



Н. В. Ильмаст

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ РЫБ

Петрозаводск
2015

Институт биологии Карельского научного центра РАН
Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Н. В. Ильмаст

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ РЫБ

*Учебное пособие
для студентов биологических и агротехнических
специальностей*

Петрозаводск
Издательство ПетрГУ
2015

УДК 597.2/.5
ББК 28.693.32
И48

Печатается по решению редакционно-издательского совета
Петрозаводского государственного университета
и Ученого совета Института биологии КарНЦ РАН

Издается в рамках реализации комплекса мероприятий
Программы стратегического развития ПетрГУ на 2012—2016 гг.

Рецензенты:

д-р биол. наук, проф. *Ю. А. Шустов*;
д-р биол. наук *О. П. Стерлигова*

Ильмаст, Николай Викторович.

И48 Жизненный цикл рыб : учебное пособие для студ. биол.
и агротехн. спец. / Н. В. Ильмаст ; Институт биологии
КарНЦ РАН ; М-во образования и науки Рос. Федерации,
Федер. гос. бюджет. образоват. учреждение высш. проф.
образования Петрозавод. гос. ун-т. — Петрозаводск : Изда-
тельство ПетрГУ, 2015. — 35 с.

ISBN 978-5-8021-2716-2

В работе рассматриваются основные черты биологии рыб (возраст, рост, питание, размножение), приводятся характеристики экологических групп рыб, особенности их распределения в пресных и морских водах. Учебное пособие предназначено для студентов агротехнических и биологических специальностей высших учебных заведений.

УДК 597.2/.5
ББК 28.693.32

© Ильмаст Н. В., 2015

© Петрозаводский государственный
университет, 2015

ISBN 978-5-8021-2716-2

© Институт биологии КарНЦ РАН, 2015

Содержание

Экологические группы рыб	4
Размножение и развитие	5
Рост и возраст рыб	19
Питание.....	24
Миграции.....	31
Список литературы.....	35

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РЫБ

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

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

- 1) реофильных, обитающих в текучей воде (форель, хариус, маринка);
- 2) лимнофильных, предпочитающих стоячие водоемы (карась, линь, краснопёрка);
- 3) общепресноводных, обитающих как в стоячей, так и в текучей воде (сибирский осётр, щука, окунь, плотва, густера, синец).

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

Проходные рыбы периодически обитают то в морской, то в пресной воде (125—130 видов). Большинство из них нагуливаются в море, а для размножения заходят в реки. Их называют трофически морскими рыбами (сёмга, кета, горбуша, русский осётр, севрюга, белуга и др.). Некоторые виды нагуливаются в реках, а для размножения уходят в море. Их называют трофически пресноводными (угри).

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

- 1) полупроходных рыб, нагуливаются в солоноватых предустьевых районах морей, для размножения заходят в низовья рек (вобла, лещ, сазан, судак, сом);
- 2) собственно солоноватоводных рыб, постоянно живущих в солоноватых районах морей (бычок-кругляк, морской судак, большеглазый пузанок, бражниковские сельди и др.).

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

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

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

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

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

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

1) Эмбриональный (зародышевый) период — от момента оплодотворения яйца до момента перехода особи на внешнее питание, эмбрион питается за счет желтка, полученного от материнского организма. Включает два подпериода: собственно эмбриональный — развитие внутри яичевой оболочки и предличиночный (свободного эмбриона) — развитие вне оболочки (рис. 1).

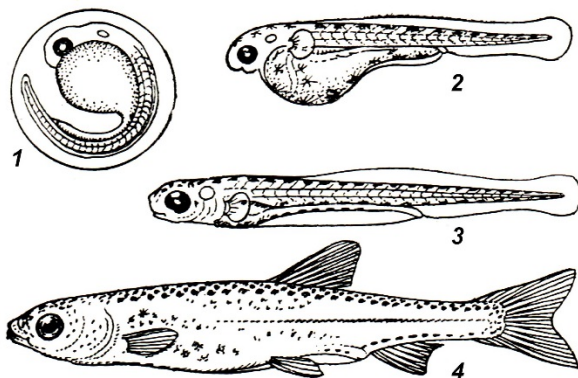


Рис. 1. Фазы развития рыбы (вобла) (Жизнь животных, 1983)

2) Личиночный период характеризуется переходом на внешнее питание с сохранением личиночных органов и признаков. Плавниковая складка не дифференцирована на зачатки парных и непарных плавников.

