальный коэффициент жирности у сайки наблюдается в августе—сентябре (13,1%), а после нереста резко снижается (6—7%), так как жир печени расходуется на созревание гонад.

В Карском море с весьма ограниченной кормовой базой коэффициент жирности сайки в 2 раза меньше, чем в Баренцевом море.

Жир у рыб является основным источником энергии для совершения дальних миграций и созревания гонад, а жирность является своеобразным индикатором условий нагула и имеет важное значение для прогноза поведения, распределения и миграций рыб.

Азовская хамса, например, при жирности менее 14% не начинает зимовальную миграцию в Черное море. Условия нагула азовско-донских сельдей в Азовском море в значительной мере сказываются на процессе созревания их половых продуктов и на сроках обратной миграции в следующем году. Если жирность сельдей осенью во время зимовальной миграции в Черное море менее 10%, то обратный заход их в Азовское море в следующем году будет незначительным.

Упитанность характеризуется соотношением мяса и массы тела и содержанием жира в нем. Для определения упитанности используют формулу Фультонна

$$K_f = (p \cdot 100) / L^3,$$

где p — масса рыбы с внутренностями, г; L — длина всей рыбы, см.

Позднее Кларк предложила определять коэффициент упитанности, используя массу тела без внутренностей с тем, чтобы устранить влияние массы гонад и кишечника.

Чаще всего используют формулу Фультонна, однако берут не всю длину тела (L), а лишь до конца чешуйного покрова (l),

$$K_l = (p \cdot 100) / l^3.$$

Указанные формулы имеют общий недостаток: позволяют сопоставлять упитанность рыб только одного вида, пола и одной возрастной группы.

Показатель упитанности имеет большое значение для успешной зимовки рыб. Так, при выращивании сеголетков карпов дважды за сезон у них определяют коэффициент упитанности: 1 августа и при пересадке их на зимовку. Нормальным коэффициентом упитанности у сеголетков на 1 августа считается 1,8 и более, а при пересадке на зимовку — в зависимости от массы: более 25 г — 2,5—2,6; 15—25 г — 2,5; менее 15 г — 2,9.

Н. Е. Сальников и Д. Н. Кравченко в 1978 г. предложили определять коэффициент упитанности, используя не только длину и массу тела, но и высоту и обхват

$$K_{\text{у}} = (p \cdot 100) / H \cdot O,$$

где H — высота, см; O — обхват, см.

Такой метод позволяет получить более объективную характеристику упитанности не только рыб разного пола и возраста, но и разных видов.

РАЗМНОЖЕНИЕ

Способы размножения. Рыбы размножаются половым путем, хотя изредка развитие икры происходит без оплодотворения, т. е. партеногенетически, и в большинстве случаев такое развитие не приводит к получению жизнеспособной молоди. Однако, например, у иссыккульского чебачка при партеногенетическом развитии икры наблюдается нормальное потомство и взрослые рыбы внешне ничем не отличаются от полученных при половом размножении.

В ряде случаев партеногенетическое развитие некоторой части икры способствует большей результативности нереста. Так, у лососей неоплодотворенные икринки нередко развиваются партеногенетически. В результате их нахождения в гнезде не приводит к загниванию, а тем самым и к гибели всей кладки.

Одной из форм размножения является гиногенез (рождение самок), известный в наших водах у серебряного карася Средней Азии, Западной Сибири и Европы, где популяции состоят почти из одних самок. При гиногенезе сперматозоиды близких видов (сазана, леща, золотого карася) проникают в яйцо и стимулируют его развитие, однако оплодотворения при этом не происходит. В результате такого размножения в потомстве наблюдаются одни самки. Однако в водоемах с неблагоприятными условиями обитания имеется большое количество самцов.

Явление гиногенеза известно также у моллинезии из отряда карпозубообразных, обитающей в водоемах Мексики.

Рыбы, как правило, однополы, но среди них встречаются и гермафродиты, к которым относятся, например, каменный окунь и красный пагелл. У каменного окуня в гонадах развиваются икра и молоки, но созревание их обычно происходит поочередно, и только изредка они созревают одновременно, делая возможным самооплодотворение. Причем, у красного пагелла в течение жизни

происходит изменение пола: у молодых особей гонады функционируют как яичники, у более старших — как семенники.

Оплодотворение у большинства рыб наружное. Внутреннее оплодотворение характерно для хрящевых, а также некоторых костистых (морского окуня, бельдюги), многих карпообразных (гамбузии, гуппи, меченосцев) и др.

У костистых различают яйцекладущих, откладывающих яйца во внешнюю среду, и живородящих, для которых характерно внутреннее оплодотворение и развитие икры внутри яичника. Среди хрящевых рыб есть яйцекладущие (полярная и кошачья акулы), но большинство видов выметывают мальков, развитие которых внутри материнского организма происходит по-разному, поэтому некоторых из них называют яйцеживородящими, а других — живородящими.

У яйцеживородящих, к которым относится большинство хрящевых рыб, рождающих мальков (акулы катран, белая, лисья, пилонос), оплодотворенные яйца задерживаются в задних отде-

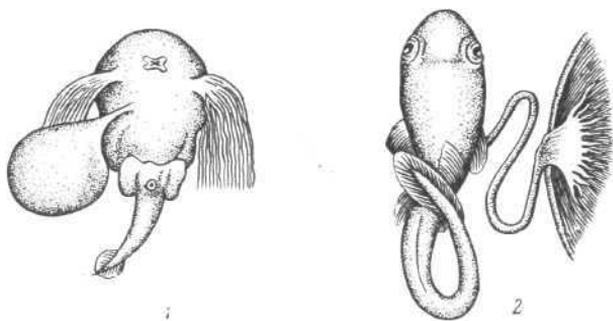


Рис. 68. Зародыши ската хвостокла (1) и куньей акулы (2).

лах яйцеводов («матке») и развиваются там до вымета молоди. У некоторых видов, например у ската-хвостокла, стенки «матки» имеют даже особые выросты, по которым через брызгальца в ротовую полость эмбрионов поступает питательная жидкость. У живородящих рыб в «матке» образуется нечто сходное с плацентой млекопитающих, а эмбрион получает питательные вещества с кровью матери (акулы голубая, кунья и др.) (рис. 68). Учитывая указанные различия между яйцеживородящими и живородящими видами, костистых рыб, выметывающих личинок, следует относить к яйцеживородящим.

В зависимости от характера размножения рыб разделяют на моноциклических и полициклических.

Большинство рыб являются полициклическими, т. е. размножающимися в течение жизни по нескольку раз.

Моноциклические рыбы после однократного икрометания погибают (речной угорь, тихоокеанские лососи, речная минога, байкальская голомянка).

Возраст наступления половой зрелости. Половое созревание рыб находится в большей зависимости от длины тела, чем от возраста, и происходит при достижении определенной длины, причем рыбы обычно впервые созревают при длине, примерно равной половине своей максимальной величины. Однако так как длина связана с возрастом, обычно называют возраст наступления половой зрелости.

Возраст наступления половой зрелости у рыб значительно колеблется — от 1—2 мес (гамбузия) до 15—30 лет (осетровые). Тюлька, снеток и некоторые бычки созревают в возрасте 1 года, минтай — в 3—4 года, сазан — в 4—6 лет, атлантическая треска — в 7—10 лет, сельди — в 5—7 лет, морские окуни — в 12—15 лет.

Возраст полового созревания рыб зависит от видовой принадлежности, условий обитания рыбы и в первую очередь от условий откорма, поэтому у одного и того же вида в разных водоемах и даже в пределах одного водоема половая зрелость наступает в разном возрасте (табл. 21).

Таблица 21

Возраст полового созревания осетра

Пол	Осетр		
	волжский	куринский	азовский
Самцы (♂)	10	13—14	8—9
Самки (♀)	13	19—30	10—14

Наступление половой зрелости связано также с достижением определенного уровня содержания жира в организме. Как правило, чем лучше питается рыба, тем быстрее она растет, а следовательно, и быстрее созревает. Самцы обычно созревают раньше самок.

На скорость созревания оказывают влияние и климатические условия. Чем длительнее период откорма, тем интенсивнее рост и созревание рыбы. Так, у леща половая зрелость наступает в Аральском море в 3—4 года, в Северном Каспии в 3—6, на Средней Волге в 6—7 лет, в Ладожском озере в 8—9 лет. Красноперка на Балканах в водоемах со средней температурой воды 40° С созревает при длине 37 мм еще сеголетком. Карп, вселенный в водоемы о-ва Ява, в условиях тропического климата стал достигать половой зрелости значительно раньше, чем в традиционных районах обитания, а нерест его вместо ежегодного происходил каждые 2 мес.

Возраст наступления половой зрелости имеет важное значение для определения размера вылова рыбы и оценки сырьевых ресурсов. Только короткоциклические рыбы (анчоусы, кильки, шпроты, сардины и др.) созревают на 2-м или 3-м году жизни, и в этом случае допустимое изъятие из стада может составить 40—60%, в то время как у долгоживущих рыб это изъятие должно быть в несколько раз меньше (5—20%).

Половой диморфизм. Половой диморфизм, или вторичные половые признаки, в межнерестовый период проявляются не у всех рыб, и определение их пола без вскрытия обычно затруднено. У многих рыб самки крупнее самцов, и самцам свойственны более яркая окраска, удлинённые плавники и др. Например, у самцов полярной камбалы наблюдается ктеноидная чешуя, у самок — циклоидная. Половозрелые самцы мойвы крупнее самок. Они имеют увеличенные анальный и грудные плавники и боковые кили,

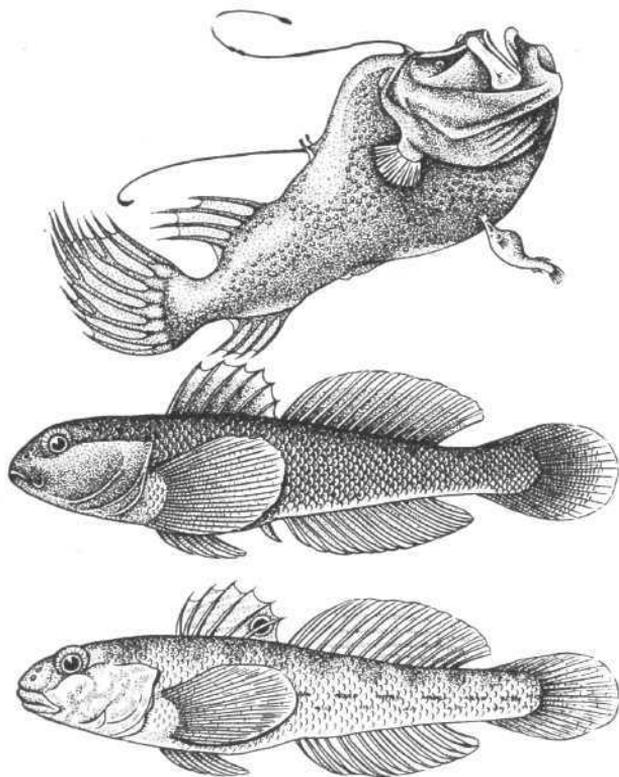


Рис. 69. Половой диморфизм у глубоководного удильщика и брачный наряд самца бычка-кругляка.

образованные удлинёнными волосковидными чешуями. У самцов бычков половой сосочек узкий и длинный, у самок — короткий и широкий. У самцов хрящевых рыб имеются совокупительные органы — птеригоподии, у самок их нет. У самцов линия в отличие от самок утолщен первый луч брюшных плавников. Для семги и тихоокеанских лососей характерны карликовые самцы, участвующие в нересте вместе с крупными особями, для глубоководного удильщика — крошечные самцы (длина не более 16 см), прирастающие к телу самок и питающиеся за их счет (рис. 69).

В преднерестовый период у некоторых рыб под влиянием половых гормонов появляется брачный наряд, исчезающий после нереста. Например, у многих карповых (воблы, кутума, язя) на голове и теле самцов развиваются роговые образования молочно-белого цвета — «жемчужная сыпь». Самцы бычка-кругляка ко времени нереста становятся совершенно черными, а брюшко самца колюшки из серебристого становится алым. Брачный наряд со значительными морфологическими изменениями характерен для тихоокеанских и атлантических лососей. По мере приближения этих рыб к нерестилищам их серебристая окраска темнеет, на теле появляются черные, малиновые или бордовые пятна или оно становится ярко-красным (нерка). Челюсти удлиняются и заггибаются, наблюдаются изменения черепного скелета, у горбуша вырастает горб.

У некоторых рыб, для которых нехарактерен половой диморфизм, пол может быть определен по форме семенников и яичников, содержанию гемоглобина и эритроцитов в крови и т. д. У некоторых камбал семенники имеют округлую форму, яичники — вытянутую, поэтому их пол, начиная с III стадии зрелости, определяется, рассматривая рыбу на свет.

Соотношение полов. Соотношение полов является приспособительным свойством рыб и направлено на обеспечение успешного воспроизводства. У большинства рыб соотношение полов близко 1 : 1, но в зависимости от размера особей или других факторов оно становится иным и может изменяться у одного и того же вида.

Размерно-половые соотношения у рыб, т. е. процент самок и самцов, приходящихся на каждую размерную группу, могут быть трех типов.

Первый тип — размеры самцов и самок в одновозрастных группах равны. Половой диморфизм по размеру у них отсутствует. Сюда относятся представители рода *Clupea*, у которых половое созревание самцов и самок происходит одновременно и соотношение полов 1 : 1 наблюдается во всех возрастных группах.

Второй тип — самки крупнее самцов, а самцы созревают в более раннем возрасте и продолжительность жизни их меньше (сельди рода *Alosa*, морская камбала, аральский усач, сибирская ряпушка). Доля самок у рыб этого типа по мере увеличения их длины возрастает, достигая 100% среди крупных особей.

Третий тип — самцы крупнее самок (бычки, амурская кета, мойва) и среди крупноразмерных особей доля самок уменьшается до минимума (рис. 70).

Соотношение полов в период нерестового хода и на нерестилищах бывает равным (у рыб первого типа), или на первом этапе хода преобладают самцы, а затем возрастает доля самок (у рыб, относящихся ко второму и третьему типам).

Соотношение полов на нерестилищах зависит от особенностей поведения рыб в период размножения. Так, у воблы на нерестилищах преобладают самцы (до 90%), так как самки после икро-

метания покидают нерестилища, а самцы задерживаются для участия в оплодотворении икры многих самок.

Таким образом, оценка соотношений полов на различных этапах нерестового хода и нереста позволяет характеризовать процесс этих важнейших жизненных этапов и составить представление об особенностях нереста и нерестовой миграции, что имеет важное значение для ведения рационального промысла, оценки состояния запасов облавливаемой популяции.

Однако соотношение полов у рыб под воздействием различных факторов может меняться. У группы значительное развитие сапро-

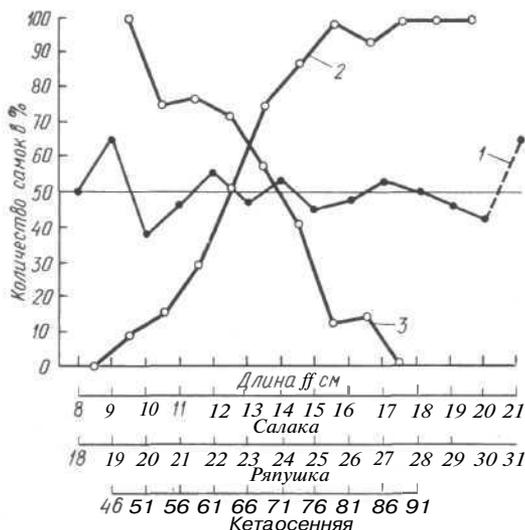


Рис. 70. Типы размерно-половых соотношений (Замахаяев):

1 — салака; 2 — ряпушка обская; 3 — кета.

легний иногда сопровождается превращением большей части выживших самок в самцов. При содержании уклей в воде с примесью солей урана наблюдается процесс превращения самцов в самок. Воздействие высокой температуры на мальков зеленого меченосца приводит к преобладанию самцов. Лучи рентгена, гормональные препараты также могут способствовать изменению нормальных соотношений полов у рыб.

Способность к регуляции пола у рыб имеет важное значение в рыбоводстве, позволяя получить дополнительную продукцию. Так, начиная с двухлетнего возраста,

масса самок карпа на 200 г больше массы самцов, и их выращивание более рентабельно. Самки серебряного карася в однополых популяциях, размножающихся путем гиногенеза, крупнее, чем в двуполых, что также может быть использовано при выращивании этого вида.

Среди рыб есть моногамы и полигамы. У семги с одной самкой обычно нерестится один самец, а в нерестовой группе сазана на одну самку приходится три-четыре, а иногда и более самцов. Самец колюшки обеспечивает оплодотворение в гнезде икры нескольких самок. У обыкновенного карася нерест групповой, в котором участвуют несколько самок и самцов.

Сроки размножения. В зависимости от сроков размножения различают рыб с весенним (щука, окунь, хариус, атлантическо-скандинавские сельди), летним (сазан, осетр, хамса) и осенне-

зимним нерестом (семга, тихоокеанские лососи, сиги, налим, наваги). Сроки размножения каждого вида, а следовательно, и сроки выклева личинок и развития молоди связаны с лучшей обеспеченностью их пищей.

Щука размножается значительно раньше карповых, сразу после распаления льда, что позволяет ее молоди, успевающей ко времени появления личинок и молоди карповых достичь длины 5—6 см, оказаться способной полностью перейти на питание ими.

У холодолюбивых рыб, размножающихся в осенне-зимний период, икра развивается длительное время (до 5—6 мес) и молодь появляется весной — в период массового развития зоопланктона.

Сроки размножения одного и того же вида могут быть различными. Так, атлантическая сельдь представлена двумя расами: весенненерестующей (атлантическо-скандинавские сельди) и летненерестующей, наиболее многочисленной в шельфовых водах Северной Америки. В Балтийском море известна весенне- и осенненерестующая салака.

Многие тропические рыбы размножаются в течение года неоднократно, а обитатели средних широт нерестятся обычно один раз в году, но некоторые из них (осетровые) откладывают икру не ежегодно, а с промежутками от 2 до 6 лет.

Единовременное и порционное икротетание. При единовременном икротетании вся икра созревает одновременно. У рыб с порционным икротетанием икра созревает и выметывается порциями в течение длительного времени. Например, у колюшки процесс икротетания измеряется несколькими секундами, у воблы и окуня — несколькими часами, у сазана и леща — несколькими сутками. Треска, выметывающая за нерестовый сезон 3—4 порции икры, проводит на нерестилище 1,5—2,0 мес, султанка — 3 мес. Порциями мечут икру хамса, укля, каспийские сельди, тюлька, шпроты, красноперка, линь, густера, шемая, сом и др.

Нередко у одного и того же вида в одном водоеме наблюдается единовременное, а в другом порционное икротетание. Для аральского леща, например, характерно порционное икротетание, в то время как в северных водоемах он выметывает икру единовременно.

Порционное икротетание является адаптацией вида к воздействию неблагоприятных факторов среды и способствует увеличению плодовитости, большей вероятности выживания икры и личинок, лучшему питанию молоди благодаря равномерному использованию кормовой базы.

Шкала зрелости. Для оценки степени зрелости половых продуктов у рыб применяются шкалы зрелости, из которых наиболее распространенной для полициклических рыб с единовременным икротетанием является шестибальная с использованием макроскопических признаков.

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

II стадия — подготовки (или покоя). Половые продукты или еще не начали развиваться, или были выметаны. Икринки очень мелкие и видны только под лупой. Яичники прозрачны и бесцветны, вдоль них проходит крупный кровеносный сосуд. Семенники увеличиваются в размерах, теряют прозрачность и имеют вид округлых тяжей сероватого или бледно-розового цвета. Гонады занимают до $\frac{1}{2}$ полости тела.

III стадия — созревания. В икринках начинается накопление желтка, и переход к этой стадии свидетельствует о наступлении полового созревания. Икринки заметны невооруженным глазом, но еще не прозрачные, многогранной формы. Яичники и семенники сильно увеличены. Семенники упругие. При разрезании лезвием бритвы края их не оплывают. Цвет их от розовато-серого до желтовато-белого. Гонады занимают $\frac{2}{3}$ полости тела.

IV стадия — зрелости. Рост икринок закончился, икринки округлые, слабо-прозрачные. Яичники и семенники достигли максимальных объема и массы. Семенники мягкие, молочно-белого цвета. При разрезе края их оплывают и пакают бритву, а при надавливании на брюшко появляется капля густой спермы. Легкое надавливание на брюшко самки не приводит к вытеканию икры.

V стадия — текучести. Семенники молочно-белого цвета, мягкие на ощупь, в них образуется семенная жидкость, разжижающая сперму. Икринки созрели. Гонады занимают почти всю полость тела. При легком надавливании на брюшко икра и молоки вытекают наружу.

VI стадия — выбоя. Икра выметана, молоки вытекли. Гонады в виде спавшихся мешков. В яичниках могут наблюдаться оставшиеся икринки, в семенниках — остатки спермы. Цвет яичников багрово-красный, семенников — розоватый или буроватый. Половое отверстие воспалено. Через некоторое время после размножения яичники и семенники переходят во II стадию зрелости.

