

**НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ БІОРЕСУРСІВ І
ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ**

ФАКУЛЬТЕТ ТВАРИННИЦТВА ТА ВОДНИХ БІОРЕСУРСІВ

КАФЕДРА ГІДРОБІОЛОГІЇ ТА ІХТІОЛОГІЇ

**ЕКОЛОГІЧНА ФІЗІОЛОГІЯ ТА
БІОХІМІЯ ГІДРОБІОНТІВ**

**Методичний посібник
для підготовки магістрів
за спеціальністю 8.130301 – «Водні біоресурси»**

Київ - 2015

УДК 591.1+577.12:574.5(072)

Викладено перелік основних тем, методичні поради щодо їх вивчення, запитання для самоперевірки та завдання для виконання контрольної роботи.

Для студентів рибогосподарського факультету
Рекомендовано вченою радою ННІ тваринництва та водних біоресурсів
(протокол № від 01. 04. 2008 р.) Національного аграрного університету

Укладач: Євтушенко М. Ю.

Рецензенти: доктор біологічних наук, професор
Захаренко Микола Олександрович,
доктор ветеринарних наук, професор
Засекін Дмитро Адамович

Навчальне видання

Навчальний посібник з курсу

“Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів”

Для підготовки магістрів за спеціальністю 8.130301 "Водні біоресурси"

Укладач: ЄВТУШЕНКО Микола Юрійович

Видано за авторським редагуванням
Зав. видавничим центром НАУ А. П. Колесніков
Редактор З. І. Маренець

Підписано до друку
Ум. друк. Арк.
Наклад прим.

Формат 60 x 84 ¹/₁₆
Обл.- вид. арк.
Зам. № ...

Видавничий центр НАУ
03041 Київ, вул. Героїв Оборони, 15.

Передмова

Однією з центральних нормативних дисциплін при підготовці магістрів з напрямку “Водні біоресурси” є “Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів”- наука про фізіолого-біохімічні процеси, які відбуваються в організмі гідробіонтів в залежності від екологічних умов оточуючого середовища. Враховуючи те, що ефективність біологічної дії екологічних чинників водного середовища на гідробіонти у значній мірі залежить від ступеню розвитку організму, статі, сезону року тощо, студенти – магістранти в процесі вивчення цього курсу повинні оволодіти сумою знань, які розкривають особливості перебігу метаболічних процесів в організмі водних тварин у тому числі риб, на різних стадіях їх онтогенезу, закономірності вікової динаміки, сезонного характеру обміну речовин у різних видів гідробіонтів.

Освоєння цих питань є відповідною базою для поглибленого вивчення впливу абіотичних чинників водного середовища, зокрема температури, розчинених у воді газів, мінералізації тощо на фізіолого- біохімічний статус риб на різних стадіях ембріонального та постембріонального розвитку, в різні сезони року, в переднерестовий, нерестовий, післянерестовий періоди, в період зимівлі тощо.

Вивчення цієї дисципліни пов'язано з оволодінням цілою низкою сучасних фізіолого-біохімічних методів та з освоєнням сучасних приладів і обладнання, які використовуються у практиці фізіолого-біохімічних досліджень, риборозведення та в роботах, пов'язаних з встановленням механізмів адаптації водних організмів до зміни екологічних умов їх життєдіяльності.

При вивченні курсу “Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів” студенти опановують знання, які будуть їм необхідні для свідомого і кваліфікованого вивчення інших споріднених дисциплін, що формують фахову підготовку магістрів.

Методичні вказівки укладені відповідно до типової програми курсу “Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів” для вищих аграрних закладів освіти III – IV рівнів акредитації зі спеціальності 8.130301 “Водні біоресурси”.