3) Мальковый период — внешнее строение организма приобретает сходство со взрослым. Непарная плавниковая складка дифференцируется на плавники. Закладывается чешуя, начинается дифференциация пола, но половые органы неразвиты.

4) Ювенальный (юношеский) период характеризуется усиленным развитием половых желез, но рыбы еще неполовозрелые. Начинают развиваться вторичные половые признаки (если они имеются).

5) Период взрослого организма — с момента наступления половой зрелости. Рыбы обладают всеми признаками, характерными для полностью сформировавшегося организма.

6) Старческий период характеризуется замедлением роста или его прекращением. Рыба теряет способность размножаться.

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

1) партеногенез (развитие икры без оплодотворения), развитие икры доходит только до стадии дробления (сельди, осетровые, лососёвые, карповые) и лишь в исключительных случаях до личинки, доживающей до рассасывания желточного мешка (налим, салака). В большинстве случаев такое развитие не приводит к получению жизнеспособной молоди, но у иссыкульского чебачка при партеногенетическом развитии икры наблюдается нормальное потомство. У лососей неоплодотворенные икринки, оказавшись в нерестовом бугре вместе с оплодотворенными, нередко развиваются партеногенетически. В результате они не загнивают и вся кладка яиц не гибнет;

2) гиногенез (рождение самок), сперматозоиды близких видов рыб проникают в яйцо и стимулируют его развитие, однако оплодотворения при этом не происходит. В результате такого размножения в потомстве наблюдаются одни самки. В Средней Азии, Западной Сибири и Европе встречаются популяции серебряного карася, в водоемах Мексики — моллинезии (отряд карпозубообразные), состоящие почти из одних самок.

Рыбы, как правило, однополы, но среди них встречаются и гермафродиты. Среди костистых рыб к гермафродитам относится каменный окунь, у которого в гонадах развиваются икра и сперматозоиды, но созревание их обычно происходит поочередно, и красный пагелл, у которого в течение жизни происходит изменение (реверсия) пола: у моло-

дых особей гонады функционируют как яичники, у более старших — как семенники. Изредка гермафродитизм встречается у сельдевых, лососёвых, карповых, окуневых рыб.

Оплодотворение у рыб бывает:

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

У рыб различают:

1) яйцекладущих, откладывающих яйца во внешнюю среду (большинство видов);

2) яйцеживородящих, рождающих мальков, оплодотворенные яйца задерживаются в задних отделах яйцеводов и развиваются там до вымета молоди (большинство хрящевых рыб — катран, белая акула, лисья акула, пилонос); у некоторых видов, например у ската-хвостокола, стенки задних отделов яйцеводов («матки») имеют даже особые выросты, по которым через брызгальца в ротовую полость эмбрионов поступает питательная жидкость;

3) живородящих, у рыб в задних отделах яйцеводов («матке») образуется нечто сходное с плацентой млекопитающих, а эмбрион получает питательные вещества с кровью матери (голубая акула, кунья акула и др.).

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

В зависимости от характера размножения рыб делят на:

1) моноциклических, рыбы после однократного икрOMETания погибают (речной угорь, тихоокеанские лососи, речная минога, байкальская голомянка);

2) полициклических, рыбы размножаются в течение жизни по несколько раз (большинство рыб).

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

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

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

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

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

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

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

Соотношение полов у рыб может меняться под воздействием различных факторов. У гуппи значительное развитие сапролегии иногда сопровождается превращением большей части выживших самок в самцов. Воздействие высокой температуры на мальков зеленого меченосца приводит к преобладанию самцов.

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

Среди рыб различают:

1) моногамов — с одной самкой обычно нерестится один самец (сёмга);

2) полигамов — на одну самку приходится три-четыре и более самцов (сазан) или один самец обеспечивает оплодотворение икры нескольких самок (колюшка).