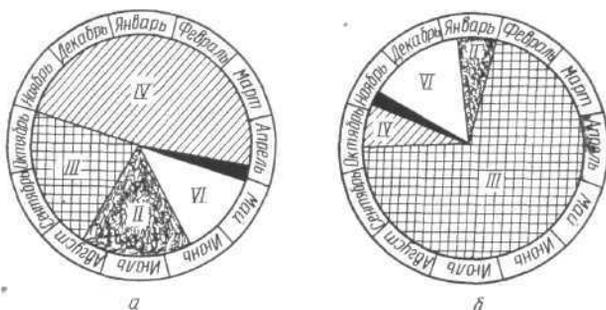
У рыб с порционным икрометанием стадия зрелости определяется состоянием той порции, которая наиболее развита и раньше всех будет выметана. После вымета первой порции яичники переходят не в VI стадию, как у рыб с единовременным икрометанием, а в IV или III, и эти стадии зрелости обозначаются VI—IV или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

Продолжительность стадий зрелости. I стадия наиболее длительна и зависит от времени наступления половой зрелости, т. е. может продолжаться до нескольких лет. У большинства морских рыб с весенне-летним икрометанием, у лососевых и сиговых, нерестящихся осенью, и некоторых пресноводных (пескарь) самой продолжительной является III стадия (до 8 мес и более). У других пресноводных и морских рыб с весенне-летним икрометанием наиболее продолжительна IV стадия (рис. 71). У сома, например, II стадия длится около 1 мес, III стадия — 1—1,5 мес, IV стадия — 7—8 мес, V стадия — около 1,5 мес (рис. 71).

Коэффициент и индекс зрелости. Степень зрелости гонад характеризуется также коэффициентом и индексом зрелости. Коэффициент зрелости представляет собой отношение массы гонад к массе тела рыбы (в %). У рыб с весенне-летним икрометанием (сазан, судак, вобла и др.) коэффициент зрелости наиболее высок весной, уменьшается летом, начинает снова увеличиваться осенью. У рыб с осенне-зимним икрометанием (лососи) наиболее высокий коэффициент зрелости наблюдается осенью.

Индекс зрелости — это процентное отношение коэффициента зрелости гонад, вычисленное в отдельные периоды созревания гонад, к максимальному коэффициенту зрелости (табл. 22).

Рис. 71. Продолжительность стадий зрелости яичников у судака (а) и сига-лудоги (б) (по Лапицкому) (черным обозначена V стадия).



Форма, размер и строение икринок. Икринки у рыб обычно шаровидные, хотя есть и другие формы. Строение икринок является характерным признаком не только для рода, семейства, но и более крупных категорий. Например, у большинства представителей сарганообразных наблюдается шаровидная икринка с нитевидными выступами или выступами; у бычковидных грушевидные икринки на нижнем конце снабжены розеткой нитей для прикрепления к субстрату; у анчоусовых икринки эллипсоидные (рис. 72).

Икринки рыб различаются не только формой, но и размером, цветом, наличием или отсутствием жировых капель, строением оболочки.

Величина икринок, как и другие морфологические признаки, является стабильным признаком вида. Крупные рыбы откладывают икру большего диаметра, чем мелкие, но амплитуда колебаний размера икринок остается постоянной для вида даже в разных водоемах, хотя средние значения их могут смещаться в ту или иную сторону.

Размеры икринок зависят от содержания в них питательного вещества — желтка — и значительно колеблются (в мм):

Бычок-пандака	0,3	Русский осетр	3,0—3,5
Камбала-лиманда	0,6—0,98	Семга	5,0—6,0
Тюлька	0,8—1,05	Кета	6,5—9,1
Сазан	1,4—1,5	Полярная акула	80 (без капсулы)
Сельдь атлантическая	1,6—2,1	Китовая акула	670 (в длину с капсулой)
Белый амур	2,0—2,5		

Таблица 22
Индексы зрелости окуня (Дрягин)

Стадия зрелости яичников	Коэффициент зрелости, %	Индекс зрелости
II	13,0	49,2
IV	26,4	100,0
VI	2,1	8,0

Среди многочисленных костистых рыб наиболее мелкие икринки характерны для камбалы-лиманды, самые крупные — для лососевых, особенно для кеты. Большой объем желтка в икринках лососевых в отличие от других рыб обеспечивает более длительный период развития, появление более крупных личинок, способных на первом этапе активного питания потреблять более крупные кормовые организмы.

Самые крупные яйца наблюдаются у хрящевых рыб. Развитие эмбрионов у некоторых из них (катран) длится почти 2 года.

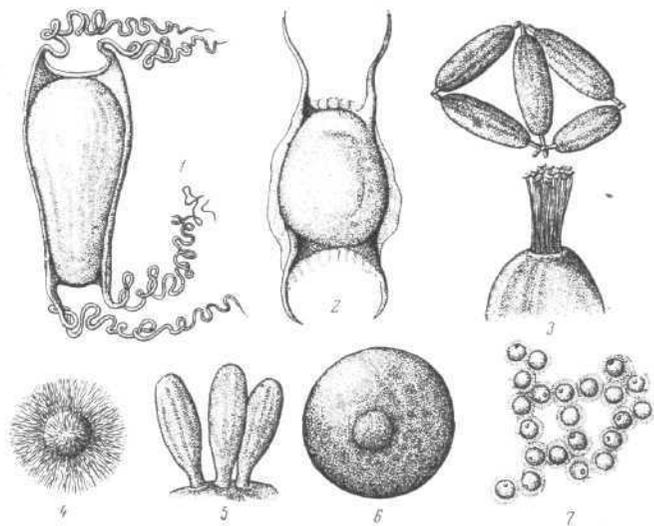


Рис. 72. Формы яиц и икринок рыб:

1 — акула; 2 — скат; 3 — миксина; 4 — сарган; 5 — бычок; 6 — кета; 7 — окунь.

Окраска икринок специфична для каждого вида. У ряпушки они желтые, у лососей оранжевые, у щуки темно-серые, у сазана зеленоватые, у терпугов изумрудно-зеленые, голубые, розовые и фиолетовые. Желтоватые и красноватые тона обусловлены наличием дыхательных пигментов — каротиноидов. Икра, развивающаяся в менее благоприятных кислородных условиях, обычно окрашена интенсивнее. Из лососевых у нерки наиболее яркая малиново-красная икра, развивающаяся в воде, относительно бедной кислородом. Пелагические икринки, развивающиеся при недостаточном содержании кислорода, пигментированы слабо.

Икринки многих рыб содержат одну или несколько жировых капель, которые наряду с другими способами, например обводнением, обеспечивают плавучесть икринок.

Икринки снаружи покрыты оболочками, которые могут быть первичными, вторичными и третичными.

Первичная — желточная, или лучистая (*zona radiata*), оболочка, образованная самим яйцом, пронизана многочисленными

порами, по которым в яйцо поступают питательные вещества во время его развития в яичнике. Эта оболочка достаточно прочная, причем у осетровых двухслойная.

Над первичной оболочкой у большинства рыб развивается вторичная оболочка, студенистая, липкая, с разнообразными выростами для прикрепления яиц к субстрату (рис. 73).

На анимальном полюсе обеих оболочек расположен особый 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 рыб и миксин, белковая — только у хрящевых.

У миног, как и у костистых рыб, икринки мелкие, у миксин они эллипсоидной формы диаметром 2—3 см. На роговой обо-

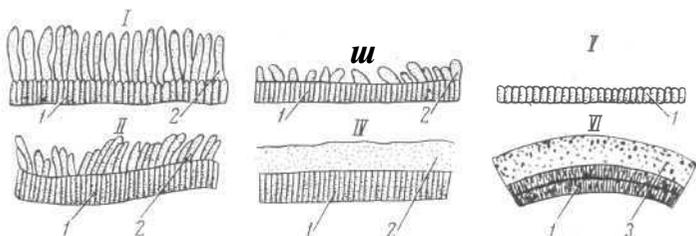


Рис. 73. Оболочки икринок:

/ — пескарь; II — плотва; III — густера; IV — карась; V — чехонь; VI — осетр; / — радиально исчерченная оболочка; 2 — ворсинки; 3 — студенистая оболочка.

лочке имеются крючкообразные отростки, с помощью которых яйца прикрепляются друг к другу и к подводным предметам.

Роговая оболочка хрящевых рыб значительно больше самого яйца, не соответствует ему по форме, сплюснута и слегка сжимает яйцо. Часто от нее отходят роговые нити, с помощью которых яйцо прикрепляется к водным растениям. У яйцеживородящих и живородящих видов роговая оболочка очень тонкая, исчезающая вскоре после начала развития.

Откладывание икры. Начало икрометания зависит от многих факторов — готовности половых продуктов к вымету, температуры и солёности воды, наличия подходящего субстрата, а также особой другого пола и др. Каждому виду в период размножения свойственны оптимальные и предельные температуры воды, называемые пороговыми. При отрицательной температуре размножаются сайка, наваги, арктические и антарктические рыбы. Так, минимальная температура воды, при которой возможен нерест, у наваги минус 2,3° С, трески 3,6° С, атлантической сельди 4,5° С, сазана 13° С. Наиболее интенсивный нерест у многих карповых рыб наблюдается при температуре 18—20° С и выше. Оптимальная температура размножения белого амура 26—30° С.

Рыбы откладывают икру в разных условиях. Пинагор нерестится в приливо-отливной зоне, а угорь — в океанической пелагиали на глубинах более 1000 м. У подавляющего большинства морских рыб икротетание происходит в относительно прогреваемых районах прибрежной зоны на глубинах менее 500 м там, где наиболее высока биопродуктивность и личинки и молодь обеспечены пищей.

При отсутствии необходимых, специфических для каждого вида условий размножения икротетание может не осуществиться или икра выметывается не полностью, в этом случае она рассасывается.

Икру различают пелагическую, или плавающую, и донную, или демерсальную, к которой относится икра, откладываемая не только непосредственно на грунт, но и на донную растительность.

Рыб в зависимости от места откладки икры разделяют на следующие группы:

пелагофильные, откладывающие плавающую икру в толщу воды (кильки, хамса, атлантическая треска, чехонь, белый амур, толстолобик);

фитофильные, откладывающие икру на растения и водоросли (вобла, лещ, сазан, карась, окунь, тихоокеанская сельдь);

литофильные откладывающие икру на каменисто-галечный грунт (осетровые, лососевые, кутум, шемая, голавль, подуст);

псаммофильные, откладывающие икру на песок (пескарь);

остракофильные, откладывающие икру в раковины двустворчатых моллюсков (горчаки).

Забота о потомстве. Большинство рыб не заботится о своем потомстве, хотя откладывание икры на определенный субстрат можно считать уже проявлением пассивной заботы. Однако существует немало рыб, которые сооружают примитивные или более сложные гнезда и охраняют икру и даже личинок или в иной форме заботятся о своем потомстве.

Например, тихоокеанские и атлантические лососи хвостом выбивают в грунте глубокие желоба длиной до 2—3 м, шириной 1,5—2 м, откладывают в них оплодотворенную икру и засыпают гравием.

Самец бычка-кругляка устраивает гнездо под камнями и охраняет кладку до вылупления личинок, отгоняя хищников и аэрируя воду у входа в гнездо движениями значительно увеличенных к этому времени грудных плавников. В течение всего периода инкубации икры он не питается, худеет и зачастую гибнет от истощения.

Самец колюшки сооружает гнездо из растительных остатков в виде муфточки и охраняет икру от личинок.

Самец судака расчищает на дне место для будущей кладки икры, затем охраняет ее, очищает от ила, смывая его сильными движениями грудных плавников. Если кладка остается без сторожевого самца, то охрану продолжает другой.

Лабиринтовые рыбы строят гнездо из пузырьков воздуха, обволакивая их клейкими выделениями изо рта.

Самец пинагора при обсыхании кладки в литоральной зоне поливает ее водой изо рта.

Некоторые рыбы вынашивают оплодотворенную икру. Самка тилапии, например, держит ее в ротовой полости. На брюшке у самца иглы-рыбы имеется выводковая камера, образованная отходящими от боков тела складками, в которой развивается отложенная самкой икра, а у морского конька камера почти полностью замкнутая с небольшим отверстием для откладки икры и выхода личинок.

Живорождение у рыб может рассматриваться как проявление одной из форм заботы о потомстве.

Плодовитость. У рыб различают плодовитость абсолютную индивидуальную, относительную, рабочую, видовую и популяционную.

Абсолютная индивидуальная плодовитость — это количество икры, откладываемое самкой в течение одного нерестового периода. В ихтиологии обычно учитывают абсолютную индивидуальную плодовитость, называемую плодовитостью.

Плодовитость рыб является приспособительным свойством вида и значительно колеблется. Наиболее низкая плодовитость наблюдается у хрящевых рыб, которые выметывают хорошо развитых мальков или откладывают оплодотворенные яйца, покрытые прочной роговой оболочкой. Скат-манта, например, рождает одного детеныша. У акул плодовитость колеблется от 2 до 100 яиц или мальков, и только полярная акула выметывает около 500 крупных яиц длиной 8 см (без роговой оболочки). У костистых рыб наибольшая плодовитость наблюдается у рыб, выметывающих пелагическую икру (луна-рыба до 300 млн. икринок, мольва около 60 млн., треска до 9—10 млн. икринок). Второе место по плодовитости занимают виды, откладывающие икру на растительность и не проявляющие заботы о потомстве. Так, плодовитость сазана, икра которого развивается на растительности, составляет 0,6—1,5 млн. икринок.

У рыб, проявляющих заботу о потомстве, наблюдается меньшая плодовитость. Например, живородящая бельдюга выметывает от 10 до 400 личинок, колюшка откладывает 60—550 икринок, бычки — 1—2 тыс. икринок.

Количество и качество икры находятся в зависимости от массы, длины тела, возраста, жирности и ряда абиотических и биотических факторов, что имеет приспособительное значение (рис. 74). По мере роста рыбы и увеличения ее массы абсолютная индивидуальная плодовитость повышается. Однако у старых особей процесс развития яиц может затухать, и они становятся бесплодными.

Рыбы обладают свойством регулировать плодовитость в зависимости от изменяющихся условий среды и особенно от обеспеченности пищей. Улучшение условий откорма приводит к ускорению темпа роста, а следовательно, к более высокой плодовитости одноразмерных рыб. В связи с этим плодовитость одного вида в разных водоемах различна, отражает условия существования рыб

и направлена на обеспечение определенной величины пополнения (табл. 23).

У азовского судака, например наблюдается тесная связь между колебаниями плодовитости и летними заморами, вызывающими ослабление питания, а также отмечена прямая зависимость его пло-

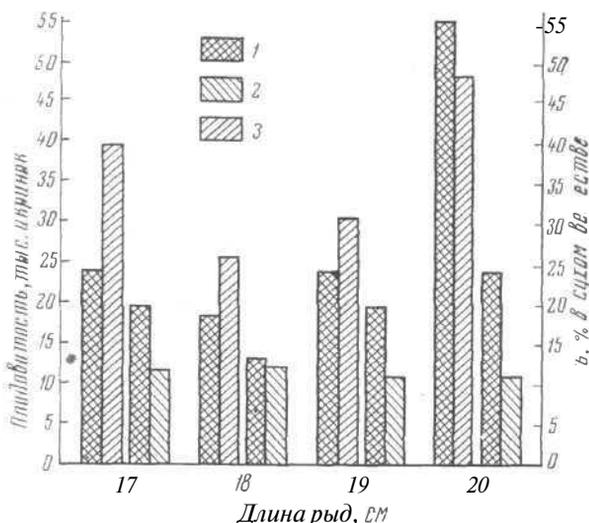


Рис. 74. Абсолютная индивидуальная плодовитость (1) и жирность (2) и жирность (3) самок весеннерестующей салаки в 1957 г. (Анохина).

Таблица 23

Абсолютная индивидуальная плодовитость щуки в разных водоемах (в тыс. икринок) (по Сухановой)

Длина тела, см	Цимлянское водохранилище	Рыбинское водохранилище	Вилейское водохранилище	Длина тела, см	Цимлянское водохранилище	Рыбинское водохранилище	Вилейское водохранилище
30—35	9,2	6,4	—	80—85	122,0	132,5	78,3
40—45	1,8	13,5	—	85—90	149,2	166,1	7,0
50—55	32,8	26,2	—	90—95	—	200,2	—
60—65	54,3	45,6	44,0	95—100	—	233,8	—
70—75	80,6	86,2	43,7				

довитости от активности солнца, хотя в эти годы урожай молоди, наоборот, уменьшается.

Относительная плодовитость — это количество икринок, приходящееся на 1 г массы тела самки. Относительную плодовитость можно сравнивать лишь у отдельных стад одного вида. У большинства видов (лещ, щука, черноморские кефали и др.) относительная, как и абсолютная индивидуальная, плодовитость с ростом самок увеличивается (табл. 24). Однако у ряда видов (горбуша Европейского Севера, салака, севрюга и др.) относительная

Таблица 24

Зависимость плодовитости и качества икры от массы леща
(Куйбышевское водохранилище, Кузнецов)

Масса рыбы, г	Абсолютная плодовитость, тыс. икринок	Относительная плодовитость, тыс. икринок	Содержание жира в икре, %	Диаметр икринки, мм	Масса икринки, мг
400—600	46,1	90,0	5,15	1,16	0,66
600—800	76,1	108,9	3,95	1,30	0,92
800—1000	112,0	124,0	3,92	1,29	0,90
1000—1200	147,0	133,7	3,80	1,30	0,92
1200—1400	176,0	136,0	4,23	1,27	0,91
1400—1600	236,0	183,0	4,12	1,31	0,98

плодовитость с увеличением размера и массы особей уменьшается, а у плотвы Куйбышевского водохранилища колеблется.

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

Видовая абсолютная плодовитость — это общее количество икринок, выметываемое рыбой за всю ее жизнь.

Для определения значения плодовитости в пополнении стада недостаточно иметь абсолютную индивидуальную, относительную и видовую плодовитость. Для этого необходимо определить показатель видовой плодовитости — условная величина, зависящая от ряда факторов: индивидуальной плодовитости, возраста наступления половой зрелости, числа икрOMETаний и др.

Показатель видовой плодовитости вычисляют по формуле С. А. Северцова

$$q = \frac{pjsr}{Vz},$$

где r — индивидуальная плодовитость; p — период между двумя икрOMETаниями; j — возраст наступления половой зрелости; s — соотношение полов в популяции.

Б. Г. Иогансен, дополнив формулу С. А. Северцова числом икрOMETаний в течение жизни (x) и опустив соотношение полов (оно близко 1:1), представил ее в следующем виде:

$$q = \frac{pj}{Y} x.$$

В табл. 25 приведены показатели видовой плодовитости некоторых видов рыб.

Как видно из табл. 25, у рыб с коротким жизненным циклом при низкой индивидуальной плодовитости показатель видовой плодовитости значительно выше, чем у поздно созревающих. Следовательно, они обладают более высокой воспроизводительной способностью.

Для более точной оценки показателя видовой плодовитости В. С. Ивлев предложил определять популяционную пло-

Показатели видовой плодовитости рыб

Вид рыбы	Средняя индивидуальная плодовитость, шт. икринок	Возраст наступления половой зрелости, годы	Период между двумя икрометаниями, годы	Показатель видовой плодовитости	Автор
Белуга	2 400 000	16—20	5	1,17	Йоганзен
Северюга	200 000	10	3	1,50	»
Стерлядь	25 000	3—4	2	4,25	»
Язь	80 000	3—5	1	16,82	»
Уклея	250 000	3—5	1	22,36	»
Окунь	150 000	2—3	1	117,60	»
Бычок-кругляк	800	1	1	800,0	Михман

в и т о с т ь, поскольку отдельные популяции различаются по возрастному составу, времени наступления половой зрелости у рыб и другим биологическим показателям. Она, как и показатель видовой плодовитости, отражает воспроизводительную способность стада.

Влияние качества икринок на воспроизводительную способность рыб. У многих видов рыб выявлена положительная зависимость уровня жирового обмена от их воспроизводительной способности. Среди рыб одного поколения быстрее созревают особи с большей жирностью тела, однако рано созревающие рыбы обладают меньшей воспроизводительной способностью, чем поздно созревающие: плодовитость их ниже, икринки мельче, с меньшим количеством жира (табл. 26).

Таблица 26

Характеристика самок одного поколения балтийской речной камбалы, нерестящихся в разном возрасте (по Шатуновскому и Беляниной)

Первый нерест в	Диаметр зрелой икры, мм	Масса зрелой икринки, мг	Содержание жира в 1 икринке, 10^{-3} мг	Абсолютная плодовитость, тыс. икринок	Относительная плодовитость, тыс. икринок на 1 г	Жирность тела, % на сырое вещество
4 года	0,36	0,068	1,75	309,0	2,3	1,4
5 лет	0,40	0,093	2,20	550,0	3,0	1,8

У ряда видов среди рыб одного поколения, нерестящихся одновременно, быстрорастущие особи с повышенным содержанием жира в теле обладают и большей плодовитостью, однако икра у них мельче и с меньшим количеством жира.

Величина икринок в гонадах даже у самок с единовременным икрометанием неодинакова и зависит от близости их к кровеносным сосудам. Диаметр икринок и их масса также не остаются неизменными с ростом рыбы. У самок леща, плотвы, воблы, тарани и других видов диаметр икринок и их масса увеличиваются

с ростом рыбы. (В пределах, свойственных данному виду). У старых рыб диаметр икринок уменьшается и качество их ухудшается.