Перелік основних тем і методичні поради щодо їх вивчення, а також запитання для самоперевірки знань

Вступ

Цей розділ курсу слід розпочати з визначення предмету "Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів", його місце в системі біологічних наук і, зокрема, у рибництві. Доцільно ознайомитись з основними досягненнями і напрямками розвитку та завданнями сучасних еколого-фізіологічних та біохімічних досліджень та їх значенням для розвитку рибництва і аквакультури. Важливим є також засвоєння інформації щодо зв'язку екологічної фізіології та біохімії гідробіонтів з іншими суміжними дисциплінами, визначення її ролі у розвитку фундаментальних і прикладних досліджень.

Запитання для самоперевірки

1. Предмет екологічної фізіології та біохімії гідробіонтів та її місце в системі біологічних наук, у тому числі у рибництві.
2. Основні досягнення екологічної фізіології та біохімії гідробіонтів та її значення для розвитку аквакультури.
3. Основні напрямки розвитку сучасної екологічної фізіології та біохімії гідробіонтів.
4. Сучасні проблеми у рибництві і аквакультурі та роль екологічної фізіології та біохімії гідробіонтів у їх вирішенні.
5. Зв'язок екологічної фізіології та біохімії гідробіонтів з іншими суміжними дисциплінами.
6. Значення екологічної фізіології та біохімії гідробіонтів у розвитку фундаментальних і прикладних досліджень в галузі рибництва.

Тема 1. Загальні закономірності перебігу метаболічних процесів у риб на різних стадіях онтогенезу у нормі

1.1 Еколого-фізіологічна та біохімічна характеристика окремих періодів онтогенезу риб

Вивчення цього розділу слід розпочати з ознайомлення з класифікацією С. Г. Крижанівського індивідуального розвитку риб, який він поділив на такі періоди: **ембріональний, личинковий, ювенільний, період досягнення статевої зрілості, період статевого стану організму та період старіння.**

Перш, ніж перейти до детального вивчення фізіолого-біохімічних процесів, які відбуваються в різні періоди онтогенезу риб, доцільно ознайомитись з морфологічним та біохімічними закономірностями раннього онтогенезу риб, який в основному визначає чисельність їх популяцій. Як відомо, конкретним інтервалом розвитку риб є **етап** – час, протягом якого здійснюється ріст і поступові якісні зміни, які створюють необхідні передумови для переходу на нові етапи. У різних видів риб в залежності від їх біології кількість етапів може бути різною. Кожний етап поділяється на **стадії**, які являють собою конкретну характеристику певного морфологічного

і фізіологічного стану організму. Виходячи з цього, перехідну стадію розглядають як завершальну кожного етапу, яка в результаті складних морфо-фізіологічних перетворень забезпечує перехід на нові етапи розвитку.

Більшості видів риб в процесі онтогенезу властиві періодичні зміни фізіологічних і біохімічних процесів. Так, суть періодичних змін інтенсивності споживання кисню у ранньому онтогенезі прісноводних риб полягає у значному зростанні його величин в період перехідних стадій і їх зменшенні протягом всіх етапів розвитку. Кожному етапу розвитку властиві конкретні межі і середні рівні газообміну.

Кожний якісний етап розвитку починається із значного зростання швидкості росту, яка потім дещо уповільнюється.

Загальною закономірністю розвитку прісноводних риб на ранніх стадіях онтогенезу є зростання абсолютних показників пластичного і функціонального обміну. Мінімальні величини пластичного обміну, як правило, спостерігаються в період посиленого морфогенезу за інтенсивного функціонального обміну, який здійснюється протягом перехідної стадії.

Після переходу на новий етап розвитку інтенсивність функціонального обміну знижується, величина пластичного обміну зростає, тобто відбувається перерозподіл загальної енергії їжі на різні процеси обміну речовин, які мають у кожний конкретний момент найбільш важливе значення для розвитку і росту організму.

Протягом кожного етапу розвитку пластичний обмін переважає над функціональним, величина якого в кінці етапу знижується, що може бути пов'язано з вичерпанням як морфологічних, так і функціональних можливостей організму на конкретному етапі.