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

1) весенненерестующих (щука, окунь, хариус);

2) летненерестующих (сазан, осётр, хамса);

3) осенне-зимненерестующих (сёмга, тихоокеанские лососи, сиги, налим, навага).

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

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

По продолжительности периода икрометания выделяют две группы рыб:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Строение половых продуктов. Икринки рыб различаются формой, размером, цветом, наличием жировых капель, строением оболочек. У рыб икринки обычно имеют шаровидную форму, но встречаются и другие формы. У представителей сарганообразных — шаровидная икринка с нитевидными выростами; у бычковидных — грушевидные

икринки на нижнем конце снабжены розеткой нитей для прикрепления к субстрату; у анчоусовых — эллипсовидные икринки и т. д. (рис. 2).

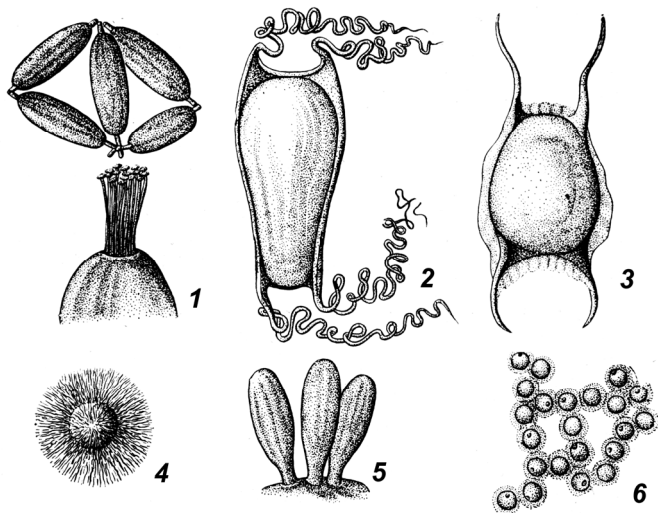


Рис. 2. Формы яйцеклеток:

1 — миксина; 2 — акула; 3 — скат; 4 — сарган; 5 — бычок; 6 — окунь
(Моисеев и др., 1981)

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

Окраска икринок также специфична для каждого вида. Икра, развивающаяся в менее благоприятных кислородных условиях, обычно окрашена интенсивнее. У ряпушки икра желтая, у лососей — оранжевая, у щуки — темно-серая, у сазана — зеленоватая, у терпугов — изумрудно-зеленая, голубая, розовая и фиолетовая. Желтоватый и красноватый цвет икры объясняется наличием дыхательных пигментов (каротинои-

дов). Пелагические икринки, развивающиеся при достаточном содержании кислорода, пигментированы слабо.

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

Икринки снаружи покрыты оболочками:

1) первичная — желточная (лучистая) оболочка, образована самим яйцом, пронизана многочисленными порами, по которым в яйцо поступают питательные вещества во время его развития в яичнике. У некоторых видов эта оболочка двухслойная (осетровые);

2) вторичная — студенистая, липкая (развивается над первичной оболочкой), с разнообразными выростами для прикрепления яиц к субстрату.

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

3) третичная — роговая (у хрящевых рыб и миксин) и белковая (только у хрящевых).

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

Сперматозоиды значительно отличаются у разных видов рыб. В сперматозоиде различают головку, среднюю часть и хвост (рис. 3). Форма головки может быть шаровидной (у большинства костистых рыб), палочковидной (у осетровых и некоторых костистых), копьевидной (у двоякодышащих), цилиндрической (у акул, кистепёрых). В головке помещается ядро. Впереди ядра у акул, осетровых и некоторых других рыб располагается акросома. У костистых ее нет. Сперма, выделяемая самцом, состоит из сперматозоидов, погруженных в спермиальную жидкость, сходную по составу с физиологическим раствором. В спермиальной жидкости сперматозоиды неподвижны. При соприкосновении с водой их активность резко возрастает. Встретив икринки они проникают в них через микропиле, после чего происходит оплодотворение. Продолжительность активности сперматозоидов зависит от солености и температуры воды. В соленой воде она значительно

дольше — до нескольких суток (тихоокеанские сельди), в пресной воде — не более 1—3 мин. (у большинства рыб — карповые, лососёвые, окунёвые).