Тенденция к накоплению жира в икринках различна (рис. 75). у беломорской корюшки, горбуши Европейского Севера и других видов содержание жира в икринках увеличивается с возрастом самок. У леща, плотвы Куйбышевского водохранилища наибольшее содержание жира в икринках наблюдается у молодых, менее жирных рыб с низкой плодовитостью и меньшим диаметром икры, что можно рассматривать как важное приспособление для повышения их воспроизводительной способности.

Многие исследователи (Штурбина; Никольский, Мартышев и др.), считают что различия в размерах икры и содержании в них жира влияют на выживаемость потомства и его качество. Из мелкой икры выклеивается меньше личинок и меньшего размера. Поэтому у большинства рыб наиболее высококачественное потомство получается от рыб среднего возраста (табл. 27).

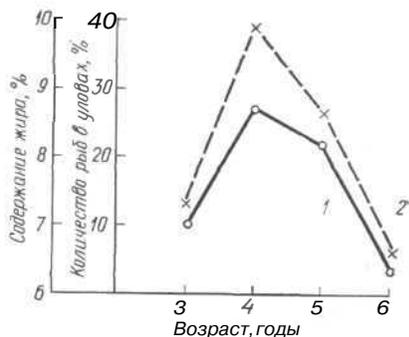


Рис. 75. Содержание жира в икре различных возрастных групп нерестового стада воibly (Чепракова):

1 — количество рыб; 2 — содержание жира.

Таблица 27

Показатели качества потомства карпа разного возраста (Мартышев)

Показатели	Возраст производителей			
	3+	4+	8+	17+
Средний диаметр икринок, мм	1,26	1,39	1,71	1,64
Длина личинок в момент выклева, мм	4,80	5,05	6,41	6,18
Масса сеголетков к осени, г	Нет данных	32,08	34,5	25,04

Несомненно, что для многих рыб существует тесная взаимосвязь между скоростью роста производителей, жизнеспособностью потомства и его численностью.

Длительность инкубационного периода. У рыб значительно колеблется — от нескольких часов у многих тропических рыб до 22 мес у колючей акулы. Для инкубации икры того или иного вида требуется определенное количество тепла, выражаемое в градусах-днях. Однако эта величина непостоянна и в зависимости от температуры воды различна. При повышении температуры воды (в пределах, свойственных данному виду) развитие икры протекает быстрее (табл. 28).

Продолжительность развития икры некоторых видов рыб в зависимости от температуры воды

Вид рыбы	Средняя температура, град	Число суток	Число градусо-дней
Салака весеннерестующая	11,8	8,0	94,6
	18,3	4,5	81,4
Карп	16,0	6,0	96,0
	21,1	3,0	63,3
Форель ручьевая	2,0	200,0	400,0
	7,0	65,0	455,0

У карповых икра развивается в течение 3—6 дней, у наваги — 3—4 мес, а у лососей — до 5—6 мес.

Метаморфоз. Развитие личинок камбал, речного угря, лунырыбы и других рыб проходит с метаморфозом. Симметричные личинки камбал плавают в верхних слоях воды спиной кверху, а затем постепенно опускаются глубже, один глаз у них переходит на другую сторону тела, и после завершения метаморфоза молодые

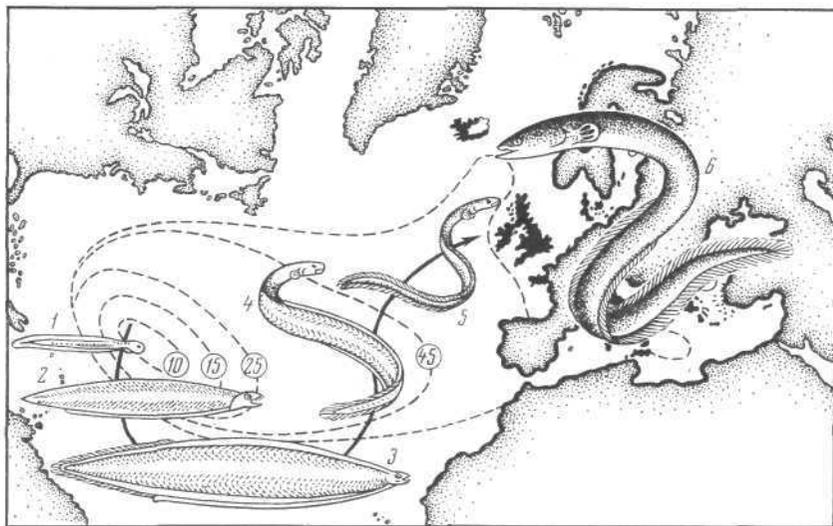


Рис. 76. Метаморфоз европейского угря и миграции его личинок:

в кружочке — средняя длина личинок, мм; / — только что вышедшая личинка; 2 — годовалая личинка; 3 — двухгодовалая личинка; 4 — личинка перед началом превращения; 5 — стеклянный угорек; 6 — взрослый угорь.

камбалы начинают вести придонный образ жизни. Личинки речного угря (лептоцефалы), выклеывающиеся из икринок в Саргассовом море, имеют листовидную форму. За 2—3 года дрей-

фа в струях Гольфстрима они превращаются в прозрачных угребразных рыбок, заходящих в реки Европы, где растут, теряя прозрачность и превращаясь во взрослых угрей (рис. 76).

Выживаемость икры и личинок. Численность популяции в основном зависит от выживаемости эмбрионов и обеспеченности пищей личинок на этапе перехода на активное питание. На эти периоды приходится наибольшая смертность по сравнению со всеми другими периодами жизни рыбы (табл. 29).

Таблица 29

Сравнительные показатели гибели некоторых видов морских рыб в эмбриональный и личиночный периоды их развития (по Дехник)

Вид рыбы	Поколение	Общая смертность от икры до конца личиночного периода, %	Смертность, %		Автор
			в собственно эмбриональный и предличиночный подпериоды	в личиночный период	
Черноморская хамса	1953	99,9	96,1	3,8	Дехник
Азовская хамса	1962	99,8	97,9	1,9	»
	1963	99,91	97,3	2,61	»
Тихоокеанская сардина	1950	99,6	96,8	2,8	Альстром
	1951	99,0	97,5	1,5	»
Черноморская ставрида	1959	99,3	87,7	11,6	Дехник

Основными факторами, определяющими выживаемость эмбрионов и предличинок, являются температура воды, соленость, газовый режим, ветер, волнения.

Как видно из приведенных данных, огромная плодовитость некоторых рыб не может свидетельствовать об их высокой численности, так как выживаемость икры и личинок очень низка.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ РЫБ

Жизненный цикл рыб, т. е. вся жизнедеятельность организма в течение онтогенеза от момента оплодотворения до естественной смерти, распадается на различные периоды, каждый из которых характеризуется определенными морфологическими и физиологическими особенностями. В жизненном цикле рыб выделяют следующие периоды: эмбриональный (зародышевый), личиночный, мальковый, ювенильный (юношеский), взрослого организма, старческий.

Эмбриональный (зародышевый) период характеризуется эндогенным питанием (за счет собственного желтка), длится от момента оплодотворения до момента перехода на внешнее (экзогенное) питание и подразделяются на 2 подпериода: собственно эмбриональный, когда развитие совершается внутри яйцевой оболочки, а у живородящих рыб протекает внутри тела самки; предличиночный (свободного эмбриона), когда выклюнувшиеся свободноживущие особи питаются за счет желтка (рис. 77).

Личиночный период характеризуется переходом на активное внешнее питание с сохранением личиночных органов и признаков. По внешнему и внутреннему строению организм еще далек от взрослого. В частности, плавниковая складка еще не дифференцирована на зачатки парных и непарных плавников.

Мальковый период характеризуется тем, что по внешнему строению организм приобретает сходство со взрослым. Непарная плавниковая складка

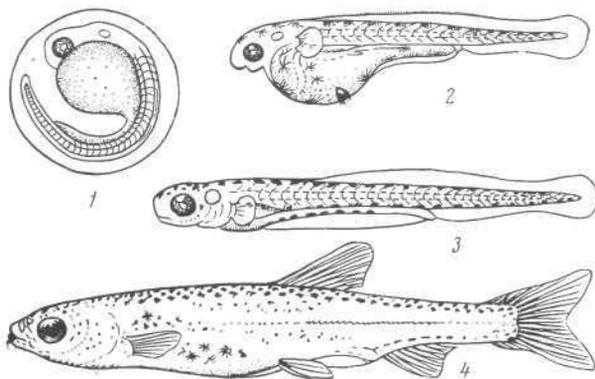


Рис. 77. Развитие воблы: 1 — икринка; 2 — предличинка; 3 — личинка; 4 — малек.

дифференцируется на плавники. Закладывается чешуя, дифференциация пола началась, но половые органы неразвиты. Малек — это молодая сформировавшаяся рыбка данного года рождения.

Ювенильный (юношеский) период характеризуется усиленным развитием половых желез, но рыбы еще неполовозрелые. Начинают развиваться вторичные половые признаки (если они имеются).

Период взрослого организма начинается с момента наступления половой зрелости, и рыбы обладают всеми признаками, характерными для полностью сформировавшегося организма.

Старческий период характеризуется замедлением роста или полным прекращением его. Рыба теряет способность размножаться.

Теория этапного развития рыб, позволившая изучить периоды, этапы, стадии развития и их продолжительность у многих видов рыб, была разработана В. В. Васнецовым, затем дополнена и развита другими исследователями.

Периоды — это довольно длительные интервалы индивидуального развития, слагающиеся из последовательных этапов.

Этапами называются такие интервалы в развитии рыбы, в течение которых происходит рост и медленные, постепенные изменения организма, однако никаких существенных изменений ни в строении, ни в физиологии, ни в поведении рыбы не совершается. Сохраняются ведущие взаимоотношения организма со средой, остается тот же способ движения, захвата пищи и т.д. (Васнецов).

Только после достижения определенной меры количество переходит в новое качество, и организм вступает в следующий этап. Смена этапов у рыб происходит в течение всей жизни. В первые периоды этапы обычно короткие, продолжающиеся от нескольких часов до нескольких суток, а у взрослых рыб длительность этапов может измеряться годами. Переход от одного этапа к другому осуществляется скачкообразно с резкими изменениями в строении и обычно происходит при достижении определенных размеров.

Скачки (морфологические изменения) совершаются очень быстро, иногда менее чем за 3—4 ч, и неразрывно связаны с изменением биологии. Незначитель-

ные морфологические изменения, отражающие каждый момент развития организма, называются стадиями.

У трески, например, период собственного эмбрионального развития подразделяют на несколько стадий (рис. 78).

Ia стадия — начало дробления (от 2 до 8 бластомеров).

I стадия — дальнейшее дробление, обрастание желтка зародышевым слоем — гастрюляция. Длится до появления зародышевой полоски.

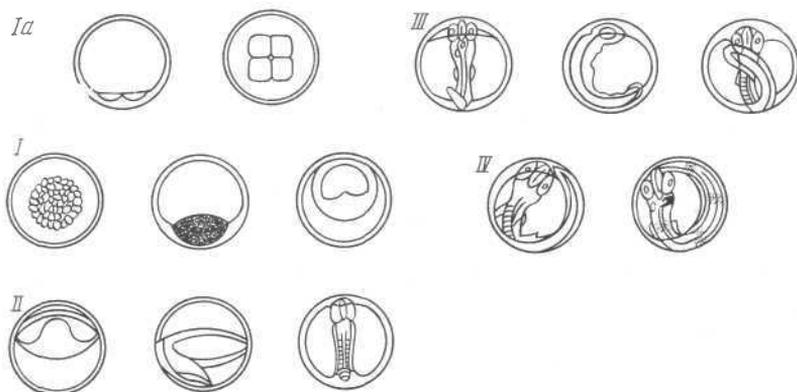


Рис. 78. Стадии эмбрионального развития трески:

/o — начальная стадия дробления (от 2 до 8 бластомеров); *I* — стадия дробления и обрастания; *II* — стадия образования зародышевой полоски; *III* — стадия неоформившегося эмбриона; *IV* — стадия оформившегося эмбриона.

II стадия — образование зародышевой полоски. Продолжается дифференцировка туловищных миотомов. Стадия заканчивается отделением хвостовой почки от желтка.

III стадия — неоформившегося эмбриона. Начинается от момента обособления хвоста и продолжается до охвата эмбрионом всего желтка.

IV стадия — оформившегося эмбриона. Начинаются пульсация сердца и подергивание эмбриона. Длится от момента охвата эмбрионом всего желтка до выхода его из икринки. На этой стадии у эмбрионов многих рыб глаза пигментированы.

Однако не все авторы вкладывают в термины «стадия», «этап» одинаковое содержание, что затрудняет сравнение данных о развитии рыб. К тому же у разных рыб наблюдается разное количество этапов развития, причем содержание их также различно. У щуки, например, три личиночных этапа развития, у литофилов — четыре, у фитофилов — шесть.

Знание этапов развития рыб необходимо для совершенствования биотехники разведения и перевозки икры и личинок, понимания причин колебаний численности популяций.

В качестве примера приведем описание развития камчатской пресноводной микижи *Salmo mykiss* Walb. (Павлов, Соин), выполненное согласно теории этапности развития¹.

Эмбриональный период. А. Подпериод собственно эмбриональный. Зародыш в это время называется эмбрионом.

¹ Приведены не все стадии.

Этап I. Набухание икринки, появление перивителлинового пространства. Образование бластодиска.

Этап II. Дробление от двух бластомеров до бластулы включительно.

Стадии: 2 бластомеров; 16 бластомеров; ранней морулы; поздней морулы; бластулы.

Этап III. Гастрюляция.

Этап IV. Органогенез.

Стадии: образования глазных пузырей; образования 7 сомитов; образования глазных бокалов и появления слуховых капсул; образования желточной пробки; обособления хвостового отдела от желтка.

Этап V. Начало подвижного состояния зародыша.

Этап VI. Начало зародышевого кровообращения.

Стадии: образования подкишечно-желточной системы кровообращения; печеночно-желточного кровообращения; запустевания подкишечно-желточной вены. Зародыш готов к вылуплению.

Б. Подпериод развития зародыша вне оболочки. После вылупления зародыш продолжает питаться за счет желтка и называется свободным эмбрионом, или предличинкой.

Этап VII. Вылупление зародыша из оболочки. Длина вылупившегося эмбриона 11—12 мм.

Этап VIII. Образование подвижного челюстно-жаберного аппарата.

Стадии: начала подвижного состояния жаберно-челюстного аппарата; окончания дифференциации непарных плавников и др. Длина зародыша 13—22 мм.

Личиночный период. Этап IX. Смешанное питание личинки длиной 24 мм.

Этап X. Переход личинок длиной 25—26 мм на полное экзогенное питание.

Мальковый период. Рыбка приобретает черты взрослого организма и называется мальком. Длина ее в начале периода около 27 мм.

МИГРАЦИИ

Требования рыб к условиям среды на разных этапах их жизненного цикла меняются, поэтому для обеспечения наиболее благоприятных условий для откорма, размножения и нагула они совершают миграции, т. е. закономерные массовые перемещения.

Изучение миграций имеет важное значение для промысла рыбы, так как во время миграций рыбы обычно образуют большие скопления. Для ведения рационального промысла рыбы необходимо знать характер миграций, их начало, направление, продолжительность, изменения в миграциях в зависимости от того или иного фактора, уметь их предсказывать.

Очень немногие рыбы (например, карась, линь, красноперка, окунь, сом, налим, рыбы коралловых рифов и др.) ведут оседлый образ жизни. Необходимо отметить, что пресноводные рыбы совершают менее протяженные перемещения, чем морские и проходные.

Миграции представляют собой определенные звенья жизненного цикла рыб, неразрывно связанные между собой.

Миграции различают горизонтальные и вертикальные.

Горизонтальные миграции могут быть пассивными и активными.

При пассивных миграциях икра и личинки выносятся течениями из районов нереста в районы нагула. Так, личинки и молодь атлантическо-скандинавской сельди, нерестящейся у побе-

режья Норвегии, течениями выносятся в открытые районы Норвежского и Баренцева морей, Медвежинско-Шпицбергенский район. Икра и личинки трески аркто-норвежского стада дрейфуют в струях Гольфстрима от берегов Норвегии в Баренцево море. Личинки европейского угря из Саргассова моря дрейфуют в течение 2,5—3 лет к берегам Европы. Из основного района нереста макруруса, находящегося в северной части атлантического срединно-океанического подводного хребта, где воспроизводится большая часть североатлантической популяции, личинки и молодь выносятся в районы Лабрадора, Гренландии, Исландии, Шпицбергена и Северной Норвегии.

Основной центр воспроизводства макрелешук в Тихом океане находится в его северо-западной части, и отсюда некоторая часть личинок и мальков течениями выносятся в северную и северо-восточную части океана, пополняя обитающие здесь популяции.

Активные миграции в зависимости от цели бывают нерестовыми, кормовыми и зимовальными, причем одни рыбы совершают все типы миграций, а другие — лишь некоторые. Моноциклические рыбы (тихоокеанские лососи, речной угорь и др.) после первого нереста погибают. У азовской хамсы совмещены нерестовые и кормовые миграции, у озимых рас проходных рыб — зимовальные и нерестовые. У сивых нет зимовальных миграций, имеются лишь нерестовые и кормовые.

Протяженность миграций значительно колеблется. Одни виды (камбалы) совершают относительно небольшие перемещения из глубинной зоны на мелководья и обратно, а другие (например, угри, лососи) проделывают путь в несколько тысяч километров.

Пути и сроки нерестовых миграций наиболее стабильны в связи с жесткими параметрами условий и мест нереста, а также процессов преднерестового развития рыбы. Кормовые и зимовальные миграции зависят от изменений температуры, распределения и массы кормовых организмов, численности мигрирующей популяции, что может существенно изменяться по годам.

Кормовые миграции. Рыбы используют для нереста районы, наиболее благоприятные для развития икры и личинок, а сами в этот период в основном не питаются. После размножения полициклические рыбы совершают кормовые миграции различной протяженности. Иногда кормовые миграции совмещаются с нерестовыми (например, у азовской хамсы).

Треска аркто-норвежского стада нерестится у берегов Норвегии в районе Лофотенских островов, а затем мигрирует на откорм в Баренцево море и Медвежинско-Шпицбергенский район (рис.79).

Черноморская скумбрия зимует и размножается в Мраморном море, а для нагула в теплый период года заходит в Черное море. С похолоданием она совершает миграцию в обратном направлении.

Атлантический лосось и осетровые после размножения в реках уходят для нагула в море. Весьма протяженные кормовые миграции совершают тунцы, атлантическо-скандинавские сельди, иваси и др.

Атлантическо-скандинавские сельди весной нерестятся у берегов Норвегии, после размножения направляются в район Исландии и далее на север, где в районе полярного фронта находят обильную

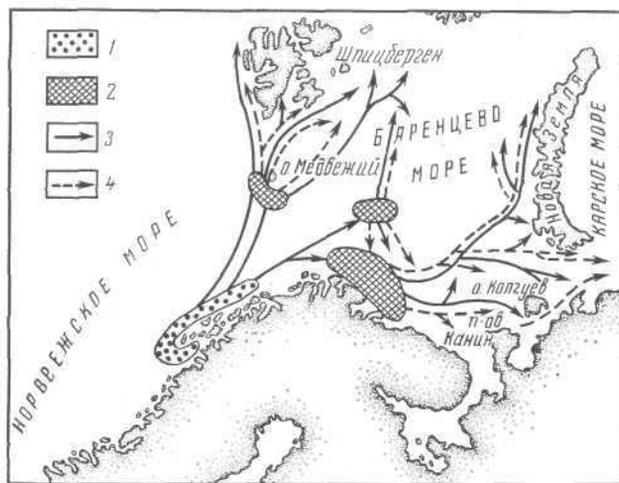


Рис. 79. Миграции атлантической трески:
1 — места нереста; 2 — места зимовки неполовозрелой трески; пути миграции: 3 — половозрелой трески; 4 — неполовозрелой.

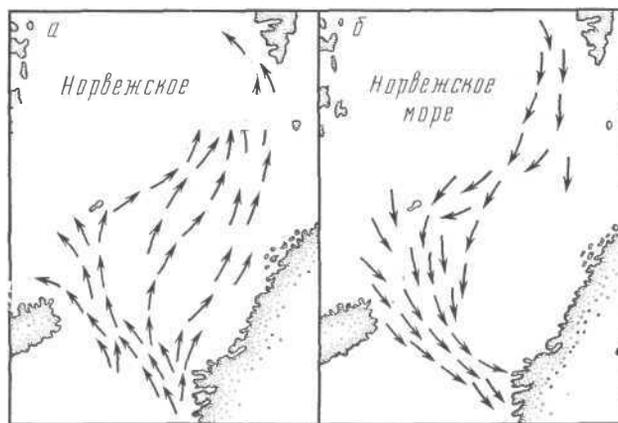


Рис. 80. Миграции атлантическо-скандинавской сельди в открытом океане:
а — летом; б — зимой.

