

Міністерство освіти і науки України
Національний університет водного господарства та природоко-
ристування
Кафедра водних біоресурсів

05-03-87

МЕТОДИЧНІ ВКАЗІВКИ

до виконання практичних робіт з навчальної дисципліни
«Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів»
для здобувачів вищої освіти другого (магістерського) рівня за
освітньо-професійною програмою «Водні біоресурси
та аквакультура» спеціальності 207 «Водні біоресурси
та аквакультура» денної форми навчання

Рекомендовано
науково-методичною радою з якості
НП агроекології та землеустрою
Протокол № 6 від 31.03.2020 р.

Рівне – 2020

Методичні вказівки до виконання практичних робіт з навчальної дисципліни «Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів» для здобувачів вищої освіти другого (магістерського) рівня за освітньо-професійною програмою «Водні біоресурси та аквакультура» спеціальності 207 «Водні біоресурси та аквакультура» денної форми навчання [Електронне видання] / Гроховська Ю. Р., Кононцев С. В. – Рівне : НУВГП, 2020. – 37 с.

Укладачі: Гроховська Ю. Р. – доктор сільськогосподарських наук, професор кафедри водних біоресурсів; Кононцев С. В. – доктор технічних наук, доцент кафедри водних біоресурсів.

Відповідальний за випуск: Сондак В. В., доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри водних біоресурсів.

Керівник групи забезпечення спеціальності 207

«Водні біоресурси та аквакультура»

Сондак В. В.

Зміст

Передмова	3
1. Екологічні фактори та їх вплив на рибу	4
2. Особливості перебігу метаболічних процесів у риби в період вимету ними статевих продуктів	16
3. Порівняльна характеристика метаболізму риби з різним рівнем функціональної активності	19
4. Характеристика форм обміну речовин в організмі риби і вплив зміни температури води	22
5. Вплив температури водного середовища на обмін біополімерів і на енергетичний обмін риби	26
6. Відношення ікри різних видів риби до кисневих умов водного середовища і реакція ембріонів на їх зміни	31
Рекомендована література	37

© Гроховська Ю. Р.,
Кононцев С. В. 2020
© Національний університет
водного господарства та при-
родокористування, 2020

Передмова

Навчальна дисципліна «Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів» викладається для здобувачів вищої освіти другого (магістерського) рівня за спеціальністю 207 «Водні біоресурси та аквакультура».

Мета навчальної дисципліни – формування теоретичних знань про фізіолого-біохімічні механізми адаптації гідробіонтів до дії абіотичних чинників водного середовища на різних стадіях онтогенезу, в різні періоди річного циклу, сезони року та практичних навичок оцінювання фізіологічного стану риб за відповідними показниками тих чи інших функціональних систем (дихання, травлення, складу крові тощо). Це актуальна проблема від вирішення якої залежить підвищення виробництва продукції рибництва в нашій країні.

Дисципліна «Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів» поєднує в собі інформацію про фундаментальні біологічні закономірності та процеси у живих організмах і є основою для фахової підготовки магістрів за спеціальністю. Дисципліни, які передують вивченню зазначеної: «Теоретичні основи рибництва», «Інтенсивні технології в аквакультурі», «Теорія динаміки популяції риб». До числа дисциплін, вивчення яких у подальшому базується на матеріалі зазначеної, належить дисципліна фахової підготовки «Акліматизація гідробіонтів», а також дисципліни вільного вибору студентів. Вимоги до знань та умінь визначаються галузевими стандартами вищої освіти України.

1. Екологічні фактори та їх вплив на риб

Теоретична частина. За екологічними ознаками та типом розвитку круглороті та риби належать до групи анамній (*Anamnia*). На відміну від амніот, анамнії – це первинноводні хребетні тварини, у яких відсутні зародкові оболонки – амніон і алантоїс. Риби та круглороті виникли і еволюційно розвивалися лише у водному середовищі, на відміну від вторинноводних організмів, які перейшли від наземного способу життя до водного (водні ссавці).

Риби мають багато специфічних пристосувань, які дозволяють їм існувати у водному середовищі:

- зябра, які здатні засвоювати кисень з води;
- форма тіла і плавці, які забезпечують здатність до пересування і стабілізацію тіла в просторі;
- плавальний міхур, який виконує гідростатичні функції;
- метамерна будова м'язів, завдяки чому в русі бере участь все тіло риби;
- шкіра дорослих тварин здатна пропускати воду і гази, вона бере участь у газовому і водному обміні та у процесі виділення;
- шкіра, луска і слиз, які відіграють істотну роль у зниженні тертя та захисті тіла;
- бічна лінія – важливий орган чуття, який сприймає рухи і вібрації водного середовища;
- пристосування, які забезпечують збереження потомства при зовнішньому заплідненні.

Риби живуть у різних умовах і їх взаємини з довкіллям визначаються екологічними чинниками, які за походженням і характером дії діляться на абіотичні, біотичні і антропогенні (антропічні).

Абіотичні – це чинники неорганічної та неживої природи (світло, солоність та іонний склад води, температура, вміст розчинених у воді газів тощо).

Біотичні – це чинники живої природи, внутрішньовидові та міжвидові відносини у риб, відносини з тваринами інших

груп, рослинами, мікроорганізмами (наявність їжі і хижаків, збудників інфекційних та інвазійних хвороб тощо).

Антропогенні – це чинники, зумовлені діяльністю людини прямо чи опосередковано, які можуть бути і свідомими і випадковими, або стихійними (надмірний промисел, акліматизація чужорідних видів, побудова гребель на річках, замори риби через забруднення стічними водами тощо).

Вплив на рибу абіотичних факторів. Залежно від адаптацій до середовища існування риби поділяють на екологічні групи відносно того чи іншого чинника.

Залежно від солоності водного середовища виділяють морські, прісноводні, прохідні та солонуватоводні. Групи прохідних та солонуватоводних займають проміжне положення між морськими і прісноводними рибами. *Прохідні риби* – це риби, котрі частину життєвого циклу проводять у морі, а частину – в річках, які в нього впадають. За місцем відгодівлі цих риби розділяють на трофічно морських (осетрові, лососі) і трофічно прісноводних (прісноводні вугрі). Для розмноження (нересту) вони мігрують з морів в річки, тобто переходять з морської в прісну воду – це *анадромні* види; або з річок у моря, тобто з прісної води в морське середовище – це *катадромні* види.

Солонуватоводні риби населяють опріснені ділянки морів, естуарії річок і внутрішні моря зі зниженою солоністю. Поділяються на *напівпрохідних* (коропіві, окуневі) і *власне солонуватоводних* (бички, камбали, морські голки).

Величезну роль у житті риби відіграють фізичні властивості води. Від її густини і в'язкості залежать умови руху риби. Оптичні властивості та кількість завислих речовин у воді впливають на орієнтацію тварин у просторі, пошук їжі та захист від ворогів. Температура води впливає на інтенсивність метаболізму риби, як на *пойклотермних* тварин, а зміни температурного режиму є зовнішнім подразником, який впливає на сезонний ритм життя. Інші фізико-хімічні властивості води, такі як мінералізація, насичення киснем, в'язкість, реакція середовища, також мають велике значення.

Форма тіла риби, його будова та функції визначаються пристосуванням до пересування у середовищі з більшою *густиною* і

в'язкістю, ніж повітря. Густина тіла риб наближається до густини води і у іхтіології використовується поняття *плавучості* – це відношення густини тіла риби до густини води. У спритних плавців ці показники майже рівні, вони плавають без зусиль, маючи нульову або нейтральну *плавучість*. У придонних риб густина тіла більша для утримання у придонних шарах води, вони мають негативну плавучість.

Рух водних мас. Рухи води, як поступальні, так і коливальні, відіграють в житті риб істотну роль. Є різні типи руху води: течія, хвилювання, вертикальна циркуляція, припливно-відливні явища.

У річкових системах *швидкість течії* визначає форму тіла, будову плавців, появу різних пристосувань (наприклад, присосок), розподіл різних видів у руслі, розмноження і живлення риб (у річках зі швидкою течією менше бентофагів, перифітофагів, більше хижаків і риб, які харчуються повітряними комахами; типовими мешканцями швидкого, багатого киснем потоку, є реофільні та оксифільні риби).

Поширення риб у водоймах обумовлене способом життя і визначається системою специфічних для кожного виду відносин із довкіллям, переважно пристосуваннями до гідрологічних і гідрохімічних факторів, умов харчування, розмноження та інших, від яких залежить морфо-анатомічні та фізіолого-біохімічні ознаки, перш за все специфіка будови тіла риб. Основні видові ознаки виявляються вирішальними і при поширенні риб у водоймах.