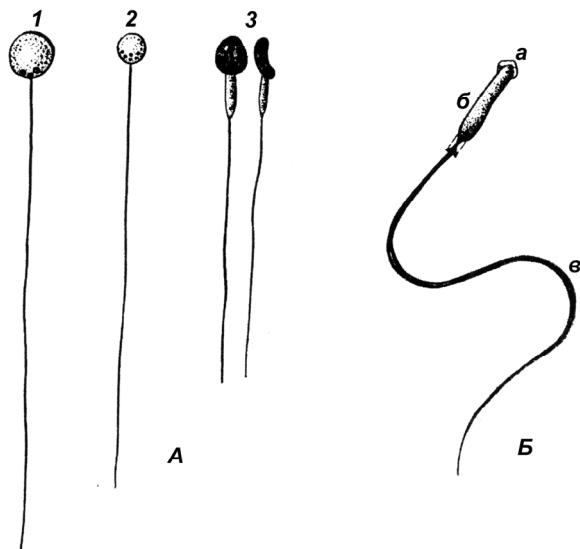


Рис. 3. Сперматозоиды костистых (А) и хрящевых (Б) рыб: 1 — карась; 2 — щука; 3 — подкаменщик (вид головки с уплощенной стороны и сбоку); а — акросома; б — головка; в — хвост (Анисимова, Лавровский, 1991)

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

Откладывание икры. Начало нереста рыб зависит от различных факторов (готовность половых продуктов, температура и соленость воды, наличие нерестового субстрата и др.). Из абиотических факторов важным является температура воды. Каждому виду в период размножения свойственны оптимальные и предельные температуры воды. При

отрицательной температуре размножаются сайка, наваги, арктические и антарктические рыбы. Минимальная температура воды, при которой возможен нерест, у наваги $-2,3^{\circ}\text{C}$, трески $3,6^{\circ}\text{C}$, атлантической сельди $4,5^{\circ}\text{C}$, сазана 13°C . У многих карповых рыб наиболее интенсивный нерест наблюдается при температуре $18\text{—}20^{\circ}\text{C}$ и выше.

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

Выделяют икру:

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

В зависимости от места нереста у рыб встречаются следующие группы:

- 1) литофилы — откладывают икру на каменисто-галечный грунт (осетровые, лососёвые, кутум, шема, голавль, подуст);
- 2) фитофилы — откладывают икру на растения и водоросли (вобла, лещ, сазан, карась, окунь, тихоокеанская сельдь);
- 3) псаммофилы — откладывают икру на песок (пескарь);
- 4) пелагофилы — откладывают плавающую икру в толщу воды (кильки, хамса, атлантическая треска, чехонь, белый амур, толстолобик);
- 5) остракофилы — откладывают икру в раковины двустворчатых моллюсков (горчаки).

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

Тихоокеанские и атлантические лососи хвостом вырывают в грунте гнезда длиной до $2\text{—}3$ м, шириной $1,5\text{—}2$ м, откладывают в них икру, оплодотворяют ее и засыпают гравием. Самец колюшки сооружает гнездо из растительных остатков в виде муфточки и охраняет икру. Самец судака расчищает на дне место для будущей кладки икры, затем охраняет ее, очищает от ила, смывая его сильными движениями грудных плавников. Если кладка остается без сторожевого самца, то охрану

продолжает другой. Лабиринтовые рыбы строят гнездо из пузырьков воздуха, обволакивая их клейкими выделениями изо рта. Самец пинагора охраняет кладку икры, отложенную в литоральной зоне, и при обысках поливает икру изо рта водой.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

В ряде случаев рассчитывают видовую абсолютную плодовитость и популяционную плодовитость.