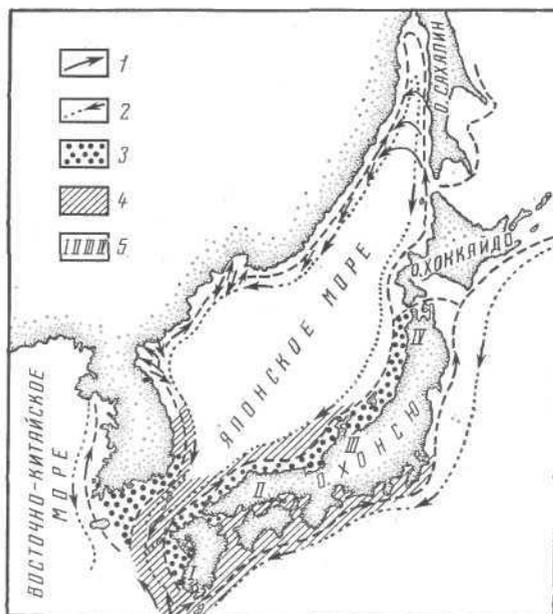
пищу и откармливаются. Осенью жирная взрослая сельдь совершает нерестовые миграции к берегам Норвегии (рис. 80).

Дальневосточная сардина иваси сравнительно теплолюбивая рыба. Обитает в северо-западной части Тихого океана, а основные нерестилища и места зимовки расположены вблизи юго-восточного

и юго-западного побережий о-ва Хонсю. Нерестится в конце зимы, а в апреле-мае начинает интенсивно питаться и в зависимости от кормовых и температурных условий в периоды высокой численности совершает весьма протяженные нагульные миграции в северном направлении. При этом крупные половозрелые рыбы идут дальше, продвигаясь вдоль восточного и западного берегов Японии, а также по западной части Японского моря вдоль берегов Кореи и Советского Приморья, достигая Южных Курильских островов и о-ва Сахалина, а в годы наибольшей численности отдельные стаи сардины встречаются у побережья Камчатки. Осенью с наступлением похолодания рыбы мигрируют в южном направлении

Рис. 81. Миграции, районы икротетания и зимовки тихоокеанской сардины:

миграции: 1 — на север; 2 — на юг; 3 — районы икротетания; 4 — районы зимнего обитания; 5 — месяцы икротетания.



и к ноябрю-декабрю достигают района зимовки — южных берегов Японии (рис. 81).

В северной части Тихого океана относительно глубоководный белокорый палтус совершает миграции от восточного побережья Камчатки через Берингово море и залив Аляска до берегов Калифорнии.

Патагонская путассу в теплый период года покидает Патагонский шельф и мигрирует для нагула в приантарктические воды, богатые крилем.

Наиболее протяженные миграции (до 8—10 тыс. км) совершают тунцы, меч-рыбы, акулы.

Зимовальные миграции. При сезонном понижении температуры в холодных и умеренных зонах многие рыбы становятся малоак-

тивными. Интенсивность питания их снижается, и они перемещаются в районы зимовки с более благоприятными температурными условиями. Зимовальную миграцию начинают физиологически подготовленные рыбы, достигшие определенной упитанности и жирности. Азовская хамса после нагула собирается осенью в большие стаи и выходит через Керченский пролив на зимовку в Черное море, которая происходит на глубине 70—150 м у южных берегов Кавказа. Зимовальная миграция может начаться только при накоплении рыбой достаточного количества жира (не менее 14%), т. е. создании необходимого объема энергетического «депо» для обеспечения жизнеспособности в период зимовки. В противном случае она задерживается в Азовском море и даже иногда гибнет, не успев покинуть этот быстро охлаждающийся водоем.

У проходных рыб зимовальные миграции нередко являются началом нерестовых. Озимые формы речной миноги, осетровых, семги и других рыб после нагула в море осенью заходят в реки, где и зимуют. Некоторые рыбы Волго-Каспийского бассейна (лещ, сазан, сом, судак) при осеннем похолодании мигрируют в низовья Волги, залегают там в ямы и впадают в оцепенение.

Нерестовые миграции. Различают анадромные и катадромные нерестовые миграции проходных рыб. При анадромных миграциях рыбы идут на нерест из морей в реки, при катадромных — из рек в море. Анадромные миграции характерны для лососей, осетровых, каспийских сельдей и других проходных рыб, катадромные — для речного угря, некоторых видов бычков (*Gobiidae*) Филиппинских островов, галаксиевых рыб.

Речная минога, например, нерестится в нижнем течении рек, а атлантический и особенно тихоокеанские лососи поднимаются далеко вверх по течению реки, совершая речные и морские миграции протяженностью в несколько тысяч километров.

В процессе эволюции у некоторых проходных рыб произошла внутривидовая биологическая дифференциация, что привело к образованию сезонных рас, называемых озимыми и яровыми. Сезонные расы имеются у речной миноги, атлантического лосося, некоторых осетровых, карповых, окуневых. Рыбы яровой расы входят в реки с развитыми гонадами незадолго до нереста, а озимой — осенью с неразвитыми половыми продуктами. Представители озимых рас проводят в реке от нескольких месяцев до года и размножаются на следующий год. У озимых рас лососевых, осетровых, карповых нерестовые миграции совмещены с зимовальными.

Во время нерестовых миграций рыбы обычно не питаются или питаются слабо, а необходимые энергетические ресурсы для передвижения и развития половых желез у них накапливаются раньше в теле в виде жира, содержание которого находится в прямой зависимости от длительности предстоящего пути.

Например, у каспийской миноги перед входом в Волгу жирность достигает 34%, при достижении нерестилищ уменьшается до 1—2%. Жирность кеты перед входом в реку составляет 11,3%, после прохождения рыбой пути в 1200 км — всего 3%.

Ученых давно интересовало, что побуждает рыб к подчас весьма трудным и длительным нерестовым миграциям, которые для моноциклических рыб (угорь, речная минога, тихоокеанские лососи) заканчиваются гибелью. Существовало мнение, что рыбы начинают нерестовые миграции под воздействием половых гормонов. Однако это не может быть бесспорным, так как, например, у озимых рыб, начинающих нерестовые миграции в реки, гонады еще слабо развиты. И.А.Баранникова (1975) полагает, что в основе миграционного поведения рыб лежит функциональная активность некоторых желез внутренней секреции и прежде всего гипофиза, щитовидной железы, надпочечников, нейросекреторной системы, а сигнальным раздражителем, побуждающим их к движению, является продолжительность фотопериода.

Приведем несколько примеров нерестовых миграций рыб.

Семга после нагула в северной части Атлантического океана для размножения мигрирует в реки Европы. В реках, впадающих в Белое и Баренцево моря, она представлена яровой и озимой расами, и ход ее довольно сложен, так как обе расы подразделяются на несколько форм.

В разных реках эти миграции характеризуются своими особенностями, однако общая картина их сходна.

Озимая раса семги представлена осенней семгой и залёдкой, которая из-за ледостава не успевает зайти в реку и начинает мигрировать вверх по реке сразу после распадаения льда.

Ход рыб яровой расы растянут с лета (июнь) до осени (октябрь). Каждая форма обладает определенными биологическими показателями и размерами. Среди них выделяют закройку, летнюю (межень), тинду (мелких самцов) и листопадку.

Семга обеих рас нерестится в сентябре — октябре.

Тихоокеанские лососи совершают нерестовые миграции из открытых районов северной части Тихого океана, где они нагуливаются в течение 1—4 лет, в реки северо-восточного побережья Азии и северо-западного побережья Америки. В реке они приобретают брачный наряд.

Среди кеты, входящей в р. Амур, различают летнюю и осеннюю. Летняя кета мелче осенней и входит в реку с июня до середины августа, осенняя — с июля до середины сентября и размножается соответственно в августе и октябре. Осенняя кета поднимается по р. Амур выше летней. В реке рыбы не питаются, кишечник у них дегенерирует, в организме происходят необратимые процессы, и все рыбы после нереста погибают. Личинки кеты и горбуши выклеваются весной. В отличие от других тихоокеанских лососей и семги их молодь в реке не задерживается и незамедлительно (у горбуши) или через 1—2 мес (у кеты), не проходя стадии пестрятки, скатывается в море.

Европейский речной угорь широко распространен в реках Западной Европы, на территории СССР встречается в бассейне Балтийского моря, обитая в реках и озерах в течение 5—8 лет и более. Достигнув половой зрелости, угорь начинает нерестовую миграцию, спускаясь вниз по рекам в течение всего лета. В море у угря размер глаз увеличивается, кости становятся рыхлыми, окраска брюха из оливково-желтой превращается в серебристую, кишечник дегенерирует. Морской миграционный путь угря проходит через Атлантический океан в Саргассово море, где на больших глубинах происходит нерест, после которого все особи погибают. Американский речной угорь нерестится там же, но несколько западнее и ближе к Американскому побережью.

Листовидные личинки лептоцефалы длиной около 6 мм выходят из икринки зимой или ранней весной. Они продолжают свой дрейф в течение 2,5—3 лет в обратном направлении к берегам Европы. Уже оформившимися маленькими Угорьками они заходят в реки.

Многие морские рыбы (треска, атлантическо-скандинавская сельдь, тихоокеанские камбалы и др.) совершают нерестовые миг-

рации к берегам, а некоторые из них (морская камбала, большеглазый зубан) для икрометания отходят лишь на большие глубины.

Причины анадромных миграций и процесс их образования связаны прежде всего с тем, что в пресных водах условия размножения и выживаемость икры и личинок более благоприятны, чем в море, но кормовая база для высокочисленной популяции недостаточна. В море же много корма, но весьма многочисленны потребители икры и молоди. Поэтому недостаток корма заставил генеративно-пресноводных рыб (лососевые, осетровые и др.) расширить свой ареал и выйти для нагула в море, после чего они возвращаются для размножения на нерестилища своих предков. Поскольку икра и молодь в реках находится в большей безопасности, то и некоторые генеративно-морские рыбы, например проходные сельди Каспия, постепенно перешли к нересту в реках, продолжая нагуливаться в море. Проходные рыбы, благоприятно сочетая места нагула и нереста, имеют большую численность по сравнению с близкими видами, не совершающими миграций. Численность пресноводных рыб из-за ограниченности корма никогда не бывает столь высока, как морских, проходных или полупроходных. Например, генеративно-морской налим, питающийся в основном рыбой, полностью перешел к жизни в реках, но численность его по сравнению с близкими морскими видами невелика.

Труднее объяснить катадромные миграции европейского угря. Согласно одной из существующих гипотез миграции угря можно объяснить раздвижением материков в мезозойскую эру, в результате чего удлинился его миграционный путь. Согласно другим гипотезам угорь нерестится в самом теплом и соленом месте Атлантического океана. П. Ю. Шмидт считает, что миграционный цикл угря образовался в результате похолодания в ледниковый период (до наступления ледника нерестилища угря находились в тепловодных районах у берегов Европы). Впоследствии под воздействием ледника эти районы, а следовательно, и нерестилища угря были смещены далеко на запад, в Саргассово море.

Способы ориентации рыб во время миграций различны. Важную роль играют течения, направление береговой линии и др. Например, лососевые, возвращающиеся после нагула «домой» в те же реки, где они вышли из икры, отыскивают устье «родной» реки с помощью обоняния. Они легко дифференцируют по запаху воды различных водоемов (см. с. 71).

Наиболее изучены способы ориентации у европейского угря. Так как миграционный путь его очень длинный, то на отдельных этапах угорь использует разные ориентиры (течение, соленость, глубину, электромагнитное поле Земли и др.).

Помимо горизонтальных миграций рыбам и прежде всего планктофагам свойственны вертикальные миграции. Икринки и личинки ряда видов рыб могут перемещаться по вертикали вследствие разности удельного веса их тела и воды. Так, выметанная камбалами у дна пелагическая икра почти незамедлительно всплывает и развивается у поверхности. Выклюнувшиеся

личинки по мере своего развития постепенно опускаются в глубокие слои и, завершив метаморфоз, оседают на дно.

Нерестовые вертикальные миграции совершает живородящая рыба — байкальская голомянка, которая перед **выметом** личинок всплывает с глубины около 700 м в поверхностные слои воды и после размножения погибает.

Зимой многие пелагические рыбы (сельди, азовская хамса в Черном море и др.) опускаются в более глубокие, но менее охлажденные слои, чем при нагуле, образуя большие малоподвижные скопления.

Многие виды, в том числе океанические сельди, каспийские кильки, черноморский шпрот, скумбрия, ставрида, треска, **пикша**, морские окуни, черный палтус и др., совершают суточные вертикальные миграции, перемещаясь вслед за подвижными кормовыми объектами. В большинстве случаев эти рыбы днем держатся на глубинах, а ночью поднимаются к поверхности.

Молодь многих видов рыб мигрирует по вертикали, следуя за кормовыми организмами.

Атлантические сельди совершают суточные вертикальные миграции в основном в период зимовки и нереста, а во время нагула крупная сельдь придерживается верхних слоев воды, где находится кормовой планктон, не совершая значительных вертикальных перемещений. В период же зимовки и нереста сельди почти не питаются, однако совершают значительные суточные вертикальные миграции оборонительного характера, днем опускаясь на глубины около 200 м, а ночью поднимаясь к поверхности на глубину 40—60 м, с тем чтобы избежать хищников. Подобно ведет себя и азовская хамса в Черном море.

Рыбы, питающиеся мигрирующим кормом (черноморский шпрот, каспийские кильки и др.), совершают суточные вертикальные миграции и в период нагула.

Суточные вертикальные миграции у планктофагов в первую очередь связаны с питанием и уходом от хищников, а у хищных рыб зависят от особенностей вертикального распределения объектов питания. Треска, например, в одних районах днем держится у дна и дает хорошие уловы тралом, а в других — наоборот, что определяется размещением кормовых объектов.

Треска наиболее активно питается ночью и в сумерки. При питании ее подвижными пелагическими организмами максимальный индекс наполнения желудка наблюдается в утренние и вечерние часы (около 4 и 20 ч). Поэтому при питании мойвой, которая днем держится на глубинах, а ночью поднимается к поверхности, треска повторяет ее суточные миграции и днем остается в придонных слоях воды. В этом случае дневные траловые уловы трески бывают высокими. При питании бентосом и донными рыбами (например, песчанками) треска ночью кормится у дна, а днем рассеивается в толще воды, и уловы ее тралами невелики.

Знание закономерностей вертикального распределения рыб имеет важное практическое значение, так как способствует рациональному промыслу.

Одним из способов изучения миграций является использование биологических различий между популяциями. Зная морфометрическую характеристику, размерно-весовой и возрастной состав, упитанность, содержание гемоглобина в крови, состав паразитофауны и другие признаки, характерные для особой данной популяции, можно наблюдать за ее перемещением. Получить представление о миграциях рыб можно путем анализа состава уловов в изучаемом районе. Пути миграций пелагических рыб могут быть установлены в результате наблюдений с самолета или вертолета. Однако одним из основных методов изучения миграций является мечение. Мечение может быть индивидуальным и массовым (групповым). При индивидуальном мечении каждая метка имеет свой номер, при массовом — всех рыб (или группы) метят одинаково и индивидуального номера у меток нет.

При мечении рыб необходимо соблюдать ряд условий. Мечение не должно травмировать рыбу, повышать ее смертность по сравнению с немеченой. Метки не должны быть помехой движению или дыханию рыбы. Их следует изготавливать легкими и недорогими; метки должны быть отчетливо видны или легко обнаруживаемы, однако не привлекать хищников и сохраняться достаточно

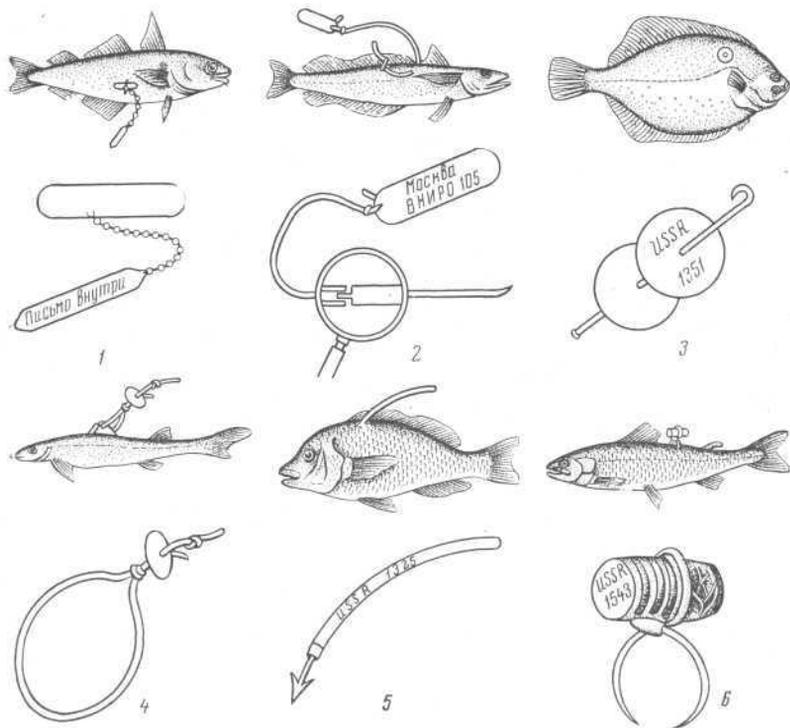


Рис. 82. Некоторые типы меток и способы их прикрепления:

1 — гидростатическая; 2 — пластинчатая; 3 — метка Петерсена; 4 — типа «спагетти»; 5 — стреловидная; 6 — ультразвуковая.

долго. Поведение меченой рыбы не должно отличаться от поведения немеченой. На каждой метке обычно указывают номер и адрес учреждения, куда надо доставить метку.

Материалом для меток являются в основном цветная пластмасса или нержавеющий металл. Для индивидуального мечения используют различные метки (рис. 82).

Скобочная метка представляет собой металлическую пластинку, согнутую в виде скобки, прикрепляемую особыми щипцами к жаберной крышке.

Перстневые металлические метки из нержавеющей стали или латуни наряду с другими метками используют для мечения осетровых. Метки закрепляют на первом луче грудного плавника рыб.

Гидростатическая метка, предложенная норвежским ученым Э. Леа для мечения трески, представляет собой пластмассовую капсулу, в которую вложена записка с номером и адресом. Ее прикрепляют к рыбе при помощи якорька, который вводят под кожу через небольшой разрез у основания спинного плавника или сбоку. Эту метку используют для мечения многих рыб.

Диски Петерсена выполняют из пластмассы разных цветов и используют в основном для мечения камбал и скатов. Два диска, проткнутые булавкой или соединенные проволокой из нержавеющей металла, крепят к жаберной крышке или к телу рыбы под спинным плавником.

Пластинчатая метка представляет собой цветную пластмассовую пластинку, соединенную с проволокой или пластмассовой трубкой, которую продевают с помощью специальной иглы через мускулатуру рыбы под спинным плавником или крепят к жаберной крышке. Свободный конец трубочки завязывают двойным морским узлом. Метку используют для мечения тресковых, камбаловых и других рыб.

Метки типа «спагетти» представляют собой тонкие пластмассовые трубочки яркого цвета. Трубочку специальной иглой продевают через мускулатуру спины или спинной плавник и завязывают узлом. Все сведения, как правило, нанесены на трубочку, но иногда прикрепляют и диск. Эти метки используют в основном для мечения акул.

Для мечения тунцов и угря применяют стреловидную метку — пластмассовую трубочку длиной 15—17 см, на одном конце снабженную нейлоновым якорьком, с помощью которого метка держится в мускулатуре спины.

Подкожные метки для мелких рыб выполняют из цветной фотопленки, на которую с помощью фотоспособа наносят номер. Метки, имеющие форму вытянутого треугольника, пинцетом вводят в мышечную ткань перед спинным плавником.

Ультразвуковые метки используют для изучения миграций крупных рыб, в том числе лососей. Они состоят из двух частей: передатчика и приемника. Звуковой передатчик, заключенный в пластмассовый футляр, крепят к мышцам спины или вводят в желудок. Приемник находится на судне или лодке, с которых следят за координатами меченых рыб. Длительность работы меток до 12 дней и более, радиус действия несколько километров. Ультразвуковая система непрерывно регистрирует и передает данные о движении рыбы, окружающей среде, поведении, физиологическом состоянии. В этих целях используют также миниатюрные радиопередатчики.

Электрическая метка-поплавок представляет собой пенопластовый футляр, в который вмонтирован элемент постоянного тока, питающий электрическую лампочку напряжением 2,5 В. Общая масса метки около 30 г, продолжительность работы 4—6 ч, видимость света 0,6—0,8 км. Метку крепят у основания спинного плавника с помощью капроновой нити различной длины. Метку-поплавок используют для изучения поведения угря в начальный период нерестовой миграции в заливах Балтийского моря.

Для мечения рыб с легко опадающей чешуей и в том числе сельдевых используют небольшие внутренние полостные пластмассовые или магнитные метки. Магнитные металлические метки впервые использовали для мечения тихоокеанской сардины и вводили в полость рыбы через надрез или с помощью пневматического пистолета. Магнитные метки обнаруживают с помощью электромагнитных установок на заводах во время переработки рыбы, пластмассовые — при разделке рыбы на судах или обрабатывающих предприятиях. Меченые сельди осуществляют и с помощью наружных меток.

Индивидуально метят в основном взрослых рыб, серийно — молодь и взрослых особей.

Приведем несколько способов серийного мечения рыб.