Поряд з цим вивчення процесів, які відбуваються в онтогенезі, особливо протягом ембріонального розвитку організму, потребує ознайомлення з фізіолого-біохімічними процесами, в період вітелогенезу, або визрівання ооцитів. Адже в цей період відбувається формування жовтка, ступінь нагромадження якого визначає рівень забезпеченості зародка відповідними субстратами пластичного і енергетичного обміну в процесі розвитку і росту зародків та переходу їх на зовнішнє живлення.

Слід усвідомити, що вже на стадіях, які передують початку вітелогенезу, в ооцитах відбуваються суттєві метаболічні і структурні зміни, які виражаються у посиленні синтетичної активності ооцитів, накопиченні в цитоплазмі рибосом, інтенсивному розвитку мембран ендоплазматичного ретикулуму і апарату Гольджі. Всі ці зміни метаболізму і ультраструктури ооцитів є проявом підготовки до синтезу компонентів жовтка. Слід зазначити, що в цей період відбуваються суттєві структурні зміни в печінці риб, де синтезується частина компонентів жовтка. Але певна частина жовтка синтезується самим ооцитом. Ендогенний жовток є продуктом діяльності ендоплазматичного ретикулуму і апарату Гольджі. У різних видів риб співвідношення цих двох шляхів утворення жовтка різне, хоча основна його частина має, очевидно, екзогенне походження.

Запитання для самоперевірки

1. Які періоди притаманні індивідуальному розвитку риб згідно класифікації С.Г.Крижанівського?
2. Що таке етап розвитку риб?
3. Що являють собою стадії розвитку риб?
4. У чому полягає суть періодичних змін інтенсивності споживання кисню у ранньому онтогенезі прісноводних риб?
5. Що є загальною закономірністю розвитку прісноводних риб на ранніх стадіях онтогенезу?
6. У який період раннього онтогенезу риб спостерігаються мінімальні величини пластичного обміну?
7. У який період розвитку риб відбувається зростання пластичного обміну?
8. Який існує взаємозв'язок між пластичним і функціональним обміном протягом кожного етапу розвитку риб?
9. Які метаболічні і структурні зміни відбуваються в ооцитах напередодні вітелогенезу?
10. Продуктом діяльності яких органів і органел риб є ендогенний жовток?

1.2 Фізіолого-біохімічна характеристика ембріонального періоду риб

Ембріональний період – це період розвитку ікри і личинок до повного переходу на екзогенний тип живлення. Після овуляції, вимету визрівших яйцеклітин розвиток ікри і зародка в яйцевих оболонках відбувається за рахунок запасних поживних речовин, відкладених протягом періоду трофоплазматичного росту ооцитів. Протягом цього періоду відбуваються процеси трансформації відкладених речовин, біосинтез низки нових сполук (ферментів, вітамінів, ДНК тощо). За рахунок нагромаджених у жовтку поживних речовин здійснюються основні метаболічні функції організму, які забезпечуються спеціальними структурами, що виникають в процесі розвитку організму.

Характерною особливістю ембріонального періоду розвитку риб є те, що в ході інкубації і розвитку личинок зменшується абсолютний відсоток вмісту органічних речовин (білків, ліпідів, вуглеводів) і зростає абсолютний і відносний вміст води.

Слід також зазначити, що основу росту будь-якого багатоклітинного організму у ранньому онтогенезі становлять зміни в біосинтезі нуклеїнових кислот. Експериментально встановлено, що протягом двох тижнів після викльову в тканинах осетрових відбувається інтенсивний синтез нуклеїнових кислот, який супроводжується 3 - 4-х кратним зниженням вмісту білка. У відсутності живлення личинок це свідчить про використання в синтезі нуклеїнових кислот в цей період, в основному енергії і продуктів розпаду запасного білка, свідченням чого є зростанням в цей час кількості вільних амінокислот.

Поряд з білками і нуклеїновими кислотами в ембріогенезі риб значно змінюється склад жирних кислот ліпідів. На тлі загального підвищення відносного вмісту ненасичених жирних кислот, що відповідає переважним витратам тригліцеридів із системи, підвищується вміст ненасичених жирних кислот і знижується вміст жирних кислот.