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

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

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

Метаморфоз. У некоторых рыб развитие личинок проходит с метаморфозом (камбала, речной угорь, луна-рыба и др.). Камбалы имеют симметричных личинок, которые плавают в верхних слоях воды спиной кверху, со временем они постепенно опускаются в более глубокие слои воды и утрачивают двустороннюю симметрию, один глаз у них переходит на другую сторону тела, и после завершения метаморфоза молодые камбалы начинают вести придонный образ жизни (рис. 4). Личинки речного угря (лептоцефалы), выклевающиеся из икринок в Саргассовом море, имеют листовидную форму. В течение 2—3 лет они дрейфуют с Гольфстримом, превращаются в прозрачных угреобразных рыбок,

которые заходят в реки Европы, где растут, теряют прозрачность и превращаются во взрослых угрей.

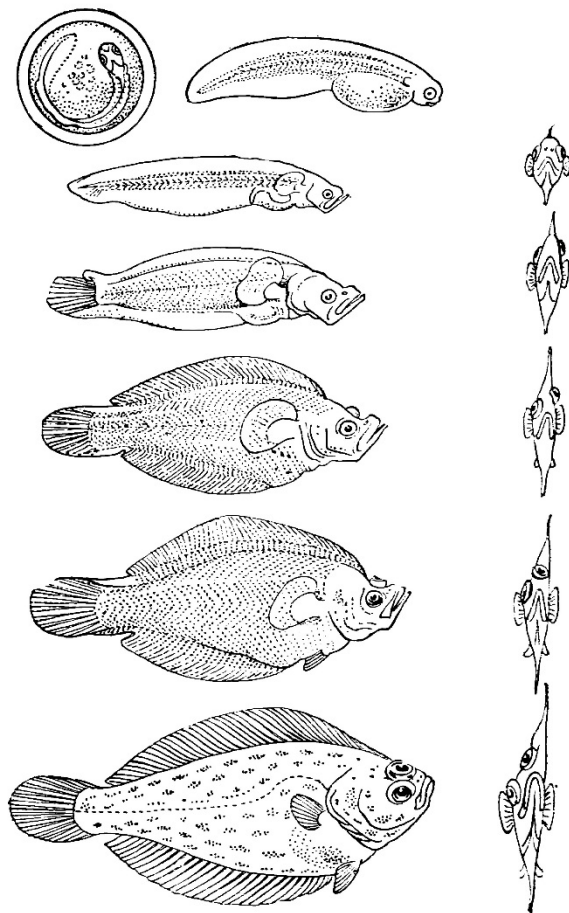


Рис. 4. Метаморфоз личинки камбаловых рыб
(Жизнь животных, 1983)

РОСТ И ВОЗРАСТ РЫБ

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

Рост рыбы — это увеличение ее биологических показателей за определенный промежуток времени. У рыб различают линейный рост (увеличение длины тела) и рост массы тела. Рост массы тела сильнее подвержен колебаниям в зависимости от условий питания, по сравнению с линейным ростом. В рыбоводстве основным показателем эффективности выращивания рыбы является рост массы тела рыб.

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

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

На скорость роста рыб значительное влияние оказывают условия внешней среды (температура, освещенность, газовый режим, плотность населения водоема, кормовые ресурсы и др.). Каждому виду рыб свой-

ственны оптимальные температуры, при которых наиболее интенсивно происходят процессы обмена веществ. Большое значение для роста рыб имеют количество и доступность корма. Рост рыб одного и того же вида в различных водоемах, отдельных его популяций и различных поколений одной и той же популяции может значительно различаться. Так, лещ в северных водоемах растет намного медленнее, чем на юге, где период питания более продолжительный. Темп роста леща существенно отличается в Азовском и Каспийском морях, т. к. кормовые условия в Азовском море лучше.

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

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

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

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

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

Большинство небольших по размерам рыб имеют короткий жизненный цикл — 2—3 года (анчоус, азовская тюлька, трёхиглая колюшка

и т. д.). Обычный возраст долгожителей составляет 20—30 лет (щука, сазан, сом, палтус и др.).

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

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

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

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

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

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

Для определения возраста используют различные кости: жаберную крышку (окунь), позвонки (налим, щука), лучи плавников (осетровые, сом, акулы), отолиты (корюшка, ёрш) и т. д. Для большей достоверности рекомендуется одновременно определять возраст рыб по чешуе и костям.