У більшості риб поступальний рух забезпечується хвилеподібним згинанням усього тіла. Деякі види пересуваються з нерухомим тілом за рахунок коливальних рухів плавців: анального (електричні вугрі), спинного (амія), грудних (морські коники, скати). Хвостовий плавець бере деяку участь у поступальному русі, паралізуючи гальмуючий рух кінця тіла і послаблюючи зворотні потоки. Плавці ж виконують і основну функцію керма. Для подолання опору води і зменшення тертя об неї у риб максимально згладжена і змащена поверхня тіла (луска і слиз).

Температура. Риби – пойкилотермні тварини, тобто температура їх тіла залежить від температури навколишнього сере-

довища. Від неї залежить інтенсивність живлення, швидкість метаболізму, ріст, розмноження тощо. У більшості риб температура тіла дорівнює температурі води або є вищою на 0,4-0,5 °С. Але в інтенсивних плавців температура тіла може підвищуватися на 4-5 °С (акули) або до 7-10 °С (тунці).

Риби живуть у водоймах з різною температурою, причому кожному виду властиві граничні та оптимальні температури. Для карася, наприклад, нижня межа становить 0 °С, верхня – 30 °С, оптимальна температура – 25 °С; для окуня – 0, 30-35 і 22-25 °С відповідно і т. д. Деякі види гинуть за нульової температури (карась, судак, окунь), а інші – переносять негативні температури до -2,1 °С (наприклад, льодяна риба, кров якої не замерзає). Далі здатна вмерзати в лід, а після його танення оживає, якщо не замерзла плазма її крові.

Для кожного виду риб необхідний свій діапазон температури, за яких відбувається нерест: минь (0,2-4,0 °С), щука (3-15 °С), окунь й судак (12-18 °С), сазан (18-22 °С), лин (20-25 °С). У процесі інкубації ікри значення температури води є ще більшим. Чим вища температура (не більше 25 °С для наших водойм), тим швидше відбувається вихід личинок з ікри, і навпаки. Тривалість інкубації ікри за температури води +8-20 °С – 3-4 доби, а за 10-12 °С – до 2-3 тижнів.

Стосовно температури риб поділяють на стенотермних і евритермних. *Евритермні* (широкотемпературні) риби населяють переважно помірні широти й здатні витримувати значні коливання температури у кілька десятків градусів (карась – 0-32 °С, короп – 1-30 °С). Це види, які пристосувалися жити і еволюціонували в умовах, що постійно змінювалися. *Стенотермні* (вузькотемпературні) риби вимогливіші до зміни температурних параметрів і зазвичай живуть у вузькому температурному діапазоні. У першу чергу це види тропічної і полярних зон, а також мешканці великих глибин, де температура змінюється незначно. До стенотермних переважно відносяться види, еволюція яких проходила у відносно стабільних умовах.

Однак і в межах необхідної температури підвищення або зниження її викликає зміни в життєдіяльності риб. Температурний режим визначає тривалість дозрівання риб (сума активних

температур). Температура визначає початок нересту і його кінець, тривалість інкубаційного періоду. Відповідна температура є сигнальним чинником для початку нересту, міграції, зимівлі тощо.

Надмірне охолодження і перегрівання риб однаково небезпечні. Температура, що виходить за допустимі межі проживання, викликає шок і загибель риб. Температура, при якій життя риби стає неможливою, називається *пороговою*. Пристосування до температурних умов в організмі відбувається на клітинному рівні. Отже, порогові температури є певною межею опору клітин організму впливу середовища. Оскільки ця здатність у різних риб неоднакова, то і температурні пороги їх відрізняються між собою.

Більшість риб водойм Рівненщини відносяться до групи евритермних, тобто здатних існувати в межах широких температурних коливань, фізіологічні процеси у яких нормально проходять при температурі 10-25 °С. Лише минь, що представляє в фауні арктичний прісноводний комплекс, при підвищенні температури знижує фізіологічну активність, а інтенсивність його харчування різко падає. Низьких температур вимагають і риби бореального предгірного комплексу (слижі).

Температурний фактор діє на рибу як безпосередньо – через зміну *інтенсивності ферментативних процесів*, які відбуваються в її організмі, так і опосередковано – впливаючи на поліпшення або погіршення розвитку кормової бази і середовища. Температурні умови, при яких усі життєві процеси протікають в організмі нормально, прийнято називати *оптимальними*. Виходячи із оптимальних температурних умов, риб і круглоротих прийнято умовно поділяти на теплолюбних і холодолюбних.

Теплолюбні риби розмножуються навесні або влітку, ікра розвивається при тих же температурах, при яких відбувається нерест, впадають у зимове заціпеніння (сплячку), оптимальні температури для розмноження – вище 10 °С, для живлення – понад 20 °С.

Холодолюбні риби нерестяться в основному восени при температурі не вище 10 °С, ікра розвивається при більш низьких

значеннях, а оптимум росту і харчування лежить до 18 °С. Вони впадають у літню сплячку (миньок, лососі, сига, полярні риби).

Мінералізація (солоність). Мінеральні солі, розчинені у воді, обумовлюють розвиток фітопланктону і всього подальшого харчового ланцюжка. Солі кальцію і фосфору, необхідні у процесі індивідуального розвитку, споживаються в основному з води, те ж відбувається і з мікроелементами. Розчинені солі підтримують у риб постійний осмотичний тиск, що забезпечує роботу внутрішніх органів.

У воді озер, річок, морів і океанів міститься різна кількість розчинених солей. Залежно від їх концентрації розрізняють воду прісну (до 0,5 ‰), солонувату (0,5-25 ‰), морську (25-40 ‰) і пересолену (> 40 ‰). Солоність води у морях різна і значно коливається в своїх межах: Балтійське море (4-16 ‰), Азовське (9-10 ‰), Чорне (16-19 ‰), в океані солоність води досягає 35 ‰.

Більшість риб пристосувалися до життя у воді певної солоності, проте деякі з них здатні переходити у води різної мінералізації. Найменший діапазон солоності характерний для прісноводних риб (до 3 ‰), а найбільший – для морських риб відкритих океанічних акваторій (до 35 ‰). Щоб переносити різну солоність, організм риб здатний регулювати сталість осмотичного тиску рідин тіла, він здійснює *осморегуляцію*. Чим досконаліший цей механізм, тим незалежнішою є риба від рівня мінералізації води.

За характером осмотичного тиску внутрішнього середовища риб розділяють на 3 групи:

1. *Хрящові риби* – внутрішній осмотичний тиск їх більший ніж тиск навколишнього середовища, переважно за рахунок накопичення солей сечовини.

2. *Морські риби* – тиск порожнинних рідин менший, ніж у навколишньому середовищі. Рідина в тілі риби містить менше солей, їй постійно загрожує небезпека зневоднення. Щоб відшкодувати втрату води крізь шкіру й зябра, морські риби змушені весь час пити воду. Частина солі, яка надходить з водою, потім виділяється з екскрементами, інша частина через спеціальні клітини виводиться у вигляді кристалів через зябра. Сечовиділення в морських риб відбувається рідко.

3. *Прісноводні риби* – за рахунок мінеральних солей тиск рідин у порожнині тіла більший ніж у навколишньому середовищі. Концентрація солей у тілі прісноводної риби більша, ніж у воді, і їй постійно загрожує небезпека роздутися від води, яка проникає крізь шкіру. Тому ці риби практично не п'ють воду, а та, яка потрапляє в тіло через зябра й шкіру, виводиться через нирки у вигляді значної кількості сечовини.

Більшість риб пристосована до життя в розчинах більш-менш стабільного осмотичного тиску. Якщо перенести рибу у водойму з іншим осмотичним тиском, то вона гине внаслідок різниці тиску усередині організму та у навколишньому середовищі. Однак за повільної, поступової зміни солоності води, організм риби пристосовується до нового осмотичного тиску. Так відбувається із прохідними й напівпрохідними рибами. Це варто враховувати під час робіт з інтродукції різних видів риб у нові водойми.

Залежно від стійкості до концентрації розчинених солей риб умовно поділяють на евригалінних і стеногалінних. Серед *стеногалінних* риб зустрічаються прісноводні і морські. *Евригалінні* види – можуть жити в широкому діапазоні солоності – від прісної до океанічної води (кефалі, бички, тюлька і т. д.) З підвищенням солоності змінюється густина води, а отже, і осмотичний тиск в клітинах риб, тому солоність води є одним з факторів, що визначають їх розселення.

Розчинені гази. Кисень. Вода як середовище існування риб містить розчинені гази, особливо кисень, азот і в невеликій кількості вуглекислий газ. Всі риби дихають розчиненим у воді киснем, тому його концентрація має вирішальне для них значення. До концентрації кисню різні види відносяться неоднаково: як правило, пелагічні види, річкові та холодолюбні вимогливіші, ніж донні, озерні та теплолюбні.