Після запліднення на стадіях дробління яйцеклітини, закладення зародкових листків і до закінчення гастрюляції відбувається різке зниження вмісту ліпідів, зокрема їх структурних фракцій, тобто фосфоліпідів і холестерину. Поряд з цим протягом 30-ти годинного розвитку риб в їх організмі спостерігається також витрати тригліцеридів і глікогену, тобто основних енергетичних запасів яйцеклітини.

Слід звернути увагу на особливості енергозабезпечення метаболічних процесів у ранньому онтогенезі риб. Основним субстратом вуглеводного обміну у ранньому ембріональному розвитку голкошкірих, костистих риб і амфібій є глікоген. Проте в період великого росту ооциту основним субстратом вуглеводного обміну є не глікоген, а глюкоза. Саме на початку великого росту ооциту інтенсивність дихання ооцитів, яка є інтегральною характеристикою енергетичного обміну, досягає максимального значення. По мірі розвитку зародків, личинок і мальків риб відбувається зміна механізмів

споживання кисню. Ріст і диференційовка організму супроводжується зростанням його маси і енергетичних потреб, що приводить до необхідності споживати по мірі розвитку зростаючу кількість кисню. Головною причиною посилення інтенсивності дихання на ранніх стадіях індивідуального розвитку є більш помітне зростання швидкості споживання кисню зародками і личинками порівняно із зростанням їх маси. На цьому етапі відбувається швидкий ріст і диференційовка системи дихання, яке виражається в ускладненні механізмів споживання кисню. По мірі розвитку зародків і личинок ускладнюється механізми регуляції процесів дихання, тобто в процесах формування зябер виникають додаткові механізми контролю на рівні поглинання кисню кровоносною системою і його транспорт до різних органів і тканин. На цих стадіях розвитку вже функціонують гормональні і нервові механізми регуляції процесу дихання. Слід звернути увагу на те, що ранні стадії розвитку характеризуються дуже вузьким діапазоном стійкості особин до чинників зовнішнього середовища, оскільки гомеостатичні механізми в цей період ще недосконалі. Тому протягом цього періоду онтогенезу спостерігається масова смертність личинок.

1.3 Особливості перебігу метаболічних процесів в личинковий період риб

Як відомо, личинковий період являє собою період росту і розвитку личинок за рахунок екзогенних джерел, тобто за переходу їх на зовнішнє живлення. Як правило, цей період у риб починається в недовзі до кінцевої резорбції жовткового матеріалу. У деяких личинок цей період інколи затримується. При цьому організм приступає до використання органічних речовин тіла – починається голодування. Після переходу на зовнішнє живлення подальший розвиток і ріст відбувається за рахунок трансформованої їжі. З моменту переходу на зовнішнє живлення починається закономірне зниження ефективності трансформації засвоєних органічних речовин в тканинах організму. Змінюється спрямованість обміну речовин, починається поступове нагромадження ліпідів та посилення синтезу деяких жирних кислот і зростають витрати вуглеводів. По мірі росту молоді знижується вміст води, білка і золи, зростає калорійність риб.

Поряд з цим личинковий період риб характеризується розширенням діапазону стійкості особин до чинників водного середовища за рахунок формування структур, які забезпечують здійснення найважливіших функцій: дихання, виділення, живлення, руху тощо. Все це супроводжується зростанням розмірів і маси тіла.

1.4 Спрямованість метаболічних процесів у риб в ювенільний період

Як відомо, Г. В. Нікольський виділяє у риб період нестатевозрілого стану організму і у його межах два підперіоди: мальковий і статевий визрівання. Мальковий період аналогічний ювенільному. У цей період

включені і процеси переходу від личинкової до малькової будови організму, які у різних видів риб мають різну тривалість – від кількох днів (оселедцеві, тріскові) до декількох місяців (деякі види камбалових), і до декількох років (вугрі). Протягом цього періоду відбувається ряд важливих процесів, зокрема, наповнення повітрям плавального міхура, кінцеве становлення низки найважливіших функцій: дихання, живлення, виділення. Однак у цей період життя у деяких видів риб підвищується природна смертність.