Радиоактивные метки представляют собой металлические пластинки, содержащие радиоактивный кобальт. Их вводят в ткани рыб. Широко рас-

пространено мечение рыб радиоактивными изотопами кальция, цинка, фосфора. Для обнаружения меченых рыб используют счетчики Гейгера.

При кормлении рыб пищей, содержащей радиоактивный стронций, он аккумулируется в костях скелета и чешуе, сохраняется в течение года и более и обнаруживается при спектральном анализе чешуи.

Мечение красками производится разными способами. Одних рыб выдерживают в растворе органического красителя, другим вводят под кожу водную эмульсию акриловых красок, предназначенных для живописи (окраска сохраняется не более 2 нед), у третьих окрашивают поверхность тела специальными красками (окраска сохраняется в течение 4—6 мес).

Флуоресцентное мечение состоит в том, что рыбам под кожу вводят флуоресцирующие вещества, видимые в ультрафиолетовых лучах.

Способ клеймения разных видов рыб (начиная с мальков) жидким азотом является простым, быстрым и экономичным. Металлическую трубочку, наполненную этим веществом, на 1—2 с прижимают к телу рыбы. Оставшееся клеймо сохраняется в течение многих месяцев. Ляписом (азотнокислое серебро), оставляющим на коже темный знак, метят карпов.

Молодь лососей метят, пропуская через раствор уксуснокислого свинца, который придает характерный темный цвет их чешуе и плавниковым лучам.

Хирургическое мечение используют в основном для определения процента возврата молоди лососей, выращенных на рыбоводных заводах. Им отрезают весь жировой плавник или часть его, проделывают отверстие в хвостовом или спинном плавниках и т. д.

Вторичная поимка рыб зависит от многих факторов: количества меченых рыб, интенсивности рыболовства, типа метки, техники мечения, характера оповещения рыбаков и работников обрабатывающих предприятий, вознаграждения.

Мечение позволяет не только изучить пути миграций, но и определить скорость движения рыбы, численность популяции, степень ее промыслового использования, эффективность рыбоводных работ.

Запасы рыб будут примерно в таком отношении к улову, в каком находится число помеченных рыб, выпущенных в водоем, к числу рыб с метками, оказавшимися в улове.

ЧАСТНАЯ ИХТИОЛОГИЯ

ВВЕДЕНИЕ В ЧАСТНУЮ ИХТИОЛОГИЮ

Все многообразие животного мира и в том числе ихтиофауна состоят из видов (*species*), каждый из которых является основной систематической единицей. Вид—это совокупности (сообщества) особей, занимающие свойственную им географическую область, обладающие определенными морфоэкологическими признаками, которые передаются по наследству и благодаря которым данный вид отличается от близких ему видов. Все особи вида могут скрещиваться и давать потомство. Вид характеризуется относительной морфологической стабильностью, что является результатом приспособления к определенному комплексу внешних условий, под воздействием которых вид формировался и живет. Признаки вида отражают приспособленность его к определенным условиям существования. Изменчивость в пределах вида не выходит за границы его морфобиологической специфики. Вид занимает определенную область (ареал). В ареале обитания вида условия существования соответствуют его морфобиологическим особенностям. Вид относительно стабилен во времени, т. е., раз возникнув, он относительно устойчиво сохраняет свои видовые (морфобиологические) свойства (специфику) в течение всей своей истории. Например, вид окунь *Perca fluviatilis* L. и многие другие рыбы за многие тысячелетия в морфологическом отношении почти не изменялись. Об этом свидетельствует сравнение костей современного окуня с костями из раскопок стоянок каменного века. Историческое развитие идет не путем постепенного изменения существующих видов, а путем скачкообразного создания новых форм в результате изменения соотношений между условиями обитания и видом в целом.

Видообразование—результат изменения условий существования и связанных с ними морфологических особенностей вида, т. е. перестройки отношений организма и среды. Например, современные кистеперые (латимерия) живут в море, а их вымершие предки обитали в небольших, временами пересыхающих пресноводных бассейнах, имели хоаны, плавательные пузыри, функционирующие как легкие, и другие отличительные признаки. Переход их в море привел к образованию новых видов. У современной латимерии нет хоан, плавательный пузырь не играет роли легкого, так как в морских условиях необходимость перехода на дыхание кислородом воздуха не возникает.

Внутри вида часто наблюдается так называемая групповая изменчивость, охватывающая часть популяции вида и связанная или с ареалом обитания (так называемая географическая изменчивость), или лишь с определенными станциями и пунктами обитания, т. е. не связанная с ареалом распространения (экологическая изменчивость). Обе группы изменчивости являются приспособлением, обеспечивающим виду освоение наибольшей площади распространения или различных станций обитания (в ареале вида).

Примером географической изменчивости может служить (по Никольскому) изменчивость обыкновенного пескаря *Gobio gobio* (L.), образующего в пределах ареала географические подвиды: туркестанский пескарь (*G. g. lepidolaemus*), иссыккульский пескарь (*G. g. latus*) и другие, которым свойственны отличия приспособительного значения. Так, например, у пескарей, обитающих в реках с быстрым течением, горло покрыто чешуей (туркестанский пескарь), у пескарей обитающих в стоячих водах горло голое (иссыккульский пескарь).

Изменчивость внутри вида (образование подвидов и рас) necessarily является свидетельством начала видообразования, а должна рассматриваться как приспособление к расширению ареала обитания вида.

Экологическая изменчивость, как и географическая, — своеобразное приспособление к среде, обеспечивающее виду освоение различных участков обитания в пределах ареала распространения (дно, поверхность, прибрежная часть и т. д.).

Основное отличие состоит в том, что подвид (*subspecies*), рассматриваемый как географическая изменчивость, связан с определенной областью распространения, занимая часть ареала вида, а экологическая раса (*infraspecies*) вкраплена в область распространения вида. Примером могут служить беломорские сельди: одни из них большую часть жизни обитают в мелководных районах заливов Белого моря, другие — в самом море; одни размножаются рано весной, другие — летом.

Основная систематическая единица — вид (лат. *species*) обозначается на латинском языке биномиально, т. е. двумя словами: родовым и видовым названиями. Например *Clupea harengus* — океаническая сельдь. После этих слов указывается автор, впервые описавший этот вид.

В нашем примере это будет К. Линней, и в этом случае полное наименование этой рыбы *Clupea harengus* Linne (или сокращенно L.).

Подвид *subspecies* — результат географической изменчивости внутри вида — обозначается триниминально. Например, *Clupea harengus membras* L. — салака.

Видовые и подвидовые названия характеризуют особенности строения, окраски или поведения рыб, ареал ее обитания, а также даются в честь ученых, исследователей судов и т. д.

Так, латинское название верховки *Leucaspius delineatus* (Hec- kel) указывает на отсутствие у нее боковой линии (*delineatus*);

название арктической трески *Arctogadus borisovi* связано с именем известного советского ихтиолога П. Г. Борисова и т. д.

В международной практике принято, исходя из права приоритета, за каждым видом сохранять то название, которое ему было дано в X издании трудов Линнея *Systema Naturae* (вышедшей в 1758 г.) или впервые после этого года. Если по ошибке автор отнес описанный вид к другому роду или род позднее был расчленен на большее количество родов, а вид в связи с этим был отнесен к другому роду, то видовое название сохраняется, но фамилия автора ставится в скобки. Для других систематических обозначений — подвид, раса — правила обозначения и приоритета сохраняют силу.

Племя (*natio*) — это подвид второго порядка. Например, беломорская сельдь — *Clupea harengus palasi maris-albi* Berg. Племя объединяет группу особей, связанных с подвидом переходными формами, и занимает определенный ареал. Признаки племени передаются по наследству.

Негеографические, т. е. экологические, внутривидовые изменения обозначаются названием вида или подвида с добавлением экологической расы — *infraspecies* или *infrasubspecies*. Например, *Opsoglychus keta infraspecies autumnalis* Berg осенняя кета. К этой же группе относят и морфу (*morpha*). Морфы не имеют определенной области обитания, могут встречаться совместно с основной формой. Признаки их неустойчивы, и с изменением внешних условий морфы могут превращаться в основную форму. Морфы обозначаются путем присоединения слова *morpha* к названию вида или подвида. Например, ручьевая форель — *Salmo trutta morpha fatio* L.

В ихтиологии принято (за некоторыми исключениями), что систематические единицы до отряда включительно носят названия по первоначальному роду и имеют определенные окончания. Для подсемейства такими окончаниями являются *-ini* или *-inae*, например *Cyprininae* — сазаноподобные, для семейства *-idae*, например, *Cyprinidae* — карповые, для подотряда *-oidei*, например *Cyprinoidei* — карповидные, для отряда *-formes*, например *Cypriniformes* — карпообразные.

Систематические категории выше отряда не имеют определенных окончаний.

Морская и пресноводная ихтиофауна весьма разнообразна. Из 40 тыс. видов всех позвоночных насчитывается свыше 20 тыс. видов рыб. Это разнообразие объясняется как генезисом отдельных групп, так и разнообразием их видовых адаптаций.

Зоологическая классификация — это распределение животных по группам на основании их сходства и родства (Майер).

Большое разнообразие рыб и отсутствие достаточных палеонтологических сведений затрудняют их классификацию и приводят к различным мнениям ученых о систематическом ранге и родственных связях того или иного таксона.

В 1940 г. Л. С. Берг опубликовал свою работу «Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых», в которой он отнес всех рыбообразных и рыб к 7 классам. Современная фауна представлена 4 классами: пластиножаберные, цельноголовые, двоякодышащие, совершенноротые. Классификации Л. С. Берга долгое время придерживались практически все ихтиологи. Однако

дальнейшее развитие ихтиологической науки и накопление новых сведений по морфологии, физиологии и экологии рыб послужило основанием для дальнейшего совершенствования классификации рыб.

В 1963 г. была опубликована система рыб К. Матсубара, а несколько позже — работа А. Ромера, относящих всех современных рыб к двум классам: хрящевые и костные.

Почти одновременно американские исследователи Н. Гринвуд, Д. Розен, С. Вейцман, Г. Майер (1966) внесли существенные изменения в систему надотряда костистых рыб.

Г. В. Никольский объединил всех рыб в один класс Pisces, подразделяя его на 2 ветви: хрящевых и костных.

Советские ихтиологи Т. С. Расс и Г. У. Линдберг в 1971 г. в работе «Современные представления о естественной системе ныне живущих рыб» приняли за основу систему рыб, предложенную Л. С. Бергом (1940, 1955), и в то же время внесли в нее существенные коррективы как свои личные, так и предложенные К. Матсубара и Н. Гринвудом. В соответствии с их системой (как и ныне у большинства советских и зарубежных исследователей) все рыбы подразделяются на два класса: хрящевые и костные. Что же касается более низких таксономических единиц — подотрядов, отрядов, семейств, то в настоящее время еще не сложилась общепринятая система.

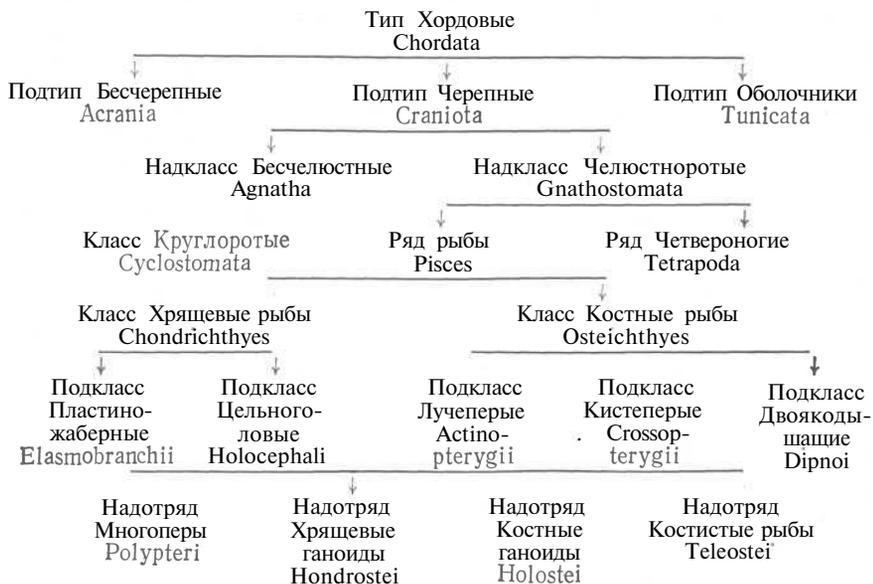
В настоящем учебнике принята система рыб, разработанная Л. С. Бергом, с внесением в нее некоторых наиболее утвердившихся изменений в настоящее время (Ромер, 1966; Гринвуд и др., 1966; Расс и Линдберг, 1971).

Глава III

СИСТЕМА И БИОЛОГИЯ КРУГЛОРОТЫХ И РЫБ

В курсе ихтиологии рассматриваются бесчелюстные (рыбообразные) и рыбы, т. е. первичноводные животные, имеющие сходное строение и образ жизни.

Положение круглоротых и рыб в типе хордовых и основные их систематические единицы представлены на схеме.



НАДКЛАСС БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ — AGNATHA. КЛАСС КРУГЛОРОТЫЕ — CYCLOSTOMATA

Наиболее примитивные позвоночные животные. Тело змеевидное, лишненное чешуи. Кожа выделяет большое количество слизи. Челюстей нет. Парные плавники отсутствуют. Рот окружен круглой присасывательной воронкой, снабженной роговыми зубами. На мощном буравящем языке также есть зубы. Обонятельное отверстие непарное. Во внутреннем ухе один или два полукружных канала. Жабры энтодермального происхождения имеют вид мешков.

Класс Круглоротые включает два подкласса: Миксины — Muxini и Миноги — Petromyzones.

ПОДКЛАСС МИКСИНЫ — МУХИНИ. ОТРЯД МИКСИНООБРАЗНЫЕ — МУХИНОФОРМЕС

Миксины — паразитические животные. Питаются в основном рыбой. Могут не только присасываться, но и при помощи буравящего языка вгрызаться в тело жертвы, поедая внутренности и мышцы. Кожа выделяет огромное количество слизи. Хорошо развиты органы обоняния и осязания, глаза редуцированы. Полу-

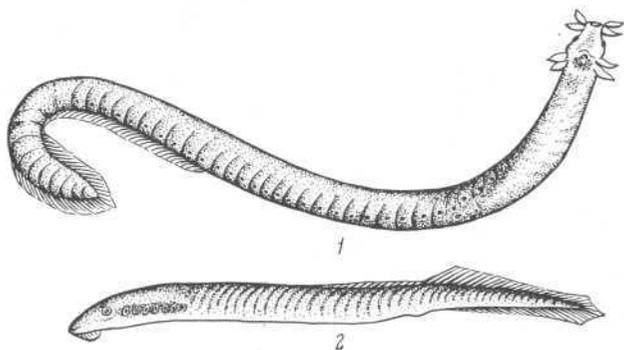


Рис. 83. Миксина (1) и минога (2).

кружный канал один. Спинной плавник отсутствует. Обонятельное отверстие сообщается с глоткой, и вода для дыхания поступает через него. Вблизи обонятельного отверстия и ротовой воронки находится по две пары усиков. Жаберных отверстий с каждой стороны от 1 до 15. У большинства видов наружные жаберные отверстия открываются с каждой стороны в особый канал, сообщающийся с наружной средой позади жаберных мешков, что позволяет дышать при глубоком внедрении в тело жертвы. Хорошо развито кожное дыхание. Длина до 1 м. Миксины — ночные животные, днем зарывающиеся в ил (рис. 83).

Размножаются, откладывая 20—30 довольно крупных яиц

вых водах, на зимовку откочевывает на большие глубины. Нерестится весной на глубинах от 400 до 2000 м. Икра пелагическая. Развитие с метаморфозом. Молодь оседает на дно в пределах больших глубин, а затем по достижении длины 13—20 см подходит в шельфовые воды. Уловы невелики.

ПОДОТРЯД КЛОУНОВИДНЫЕ — ANTENNARIOIDEI

В первом спинном плавнике 1—3 колючих луча. Подотряд состоит из нескольких семейств, основным из которых является многочисленное семейство Клоуновые — *Antennariidae*, состоящее из мелких донных рыбок, обитателей зон коралловых рифов и зарослей. Тело высокое, сжатое с боков. Окрасены очень ярко, и их окраска сливается с окружающей средой. Медленноплавающие. При помощи грудных и брюшных плавников ползают по дну. Питаются рыбой.

ПОДОТРЯД ГЛУБОКОВОДНЫЕ УДИЛЬЩИКИ — CERATIOIDEI

В отличие от других удильщикообразных у них брюшные плавники отсутствуют.

Распространены в основном в пределах относительно больших глубин тропических и умеренных регионов Мирового океана. В отличие от других удильщиков обитают не на дне, а в толще воды и там же размножаются. Пелагические икринки по мере развития поднимаются в приповерхностные воды, и здесь происходит выклев личинок, которые затем снова опускаются на глубины и претерпевают метаморфоз. Питаются рыбой. У глубоководных удильщиков сильно выражен половой диморфизм. Самки во много раз крупнее самцов и имеют на голове удочку со светящейся приманкой. Длина взрослых самок около 60 см, в то время как самцы гораздо меньше — длиной около 5 см, массой около 1 г. У некоторых видов карликовые самцы паразитируют на теле самки. Самцы вгрызаются в кожу самки и прирастают к ней, после чего у них редуцируются органы зрения и пищеварительная система, а питание происходит через кровеносную систему самки.

Глава IV

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ РЫБ

Все животные, как наземные, так и водные, распределяются по отдельным зоогеографическим областям, которые в свою очередь разделяются на подобласти. Иногда применяют более дробное деление, выделяя провинции, округа.

Современное распределение рыб в морских и континентальных водоемах Земного шара определяется как современными условиями их жизни, так и их историей. Распространение отдельных видов, родов и семейств рыб зависит от многих причин. Основным фактором являются условия среды, необходимые для существования отдельных видов. Изменение среды в прошлые геологические эпохи приводило к исчезновению отдельных видов, не приспособившихся к изменившимся условиям. Другие виды изменились, образовав новые виды, роды и семейства.

Вид стремится расширить ареал обитания. Чем старше вид, тем больше его ареал. За границы географического ареала обычно принимается линия, соединяющая крайние точки нахождения особей данного вида.

Рыбы занимают прежде всего те участки, к условиям которых они лучше приспособлены. Одни виды, проникая в **новую** среду обитания, изменяются, другие не выживают в новых условиях и отмирают.

Земная поверхность постоянно изменялась. Происходили коренные геологические изменения. Часть суши становилась морем, а море превращалось в сушу. Менялся климат. Холодные воды становились теплыми, и наоборот. Все эти изменения обуславливали как исчезновение старых и образование новых видов рыб, так и расселение их в водах Земного шара.

Рыбы обладают широкой приспособляемостью. Почти нет места на Земном шаре, где бы не обитал какой-нибудь вид рыб. Они встречаются на больших глубинах Мирового океана под огромным давлением, в темных пещерах, артезианских колодцах, горячих источниках, где температура воды достигает 40° С, и при отрицательных температурах в арктических водах.

Рыбы — одни из самых древних животных, известных с силура, т. е. возникших 400 млн. лет назад. Видовое многообразие рыб гораздо больше, чем остальных позвоночных. Из 40—41 тыс. видов позвоночных 20,5 тыс. видов рыб. Около $\frac{3}{4}$ поверхности нашей планеты занимают моря и пресноводные водоемы, в которых обитают рыбы. Условия их обитания различны по глубине, температуре, солености, газовому режиму, освещенности и т. д. Из 20 тыс. видов костистых рыб 8,3 тыс. видов пресноводных, 11,6 тыс. видов морских, остальные проходные. Каждый вид приспособляется к определенным условиям существования, для каждого из них характерны известные параметры температур, солености и др. В зависимости от «требовательности» к этим факторам рыб подразделяют на эвригалинных и стеногалинных, эвритермных и стенотермных и т. д.

Внешние условия (физические, химические, биологические) являются главными причинами, определяющими современное распространение рыб. Основными факторами географического распространения рыб являются: геологические изменения рыб донных и обитающих в прибрежных районах моря; резкие температурные различия водных масс в пределах акватории Мирового океана и в континентальных водоемах; различия в солености и газовом режиме вод.

Условия распределения рыб в морях и океанах отличны от условий расселения рыб на континентах, т. е. пресноводных рыб. На континентах особенно существенное значение имеют механические преграды — горные цепи, пустыни, протяженность суши между водоемами и т. д. В океанах наряду с наличием материковых преград особое значение для расселения рыб приобретают экологические условия: температура, соленость, глубины и др. Поэтому зоогеографическое распределение рыб и других водных организмов существенно различаются у морских и пресноводных обитателей.

Закономерность в зональном распределении рыб связана с различным высотным положением водоема. Как правило, в высоких широтах фауна более бедная, чем в низких. Например, в Белом море насчитывается 57 видов рыб, в Финском заливе Балтийского моря — 63, в Черном море — 180 видов. Фаунистические комплексы рыб разных широт различаются и по биологии. В высокоширотных водоемах нет растительной фауны. Сезонность питания хорошо выражена только у рыб умеренных зон. Плодовитость у рыб увеличивается от высоких широт к низким. Сроки размножения рыб в высоких широтах более короткие, и характер нереста у них единовременный.