Відносно до кількості розчиненого кисню прісноводні риби підрозділяються на чотири групи.

1. *Дуже вимогливі (мегаоксифільні)* до концентрації кисню, нормальною для них є концентрація 7-11 гО₂/л, а летальною – 3-4 гО₂/л. Це холодолюбні риби, мешканці чистих річок – фо-

релі, лососі, голець, гольян, харіус. Місця існування цих видів обмежені верхів'ями річок або окремими водоймами.

2. *Вимогливі (мезооксифільні)* до кисню, але добре існують за його концентрації 5-7 гО₂/л (головень, білизна, минь, пічкур, підуст, судак, бички). Це переважно мешканці річок, але зустрічаються і в проточних озерах.

3. *Помірно вимогливі (олігооксифільні)* до кисню й вільно існують при концентрації 3-4 гО₂/л. До них відноситься більшість промислових лімнофільних видів, таких як щуки, лящі, окуні, плітка та ін.

4. *Невимогливі (гіпооксифільні)* до кисню, що витримують дуже низькі концентрації (до 0,5 гО₂/л) – лини, карасі, в'юни.

Кожний вид має критичні моменти (нерест, зимівля), коли проявляється особлива вимогливість до вмісту розчиненого кисню. На подолання періодичного дефіциту кисню у риб виробилися наступні пристосування:

- "дихання" крізь поверхню шкіри (в'юн, вугор);
- заковтування повітря й пропущення їх крізь зябра (електричний вугор, в'юн);
- споживання повітря із плавального міхура в деяких відкритоміхурних риб;
- утворення "легені" із плавального міхура (дводишні, багатопері);
- "кишкове" дихання, споживання кисню із захопленого пухирця повітря (сомові, в'юни), деякі риби мають спеціальний сліпий виріст у шлунку, наповнений повітрям;
- надзябровий орган, парні вирости в зябровій порожнині, густо пронизані кровоносними судинами; сюди потрапляє атмосферне повітря й відбувається газообмін: змієголов, лабіринтові риби, багато сомових.

Решта газів інертні або негативно впливають на життєдіяльність риб.

Вуглекислий газ. Утворюється в результаті дихання тварин і рослин, а також при розкладанні органічної речовини. Навіть у порівняно невеликих концентраціях здатний викликати загибель риб від задухи (летальна або шкідлива концентрація – 40-

140 см³/л). Механізм його дії зводиться до зниження здатності крові засвоювати кисень.

Сірководень (H₂S). З'являється в водоймі при нестачі кисню. Утворюється у результаті життєдіяльності анаеробної бактерії *мікроспіри*. Найчастіше зустрічається в глибоких зонах морів при відсутності вертикального перемішування (Чорне море), у прісних водоймах може утворюватися біля дна.

Газовий режим водойм залежить від температури і солоності води, наявності льодового покриву, розвитку рослинності, процесів розкладу органічної речовини та ін.

Морська вода добре насичена киснем внаслідок його припливу з атмосфери, в результаті життєдіяльності фітопланктону, завдяки вертикальному перемішуванню і насиченості солями. Прісні води насичуються киснем слабше, а його вміст має сезонну і добову динаміку.

Заморні явища у риб. Зниження вмісту розчиненого кисню нижче фізіологічно необхідного рівня веде до літніх і зимових заморних явищ. Зимові замори характерні для непроточних і слабопроточних водойм, багатих органічними речовинами, на окиснення яких витрачається велика кількість кисню, а його надходження з атмосферного повітря припиняється через льодостав; літні – для зарослих ставів і озер вночі або в період масового розвитку в них водоростей (коли дихання і деструкція переважають над інтенсивністю фотосинтезу).

Активна реакція середовища (рН). Має важливе значення в житті риб, оскільки залежить від співвідношення розчинених газів (O₂ і CO₂) і закономірно змінюється залежно від добового і сезонного ходу фотосинтезу. У прісних водоймах надлишок вуглекислоти викликає збільшення кислотності, у той час як в морській воді надлишок бікарбонатів зв'язує цей газ і рН постійне. Для кожного виду риб характерні певні оптимальні значення рН. При їх зміні порушується обмін речовин, оскільки знижується здатність організму поглинати кисень. Для риб оптимум – 7-8 рН.

Грунт, завислі частинки, заростання. Багато донних і придонних риб більшу частину життя пов'язані з ґрунтом. Серед *пелагічних* риб багато видів, які відкладають донну ікру. *Бенто-*

соїдні риби добувають у ґрунті корм, тому тип і поширення ґрунтів мають значний вплив на характер і структуру рибного стада. Аналогічно відбувається взаємодія і з водною рослинністю, де багато риб знаходять собі кормові станції, місця для укриття і розмноження.

Завислі речовини, які містяться у воді (як органічні, так і неорганічні) різко знижують її прозорість, ускладнюють дихання і живлення, тому у риб, які мешкають в умовах підвищеної каламутності, пристосування йде шляхом зменшення розміру очей, розвитку інших органів чуттів і орієнтації, а також виділення специфічного слизу, прискорює процес осадження каламуті і очищення води.

Світло. Основне джерело світла – сонячна радіація. Світло має сигнальне і фізіологічне значення під час пошуку їжі, втечі від ворогів, утворенні зграй, міграції, дозріванні гонад, функціонуванні колбочок – елементів кольорового зору. Виняток представляють окремі види, які в процесі філогенезу адаптувалися до перебування в повній темряві – в печерних і артезіанських водах або при дуже слабкій освітленості за рахунок випромінювання, що виділяється окремими тваринами на великих глибинах.

Фізичні властивості води сприяють тому, що різні промені проникають на різну глибину. Так, на глибину 5 м проникає всього 10% червоних променів, на глибину 13 м – 10% зелених променів, на глибину 500 м – тільки фіолетові і ультрафіолетові промені. У зв'язку з такою освітленістю очі риби менш чутливі до червоної частини спектру і більше – до жовтої, зеленої та синьої частин. Чутливі риби і до ультрафіолету.

Більшість видів риб ведуть *денний спосіб життя*, тому світло для них має сигнальне значення для пошуку їжі, втечі від ворогів, утворення зграй, дозрівання. По відношенню до світла можна виділити денних (світлолюбні) і сутінкових (унікають світла) риб.

Ставлення до світла у риб може змінюватися у процесі росту на прямо протилежне. Більшість риб, за винятком сутінкових, мають кольоровий зір, який можливий лише в умовах високої освітленості. Біологічне значення такого зору пов'язане з

можливістю розпізнавання забарвлення водних тварин і пристосування власного забарвлення до навколишнього фону.

Істотне значення в житті риб має забарвлення тіла, що є переважно засобом маскування, який виробився в тісному зв'язку з умовами освітлення їх місця проживання. Більшість видів риб мають *пелагічне забарвлення*: сіру спинку, сріблясті боки і черевце, сірі плавці, з яких хвостовий і спинний темніші. До цієї групи належать усі риби, які живуть у товщі води, де темна спина робить рибу непомітною зверху, а сріблясте черевце – знизу. Менш численна група риб з придонним забарвленням: темна спина і боки, іноді з світлішими розводами, плямами у вигляді поздовжніх смуг, що приховують рибу на тлі ґрунту. До цієї групи належать соми, в'юни, пічкурі, йоржі та ін.

Нечисленна група риб має *заростеве забарвлення*: коричнева або зелена спина, темні поперечні смуги на боках. До неї відносяться окуні, щуки, судак, почасти лини й карасі.

Види, які мешкають у проточних водах в умовах високої освітленості, часто мають реофільне забарвлення, що виражається в наявності поздовжніх смуг і плям, що сприяють маскуванню і розмиванню контуру тіла риб (форелі, гольці, молодь лососів, данію та ін.).

Світіння риб (біоломінесценція) і його пристосувальне значення. У багатьох глибоководних риб розвиваються органи світіння, які слугують для пошуку особин іншої статі, засліплення хижака, або приваблення жертви.

Біоломінесценція характерна лише для морських риб - відомо близько 300 світних видів, в тому числі 18 хрящових, решта – кісткові.

Типи світіння риб:

- позаклітинна біоломінесценція – результат виділення рибами слизу, який світиться (рід *Sarena*);
- внутрішньоклітинна біоломінесценція – результат діяльності спеціальних світних органів – фотофорів;
- біоломінесценція за рахунок *симбіотичних бактерій*, що світяться, коли світний орган являє собою залозу, наповнену слизом, в якій вони знаходяться.

Використання світла в рибогосподарській діяльності. По відношенню до світла риби бувають такі, які:

- уникають світла (вугрі, міноги);
- приваблюються світлом незалежно від наявності кормових організмів (кільки, тюльки, хамса);
- приваблюються світлом при наявності кормових організмів (оселедці, сайри, скумбрії);
- байдужі до світла (осетри, судаки).