Возрастная структура популяции включает особей различных возрастных групп (табл. 1). Для ее определения используют метод прямого

определения возраста рыб (устанавливают процентное соотношение возрастных групп в пробе).

Таблица 1

Возрастные группы рыб

Возрастная группа	Число колец	Обозначение
Сеголетки	нет	0+
Годовики	одно	1
Двухлетки	одно	1+
Двухгодовики	два	2
Трехлетки	два	2+
Трехгодовики	три	3

Определение темпа роста рыб. Для рыбного хозяйства большое значение имеют данные о многолетнем и сезонном росте рыб, которые можно определить путем измерения разновозрастных групп, а также путем обратного расчисления темпа роста (рис. 5).

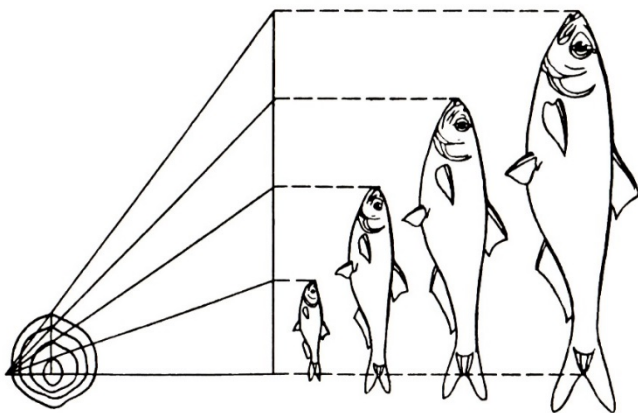


Рис. 5. Соотношение между скоростью роста рыбы и ее чешуи (Никольский, 2013)

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

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

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

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

В дальнейшем метод, предложенный Э. Леа, был видоизменен. Было показано, что между ростом тела и чешуи у некоторых рыб существует не прямая, а логарифмическая зависимость. Основная причина, нарушающая пропорциональность между длиной рыбы и чешуи, заключается в том, что чешуя на теле малька закладывается лишь по достижении им некоторой длины, и поэтому первоначальный рост тела на чешуе не представлен. Специальный прибор Г. Н. Монастырского позволяет расчислить рост методом логарифмических шкал.

При анализе роста рыб используют различные показатели. Обычно вычисляют:

1) линейный прирост или прирост массы тела: $W_1 - W_0$ (W_1 — конечная величина, W_0 — начальная величина);

2) относительный прирост или темп роста: $(W_1 - W_0)/W_0$ (W_1 — конечная величина, W_0 — начальная величина);

3) относительную скорость роста K (рост в определенный промежуток времени):

$K = W_1 - W_0 / [(W_1 + W_0)/2]t$, где W_0 — величина тела в начале периода; W_1 — величина тела в конце периода; t — промежуток времени.

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

ПИТАНИЕ

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

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

Среди мирных рыб выделяют:

1) бентофагов (питаются бентосом — бычки, стерлядь, вобла, зубатка и др.);

2) планктофагов (питаются зоопланктоном — сельдь, ряпушка, сайка и др.);

3) растительноядных (питаются фитопланктоном — белый толстолобик; макрофитами — белый амур, красноперка; детритом — кефаль и перифитоном — подуст).

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

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

При поиске пищи рыбы пользуются органами чувств:

1) планктофаги — в основном при помощи органов зрения (ряпушка);

2) бентофаги — органов осязания и вкуса (сазан);

3) пресноводные дневные хищники — органов зрения и боковой линии (щука, окунь), придонные сумеречные хищники — органов обоняния, боковой линии, органов вкуса (налим, речной угорь и др.).

Рыбы по-разному добывают пищу.

Планктофаги плавают с открытым ртом, и планктон поступает в их жаберную полость вместе с водой, где отфильтровывается многочисленными жаберными тычинками (ряпушка).

Бентофаги имеют выдвижной рот, который позволяет им находить в грунте донных беспозвоночных (карповые).