У рыб высоких широт паразитов меньше, чем у рыб низких широт.

В последнее время масштабы целенаправленного воздействия человека на иктофауну пресноводных и морских бассейнов все возрастают и оказывают существенное влияние на географическое распределение рыб. Хорошо известны примеры крупномасштабных мероприятий, в результате которых тихоокеанские лососи стали обитателями рек Новой Зеландии и Кольского полуострова; атлантическая сельдь шед создала высокочисленную популяцию в Тихом океане; азовская кефаль успешно прижилась в Каспийском море; амурские растительные рыбы широко распространились в южной части СССР и т. д.

Не менее значимо промысловое воздействие на распределение и численность многих промысловых рыб — резко снизили свою численность и «сузили» ареалы перуанский анчоус, атлантические и тихоокеанские сельди, многие виды камбал и т. д.

Таким образом, человек своей промысловой и иной деятельностью может существенно «корректировать» естественные границы географического распространения рыб.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ В МОРЯХ И ОКЕАНАХ

Если учесть, что условия жизни рыб в прибрежных зонах, на больших глубинах или в открытой части морей (пелагиали) существенно различаются, то распределение их следует рассматривать в зависимости от мест обитания. В зависимости от глубины и рельефа по вертикали дно океанов и морей подразделяется на: материковую отмель, или шельф, с очень небольшим и плавным понижением дна до глубины около 200 м; материковый склон, или батиаль, с резким понижением дна в пределах глубин от 200 до 3000 м; ложе океана, подразделяющееся на абиссаль (от 3000 до 6000 м), переходящую в глубоководные желоба, или ультраабиссаль, до глубины 11 тыс. м.

Акваторию морей и океанов подразделяют на прибрежную, или неритическую, зону над материковой отмелью, и океаническую зону над материковым склоном и океаническим ложем.

По вертикали океан подразделяется на эпипелагиаль (верхний слой до глубины 150—200 м), мезопелагиаль (200—1000 м), батипелагиаль (1000—3000 м), абиссопелагиаль (3000—6000 м) и ультраабиссаль — свыше 6000 м.

Площадь материковой отмели составляет 7,4% акватории Мирового океана, но в ее пределах получают около 80% всего мирового улова, и ее рыбопродуктивность почти в 50 раз превышает таковую склона. Именно здесь и в прилегающих частях периферийной зоны океана, т.е. в пределах 20—25% его общей площади, продуцируется преобладающая часть фито- и зоопланктона, а также бентоса, являющихся основным кормом большинства рыб.

Зоны повышенной продуктивности обычно характерны для районов с повышенными концентрациями биогенных элементов — соединений азота, кремния и фосфора, которые обычно приносятся в приповерхностные горизонты — участки активного фотосинтеза — из более глубоких зон, где биогенные элементы содержатся в избытке. Такие подъемы глубинных вод обычно свойственны районам шельфа, склона и поднятий океанического ложа, а также участкам соприкосновения водных масс различного происхождения — фронтальным зонам.

Географическая или широтная зональность морской жизни в первую очередь сопряжена с климатическими различиями высоких и низких широт. В настоящее время принято следующее широтное деление:

области холодных вод: арктическая и антарктическая;

области умеренных вод: бореальная (умереннотепловодная в северном полушарии) и нотальная (умереннотепловодная в южном полушарии); область тропических (и субтропических) вод (рис. 167).

БИПОЛЯРНОЕ И АМФИБОРЕАЛЬНОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ РЫБ

Нередко одни и те же или близкие виды рыб, например сельди, треска, навага, благородный лосось, палтус и др., обитают в Атлантическом и Тихом океанах, но отсутствуют в Северном Ледовитом океане. Такое распространение рыб называется прерывистым, или амфибореальным.

Предполагают, что в более теплые геологические периоды эти рыбы имели единую область распространения, т.е. обитали и в Арктике, но затем погибли в результате похолодания, или же в один из периодов потепления проникли из одного бассейна в другой.

Существует значительное сходство у многих арктических и бореальных форм рыб Северной и Южной Атлантики и Пацифики. Имеются общие семейства и роды, многим видам и подвидам соответствуют северно- и южнообитающие формы, например миксины, морские окуни, сельди, сельдевые акулы и др. Такое явление

получило название «биполярность». Л. С. Берг считает, что в период похолодания тропических зон в один из ледниковых периодов многие относительно холодноводные рыбы смогли преодолеть тропики и оказаться в другом полушарии. Однако существует и другое мнение, что проникновение холодноводных рыб северного происхождения на юг через тропические области могло осуществиться через зоны больших глубин.

Некоторые рыбы-космополиты имеют широкое распространение, встречаясь во всех океанах, например акула-катран — *Squalus acanthias* L. В то же время многие формы-эндемики обитают только в определенных водоемах.

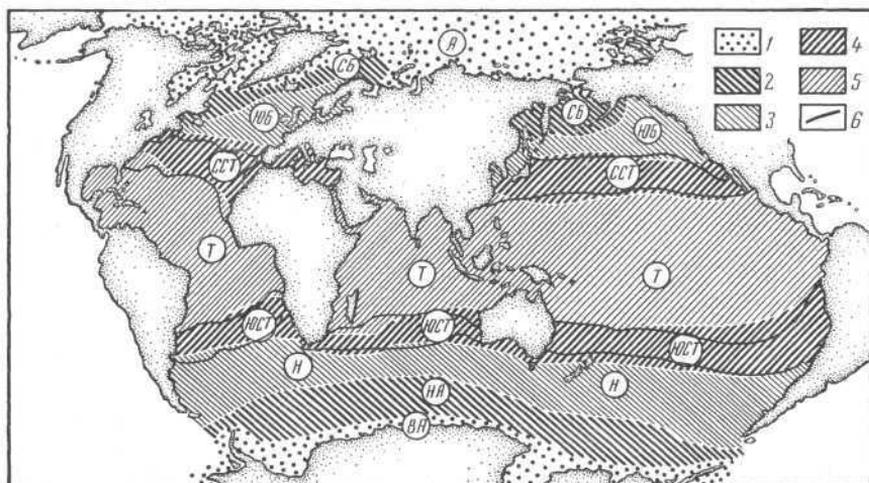


Рис. 167. Схема ихтиогеографического районирования эпипелагиали Мирового океана (по нектонным рыбам). Гомологичные регионы обозначены одинаково:

1 — арктический (А) и высокоантарктический (ВА); 2 — севернореальный (СБ) и нижнеарктический (НА); 3 — южнореальный (ЮБ) и нотальный (Я); 4 — северный субтропический (ССТ) и южный субтропический (ЮСТ); 5 — тропический (Т); 6 — положение изотермы 20° в летнее и зимнее время.

Арктическая область. Для нее характерны очень низкие температуры воды (обычно в пределах от -2 до $+6^{\circ}\text{C}$). Эндемики отсутствуют. Из непромысловых рыб встречаются: четырехрогий бычок — *Myoxocephalus quadricornis* L., некоторые виды из семейства бельдюговых — *Zoarcidae*, например ликод — *Lycodes pallidus* Collet., гимнелис — *Gymnelis viridis* Fabr., некоторые представители семейства *Liparidae* — *Liparis punctulatus* Parr. и семейства лисичек *Agonidae* — *Aspidophoroides olrikii* Lütken.

Из промысловых рыб типичными являются: полярная камбала — *Liopsetta glacialis* (Pall.), полярная треска-сайка — *Boreogadus saida* (Lepechin), треска Борисова — *Arctogadus Borisovi* Drjagin, мойва — *Mallotus villosus* Müll., навага — *Eleginus navaga* (Pall.).

В пределах арктических шельфовых зон и особенно в предустьевых пространствах широко распространены лососевые и корюшковые: голец — *Salvelinus alpinus* (L.), омуль — *Coregonus autumnalis* (Pallas), зубастая корюшка — *Osmereus eperlanus dentex* Steind, осетровые: сибирский осетр — *Acipenser baeri* Brandt.

Ихтиофауна Арктики берет начало из Атлантического и Тихого океанов. В Карском, море Лаптевых, Восточно-Сибирском и Чукотском морях, относящихся к арктической области, ихтиофауна очень бедна. Так, в Карском море обитает 61 вид, из них 32 вида морских в основном непромысловых видов. В море Лаптевых насчитывается всего 28 видов, из них 19 морских.

Восточные и северо-восточные части Баренцева моря относятся к арктической области. Его западные районы в результате воздействия струй теплового течения Гольфстрим бореального типа. Число бореальных видов рыб в Баренцевом море постепенно увеличивается по мере продвижения в западном направлении, в то время как в восточной арктической части много холодноводных обитателей — наваги, сайки, полярной камбалы. В Баренцевом море обитают 114 видов рыб, из них 97 морских (арктических 19,6%). Наибольшим числом видов представлены тресковые — 12 видов, бельдюговые — 13 видов, камбаловые — 11 видов и подкаменщики — 10 видов. Промысловое значение имеют 20 видов, причем наибольший вылов обеспечивают треска, пикша, морской окунь, сайка, сельдь.

Белое море относится к арктической области. В нем обитает около 57 видов рыб. Наряду с арктическими формами (четырёхрогий бычок, навага, полярная камбала и др.) в нем обитают бореальные, более теплолюбивые рыбы (беломорская треска, беломорская сельдь, бычок-керчак, песчанка и др.).

Антарктическая область. Эта обширная океаническая область примыкает к ледовому Антарктическому материку и не имеет проходных и полупроходных рыб. Специфическая морская ихтиофауна представлена в основном представителями семейства *Nototheniidae*, из 90 видов которого около половины (50) являются антарктическими эндемиками, а также семействами *Bathypoda*, *Chaenichthyidae*, *Zoarcidae*, *Liparidae*, *Cottidae*.

Бореальная область. Для нее характерны значительные сезонные колебания температуры воды: обычно от 0—5 до 12°С в Атлантическом океане и 0—1,7 до 8°С в Тихом океане. Наряду с относительной видовой бедностью бореальной ихтиофауны по сравнению с тропической численность популяций некоторых видов весьма значительна. Здесь обитают и являются основой промысла рыбы, совершающие протяженные миграции (сельди, треска, пикша, сайда, макрель) или образующие плотные скопления (морские окуни, камбалы, мойва и др.).

Ихтиофауна тихоокеанской бореальной области более многообразна, чем атлантической: так, вблизи Тихоокеанского побережья Северной Америки она в 6 раз богаче по числу видов рыб, чем атлантическая. В Тихом океане обитают 620 видов, в Атлантическом — около 100—110. Общих видов в этих океанах 25—30. В Атлантическом океане нет ни одного эндемичного семейства, в то время как в Тихом океане их много, например семейство терпуговые — *Hexagrammidae*. В тихоокеанской бореальной области обитают семейства: подкаменщики, терпуговые, лисички, камбалы, скорпеновые. Учитывая приведенные соотношения количества видов, многие ученые рассматривают тихоокеанскую ихтиофауну как более древнюю, полагая, что основное пополнение атлантической ихтиофауны происходило из Тихого океана. Принято считать, что родиной того или иного семейства является море, где наибольшее количество родов и видов данного семейства, родиной рода — район, где больше видов данного рода. В Тихом океане больше семейств с большим количеством родов и видов, чем в Атлантическом. В то же время у тресковых и сельдевых в Атлантическом океане насчитывается значительно большее число видов, чем в Тихом океане, и поэтому А. Н. Световидов считает, что их родина — Атлантика.

В южной части бореальной области появляются иные обитатели и исчезают более северноживущие. Например, камбаловые замещаются калкановыми, корюшковые — салансковыми, тресковые — горбылевыми. У сельдевых род *Clupea* замещается родом *Sprattus*. Появляются семейства анчоусовых, скумбриевых, ставридовых. Здесь относительно больше пелагических и проходных рыб, в то время как на севере больше придонных и донных рыб.

Балтийское море относится к бореальной области. Оно относительно замкнутое и опресненное, и его ихтиофауна состоит из морских и пресноводных бореальных форм.

В западной, более соленой части Балтийского моря обитают морская камбала, лиманда и другие морские рыбы, характерные для соседнего Северного моря. Число видов морских рыб быстро уменьшается с запада на восток: в Каттегате 75, западной части Балтийского моря 30, центральной части его 26, в Ботническом и Финском заливах 20.

К числу главных промысловых рыб Балтийского моря в первую очередь следует отнести салаку, балтийскую треску и балтийскую кильку (шпрот),

обеспечивающих более 90% общего вылова, а также лосося, угря, речную камбалу.

В наиболее опресненном Финском заливе встречается 69 видов рыб, из них 30 морских, 10 проходных, 27 пресноводных и 2 разноводных.

Арктическим реликтом, сохранившимся от холодоводной в прошлом ихтиофауны Балтики, является четырехрогий бычок-подкаменщик. Эндемичны такие подвиды, как салака, балтийская треска, балтийская килька, балтийская речная камбала.

В Черном и Азовском морях обитает около 180 видов и подвидов рыб. В Черном море насчитывается 112 вселенцев из Средиземного моря: анчоусы (хамса), кефаль, скумбрия, ставрида, пелагида, камбаловые и др., в то время как к реликтовым относится 31 вид (подвид), среди которых сельди рода *Alosa*, бычки и др. Насчитывается 37 видов и подвидов пресноводных рыб, обитающих в предустьевых пространствах рек. Особенно многочисленны пресноводные обитатели в малосоленом Азовском море.

Каспийское и Аральское моря обособились от Черного до соединения последнего со Средиземным морем, что в сочетании с чередованием в прошлом их опреснений и осолонений привело к значительному обеднению ихтиофауны, в состав которой в Каспийском море входят около 100 видов, в Аральском — 20 видов.

К основным промысловым рыбам Каспийского моря следует отнести каспийскую кильку (более 80% вылова), воблу, леща, сазана, кутума, судака, белугу, осетра, севрюгу. В Аральском море наибольшее промысловое значение имеют лещ, сазан, вобла и жерех.

Бореальная область морей Дальнего Востока. Берингово море, расположенное в северной части Тихого океана, соединяется узким Беринговым проливом с бассейном Северного Ледовитого океана и широко соприкасается с тихоокеанскими водами глубокими проливами Алеутских островов. Ихтиофауна представлена 297 видами и 11 подвидами и значительно обеднена (60 видов) в северной части. Характерны такие рыбы, как терпуги, камбалы, морские окуни, палтусы, угольная рыба и др.; встречаются арктические виды, выходящие из Чукотского моря: полярная треска, четырехрогий лабрадорский бычок.

Наибольшее промысловое значение имеют минтай, камбалы, морские окуни, лососевые, треска, вахня, терпуги.

В Охотском море обитает 276 видов рыб, из них 50 глубоководных, в основном эндемиков. Многие виды имеют сходные формы в Японском (124 вида) и Беринговом (112 видов) морях. Особенно обильно представлены семейства подкаменщики (50 видов), пинагоры, бельдюги, камбалы.

Основными промысловыми рыбами являются минтай, сельдь, камбала, лосось и треска.

Японское море провального происхождения, отделено от океанического бассейна мелководными проливами, чем объясняется весьма бедная глубоководная фауна. Ихтиофауна в основном бореального характера, но для южных районов характерны представители субтропической фауны (летучая рыба, парусник, молот-рыба). Известно около 600 видов, входящих почти во все отряды костистых морских рыб. Значительные сезонные температурные колебания и большая широтная протяженность объясняют наличие в составе ихтиофауны как холодолюбивых (сельди, минтай, навага и др.), так и теплолюбивых (сардина иваси, сабля-рыба, тунец и др.) форм.

Нотальная область. Для этой области умеренных вод южного полушария характерна хорошо выраженная смена сезонов в течение года. Видовое разнообразие здесь меньше, чем в бореальной области, из-за меньшей площади и протяженности шельфов, меньшего разнообразия условий обитания. Относительное преобладание открытых морских районов способствует большому разнообразию глубоководных форм. Основные и наиболее многообразные в видовом отношении семейства: *Nototheniidae*, *Zoarcidae*, *Cottidae*, *Liparidae*, *Agonidae*, *Gadidae*, *Thunnidae*. Наибольшее промысловое значение имеет перуанский анчоус — *Engraulis ringens jenyns*.

Тропическая (и субтропическая) область. Она состоит из экваториальной и субтропической подобластей и отличается высокими и относительно постоянными температурами воды, обычно колеблющимися от 20 до 28° С. Соленость

34—36‰. Весьма существенно различие (температурное и плотностное) между поверхностными и подповерхностными слоями воды. Течения обычно имеют широтное направление с востока на запад или с запада на восток.

Тропическая область характеризуется исключительно большим разнообразием ихтиофауны, форм и окраски составляющих ее видов. Здесь, главным образом в пределах Индийского и Тихого океанов, сохранились представители древней ихтиофауны и прежде всего акулы и скаты. Особенно неповторимы, красивы, ярки по окраске и многообразны по количеству видов окунеобразные коралловых островов.

В литоральной зоне многочисленны бычковидные, способные выползть на сушу, своеобразные четырехглазки. Широко представлены летающие рыбы, угреобразные (около 20 семейств) и многие пелагические рыбы: сельдевые, анчоусовые, ставридовые, скумбриевые. Нет семейств Cottidae, Zoarcidae и почти нет представителей семейства Gadidae.

Многие морские формы приспособились к жизни в пресных водах и среди них речные скаты-хвостоколы в Амазонке, акулы в Тигре и Евфрате. Среди тропических рыб наиболее часто встречаются ядовитые.

ГЛУБОКОВОДНАЯ ИХТИОФАУНА

Глубоководных рыб, т. е. обитающих глубже 200 м, насчитывается около 2 тыс. видов, относящихся к 80 семействам (из 495), и их разделяют на 2 группы: древнеглубоководные, или истинно-глубоководные, и вторичноглубоководные, или шельфоглубоководные.

Древнеглубоководные характеризуются специальными приспособлениями для жизни на глубинах — органами свечения, сильно развитым органом боковой линии, телескопическим (или редуцированным) органом зрения. Окраска в основном черная или темно-коричневая, иногда тело вообще не пигментировано. Кости скелета обеднены солями кальция. Резко выражен половой диморфизм. Древнеглубоководные встречаются среди сельдеобразных, угреобразных и трескообразных.

Вторичноглубоководным несвойственна высокая специализация для жизни на глубинах, а по своему происхождению они являются ветвями прибрежных шельфовых форм. Встречаются в основном в пределах склона, не опускаясь на глубины. Вторичноглубоководные известны у окунеобразных и камбалообразных. К ним относятся семейства Liparidae, Moridae, Brotulidae.

Условия жизни на больших глубинах весьма своеобразны и характеризуются отсутствием света, медленными движениями воды, большим давлением, низкими малоизменяющимися температурами воды, устойчивыми соленостью и газовым режимом и т. д. Изучение глубоководной фауны технически сложно. Ее история насчитывает около 100 лет, и степень изученности ее пока невелика.

Глубоководная ихтиофауна довольно разнообразна и состоит из планктофагов, хищных и бентосоядных рыб. Наиболее многочисленны среди планктофагов семейства: светящиеся анчоусы — *Myctophidae*, батилаговые — *Bathylagidae*. Представители семейства ящероголовых — *Synodontidae* ведут донный образ жизни. К бентосоядным глубоководным рыбам относится семейство долгохвостовые — *Mascouridae*, а к глубоководным хищникам — алеписавр — *Alepisaurus* sp., большерот — *Eurypharynx pelecanoides* Vail. из отряда *Saccopharyngiformes*.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ

По Л. С. Бергу и Ф. Дарлингтону, существует следующее распределение пресноводных рыб на зоогеографические области:

Палеарктическая (Евразия), Неоарктическая (Северная Америка), Амурская, Китайско-Индийская (Сино-Индийская), Африканская (Эфиопская), Австралийская, Южно-Американская.

Палеарктическая область (в нее входит территория СССР). Она делится на 4 подобласти: Циркумполярная, Байкальская, Средиземноморская, Нагорно-Азиатская. Палеарктическая область охватывает всю Европу, небольшой участок Северной Африки, Азию к северу от Гималаев и Амура. Для всей области характерны следующие эндемичные формы — семейства: лососевые — *Salmonidae*,

хариусовые — *Thymalidae*, шуковые — *Esocidae*, окуневые — *Percidae*, осетровые — *Acipenseridae*; роды: лопатоносы — *Scaphirhynchus*, подкаменщики — *Cottus*, проходные речные миноги — *Lamprætra*, морские миноги — *Petromyzon*; виды: налим — *Lota lota* (L.).

Циркумполярная подобласть Палеарктической области делится на 2 провинции: ледовитоморская и тихоокеанская. Ледовитоморская провинция включает Шотландию, Южную Норвегию, Исландию, Гренландию, север европейской части СССР, значительные пространства Сибири. Тихоокеанская провинция представлена Анадырью, Охотским районом (сушей) и Камчаткой.

Циркумполярная подобласть бедна эндемичными формами. Имеется только одна эндемичная рыба — черная рыба — *Dallia pectoralis* Bean, обитающая на Чукотке и Аляске. Отличительной особенностью подобласти является преобладание рыб из семейства лососевых и особенно представителей рода сигов, имеющих важное промысловое значение.

В Циркумполярной подобласти мало рыб из семейства карповых и совсем нет сомовых. Представители рода лососей обитают в европейской и дальневосточной (Камчатка) частях подобласти, но отсутствуют в Сибири (Сибирский округ).