Здатність риб приваблюватися світлом використовується в рибному промислі, для тих видів, які йдуть від світла – в рибозахисті для створення світлових (загороджувальних) бар'єрів біля гребель ГЕС і водозаборів.

Тести

1. Які з перелічених тварин – первинноводні хребетні, у яких відсутні зародкові оболонки – амніон і алантоїс?

тюлені
вусаті кити
дельфіни
зубаті кити
харацінові

2. Риби, які для розмноження (нересту) мігрують з морів в річки.

пелагічні
неритичні
реофільні
лімнофільні
анадромні

3. Які риби належать до групи напівпрохідних?

коропові
окуневі
бички
камбали
морські голки

4. Встановити не вірне твердження

Форма тіла риб, його будова і функції визначаються пристосуванням до пересування у середовищі з більшою густиною і в'язкістю, ніж повітря.

Густина тіла риб наближається до густини води.
Плаву́чість – це відношення густини тіла риби до густини води.

Спритні плавці мають нульову плаву́чість.

Придонні риби мають нейтральну плаву́чість.

2. Особливості перебігу метаболічних процесів у риб в період вимету ними статевих продуктів

Теоретична частина. Найзначніші зміни хімічного складу тіла спостерігаються у тих риб, які майже досягнувши статевозрілого віку і здійснюють тривалі міграції до місць нересту. Щоб подолати значні відстані проти течії річки і забезпечити визрівання статевих продуктів, мігруючі риби повинні мати у своєму тілі значні запаси високоенергетичних речовин. Основною особливістю обміну речовин у таких риб в міграційний період є високий енергетичний обмін у стані голодування.

Посилення окислювальних процесів в організмі мігранта вимагає великої кількості енергетичного матеріалу, яким перш за все є жир. Але він сам по собі в організмі не окислюється. Він згорає лише за посередництва білка, який створює певну біохімічну спрямованість процесів окислення. Отже, *втрата жиру мігруючою рибою супроводжується також і втратою білка*. Втрати жиру і білка за час розмноження настільки великі, що риба часто не здатна вижити і гине (наприклад, кета).

Процентний вміст загального і білкового азоту поступово падає в період міграції приблизно на 1/3. Причому 2/3 з цих витрат припадає на час до нересту і 1/3 - після нересту.

Слід зазначити, що значні втрати жиру спостерігаються у жирніших риб. Після втрати жиру починаються глибокі зміни вмісту білка. Особливо сильно змінюється в якісному відношенні м'язова тканина. Так, кета в період голодування може втрачати до 80% білка, який, як правило, заміщується водою.

Самці і самиці. Глибокі зміни загального обміну речовин і його окремих ланцюгів у зв'язку з розмноженням вивчені на прикладі окуня і стерляді. У період визрівання статевих продуктів у самця і самиці відбувається неоднакове споживання кисню і виділення вуглекислого газу та аміаку як кінцевих продуктів

обміну. У період росту овоцитів (III і IV стадія) і сперміїв відбувається загальне підвищення окислювальних процесів в організмі. Це підвищення *більш різко виражено у самців, ніж у самиць*. Крім цієї загальної схожості, є і досить глибокі відмінності між рівнем і характером обміну у самиць і самців. Якщо у самиць підвищення споживання кисню відбувається досить поступово по мірі визрівання ікри від II до IV стадії включно, то у самців відразу ж після вимету відбувається різке зниження споживання кисню, а на III - IV стадіях воно знову зростає. Дихальний коефіцієнт на III - IV стадіях дуже близький до I. У цей же час розпад білка до кінцевого продукту дуже знижений.

Отже у кожної статі по-своєму відбувається обмін речовин як з кількісної, так і з якісної точки зору. У загальному тканина сім'яників дихає більш інтенсивно, ніж тканина яєчника, самець більше споживає кисню на 1г живої маси, ніж самиця.

Період визрівання статевих продуктів і нересту плідників характеризується суттєвими змінами фізіологічних характеристик. Так, кількість гемоглобіну в крові самиць різко зменшується в період вимету і невдовзі після нього, а ближче до осені зростає. Відомо, що рівень гемоглобіну до деякої міри характеризує рівень окислювальних процесів в організмі. Другою величиною, яка характеризує рівень окислювальних процесів, є окислювально-відновлювальний потенціал (Eh), або так зване електронне напруження. Рівень електронного напруження крові має вирішальне значення для рівня електронного напруження в статевій залозі, яку кров безперервно забезпечує низкою речовин. Електронне напруження по мірі визрівання гонад підвищується, отже в цей період відбувається зростання окислювальних процесів.

Отже, основною умовою нормального визрівання статевих продуктів риб на останньому етапі їх розвитку є високий рівень окислювально-відновлювального обміну гонади, а отже, і відповідний фізіологічний стан організму.

Слід звернути увагу на те, що настання статевої зрілості у риб зв'язано з досягненням певного рівня вмісту жиру в організмі.

Важливим є також наступне:

– у риб молодшого віку розміри, маса ікринок і вміст в них

сухої речовини і жиру менші, ніж у старших (але не самих старих) особин;

– у риб, які рано визрівають, швидко ростуть і нагромаджують жир, період протоплазматичного росту овоцитів скорочений, вітелогенез починається за менших розмірів овоцитів;

– у риб з підвищеним вмістом жиру в організмі абсолютно і відносно зростає кількість продукованої ікри;

– риби, які визрівають у більш ранньому віці, відрізняються від пізно визріваючих особин цих же поколінь зниженою індивідуальною відтворювальною здатністю, меншими розмірами і масою зрілої ікри, пониженим вмістом в ній сухої речовини і жиру.

Існує певний взаємозв'язок між якістю кормів, які загодують плідникам риб та якістю їх нащадків. Так, *у коропа найкращий приріст дають корми із співвідношенням амінокислот, близьких до співвідношення їх в білку м'язів, а краці за ростом плідники дають нащадків кращої якості*. Зростання у м'язах кількості протеїну супроводжується збільшенням його вмісту в ікрі, а від вмісту протеїну в ікрі залежить життєздатність личинок.

Збільшення вмісту амінокислот в ікрі зв'язують зі зростанням вмісту білка в кормі, а якість зародків і личинок риб значною мірою залежить від вмісту в ікрі амінокислот.

Питання для самоконтролю

1. Як змінюється ступінь післянерестового виснаження риб з кожним наступним нерестом?
2. З чим і як зв'язано збільшення індивідуальної абсолютної плодючості риб?
3. Які особливості обміну речовин у риб, що здійснюють тривалі нерестові міграції?
4. Яка інтенсивність споживання кисню тканинами сім'яників і яєчників риб?
5. З якими речовинами зв'язано настання статевої зрілості риб?
6. Як змінюються розміри, маса ікринок і вміст у них поживних речовин з віком плідників?
7. Як змінюється період протоплазматичного росту овоцитів у рано визріваючих риб?

8. За яких розмірів овоцитів відбувається вітелогенез рано визріваних риб?
9. Як впливає вміст жиру на кількість продукованої ікри риб?
10. Яка індивідуальна відтворювальна здатність, розміри і маса зрілої ікри та її хімічний склад у рано визріваних риб порівняно з пізно визріваними?
11. Як впливає якість кормів на якість нащадків риб?

Задачі

1. Встановити який уміст білка зберігатиметься в тілі риб до та після нересту, якщо відомо, що вміст загального і білкового азоту до міграції становив 36,9%. Відповідь обґрунтуйте.

2. Встановити який приблизно уміст білка зберігатиметься в тілі мігруючого виду риб до та після нересту, якщо відомо, що вміст загального і білкового азоту до міграції становив 45% сухої речовини? Відповідь обґрунтуйте.

3. Встановити який приблизно уміст білка зберігатиметься в тілі мігруючого виду риб до та після нересту, якщо відомо, що вміст загального і білкового азоту до міграції становив 54% сухої речовини? Відповідь обґрунтуйте.

4. Встановити який приблизно уміст білка зберігатиметься в тілі мігруючого виду риб до та після нересту, якщо відомо, що вміст загального і білкового азоту до міграції становив 63% сухої речовини? Відповідь обґрунтуйте.

5. Встановити який приблизно уміст білка зберігатиметься в тілі мігруючого виду риб до та після нересту, якщо відомо, що вміст загального і білкового азоту до міграції становив 36% сухої речовини? Відповідь обґрунтуйте.

3. Порівняльна характеристика метаболізму риб з різним рівнем функціональної активності

Теоретична частина. Одним із важливих чинників, які визначають характер метаболізму тварин, у тому числі і риб, є рівень їх функціональної активності. Як правило, функціональна активність тісно пов'язана з рухливістю тварин. У характері метаболізму активних і малоактивних риб існують значні відмінності, які проявляються як на організменному, так тканинному і клітинному рівнях. Ці відмінності полягають у тому, що обмін

речовин активних риб характеризується більш високою інтенсивністю. У активних риб порівняно з малоактивними інтенсивнішими є такі процеси, як споживання їжі, рівень основного, стандартного і активного, пластичного і енергетичного обміну, екскреції азоту.