Хищные рыбы подстерегают добычу в толще воды (щука), у дна (сом) или активно двигаются в пелагиали (акулы, тунцы). Большинство хищных рыб заглатывают рыбу целиком, некоторые откусывают куски от жертвы (хищные акулы, пиранья).

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

По предпочтению пища бывает:

- 1) излюбленная (2—6 видов, 50—70 % массы пищевого комка);
- 2) заменяющая (5—6 видов, 15—30 % массы пищевого комка);
- 3) вынужденная (большое число видов, не более 10 % массы пищевого комка).

Это определяется на основе вычисления индекса избирания и экспериментального исследования.

По фактическому значению пищу делят на:

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

Это определяется путем процентного соотношения отдельных компонентов в пищевом комке.

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

Индексы избирания:

- 1) по А. А. Шорыгину:

$$I_i = r_i/P_i,$$

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

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

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

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

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

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

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

Возрастные и сезонные изменения в питании. У рыб различают:

1) эндогенное (внутреннее) питание — за счет питательных веществ желточного мешка в начальный период жизни рыб (развитие в икре и сразу после вылупления эмбриона);

2) экзогенное (внешнее) питание — за счет внешней пищи, рыбы с небольшим объемом питательных веществ в икре переходят на внешнее питание через несколько дней после выхода из икринки (сельдевые, карповые, окунёвые), рыбы с относительно большим запасом питательных веществ — через несколько недель (лососи);

3) смешанное питание — промежуток времени, когда молодь питается одновременно остатками желтка и внешней пищей.

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

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

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

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

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

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

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

1) общий индекс наполнения (отношение массы всего пищевого комка к массе рыбы);

2) частный индекс наполнения (отношение массы одного компонента или группы к массе рыбы). Индексы выражаются в процентах или в десяти тысячных долях — процентиmilлях (‰).

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

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

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

Некоторые арктические и антарктические рыбы обитают и питаются при весьма низкой температуре — до -1,9 °С (сайка, широколобик).

Рыбы способны выдерживать длительное голодание. Так, карась может не питаться в течение 8 месяцев и теряет при этом 1/3 массы тела. Проходные лососи в период нереста не питаются совсем (иногда по несколько месяцев). Озимая сёмга не питается в реке в течение года и более. Почти все рыбы с единовременным икротетанием в период размножения не потребляют корма, с порционным икротетанием — питаются слабо.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

При питании калорийной пищей кормовой коэффициент уменьшается, для хищников он равен 5—10; для зоопланктофагов — 20—26; для моллюскоедов — около 40; для растительоядных рыб — около 30.

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

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

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

Потребляемый рыбами корм делится на:

1) поддерживающий (используется на поддержание жизнедеятельности организма);

2) продуцирующий корм (расходуется на прирост массы тела).

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

Пищевые цепи. Трофические, или пищевые, цепи складываются в водоемах в результате различных пищевых взаимоотношений гидробионтов. В общем виде трофическая цепь отражает отношения трех больших групп гидробионтов: водные растения (первичная продукция) → беспозвоночные (промежуточная продукция) → рыба (конечная продукция).

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

Пищевые цепи могут быть:

1) короткими — фитопланктон → рыба (белый толстолобик) или макрофиты → рыба (белый амур);

2) протяженными — фитопланктон → зоопланктон → бентос → мирные рыбы → хищные рыбы.

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

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

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

Таблица 2

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

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

* Наименьшие величины.

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

Жирность рыб. Жирность рыб является показателем их биологического состояния и условий откорма и зависит от ряда факторов (возраст, пол, условия нагула, степень зрелости гонад).

У рыб жир накапливается в различных органах: в мускулатуре (лососёвые, миноговые, угри), печени (тресковые, акуловые), на внутренних органах (окунёвые) и т. д.

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

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

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

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

МИГРАЦИИ

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

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

Различают горизонтальные и вертикальные миграции.

Горизонтальные миграции могут быть пассивными и активными.

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

Активные миграции в зависимости от цели бывают:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Полициклические рыбы после размножения совершают кормовые миграции различной протяженности. Атлантический лосось и осетровые после размножения в реках уходят для нагула в море. Атлантическая сельдь нерестится у берегов Норвегии, после размножения мигрирует на откорм в район Исландии и далее на север. Иногда кормовые миграции совмещаются с нерестовыми (азовская хамса).