Байкальская подобласть включает оз. Байкал. Территория подобласти мала, но очень своеобразна по составу ихтиофауны. Самое глубоководное в мире озеро сохранилось с третичного периода. Ихтиофауна состоит в основном из эндемичных форм. В Байкале обитают 40 видов рыб, из которых более половины эндемиков, характерных только для этого озера. Эндемичны 2 семейства: голомянки — *Comphoridae* — с 1 родом и желтокрылки, или широколобки, — *Cottocomphoridae* — с 8 родами. Из промысловых рыб эндемичен подвид — байкальский омуль *Coregonus autumnalis migratorius* Georgi, имеющий существенное промысловое значение.

Средиземноморская подобласть занимает всю Европу к югу от Циркумполярной подобласти, северную часть Африки, значительную часть Турции и Ирана, бассейны рек Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей. Для этой подобласти характерно преобладание карповых. Лососевые представлены слабо, что отличает эту подобласть от Циркумполярной. Обильны эндемичные роды (*Clupeonella*, жерех — *Aspius*, чехонь — *Pelecus*, подуст — *Chondrostoma* и др.

Интересно отметить черты сходства Средиземноморской подобласти с Миссисипской подобластью Северной Америки. Так, бассейны Дуная, Волги, Миссисипи имеют общие виды: щука, окунь, налим. В бассейне Аральского моря 3 вида желлопатоносов — *Pseudoscaphirhynchus* — близки к роду лопатоносов — *Scaphirhynchus* — р. Миссисипи. Средиземноморская подобласть делится на 6 провинций, в том числе на балтийскую и понто-каспийско-аральскую.

Балтийская провинция включает бассейны рек Балтийского моря и по составу ихтиофауны является переходной от Циркумполярной к Средиземноморской подобласти. Фауна этой провинции небогата, в ней представлены лососевые (сиги, палия), карповые (лещ, жерех, усач, плотва), шуковые, хариусовые, подкаменщики. Понто-каспийско-аральская провинция включает бассейны рек Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей. В ней много (13) эндемичных родов и в том числе: тюльки — *Clupeonella*, перкарини — *Percarina*, бычки-пуголки — *Bentophilus*. Здесь широко представлены осетровые, много плотвы (вобла, тарань), судаков, бычков.

Ледниковая эпоха оттеснила на юг в эту провинцию ряд видов, вымерших в северных районах (желлопатоносы, умбра, вьюн). В Черноморском округе этой провинции есть эндемики — дунайский лосось, ерш-носарь, чоп. В каспийском округе эндемичным является род каспийские миноги. По сравнению с другими округами здесь многочисленны осетровые, сельди рода *Alosa*.

В Аральском округе, как в море, так и в низовьях рек, обитает обедненная фауна Каспийского моря. Основные промысловые рыбы: лещ, сазан, вобла, шемая, усач. В Аральском море отсутствуют бычки, морские иглы, нет сельдевых (в 1953 г. завезена салака).

Нагорно-Азиатская подобласть охватывает внутренние бассейны Центральной Азии и верховья больших рек: Амударьи, Сырдарьи, Инда, Ганга и др. Ихтиофауна бедная. Характерно наличие маринков — *Schizothorax*, османов — *Diptychus*, обилие видов рода гольцов — *Nemachilus*.

Промысловое значение имеет балхашская провинция с эндемичными видами: балхашская маринка — *Schizothorax argentatus* Kessl., балхашский окунь — *Percaschrenki* Kessl. Многочислен сазан (проник случайно в начале XX в.). Успешно акклиматизированы судаки и сом.

Неоарктическая область (охватывает территорию Северной Америки). Она делится на подобласти: Миссисипская и Колорадская. В этой области обитает около 700 видов. Общие семейства с Палеарктической областью — чукучановые — *Catostomidae*, карповые — *Syrprinidae*, щуковые — *Esocidae*, окуневые — *Percidae*, осетровые — *Acipenseridae*. В этой области много эндемичных семейств: панцирные щуки — *Lepidosteidae*, ильная рыба — *Amiidae*, перкопсовые — *Percopsidae*, пещерные карпозубые — *Amblyopsidae*, луноглазые — *Hiodontidae*.

Амурская область. По составу фауны она занимает переходное положение между Палеарктической и Китайско-Индийской областями. В нее входит бассейн Амура и близких к нему рек, а также Корея, Сахалин и Япония. Для ихтиофауны характерно сочетание сибирских и южных форм. В Амуре обитают 85 видов рыб. Из северных форм встречаются тихоокеанские лососи, некоторые сиги, хариусы, налим, из южных — змееголов, желтошек, толстолобик, китайский окунь, амурь. Из эндемичных видов для Амура характерны калуга, амурский осетр, амурская щука, сом Солдатова.

Китайско-Индийская область. Она включает юг Азии, Китай, Индию, Цейлон, Индокитай, острова Малайского архипелага. По составу ихтиофауна близка к Африканской области. Характерно богатство видов сомовидных и карповидных. Много эндемичных сомов, карповых, шиповок. Самым распространенным является семейство карповых.

Африканская (Эфиопская) область. Она охватывает всю Африку, кроме самой северной части. Фауна Африки чрезвычайно богата, включает 2510 видов. Много эндемичных семейств (из 46 семейств 16 — эндемики). Для большинства эндемичных семейств, за исключением семейства *Mormyridae*, характерно небольшое количество представителей. Самые многочисленнее семейства: *Cichlidae*, *Characinidae*, *Syrprinidae*, *Bagridae*, *Mormyridae* и др. В пресных водах Африки встречаются морские формы: скат-хвостокол, морские языки. Характерны для области такие эндемики, как двоякодышщие — *Protopterus*, многоперы — *Polypertus* и *Calamoichthys*, электрический сом.

Австралийская область. Она включает Австралию, Новую Зеландию, Тасманию. Очень мало пресноводных рыб. Характерные для области пресноводные рыбы двоякодышщие — *Neoceratodus forsteri* Kriff и костноязыкие — *Sclerorages* из отряда сельдеобразных. Остальные рыбы связаны своим происхождением с морем; семейства *Melanotaeniidae*, *Alabetidae*, *Plotosidae*. Разнообразна фауна галаксневых — *Galaxiidae*.

Южно-Американская область. Она охватывает пресные водоемы Южной Америки. Ихтиофауна богата и своеобразна. Многочисленны сомовые — *Siluridae*, костноязыкие — *Osteoglossidae*, харациновые — *Characinidae*, карпозубые — *Syrprinodontidae*, электрические угри — *Gymnotidae*, двоякодышщие — *Lepidosirenidae* и др. В Южной Америке, как и в Австралии, отсутствуют карповые.

Глава V

ФИЛОГЕНИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ РЫБ

Первое появление рыбообразных и рыб на нашей планете, а следовательно, начало развития позвоночных животных отмечено для далеких геологических времен. Распределение главных групп рыб во времени и их предполагаемые генетические связи показаны на рис. 168.

ДРЕВНИЕ РЫБООБРАЗНЫЕ (БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ)

В СССР и других странах в отложениях, относящихся к низшему (наиболее древнему) силуру, были обнаружены пластинки панцирей древнейших рыбообразных животных. Изучение их показало, что более чем 400 млн. лет назад существовали позвоночные животные с развитой костной тканью. Палеонтологи

считают, что эти пластинки принадлежат рыбообразным бесчелюстным, жившим в материковых пресноводных бассейнах. Был сделан вывод о пресноводном происхождении водных позвоночных.

Несмотря на костный пластиночный или сплошной панцирь, эти животные были близки современному круглоротым, так же не имеющим челюстей. У некоторых из них намечалось развитие парных плавников. Это были панцирные, или щитковые, бесчелюстные рыбообразные.



Рис. 168. Распределение основных групп рыб по эрам и периодам.

Щитковые бесчелюстные достигали длины 60 см, обитали у дна и отличались малой подвижностью, особенно те, у которых был хорошо развит покрывающий голову панцирь (*Scephalaspides*), а череп окостенел. Многие из щитковых имели электрические органы.

Рыбообразные, давшие начало ныне живущим миксинам и миногам, вероятно, также возникли в силуре, но никаких ископаемых остатков их не обнаружено.

Таким образом, в классе круглоротых (бесчелюстных) *Cyclostomata* насчитывают 4 или 5 подклассов: 2 живущих в настоящее время (миноги и миксины) и 2—3 ископаемых щитковых (подкласс костно-щитковые — *Scephalaspides*) с покрывающим голову панцирем и костными клетками в скелете; подкласс разнощитковые — *Pteraspides*, обнаруженные в более глубоких слоях силура и не имеющие костных клеток в скелете. Существование еще одного подкласса среди ископаемых (*Palaeospondyli*) пока спорно.

Все настоящие рыбы относятся к челюстным.

ДРЕВНИЕ ЧЕЛЮСТНЫЕ

К древним челюстным относятся некоторые животные, полностью вымершие в прошлые геологические эпохи. К наиболее древним рыбам относятся *Acanthodii*, которым свойственна полная жаберная щель между челюстной и гиоидной дугами, в связи с чем этих рыб называли челюстно-жаберными. В настоящее время наличие этой щели ставится под сомнение.

К древним рыбам принадлежат также рыбы *Placodermi* с хорошо развитым наружным панцирем. Эти животные появились в верхнем силуре и в наибольшем количестве в начале девона.

Обнаруженные акантодии относятся к более ранним периодам, чем панцирные рыбы. Вымерли они в пермском периоде, т. е. в конце палеозойской эры. Существует мнение, что от акантодий происходят как хрящевые, так и костные рыбы. Акантодии — небольшие, длиной не более 30 см животные. Для них характерно наличие настоящих костей в скелете, ганоидной чешуи некосмоидного типа, относительно развитой жаберной крышки, а также дополнительных шипов и плавников между грудными и брюшными плавниками.

Панцирные рыбы обладали настолько специфическими признаками, что долгое время им не находилось место в системе рыб. Среди них наблюдались мелкие и очень крупные виды. У некоторых видов не только тело, но и плавники были покрыты своеобразным подвижным панцирем Pterichthyes. Они обитали как в пресных, так и в морских водоемах и вымерли в начале каменноугольного периода.

По Л. С. Бергу, панцирные рыбы из группы Coccostei или Arthrodira дали начало акантодиям и далее пластиножаберным и высшим рыбам.

Наиболее вероятно, что панцирные рыбы являются предками хрящевых рыб или имеют с ними общий ствол. На близость с акуловыми указывает строение нервной и кровеносной системы.

ДРЕВНИЕ ХРЯЩЕВЫЕ (АКУЛОВЫЕ) РЫБЫ

Наиболее древние группы хрящевых акул обнаружены в девонских отложениях, где также обнаружены представители всех подклассов рыб, как вымерших, так и ныне живущих (акантодий, панцирных, пластиножаберных, двоякодышащих и даже низших групп высших рыб).

Наиболее примитивные отряды древних акул вымерли очень давно — в конце каменноугольного периода и в среднем триасе, т. е. в начале мезозойской эры. Вымершие в среднем триасе хрящевые рыбы были пресноводными и реке морскими. Расцвет настоящих ламинообразных — Lamniiformes подкласса пластиножаберных наблюдается в пермский, триасовый и юрский периоды. Затем многие группы акул вымерли или уменьшились по численности. В юрском периоде происходит образование современных акул и появляются первые скаты. С этого времени эволюция пластиножаберных шла по двум направлениям. Собственно акулы сохранили острые зубы, веретенообразную форму тела, способствующую быстрым движениям в толще воды. Другие акулы стали обладателями плоских зубов, предназначенных для измельчения донных моллюсков, и приняли связанную с обитанием у дна плоскую форму.

К началу третичного периода кайназойской эры уже существовали все семейства ныне живущих пластиножаберных, принадлежащих к отряду ламинообразных.

ЦЕЛЬНОГОЛОВЫЕ (ХИМЕРОВЫЕ) РЫБЫ

Цельноголовые известны с конца верхнего девона. По палеонтологическим данным, они никогда не были многочисленными. Считают, что цельноголовые произошли от вымерших акулообразных предков и представляют собой ветвь, преемственно не связанную с костными рыбами. Представители их современных семейств отмечены в нижней юре или конце триаса, т. е. в периоде образования ныне обитающих акул и скатов.

ЛУЧЕПЕРЫЕ И КИСТЕПЕРЫЕ РЫБЫ

Лучеперые и кистеперые рыбы, вероятно, происходят от одних предков, близких к акантодиям и давших 2 ветви: лучеперых и кистеперых. От кистеперых произошли двоякодышащие. Кистеперые, двоякодышащие и лучеперые — высокоорганизованные рыбы, обладающие костным скелетом. Они отсутствуют в силуре и раннем девоне, но уже в среднем девоне распространены в пресных водах. К концу палеозойской эры кистеперые, двоякодышащие и лучеперые господствуют в реках и озерах. Начинают появляться в морях только в мезозое. Это были подвижные рыбы с веретеновидным телом и гетероцеркальным хвостом.

Кистеперые (отряд *Coelacanthiformes*) вымирают в триасе, начале мезозойской эры. Однако до сих пор существует редкая рыба из группы кистеперых — латимерия, обитающая в морской воде.

Двоякодышащие появились в нижнем девоне. Большинство ихтиологов считают, что двоякодышащие представляют собой сильно отклонившуюся группу кистеперых. Двоякодышащие никогда не были многочисленными, но они имели широкое распространение. Расцвет этих рыб наблюдается в девонском и каменноугольном периодах. В триасовом периоде двоякодышащие рыбы почти полностью вымирают (как и кистеперые), и ныне сохранилось только несколько видов.

Наиболее древняя группа лучеперых рыб — палеониски — *Palaeonisci* — возникли в среднем девоне и существовали до мелового периода (конец мезозоя). Расцвет палеонисцид относится к каменноугольному периоду. С конца триаса они заменяются костными ганоидами и полностью исчезают в меловом периоде. Эта группа является, очевидно, переходной для всех остальных лучеперых рыб, т. е. многоперов, хрящевых ганоидов, костных ганоидов и далее костистых рыб.

Многоперы — *Polypteri*. Данных об ископаемых остатках многоперых очень мало.

Хрящекостные — *Chondrostei*. О происхождении хрящекостных существует 2 точки зрения. По А. Н. Северцеву, хрящекостные — весьма примитивная группа, происходящая непосредственно от акуловых, о чем свидетельствует наличие типичного хрящевого черепа.

По Л. С. Бергу, большое количество хряща в скелете необходимо рассматривать как вторичное явление, и хрящекостные близки не к акулам, а к палеонисцидам, от которых они и произошли.

Цельнокостные, или костные, ганоиды — *Holostei*. Они произошли от *Palaeonisci* и распространены в триасе и юре (мезозое). В меловом периоде мезозоя они заменяются костными. Обитают в морских и пресных водоемах. Костные ганоиды включают 6 отрядов. Отряд *Pholidophoriformes* представлен рыбами, внешне похожими на наших сельдей, поэтому большинство ихтиологов считают этот отряд предком костистых рыб.

Костистые — *Teleostei*. Они произошли от костных ганоидов и появились около 200 млн. лет назад. Известны со среднего триаса. В реках и морях распространены с мелового периода.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ РЫБООБРАЗНЫХ И РЫБ ПО Г. В. НИКОЛЬСКОМУ

От каких-то черепных водных животных произошли бесчелюстные и челюстные. Группа панцирных бесчелюстных подкласса *Pteraspides* и *Cephalaspides* вымерла в конце девона. До настоящего времени сохранились непанцирные бесчелюстные — подкласс миксин и миног. Наиболее древние группы челюстных — панцирные рыбы (2 подкласса) — вымерли к началу каменноугольного периода, а акантодии окончательно исчезли в пермском периоде, т. е. в конце палеозойской эры.

По Л. С. Бергу, от панцирных рыб группы *Soccostei* или подкласса *Arthrodira* произошли акантодии, а от них в свою очередь — хрящевые и костные рыбы.

Хрящевые — это акулообразные и химерообразные. Костные — кистеперые и лучеперые. От кистеперых произошли двоякодышащие рыбы.

Из современных рыб пластиножаберные уже пережили время расцвета и преобладали на земном шаре (их расцвет наблюдался в перми, триасе, юре).

Остатками глубокой древности являются химерообразные, двоякодышащие и кистеперые (латимерия). Расцвет двоякодышащих наблюдался в девоне, каменноугольном и пермском периодах. В развитии лучеперых большую роль играли древние палеонисциды. Эти формы, вероятно, дали начало хрящевым ганоидам, а также костным ганоидам. От костных ганоидов произошли современные костистые рыбы — прогрессивная боковая ветвь, отошедшая в сторону от общего ствола позвоночных.

Хрящевые ганоиды — осетрообразные, как и костные ганоиды (амия и панцирная щука), являются остатками древних более многочисленных рыб.

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 247 с.
- Алеев Ю. Г. Нектон. — Киев: Наукова думка, 1976. — 390 с.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграций рыб. — Л.: Наука, 1975. — 205 с.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. — М.; Л.: 1948—1949, ч. I, 467 с; ч. II, 469—925 с; ч. III, 1927—1381 с.
- Берг Л. С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, 518 с; 2-е изд., 1955. — 289 с.
- Гуртовой Н. Н., Матвеев Б. С., Дзержинский Ф. Я. Практическая зоотомия позвоночных. — М.: Высшая Школа, 1976. — 348 с.
- Дарлингтон Ф. Зоогеография. — М.: Прогресс, 1966. — 520 с.
- Лебедев В. Д. и др. Рыбы СССР. — М.: Мысль, 1969. — 446 с.
- Линдберг Г. У. Определитель рыб и характеристика семейств мировой фауны. — Л.: Наука, 1971. — 470 с.
- Мина М. В. Рост рыб (методы исследования в природных популяциях). В кн.: Рост животных, т. 4. М., 1979, с. 68—115.
- Моисеев П. А. Биологические ресурсы Мирового океана. — М.: Пищевая промышленность, 1969. — 339 с.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология. — М.: Высшая школа, 1971. — 436 с.
- Никольский Г. В. Экология рыб. — М.: Высшая школа, 1974. — 366 с.
- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1974. — 446 с.
- Основные особенности поведения и ориентации рыб (под ред. Б. П. Мантейфеля). — М.: Наука, 1974. — 222 с.
- Очерки по общим вопросам ихтиологии. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. — 318 с.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1966. — 376 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях (под ред. Е. Н. Павловского и Е. В. Боруцкого). — М.: Изд-во АН СССР, 1961. — 263 с.
- Рыбы «Жизнь животных» (под ред. Т. С. Расса), т. 4. М.: Просвещение, 1971. — 655 с.
- Световидов А. Н. Трескообразные. — М.: Изд-во АН СССР, 1948. — 321 с.
- Световидов А. Н. Сельдеобразные. — М.: Изд-во АН СССР, 1952. — 331 с.
- Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. — М.: Изд-во МГУ, 1962. — 444 с.
- Суворов Е. К. Основы ихтиологии. — М.: Советская наука, 1948. — 579 с.
- Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. — М.: Изд-во АН СССР, 1959. — 164 с.
- Шмидт П. Ю. Миграции рыб. — М.: Изд-во АН СССР, 1947. — 361 с.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РЫБ

(звездочкой отмечены страницы, на которых помещены рисунки,
жирным шрифтом — описание вида, рода и т. д.)