З підвищенням рухової активності в організмі риб зростає споживання кисню. У зв'язку з цим у активних риб виникає низка морфо-функціональних пристосувань, які дозволяють їм повніше вилучати кисень із води і краще його використовувати в метаболічних процесах. До числа таких пристосувань можна віднести збільшення зябрової поверхні, а також значний розвиток кровоносної системи. Як правило, об'єм крові, кількість еритроцитів і гемоглобіну в активних риб вищі, ніж у малоактивних. З підвищенням функціональної активності в тілі риб зростає вміст червоних м'язів, які краще васкуляризовані, ніж білі, містять більше міоглобіну і мітохондрій і, отже, характеризуються вищим рівнем окислювальних процесів.

Підвищене споживання кисню в організмі активних риб пов'язано, у першу чергу, зі значним переважанням у організмі аеробних процесів над анаеробними. Анаеробний *гліколіз*, який у малорухливих риб відіграє основну роль в енергетичному обміні, у швидко плаваючих риб є допоміжним процесом, який готує субстрати для окислювального циклу або запасною системою на випадок екстрених потреб організму. У малоактивних риб в енергетичному обміні використовуються в основному вуглеводи і білки, в той час як у активних – енергоємні ліпіди, для утилізації яких необхідні значні кількості кисню. Тому рівень окислювального фосфорилування, а також вміст макроергічних фосфатів у тканинах активних риб завжди вищі. У активних риб ліпіди, які є основним енергетичним субстратом, депонуються в значних кількостях. При цьому у цих риб переважають легко мобілізовані тригліцериди, а у малоактивних – стерини і фосфоліпіди. Жир активних риб має більшу ступінь насиченості та вищу реакційну здатність.

Нагромадження резервних речовин у активних і малоактивних риб відбувається в різних органах і тканинах: у активних – у м'язах, у малоактивних – у печінці. Такий розподіл речовин,

можливо пов'язаний з переважним перебуванням активних риб в пелагіалі, а малоактивних – біля дна, що дозволяє їм забезпечити відповідну даному місцезнаходженню плавучість.

Отже, у риб з різним рівнем функціональної активності на тлі загальних морфо-фізіологічних і фізіолого-біохімічних рис формуються специфічні особливості в характері метаболізму, які дають уявлення про різноманіття пристосувань, які забезпечують цілісність організму за умов зміни оточуючого середовища.

Дослідження тканин з різним рівнем функціональної активності дозволили виявити ті ж закономірності в характері метаболізму, які спостерігаються на рівні організму. Підвищення функціональної активності тканин супроводжується підвищенням інтенсивності обміну речовин. Як правило, найбільший рівень синтезу білків і ліпідів відмічається в печінці риб. Рівень метаболізму в нирках, кишечнику, зябрах, селезінці в 5-10 разів нижчий, ніж у печінці. Найменшою активністю характеризуються м'язи риб, причому червоні значно активніші білих.

Відомо, що печінка є основним органом біосинтезу у тварин. Завдяки значному забезпеченню кров'ю, до неї надходять метаболіти, які утворюються при розщепленні і всмоктуванні в кишечнику їжі, а також продукти метаболізму від інших органів і тканин. Всі ці метаболіти – попередники в синтезі багатьох речовин, включаючи білки, ліпіди і глікоген. Печінці властивий вид синтезу, який відрізняє її від інших тканин, це так званий «функціональний синтез», який пов'язаний з забезпеченням цілісності всього організму. Це синтез білків і ліпідів плазми крові (95-100 % всього альбуміну, увесь фібриноген і 80-85 % глобулінів).

У період визрівання статевих продуктів метаболічна активність печінки підвищується. Фази її метаболічної активності відповідають змінам у гонадах. Як правило, метаболічна активність печінки самців виражена менше, ніж у самиць, оскільки забезпечення синтезу статевих продуктів самицям потребується більше енергії і пластичних речовин, ніж самцям.

Завдання

Використовуючи рекомендовану літературу та інші джерела інформації складіть таблицю порівняльних характеристик метаболізму риб з різним рівнем функціональної активності.

Показник	Активність (рухливість) риб	
	активні	малоактивні
Клітинний рівень		
Вуглеводи		
Ліпіди і їх склад		
Білки		
Аеробні і анаеробні процеси		
Тканинний рівень		
М'язова тканина		
Склад крові		
Рівень організму		
Печінка		
Кровоносна система		
Зябра		
Нагромадження резервних речовин		

Питання для самоконтролю

1. У чому полягають відмінності в обміні речовин між рибами з різним рівнем функціональної активності?
2. Які існують морфо-функціональні пристосування щодо вилучення кисню активними рибами?
3. Як впливає кисневий режим на метаболічні процеси риб з різним рівнем функціональної активності?
4. Які особливості нагромадження резервних речовин в органах і тканинах активних і малоактивних риб?
5. Роль печінки в механізмах пристосування риб до зміни кисневого режиму.

4. Характеристика форм обміну речовин в організмі риб і вплив зміни температури води

Теоретична частина. В організмі риби процеси асиміляції і дисиміляції відбуваються неоднаково в різні періоди життя. У період нерестових міграцій, коли риба виключає своє живлення

повністю, і в той же час здійснює значні пересування проти течії, обмін речовин зміщується в бік дисиміляційних процесів. Такий же зсув в обміні спостерігається за будь-якої великої м'язової роботи риби. Обмін речовин у риби, яка здійснює значну м'язову роботу, називається *енергетичним обміном*.

У період посиленого росту або в період відгодівлі обмін речовин спрямований в бік створення нових клітин, структурних новоутворень. За таких умов відбувається нарощування маси живої протоплазми або відкладень. Такий обмін речовин називається *пластичним*. Пластичний обмін включає:

- 1) заміну або поповнення деяких складових компонентів протоплазми клітин;
- 2) зростання числа клітин (ріст);
- 3) відкладання жиру.

В експериментальних умовах і у деяких випадках у природному середовищі риба може перебувати у спокої, тобто вона не лише не здійснює зовнішньої роботи (руху) але і робота кишечника значно послаблена (слабке голодування). У такому стані риба живе, зберігає свою специфіку, має певний обмін речовин. Такий обмін називається *основним обміном*. Основний обмін риби - це такий обмін, без якого риба не може існувати навіть короткий час.

У статевозрілої риби в період визрівання статевих продуктів обмін значно змінений і відрізняється від обміну нестатевозрілої особини. Цю форму можна виділити як *генеративну*, яка пов'язана з утворенням статевих клітин. Таким чином, у нормальному середовищі у дорослої риби здійснюється *загальний обмін*, який складається з різних форм обміну:

Загальний обмін = основний + енергетичний + пластичний + генеративний

Співвідношення різних форм обміну в загальному обміні змінюється не лише з віком риби, але і залежно від чинників довкілля. Всі форми обміну тісно пов'язані між собою і теоретично всі форми обміну завжди здійснюються в організмі риби, але з кількісного і якісного боку вони зовсім різні.

З рибогосподарської точки зору обмін речовин риби може бути розглянутий лише у двох напрямках: обмін, який йде на

підтримання життєдіяльності організму, і обмін, який йде на приріст.

Щоб досягти найкращого приросту, необхідно знати не лише фізіологічні й біологічні особливості промислової риби, але й ті зовнішні умови, та середовище, за якого забезпечується повніше перетворення харчових речовин у м'ясо риби.

Існує і так званий *підтримуючий* обмін речовин риби, який забезпечує лише підтримання основних необхідних життєвих функцій. У цьому випадку риби живляться, але не ростуть і зберігають свою масу на попередньому рівні.

Величина підтримуючого обміну різна для різних вікових груп і залежить від якості корму і умов середовища. Із зростанням температури (від 10 до 20 °C) підтримуючий обмін зростає приблизно в три рази. Існує прямий зв'язок між віком риби і величиною підтримуючого обміну. Молоді особини (мальки) мають вищий підтримуючий обмін, ніж старі (дволітки) який приблизно в 3,4-5,9 разів більший за інших рівних умов.

На процеси травлення, пошук корму і заковтування його рибою витрачається до 70% всього підтримуючого обміну. Приблизно 30% йде на внутрішню роботу (робота серця, зябрового апарату, залоз тощо).

Температура водного середовища є одним з основних чинників, яка має суттєвий вплив на обмін речовин. Відомо, що для кожного виду риб існує певний діапазон толерантності до температури. Зазвичай риб поділяють стенотермних, тобто пристосованих до вузької амплітуди коливання температури і евритермних, тобто тих, які можуть жити в межах значного температурного градієнту (див. практичну роботу 1). При відхиленні від оптимальних температур у риб змінюється як загальний обмін речовин в цілому, так і функціональний, пластичний та генеративний обмін зокрема.