Зимовальные миграции (перемещения от мест размножения или нагула к местам зимовки). Зимовальную миграцию начинают рыбы, физиологически подготовленные, достигшие определенной упитанности и жирности. Так, хамса Азовского моря после нагула осенью мигрирует в Черное море и зимует на глубине 100—150 м. Зимовальная миграция может начаться только при накоплении рыбой достаточного количества жира (не менее 14 %). Рыбы, не подготовленные к миграции, продолжают кормиться и не мигрируют.

У проходных рыб зимовальные миграции нередко являются началом нерестовых. Осимые формы некоторых из них после нагула в море осенью заходят в реки, и в них зимуют (речная минога, осетровые, атлантический лосось и др.). Некоторые виды, обитающие в Волге, при осеннем похолодании мигрируют в низовья реки и залегают в ямы (лещ, сазан, сом, судак).

Помимо горизонтальных миграций рыбам свойственны вертикальные миграции. Нерестовые вертикальные миграции совершает байкальская голомянка, которая перед выметом личинок всплывает с глубины около 700 м в поверхностные слои воды и после размножения погибает.

Многие морские и пресноводные виды совершают суточные вертикальные миграции, перемещаясь вслед за кормовыми объектами (сельдь, килька, шпрот, скумбрия, ставрида, ряпушка и др.). Молодь многих видов рыб также мигрирует по вертикали, следуя за кормовыми организмами.

Ряд пелагических видов зимой опускаются в более глубокие и менее охлажденные слои, чем при нагуле, и образуют крупные малоподвижные скопления (сельди, азовская хамса и др.).

Знание закономерностей миграций рыб имеет важное значение при организации рационального промысла. Одним из методов изучения миграций является мечение. Мечение может быть индивидуальным (каждая метка имеет свой номер) и групповым (всех рыб метят одинаково). Мечение позволяет изучить пути миграций, определить скорость движения рыбы, численность популяции, эффективность рыболовных работ.

Список литературы

Анисимова, И. М. Ихтиология : учебник для вузов / И. М. Анисимова, В. В. Лавровский. — Москва : Агропромиздат, 1991. — 288 с. : ил.

Дгебуадзе, Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб / Ю. Ю. Дгебуадзе. — Москва : Наука, 2001. — 276 с. : ил.

Жизнь животных : в 7 т. / гл. ред. Т. С. Расс. — Москва : Просвещение, 1983. — Т. 4. Рыбы. — 575 с.

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

Никольский, Г. В. Частная ихтиология / Г. В. Никольский. — Москва : Высшая школа, 1971. — 472 с.

Никольский, Г. В. Избранные труды. Т. 1 / Г. В. Никольский. — Москва : ВНИРО, 2013. — 464 с.

Никольский, Г. В. Избранные труды. Т. 2 / Г. В. Никольский. — Москва : ВНИРО, 2013. — 600 с.

Романов, В. И. Рыбы России в системе мировой ихтиофауны / В. И. Романов. — Томск : Дельтаплан, 2010. — 276 с.

Рыбы в заповедниках России : в 2 т. / гл. ред. Ю. С. Решетников. — Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2010. — Т. 1. Пресноводные рыбы. — 627 с.

Рыбы в заповедниках России : в 2 т. / гл. ред. Ю. С. Решетников. — Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2013. — Т. 2. Морские рыбы. — 673 с.

Учебное издание

Ильмаст Николай Викторович

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ РЫБ

*Учебное пособие
для студентов биологических и агротехнических
специальностей*

Редактор *О. В. Обарчук*
Компьютерная верстка *Т. Д. Шестаковой*

Подписано в печать 10.12.2015. Формат 60×84 1/16.
Бумага офсетная. 2,0 уч.-изд. л. Тираж 100 экз. Изд. № 301

Институт биологии КарНЦ РАН
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение
высшего профессионального образования
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Отпечатано в типографии Издательства ПетрГУ
185910, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

ISBN: 978-5-8021-2716-2