- Агоновые 333
 Акантодии 362
 Акула 152
 — белая 117, 144, 182, **184**
 — гигантская 116, 117, 183, **184**
 — голубая (синяя) 116, 144, 182, 183, 185
 — карликовая 17, 116, 182
 — катран (колочая) 144, 182, 183*, 185, 355
 — китовая 117, 151, 182, 183, 184
 — колючая 159
 — кошачья 144, 182, 183, 184
 — кунья 144, 183
 — лисья 144, 182
 — людоед 184
 — мако 22, 182, 183, 184
 — морской ангел 182, 186
 — пилонос 144, 182, 183*
 — плашеносная 182
 — полярная 144, 151, 155, 182, 183*, 185
 — сельдевая 182, 183*
 — тигровая 184
 Акулы 17, 46, 50, 62, 67, 70, 116, 129, 138, 139, 167, 182
 — гигантские 184
 — голубые 184
 — молоты 185
 — китовые 184
 — колочие 185
 — кошачьи 184
 — куньи 185
 — морские ангелы 185
 — пилоносы 185
 — плоскотелые 185
 — пряморотые 185
 — сельдевые 184, 354
 — суповые 185
 Алепизавры 139, 358
 Алепизавровидные 237
 Алепизавровые 237
 Аллосмер 232
 Алоза европейская 209
 Альбакор 320
 Амиеобразные 201
 Амия 53
 Амур 107
 — белый 128, 138, 151, 247, 251*
 — черный 251
 Аноплотомовые 329
 Аноптихт 243
 Анчоус 105
 — европейский 122, 213
 — перуанский 92, ПО, 138, 213, 354
 — черноморский 213
 — японский 213, 214
 Анчоусовые 6, 103, 113, 151, 203, 213
 Анчоусы 41, 115, 116, 140, 213
 — светящиеся 7, 28, 75, 86, 116, 139, 237
 Апогоновые 294
 Арапаима 236
 Аргентина 235
 Арноглоссоподобные 335
 Атерина 60, 88
 — черноморская 347
 Атериновые 344, 346
 Атериноподобные 344
 Ауха 295
 Афионовые 311
 Афиосемион 122
 Бабочки-рыбы 109, 236
 Багарий индийский 274
 Барабулевые 301
 Барабулька 115, 294, 300*, 301
 Барракуда большая 344
 Барракудовые 344
 Батилеговые 235
 Бекас морской 349
 Бекасовые 349
 Белоглазка 115, 258*, 259
 — южная 259
 Белокровка шуковидная 309
 Белорыбница 225, 226*
 Белорыбицы 215, 225
 Белуга 16, 115, 118, 128, 141, 158, 195, 196-198
 Белуги 122, 194, 195
 Бельдюга 18, 60, 69, 94, 144, 155
 — европейская 311
 Бельдюговые 86, 309, 311, 355
 Бельдюгоподобные 311
 Бериковые 116
 Берш 294, 298
 Бестер 196
 Бесчелостные 179, 361
 Бирючок 299
 Бойцовая рыбка 313
 Большерот 358
 Большероты 238
 Боопс 305
 Боопсы 304
 Бородавчатка страшная 27
 Бородавчатка 328
 Бранхионка 272
 Брегмащеровые 279
 Бритва-рыба 349
 Бротулевые 311
 Буффало 245
 — большеротый 245*
 — малоротый 245, 246
 — черный 245, 246
 Буффалы 245
 Быстрянка обыкновенная 258
 — сырдарьинская 258
 Быстрянки 107, 257
 Бычки 22, 43, 46, 60, 88, 91, 94, 107, 111, 116, 136, 141
 Бычки-рогатки 330
 Бычковидные 322
 Бычковые 322
 Бычкородные 322
 Бычок 152
 — Берга 118, 323
 — керчак 356
 — Книповича 323
 — кнут 324
 — кругляк 88, 116, 131, 134, 140, 146*, 154, 158, 323, 324
 — мартовик 323*, **324**
 — пандака 151, 323
 — песочник 88, 128, 138, 140, 323*, 324
 — подкаменщик обыкновенный 332
 — пуголовка 122
 — рогатый 331
 — четырехрогий 355, 356
 — четырехрогий лабрадорский 357
 Валек 231
 Вальки 215, 231
 Ванделлиевые 109
 Ванделлия 272
 Вахня 286
 Вдовица (зубатка) 310
 Веретенниковые 237
 Верховки 134, 137
 Верхогляд 107, 247, 270
 Веслонос 201*
 Веслоносы 194, 201
 Волб 101, 103, 112, 116, 128, 129, 138, 141, 147, 149, 150, 154, 159, 162, 247, 249*
 — аральская 103
 — каспийская 103, 132, 248, 250
 Волосохвостовидные 312

- Scaphirhynchus 199, 359
 — albus 200
 — platorhynchus 200
 Scardinius 254
 — erythrophthalmus 254
 — graecus 254
 Scaridae 42
 Schizothoracinae 248, 264
 Schizothorax 264, 360
 — argentatus 264, 360
 — intermedius 264
 — pelzami 264
 — pseudaksaiensis 264
 Sciaena umbra 306
 Sciaenidae 305
 Scleropages 360
 Scomber 315
 — colias 316
 — japonicus 314
 — scombrus 315
 Scomberesocidae 277
 Scomberesocoides 276
 Scomberesox saurus 276
 Scombridae 314
 Scombroidei 314
 Scopeliformes 257
 Scopthalminae 335
 Scopthalmus 335
 — maximus 335
 Scorpaena 325, 327
 — porcus 327
 Scorpaenidae 325
 Sciliorhinidae 184
 Sciliorhinus canicula 184
 Sebastes 325
 — marinus 325
 — mentella 326
 Sebastodes 325, 326
 — alutus 326
 Sebastolobus 325
 Selachomorpha 182
 Seriola 303
 — dumerili 303
 — quinqueradiata 303
 — lalandi 303
 Serranidae 294
 Serranus 294
 — scriba 295
 Siluridae 272, 360
 Siluroidei 243, 271
 Silurus 272
 — glanis 272
 — soldatovi 272, 273
 Simenchelya parasiticus 240
 Siniperca chua-tsi 295
 Siniperca 294
 Sisoridae 272, 274
 Solea lascaris nasuta 343
 Soleidae 335, 343
 Somniosus microcephalus 185
 Sparidae 304
 Sphyaena barracuda 344
 Sphyaenidae 344
 Sphyaenoidei 344
 Sphyrna zygaena 185
 Sphyrnidae 185
 Spinachia spinachia 349
 Spirinchus 232
 Sprattus 209, 356
 — sprattus 209
 — balticus 209
 — phalericus 209
 Squalidae 185
 Squaliformes 182, 184
 Squalis acanthias 355
 Squatina squatina 186
 Squatinidae 186
 Squatiniformes 182, 186
 Steindachneria 290
 Stegophilus 272
 Steñodus 225
 — leucichthys 225
 — leucichthys
 — nelma 225
 Stenotomus 305
 Stereolepis 294
 Stizostedion 297
 Stomiatoides 236
 Stromateidae 117
 Strongylura anastomella 277
 Stygicola dentata 312
 Synanceidae 328
 Synaphobranchidae 240
 Syngnathidae 349
 Syngnathiformes 349
 Syngnathoidei 349
 Syngnathus nigrolineatus 350
 — schmidti 349
 — typhle 350
 Synodontidae 237, 358
 Teleostei 193, 202, 363
 Tetraodontidae 351
 Tetraodontiformes 350
 Tetrapturus 321
 — albidus 322
 — audax 322
 Thaleichthys 232
 Theragra chalcogramma 285
 Thunnidae 317, 357
 Thunnus 318
 — alalunga 318, 319
 — albacares 318, 319
 — obesus 318
 — thynnus 314, 318, 319
 Thymallidae 231, 359
 Thymallus 231
 — arcticus 231, 232
 — bajcalensis
 — brevivirostris 231
 — montanus 231
 — nigrescens 231
 — thymallus 231
 Tinca 262
 — tinca 262
 Torpediniformes 182, 188
 Trachinidae 307
 Trachinus 307
 — draco 307
 Trachurus 301
 — mediterraneus ponticus 302
 — trachurus 301
 Trichiuridae 312
 Trichiuroidei 312
 Trichiurus 312
 — japonicus 312
 Trigla 329
 — gurnardus 329
 — lucerna 329
 — pini 329
 Triglididae 328
 Trisopterus esmarki 289
 Typhlias parsei 312
 Umbra 239
 — krameri 239
 Umbridae 239
 Umbrina cirrosa 306
 Uranoscopidae 307
 Uranoscopus scaber 308
 Urophycis chuss 290
 — tenuis 290
 Vandellia 272
 Varicorhinus 213
 — capoeta 264
 — sevangi 264
 Vimba 260
 — vimba carinata 260
 — perca 261
 — vimba 260
 Xiphias gladius 314, 320
 Xiphiidae 320
 Xiphophorus 278
 Zeidae 117, 347
 Zeiformes 347
 Zeus faber 347
 Zoarces 311
 — viviparus 311
 Zoarcidae 309, 311, 355, 356, 357, 358

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3

Раздел первый. ОБЩАЯ ИХТИОЛОГИЯ

Глава I. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ РЫБ

Внешнее строение и движение рыб.	13
Кожа и ее производные.	23
Скелет.	29
Мускулатура.	38
Пищеварительная система.	40
Плавательный пузырь и гидростатическое равновесие.	45
Органы дыхания.	48
Сердечно-сосудистая система.	53
Выделительная система и водно-солевой обмен.	60
Воспроизводительная система.	64
Нервная система.	66
Органы чувств.	69
Железы внутренней секреции.	79

Глава II. РЫБА И ВНЕШНЯЯ СРЕДА

Влияние на рыб абиотических факторов.	82
Биотические взаимоотношения у рыб.	101
Экологические группы рыб.	115
Рост и возраст рыб.	117
Питание.	128
Жирность и упитанность.	141
Размножение.	143
Жизненный цикл рыб.	161
Миграции.	164

Раздел второй. ЧАСТНАЯ ИХТИОЛОГИЯ

Введение в частную ихтиологию. 175

Глава III. СИСТЕМА И БИОЛОГИЯ КРУГЛОРОТЫХ И РЫБ

Надкласс Бесчелюстные — Agnatha • Класс Круглоротые — Cyclostomata	179
Подкласс Миксины — Muxini • Отряд Миксинообразные — Muxiniformes	179
Подкласс Миноги — Petromyzones • Отряд Миногообразные — Petromyzoni- formes • Семейство миноговые — Petromyzonidae	180
Надкласс Челюстноротые — Gnathostomata.	181
Ряд Рыбы — Pisces	181
Класс Хрящевые рыбы — Chondrichthyes.	181
Подкласс Цельноголовые — Holocephali.	182
Отряд Химерообразные — Chimaeriformes.	182
Подкласс Пластиножаберные — Elasmobranchii.	182
Надотряд Акулы — Selachomorpha	182
Отряд Ламнообразные — Lamniformes	184
Семейство Китовые акулы — Rhincodontidae.	184
Семейство Сельдевые акулы — Lamnidae.	184

Семейство Гигантские акулы — Cetorhinidae.	184
Семейство Кошачьи акулы — Scyliorhinidae.	184
Семейство Голубые акулы — Carcharhinidae.	184
Семейство Акулы-молоты — Sphyrnidae	185
Отряд Пилоносообразные — Pristiophoriformes. Семейство Акулы-пилоносы — Pristiophoridae.	185
Отряд Катранообразные — Squaliformes	185
Семейство Пряморотые акулы — Dalatiidae.	185
Семейство Колючие акулы — Squalidae.	185
Отряд Скватинообразные — Squatiniformes. Семейство Плоскотелые акулы, или Морские ангелы, — Squatinidae	186
Надотряд Скаты — Batomorpha.	186
Отряд Рохлеобразные — Rhinobatiformes	187
Семейство Рохлевые — Rhinobatidae	187
Отряд Пилорылообразные — Pristiformes. Семейство Пилорылые скаты, или Рыбы-пилы, — Pristidae	187
Отряд Скатаобразные — Rajiformes. Семейство Скатовые, или Ромбовые скаты, — Rajidae.	188
Отряд Хвостоклообразные — Dasyatiformes	188
Семейство Хвостоклоовые — Dasyatidae.	188
Семейство Мантовые, или Рогачевые, — Mobulidae.	188
Отряд Электрические скаты, или Гнусообразные, — Torpediniformes	188
Подкласс Цельноголовые — Holocephali	189
Класс Костные рыбы — Osteichthyes.	189
Подкласс Кистеперые — Crossopterygii	190
Подкласс Двоякодышщие — Dipnoi.	191
Семейство Чешуйчатниковые, или Двулегочные, — Lepidosirenidae	192
Семейство Рогозубовые, или Однолегочные, — Ceratodidae	192
Подкласс Лучеперые — Actinopterygii	193
Надотряд Многоперы — Polypteri.	193
Надотряд Хрящевые ганоиды — Chondrostei	194
Семейство Осетровые — Acipenseridae.	194
Семейство Веслоносы — Polyodontidae.	201
Надотряд Костные ганоиды — Holostei.	201
Отряд Амиеобразные — Amiiformes.	201
Отряд Панцирничкообразные, или Панцирные шуки, — Lepidosteiformes	202
Надотряд Костистые рыбы — Teleostei	202
Отряд Сельдеобразные — Clupeiformes	203.
Подотряд Сельдевидные — Clupeoidei.	203
Семейство Сельдевые — Clupeidae	203
Семейство Анчоусовые — Engraulidae	213
Подотряд Лососевидные — Salmonoidei	214
Семейство Лососевые — Salmonidae	214
Сиги с верхним ртом.	226
Сиги с конечным ртом.	227
Сиги с нижним ртом.	228
Семейство Хариусовые — Thymallidae.	231
Семейство Корюшковые — Osmeridae	232
Семейство Саланксовые — Salangidae.	235
Семейство Серебрянковые — Argentinidae.	235
Семейство Батилаговые, или Глубинные зайцы, — Bathylagidae	235
Подотряд Костноязыкие — Osteoglossoidei	235
Подотряд Рыбы-бабочки — Pantodontoidei	236
Подотряд Конорыловидные — Gonorhynchoidei.	236
Семейство Ханосовые — Chanidae	236
Подотряд Нотоптеровидные — Notopteroidei.	236
Подотряд Стомиевидные — Stomiatoidei	236
Отряд Светящиеся анчоусы — Myctophiformes (Scopeliformes)	237
Семейство Ящероголовые — Synodontidae.	237
Семейство Светящиеся анчоусы — Myctophidae.	237
Семейство Веретенниковые — Paralepididae.	237

Семейство Алепизавровые — <i>Alepisauridae</i>	237
Отряд Большеротые, или Мешкоротообразные, — <i>Saccopharyngiformes</i>	238
Отряд Шукообразные — <i>Esociformes</i>	238
Семейство Шуковые — <i>Esocidae</i>	238
Семейство Умбровые, или Евдошковые, — <i>Umbridae</i>	239
Семейство Даллиевые — <i>Dalliidae</i>	240
Отряд угреобразные — <i>Anguilliformes</i>	240
Семейство Морские угри — <i>Congridae</i>	240
Семейство Речные угри — <i>Anguillidae</i>	241
Отряд Карпообразные — <i>Cypriniformes</i>	243
Подотряд Харациновые — <i>Characinoidei</i>	243
Подотряд Электрические угри — <i>Gymnotoidei</i>	244
Семейство Электрические угри — <i>Electrophoridae</i>	244
Подотряд Карповидные — <i>Cyprinoidei</i>	244
Семейство Чукучановые — <i>Catostomidae</i>	244
Семейство Бьюновые — <i>Cobitidae</i>	246
Семейство Карповые — <i>Cyprinidae</i>	246
Подсемейство Ельцоподобные — <i>Leuciscinae</i>	248
Подсемейство Усачи — <i>Barbinae</i>	262
Подсемейство Расщепобрюхие карповые — <i>Schizothoracinae</i>	264
Подсемейство Сазаны — <i>Cyprininae</i>	265
Подсемейство Подусты — <i>Chondrostominae</i>	268
Подсемейство Толстолобы — <i>Hypophthalmichthyinae</i>	268
Подсемейство Пескари — <i>Gobioninae</i>	269
Подсемейство <i>Cultrinae</i>	270
Подсемейство Горчаки — <i>Rhodeinae</i>	271
Подотряд Сомовидные — <i>Siluroidei</i>	271
Семейство Сомовые — <i>Siluridae</i>	272
Семейство Косатковые — <i>Bagridae</i>	274
Семейство Горные сомы — <i>Sisoridae</i>	274
Семейство Кошачьи, или Американские, сомики — <i>Ictaluridae</i> (<i>Amiuridae</i>)	274
Отряд Сарганообразные — <i>Beloniformes</i>	275
Подотряд Эхосоетоидеи	276
Подотряд <i>Scomberesocoides</i>	276
Семейство Саргановые — <i>Belonidae</i>	276
Семейство Макрелешуковые — <i>Scomberesocidae</i>	277
Отряд Карпозубообразные — <i>Cyprinodontiformes</i>	278
Отряд Трескообразные — <i>Gadiformes</i>	278
Подотряд Тресковидные — <i>Gadoidei</i>	279
Семейство Тресковые — <i>Gadidae</i>	279
Подсемейство Трескоподобные — <i>Gadinae</i>	280
Подсемейство Налимоподобные — <i>Lotinae</i>	289
Подсемейство Мерлузоподобные — <i>Merluccinae</i>	290
Отряд Макрурообразные, или Долгохвостообразные, — <i>Macrouriformes</i>	292
Отряд Окунеобразные — <i>Perciformes</i>	293
Подотряд Окунеvidные — <i>Percoides</i>	293
Семейство Серрановые, или Каменные окуни, — <i>Serranidae</i>	294
Семейство Окуневые — <i>Percidae</i>	295
Семейство Ушастые окуни — <i>Centrarchidae</i>	300
Семейство Султанковые или Барабулевые, — <i>Mullidae</i>	301
Семейство Ставридовые — <i>Carangidae</i>	301
Семейство Луфари — <i>Pomatomidae</i>	303
Семейство Морские караси, или Спаровые — <i>Sparidae</i>	304
Семейство Горбылевые — <i>Sciaenidae</i>	305
Семейство Губановые — <i>Labridae</i>	306
Семейство Морские дракончики — <i>Trachinidae</i>	307
Семейство Звездочетовые — <i>Uranoscopidae</i>	307
Подотряд Нототениевидные — <i>Notothenioidei</i>	308

Семейство Нототениевые — Nototheniidae.	308
Подотряд Собачковидные — Blennioidei.	309
Семейство Морские собачки — Blenniidae.	309
Семейство Зубатковые — Anarhichadidae.	309
Семейство Бельдюговые — Zoarcidae	311
Подотряд Ошибни — Ophidioidei.	311
Подотряд Волосохвостовидные — Trichiuroidei	312
Подотряд Песчанковидные — Ammodytoidei.	312
Подотряд Лабиринтовые, или Ползуновидные, — Anabantoidei	313
Семейство Лабиринтовые — Anabantidae	313
Семейство Змееголовые — Ophiocephalidae, или Channidae	314
Подотряд Скумбриевидные — Scombroidei	314
Семейство Скумбриевые — Scombridae.	314
Семейство Пелагиды — Cybiidae.	317
Семейство Тунцы — Thunnidae	317
Семейство Меч-рыбы — Xiphiidae.	320
Семейство Парусники — Istiophoridae.	321
Подотряд Бычковидные — Gobioidi.	322
Семейство Головешковые — Eleotridae	322
Семейство Бычковые — Gobiidae.	322
Семейство Прыгуны — Periophthalmidae	324
Подотряд Костнощечки, или Панцирнощечки, — Cottoidei	324
Семейство Скорпеновые — Scorpaenidae.	325
Семейство Терпуговые — Hexagrammidae.	327
Семейство Бородавчатки — Synanceidae.	328
Семейство Морские петухи, или Триглы, — Triglidae	328
Семейство Аноплопомовые — Anoploporomatidae.	329
Семейство Подкаменщики, или Бычки-рогатки, — Cottidae	330
Семейство Байкальские широколобы — Cottocomephoridae	332
Семейство Голомянковые — Comephoridae.	332
Семейство Морские лисички, или Агоновые, — Agonidae	333
Семейство Пинагоровые, или Круглоперые, — Cyclopteridae	333
Семейство Липарисовые, или Морские слизни, — Liparidae	333
Отряд Камбалообразные — Pleuronectiformes	334
Подотряд Псеттодовидные — Psettoidi.	335
Подотряд Камбаловидные — Pleuronectoidei	335
Семейство Ромбовые, или Калкановые, — Bothidae	335
Семейство Камбаловые — Pleuronectidae.	336
Группа Большеротых камбал.	337
Группа Малоротых камбал.	340
Семейство Солевые, или Морские языки, — Soleidae	343
Семейство Циногlossовые — Cynoglossidae	344
Отряд Кефалеобразные — Mugiliformes	344
Подотряд Морские шуки — Sphyranoidei	344
Подотряд Кефалевидные — Mugiloidei	344
Семейство Кефалевые — Mugilidae.	344
Семейство Атериновые — Atherinidae.	346
Отряд Солнечники — Zeiformes.	347
Семейство Солнечниковые — Zeidae.	347
Отряд Колюшкообразные — Gasterosteiformes.	347
Семейство Колюшковые — Gasterosteidae.	348
Отряд Пучкожаберные — Syngnathiformes.	349
Подотряд Свистульки, или Флейторыловидные, — Aulostomoidei	349
Подотряд Морские иглы — Syngnathoidei.	349
Отряд Иглобрюхообразные — Tetraodontiformes.	350
Подотряд Спинороговидные — Balistoidei.	350
Подотряд Кузовковидные — Ostraciontoidei.	350
Подотряд Иглобрюховидные — Tetraodontoidei	350
Семейство Иглобрюхие, или Рыбы-собаки, — Tetraodontidae	351
Семейство Ежи-рыбы, или Двузубовые, — Diodontidae	351
Подотряд Луновидные, или Луны-рыбы, — Molidae.	351

Отряд Удильщикообразные — Lophiiformes	351
Подотряд Удильщиковидные — Lophioidei	351
Подотряд Клоуновидные — Antennarioidei	352
Подотряд Глубоководные удильщики — Ceratioidei	352

Глава IV. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ РЫБ

Распределение рыб в морях и океанах	354
Биполярное и амфибореальное распространение рыб	354
Глубоководная ихтиофауна	358
Распространение пресноводных рыб	358

Глава V. ФИЛОГЕНИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ РЫБ

Древние рыбообразные (бесчелюстные)	360
Древние челюстные	361
Древние хрящевые (акуловые) рыбы	362
Цельноголовые (химеровые) рыбы	362
Лучеперые и кистеперые рыбы	362
Филогенетические связи рыбообразных и рыб по Г. В. Никольскому	363
Список рекомендуемой литературы	364
Указатель русских названий видов рыб	365
Указатель латинских названий видов рыб	373

613485

639.2

М74

П. А. Моисеев
И. И. Куранова

ПРОМЫСЛОВАЯ
ИХТИОЛОГИЯ
И СЫРЬЕВАЯ БАЗА
РЫБНОЙ
ПРОМЫШЛЕННОСТИ