Риби зазвичай обирають температури, близькі до середніх значень адаптивного діапазону. Саме такі температури є найбільш оптимальними для забезпечення процесів життєдіяльності риб у цілому і метаболічних процесів зокрема.

Проте, багато видів риб (особливо бореальних) протягом біологічного циклу в природі багаторазово піддаються дії кри-

тичних температур. Влітку за підвищення температури до максимуму і взимку за зниження її до мінімуму у риб порушується синхронність перебігу фізіологічних процесів. У ці періоди витрачається енергії більше, ніж надходить з їжею, а також порушується її розподіл в організмі, а це приводить до зниження темпу масонакопичення, зростання темпу визрівання. За мінімуму температури припиняється живлення і травлення, на життєзabezпечення витрачаються енергорезерви, без їх поповнення ззовні.

На багатьох видах риб встановлено, що з підвищенням температури води в певних межах зростає інтенсивність споживання їжі і як наслідок цього – швидкість росту.

Підвищення температури води в межах оптимальних величин супроводжується зростанням інтенсивності обміну і росту як у зародків, так і у дефінітивних, тобто у дорослих форм риб. З підвищенням температури прискорюється ембріональний розвиток, а у живородних риб скорочується період виношування ембріонів.

Інтенсивність перетравлювання їжі майже втричі вища у риб в літній період, ніж в зимовий, а секреція шлунку зростає з підвищенням температури. З підвищенням температури збільшується також пряме всмоктування поживних речовин з води.

Підвищення температури води, яке виходить за межі оптимуму, навіть за необмеженої годівлі риб, супроводжується уповільненням їх росту. Це пояснюється різким зменшенням споживання рибами їжі. При цьому їжа, яка споживалась рибами у менших кількостях, за підвищеної температури води, більшою мірою використовується не на ріст, а на функціональний обмін. Підвищення температури води, що виходить за межі оптимуму, призводить до нераціональної витрати корму без зростання швидкості росту, а також до підвищення процесів жирунакопичення, що супроводжується порушенням функціональної діяльності печінки зі зниженням якості товарної продукції.

Дослідженнями багатьох вчених встановлено зміщення вліво температурної межі у холодноводних видів риб і вправо – у тепловодних. Це означає, що для холодноводних риб характерний більш вузький інтервал температурного оптимуму порівняно з тепловодними. Так, у молоді райдувної форелі темпера-

турний інтервал коливається в межах від 12 до 20 °С (в деяких випадках до 22 °С), а у більш холодноводного сига – в межах від 10 до 16 °С. Залежно від екологічних умов ця межа може змінюватись навіть у одного і того ж виду риб.

Між тим, висока інтенсивність обміну у риб, які живуть за підвищених температур, може призводити до скорочення їх життєвого циклу порівняно з холодолілюбними рибами.

Питання для самоконтролю

1. Які основні форми обміну речовин в організмі гідробіонтів?
2. Складіть таблицю, що характеризує різні форми обміну речовин

Форма обміну	Особливості обміну

3. Складіть таблицю, що характеризує зміни метаболізму під впливом підвищення температури води

Підвищення температури	Особливості обміну
В межах оптимуму	1. 2. 3...
Поза межами оптимуму	

4. Встановіть період за його характеристикою (*нагульний, нерестовий, після нерестовий, зимівля, переднерестовий*):
 - 1) Використані жири і значна частина структурних білків, спостерігається масова природна смертність плідників
 - 2) Всі біологічні і фізіологічні ресурси організму мобілізуються для здійснення ефективного процесу відтворення
 - 3) Період характеризується активізацією генеративного обміну
 - 4) Період відновлення витрачених ресурсів пластичних і енергетичних речовин, потім відбувається білковий приріст і жиронакопичення
 - 5) Адаптивне зниження інтенсивності загального обміну, економні витрати запасних речовин, активний вибір оптимальних температур

5. Вплив температури водного середовища на обмін біополімерів і на енергетичний обмін риб

Теоретична частина. Як відомо, носіями потенційної енергії у риб є вуглеводи, жири, білки та інші хімічні сполуки, під час перетворення яких вивільняється енергія і трансформу-

ється в АТФ і тепло. Однак за екстремальних умов механізми енергозабезпечення адаптивних процесів в організмі в значній мірі перебудовуються. У процесі пристосування риб до екстремальних умов енергетичне забезпечення адаптаційних процесів здійснюється в першу чергу за рахунок розщеплення *вуглеводів*. Після вичерпання їх запасів енергозабезпечення відбувається внаслідок окислення *ліпідів*, особливо нейтральних жирів. Так, із зростанням температури води від 15 до 30 °С відбувається зниження вмісту глікогену в органах і тканинах риб. І, навпаки, зниження температури води з 20-25 °С до 10 °С супроводжується посиленням біосинтезу глікогену в печінці коропа.

Зміни температури води суттєво впливають не лише на вміст глікогену, але і на рівень глюкози в крові. За різкого збільшення температури води від 12 до 21 °С у райдужної форелі вже через 2 год. зростає вміст глюкози в плазмі крові, а за холодного стресу (різке зниження температури до 6-8 °С) підвищувався рівень глікогену в м'язах.

При зменшенні вмісту глікогену в тканинах риб його поповнення в зимовий період здійснюється за рахунок глюконеогенезу вихідних субстратів (напр. амінокислот).

Доведено, що риби широко використовують гліколіз в умовах адаптації до холоду. Наприклад, короп може існувати тривалий час за рахунок енергії гліколізу і перетворення вуглеводів у жири.

У той же час за зниження температури води процес пристосування райдужної форелі здійснюється шляхом залучення процесів гліколізу, в результаті якого глюкоза використовується не на синтез АТФ, а перетворюється гексозомонофосфатним шляхом, який запасє енергію у вигляді триацилгліцеридів. Відмічені розходження в шляхах обміну речовин за низькотемпературної акліматизації у представника тепловодних (короп) і холодноводних (форель) риб можуть бути зв'язані з видовими особливостями перебігу метаболічних процесів в їх організмі (Романенко В.Д. и др., 1981).

За температурної адаптації у значній мірі змінюється активність ферментів циклу трикарбонних кислот, який є основним постачальником субстратів для синтезу в організмі жирних

кислот і в кінцевому підсумку – ліпідів. Це свідчить про те, що за зміни температури води апріорі можуть змінюватись якісні і кількісні характеристики цих енергетичних речовин в організмі риб.

У процесі росту молоді коропа незалежно від температури (26-34 °С) відбувається збільшення процентного вмісту жиру. Однак інтенсивність цього процесу у риб, вирощених за різних температур, неоднакова. Ефективність використання корму на жиронакопичення у молоді, вирощеної за температури 30 °С, менша, ніж у молоді, вирощеної за більш низької температури. Припускають, що за більш високої температури води відбувається зміна обміну речовин у бік жиронакопичення. Вміст жиру у риб, вирощених за температури 34 °С, стає набагато більшим, а ефективність використання корму на жиронакопичення зростає. Отже, за температури води, що перевищує оптимальні для даного виду риб, відбувається посилене жиронакопичення в органах і тканинах, що знижує товарні якості рибної продукції. Нагромадження жиру відбувається за рахунок додаткової витрати кормів.

Однак значення резервного жиру для молоді риб надзвичайно велике, оскільки забезпечує гарну зимівлю, а за високих температур води, що виходять за межі оптимальних, сприяє теплоізоляції організму.

Слід також зазначити, що в онтогенезі риб більш висока стійкість до низької температури води пов'язана саме із зростанням жирності тканин риб.

За температури води, що перевищує оптимальну, поживні речовини, які надходять до організму, використовуються переважно на біосинтез жиру, а не на побудову власного тіла. Ця зміна спрямованості обміну речовин призводить до відносного уповільнення лінійного росту риб. Основна ж роль в пластичному обміні речовин риб, як і у інших тварин, належить білкам. Білки, які використовуються на побудову тіла риб, надходять до організму в складі їжі і не синтезуються з інших поживних речовин.

Найбільш продуктивний синтез білків здійснюється у риб (зокрема, коропа) за температури води не вище 29 °С.

Експериментально встановлено, що вміст білка в печінці змієголова за його витримування протягом 20 діб у воді з температурою 25 °С був у 1,5 рази більшим, ніж у риб, яких утримували за температури 15 °С. Аналогічні зміни спостерігались і у м'язовій тканині.

Посилення білкового синтезу може відбуватись не лише за підвищення температури води, але і за її зниження.

Ця закономірність встановлена і в натурних дослідженнях вирощування риб (коропа) у різнотемпературних умовах. Виявлено, що в діапазоні температур 23-28 °С в залозистих і м'язових тканинах риб синтезується значно більша кількість білка, ніж за більш низьких температур. Так, в білих м'язах коропів, яких вирощували в садках на підігрітих скидних водах, кількість білка більше, ніж вдвічі перевищувала показники, які були характерними для коропів того ж віку, але вирощуваних у природних, більш холодних ставках.

Температура води має суттєвий вплив і на метаболізм білків в організмі риб. Як відомо, конформаційна структура білків обумовлена різного роду хімічними зв'язками. За різкої зміни температури водного середовища ці хімічні зв'язки можуть розриватись, що обумовлює порушення метаболізму білків. У фізіологічному діапазоні коливань температури води, як правило, такі зміни не настають. Оптимальне підвищення температури води сприяє біосинтезу білка, зокрема, і пластичному обміну в цілому.

Отже, роль температури води в біологічних циклах, у тому числі і у відтворенні різних видів риб, як представників пойкилотермних тварин, досить важлива. Вона має значний вплив не лише на інтенсивність та спрямованість метаболічних процесів, на швидкість індивідуального розвитку, але і є одним з вирішальних чинників у перебігу окремих ланцюгів репродуктивного циклу.

Вплив температури води на енергетичний обмін риб. Морфологічні, фізіологічні і біохімічні параметри зародків, що розвиваються, личинок і мальків пойкилотермних тварин досить чутливі до дії температурного чинника. Одним із основних підходів до виявлення температурного оптимуму розвитку є визна-

чення виживання за різних температур інкубування. Зону температур, в якій виживання зародків максимальне, прийнято вважати оптимальною.

Вивчення впливу температури на швидкість дихання і тривалість окремих стадій ембріогенезу, показало, що найбільша швидкість дихання спостерігається за низьких і високих температур, тоді як в зоні проміжних температур цей параметр має мінімальні значення. Отже, в температурній зоні, де швидкість споживання кисню найменша, на забезпечення процесу розвитку використовується мінімальна кількість енергії. Тому *зону мінімального споживання кисню прийнято вважати температурним оптимумом розвитку*. За дещо більш високих температур, які не викликають порушень розвитку, швидкість ембріогенезу вища, ніж в зоні оптимальних температур. Однак за цих умов будуть більш високі енерготрати на забезпечення процесу розвитку, що може мати несприятливий вплив на перебіг періоду ембріогенезу і, в кінцевому рахунку, на виживання зародків.

Отже, впродовж зародкового розвитку зона температурного оптимуму зсувається в бік більш високих температур. Зміна температурного оптимуму в процесі зародкового розвитку знаходиться у відповідності з ситуацією, яка має місце в природних умовах, де цей чинник середовища змінюється протягом ембріогенезу багатьох видів риб.

Питання для самоконтролю

1. Як впливає температура води на обмін ліпідів?
2. Як впливає температура води на обмін вуглеводів у риб?
3. Як впливає зміна температури води на активність ферментів?
4. Як впливає зміна температури води на обмін білка?
5. Як впливає температура води на енергетичний обмін у риб?
6. Як встановлюють температурний оптимум розвитку?

Завдання

1. Складіть таблицю, що характеризує особливості метаболізму біополімерів у процесі адаптації під впливом змін температури води

Особливості обміну біополімерів	Процеси температурної адаптації	
	до високих t°	до низьких t°

Вуглеводи		
Ліпіди		
Білки		

Задачі

1. За якої температури відбувалася інкубація ікри, якщо тривалість інкубації 7,5 діб, а число градусоднів для цього виду – 150?

2. Встановити число градусоднів для інкубації ікри виду риб, якщо при температурі 6 °С її тривалість – 3 тижні.

6. Відношення ікри різних видів риб до кисневих умов водного середовища і реакція ембріонів на їх зміни

Теоретична частина. *Осетрові.* Як і у всіх риб, потреби зародків осетрових у кисні зростають в процесі ембріонального розвитку. Споживання кисню ікрою, що розвивається, від запліднення яєць до викльову передличинок зростає у осетрових так: у осетра в 20-25 разів, у севрюги в 15-27, у шипа в 39-50 разів в розрахунку на 1 г живої маси і на ікринку.

Коропові. За способом розмноження і розвитку належать до різних екологічних груп: фітофільні, псамофільні, літофільні і пелагофільні. Умови нересту і розвитку залежно від приналежності до групи дуже сильно розрізняються типом, проточністю і кисневим режимом нерестовищ. У той же час в середині кожної з цих екологічних груп вимоги зародків до вмісту кисню на нерестовищах у період ембріогенезу мають свої особливості у кожного виду, особливо у фітофільних риб. Наприклад, плітка відкладає ікру на кореневища сухого очерету, верб та інших рослин, часто у приповерхневому шарі води і в прибережній зоні, як правило, в таких місцях, де аерація води завдяки проточності та хвилебою досить добра. Це її відрізняє від шуки, ікра якої часто розвивається на гнилій минулорічній рослинності або на дні в поганих кисневих умовах. Тому ембріони плітки, на відміну від ембріонів шуки, добре розвиваються лише за високих концентрацій кисню.

За значного перенасичення води киснем (до 40 мг O₂/л) ембріональний розвиток плітки дещо погіршується: смертність зародків і кількість потворних передличинок збільшується, дов-

жина тіла зменшується у порівнянні з ембріонами, які інкубувалися за концентрації 16,3 мг O₂/л.

Лящ в ембріогенезі не витримує такого перенасичення води киснем, як плітка, оскільки його ікра розвивається на минулорічній або молодій рослинності за порівняно гірших кисневих умов. Ембріони ляща розвиваються за відносно нижчих концентрацій кисню у воді. Навіть за концентрації 5 мгO₂/л зародки розвиваються нормально до початку еритроцитарного кровообігу, після чого у них з'являються незворотні порушення серцево-судинної системи. Нормальні передличинки з найменшим відходом за період ембріогенезу викльовуються із ікри, яка розвивається за концентрації 10 мгO₂/л. Оптимальна концентрація, за якої розвиток ляща відбувається з найменшим (19,3 %) відходом зародків, лежить в межах від 10 до 17,6 мгO₂/л. З підвищенням концентрації кисню до 33,7 мгO₂/л відхід ембріонів зростає до 25,8 %, однак процент потворних передличинок і довжина нормальних передличинок не змінюються на гірше.

Ембріони *сазана* і *коропа* пристосувались до розвитку в ширшому діапазоні концентрацій кисню, ніж ембріони ляща, оскільки нерест плідників риб відбувається на залитих мілководнях водойм або в ставах зі стоячою водою, де ікра відкладається на залиту зелену лучну рослинність, що поступово загниває під водою. Хоча потреби ембріонів в кисні на всі етапи розвитку вищі ніж у ляща (0,98 мгO₂/год), але порогова концентрація кисню у них більш низька (1,5 мгO₂/л). Уночі внаслідок припинення фотосинтезу і використання кисню живими і тими, що розкладаються рослинами, часто виникає дефіцит кисню, внаслідок чого значна частина ембріонів гине. У коропа за зниження вмісту кисню у воді до 6 мгO₂/л (68 % насичення) ембріональний розвиток гальмується, за зниження вмісту кисню до 3 – 3,5 мгO₂/л відбувається загибель ембріонів і передчасне вилуплення передличинок як за умов розвитку ікри в нерестових ставах, так і за штучної інкубації.

Концентрація кисню у воді, субоптимальна і оптимальна для ембріонального розвитку коропа лежить приблизно в межах від 7 до 40 мгO₂/л. Але навіть за цих сприятливих умов виживання ембріонів не завжди максимальне, воно залежить від по-

чаткової якості яєць і умов їх осіменіння.

Рослиноїдні коропові за умовами природного розмноження відносяться до групи пелагофілів. Їх ікра пасивно перемішується течією, розвивається у воді, насиченій киснем, і тому ембріони не мають пристосувань, які сприяють посиленню дихання, які мають інші види риб. Ікра білого амура і товстолобика за концентрації кисню у воді нижче 3 мгО₂/л майже вся гине в процесі ембріогенезу від різного роду вад. У деяких випадках ікра розвивається за постійного в часовому вмісті кисню нижче 3 мгО₂/л, однак передличинок, які вилупились, утворюються водянки перикарда і жовчного мішка і відсутній плавальний міхур. Дефективні передличинки гинуть впродовж 19-11 діб. Дефіцит кисню у воді в період ембріонального розвитку гальмує його, вилуплення передличинок може затримуватись на добу. Нижньою летальною межею концентрації кисню в період ембріонального розвитку білого амура і білого товстолобика є величина 3 мгО₂/л для одних самок і біля 4,7 мгО₂/л для ікри інших самок. Нормальний ембріогенез інших видів відбувається за концентрації кисню 7-8 мгО₂/л.

Окунеподібні. Звичайний судак належить до оксифільних риб. Ембріони судака споживають кисню в 3-4 рази більше, ніж ембріони ляща і сазана. Кисневий поріг для них також вище (5-6,5 мгО₂/л у порівнянні відповідно з 1,9 і 1,3 мгО₂/л). Із зниженням концентрації кисню у воді виживання ікри і личинок також знижується: за температури 17 °С виживання личинок на 20-й день після запліднення ікри найбільш високе (41,5 %) після її інкубації за концентрації 8,9 мгО₂, дещо нижче (38,5 %) після інкубації за 4,8 мгО₂/л і значно нижче (14,5 %) після інкубації за 3,4 мгО₂/л. Повна загибель личинок спостерігається за інкубації ікри з концентрацією кисню 1,3-2,4 мг О₂/л.

Після вилуплення передличинок із ікри і переходу від ендогенного до екзогенного живлення в процесі росту личинок і формування мальків абсолютне і індивідуальне споживання кисню на різних етапах постембріонального розвитку риб постійно зростає як в результаті збільшення живої маси, так і в результаті зростання витрат енергії на активний рух.

Личинки і мальки. Інтенсивність дихання личинок *осет-*

рових спочатку підвищується, а на певній фазі екзогенного живлення знижується, поступово стабілізуючись у мальковому віці.

Зниження концентрації кисню у воді нижче критичної і порогової діє на личинок і мальків осетрових пригнічуюче і згубно. Для личинок і мальків севрюги (до 52 діб) кисневий поріг за температури 20-22 °С знаходиться в межах від 1,6 до 2,5 мгО₂/л, критична точка для личинок і мальків севрюги, нижче якої дихання і ріст припиняються, знаходиться на рівні 6,3 мгО₂/л. Підвищенні концентрації кисню в межах від 10 до 30 мгО₂/л також пригнічуюче впливають на личинок і передличинок: вони відстають у рості від контрольних (4-10 мгО₂/л), багато з них розвиваються з порушенням (викривлення тіла, недорозвинення зябрового апарата, зменшення розмірів грудних плавців тощо). Перенасичення води киснем до 240-300 % затримує утворення гемоглобіну, розвиток зябрового апарату і селезінки.

Лососеві. Будучи оксифільними рибами, лососеві не лише в ембріогенезі, але і в постембріогенезі досить стійкі до низької концентрації кисню у воді.

Критичний рівень концентрації кисню, вище якого починаються зона кисневої адаптації і оптимальна зона, для різних видів лососевих знаходиться в межах від 6 до 7 мгО₂/л. Перенасичення води киснем навіть у таких оксифільних риб, як лососеві, також виявляється шкідливим для її молоді. За 110-130 % насичення у передличинок спочатку активного плавання (пізніше у личинок) пухирці повітря, які надходять у ротіву і зяброві порожнини, а також у жовтковий мішок, викликають руйнування різних тканин, розрив жовткового мішка, що позбавляє їх здатності до плавання і приводить до підвищеної загибелі.

Коропові. Хід зміни інтенсивності дихання і кисневої чутливості в постембріогенезі сазана і коропа в принципі такий же, які у осетрових і лососевих риб. З ростом і збільшенням віку мальків інтенсивність споживання кисню поступово знижується до початкового рівня.

Личинки рослиноїдних риб менш вимогливі до вмісту кисню, ніж їх ембріони. Вони краще ростуть за вмісту кисню вище 4-5 мгО₂/л. За більш низьких концентрацій кисню темп росту

личинки уповільнюється.

У практиці роботи рибницьких господарств необхідно враховувати те, що зі зниженням температури води можуть створюватись відповідні умови для нагромадження органічних нетоксичних речовин, що може змінити умови перебування риб у майбутньому, особливо за підвищеної температури, а останнє може привести до зміни токсичних властивостей води і виникнення явищ задухи (Аршаниця Н.М., Каримов Б.К., 1986).

Відтворення риб – це виключно важливий момент у відновленні їх запасів в природних водоймах. Останнім часом відмічені численні випадки порушення цього процесу, однією з основних причин якого є забруднення водойм, у першу чергу місць нересту риб.

Питання для самоконтролю

1. Які особливості реакції ікри та ембріонів різних видів риб на зміни кисневих умов водного середовища?
2. Як впливають різні концентрації кисню у воді на процеси життєдіяльності личинок і мальків різних видів риб?

Завдання

1. Складіть таблицю, що характеризує особливості відношення ікри різних видів риб до кисневих умов водного середовища

Група (або вид) риб	Порушення у розвитку зародків, личинок або мальків, концентрація	
	Висока	Низька

Група (або вид) риб	За відношенням до кисневого режиму	Концентрація	
		Критична	Оптимальна

Тести

1. Встановити неправильне твердження про відношення ікри різних видів риб до кисневих умов водного середовища і реакція ембріонів на їх зміни

- а) за значного перенасичення води киснем (до 40 мг O_2 /л) ембріональний розвиток плітки дещо погіршується
- б) довжина тіла ембріонів плітки більша при інкубації за концентрації 16,3 мг O_2 /л ніж 40 мг O_2 /л

- c) ікра білого амура і товстолобика за концентрації кисню у воді нижче 3 мг O₂/л майже вся гине в процесі ембріогенезу від різного роду вад.
- d) звичайний судак належить до оксифільних риб; ембріони судака споживають кисню в 3 - 4 рази менше, ніж ембріони ляща і сазана.
- e) повна загибель личинок судака спостерігається за інкубації ікри з концентрацією кисню 1,3 - 2,4 мг O₂/л.

2. Ікра яких риб часто розвивається на гнилій минулорічній рослинності або на дні в поганих кисневих умовах?

- a) білого амура і товстолобика
- b) сазана і коропа
- c) щуки
- d) плітки
- e) ляща

3. Ікра яких риб пасивно перемішується течією, розвивається у воді, насиченій киснем, і тому ембріони не мають пристосувань, які сприяють посиленню дихання, які мають інші види?

- a) білого амура і товстолобика
- b) сазана і коропа
- c) щуки
- d) плітки
- e) ляща

4. Встановити неправильне твердження про вимоги лососевих до кисневого режиму

- a) Лососеві – це оксифільні риби
- b) Лососеві не лише в ембріогенезі, але і в постембріогенезі досить стійкі до низької концентрації кисню у воді.
- c) Критичний рівень концентрації кисню, вище якого починаються зона кисневої адаптації і оптимальна зона, для різних видів лососевих знаходиться в межах від 6 до 7 мг O₂/л.
- d) Перенасичення води киснем у таких оксифільних риб, як лососеві, не є шкідливим для її молоді.
- e) За 110-130 % насичення у передличинок лососевих, а пізніше у личинок, пухирці повітря викликають руйнування різних тканин

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Євтушенко М. Ю. Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів : навчальний посібник для підготовки магістрів за спеціальністю 8.130301 «Водні біоресурси». К. : Видавничий центр НАУ, 2015. 118 с.
2. Иванов А. А. Физиология рыб. М. : Леир., 2003. 284 с.
3. Кононський О. І. Біохімія тварин. К. : Вища школа, 2006. 454 с.
4. Кошелев Б. В. Экология размножения рыб. М. : Наука, 1987. 307 с.
5. Лисиця А. В. Біохімія : практикум. Суми: Університетська книга, 2009. 240 с.
6. Никольский Г. В. Экология рыб. М. : Высшая школа, 1974. 357 с.
7. Фізіологія риб : практикум / П. А. Дехтярьов, І. М. Шерман, Ю. В. Пилипенко, О. О. Яржомбек, С. Г. Вовченко. К. : Вища школа, 2001. 128 с.

Інформаційні ресурси

1. Державне агентство рибного господарства України. URL: <http://darg.gov.ua/> (дата звернення: 09.12.2019).
2. Наукова бібліотека НУВГП (м. Рівне, вул. Олекси Новака, 75). URL: <http://www.nuwm.edu.ua/naukova-biblioteka> (дата звернення: 09.12.2019).
3. Національна бібліотека ім. В. І. Вернадського. URL: <http://www.nbu.gov.ua> (дата звернення: 09.12.2019).
4. Наукова електронна бібліотека періодичних видань НАН України. Перегляд за темами «Экологическая физиология и биохимия водных животных», «Экологическая физиология и биохимия водных растений». URL: <http://dspace.nbu.gov.ua/handle/123456789/236> (дата звернення: 09.12.2019).
5. Сайт журналу «Гидробиологический журнал», рубрики: «Экологическая физиология и биохимия водных животных», «Водная токсикология». URL: http://hydrobiolog.com.ua/2010/2010_4.htm (дата звернення: 09.12.2019).