Поряд з цим протягом ювенільного періоду поступово зростає жирність і калорійність риб. Очевидно після метаморфозу ріст окремих органів і всього організму відбувається в основному за рахунок росту самих клітин і зростання маси позаклітинної речовини, а не за рахунок проліферії.

Протягом ювенільного періоду онтогенезу відбувається інтенсивний лінійний ріст, який супроводжується зростанням вмісту білка в сухій речовині. При цьому поступово підвищується вміст вуглеводів і ліпідів і зменшується вміст зольних елементів. У кінці першого сезону нагулу темп синтезу білка в організмі цьоголіток уповільнюється, але посилюється нагромадження ліпідів та змінюється їх фракційний і жирнокислотний склад. У деяких риб (салаки) протягом першого року життя у складі жирів зростає частка тригліцеридів і знижується вміст холестерину, який приймає активну участь в процесах диференцировки.

Протягом ювенільного періоду змінюється не лише частка білка і ліпідів у сухій речовині, але і зростає відносний вміст вуглеводів. Якщо в період ендогенного живлення в першу чергу використовується вуглеводи, потім білки і ліпіди, то в личинковий і ювенільний періоди у молоді (камбали, оселедців та ін.) вуглеводи нагромаджуються з більшою швидкістю, ніж білки і ліпіди. Але при голодуванні мальків, навпаки, в першу чергу використовуються жири, потім вуглеводи і білки.

Період досягнення статевої зрілості зв'язаний із швидким розвитком і ростом статевих клітин. У цей період в ооцитах починається відкладання поживних речовин, відбувається швидкий ріст сім'яних клітин, швидко збільшуються в розмірах гонади самців і самиць риб. Генеративний обмін вимагає витрат значної частини ресурсів організму, що приводить до гальмування процесів соматичного росту. Якщо в межах минулого періоду онтогенезу обмінні процеси організму були спрямовані на забезпечення оптимальних умов для лінійного і вагового росту, то в період досягнення статевої зрілості розвивається нова форма обміну- генеративний обмін; у першу чергу забезпечуються оптимальні метаболічні умови для визрівання гамет і ефективного процесу нересту. Тому в рік досягнення статевої зрілості значна частина асимільованої їжі використовується не на приріст білка, а на зростання вмісту жиру в організмі.

Слід зазначити, що час досягнення статевої зрілості у більшості риб зв'язаний з досягненням певних розмірів, а не віку.

Звертає також увагу те, що у риб з прискореним визріванням абсолютна і відносна плодючість, а також відносна кількість сухої речовини і жиру гонад, дефінітивні розміри і маса ікри, абсолютна кількість сухої

речовини, білка і жиру в одній зрілій ікринці нижче, ніж у особин тих же поколінь, але, які визрівають на рік пізніше.

Обмін речовин в період досягнення статевої зрілості різний у самців і самиць. У самців витрати на генеративний обмін менші, ніж у самиць. Однак, у них більше енергії витрачаються в процесі нересту.

Менші витрати пластичних і енергетичних речовин на генеративний обмін визначають більш раннє досягнення статевої зрілості самцями багатьох видів риб.

Досягнення статевої зрілості у риб зв'язано також з нагромадженням в організмі певної кількості біологічно активних речовин: вітамінів, ферментів, амінокислот і жирних кислот. У частини особин покоління, в організмі яких не досягнуто певного рівня вмісту резервних речовин, перехід ооцитів в період трофоплазматичного росту затримується, тобто подовжується на рік (або на декілька років) період трофоплазматичного росту ооцитів.

У рано визріваючих особин, які відрізняються швидким ростом та інтенсивним нагромадженням жиру, період трофоплазматичного росту ооцитів прискорений, вітелогенез починається за менших вихідних розмірів ооцита. У подальшому в ході вітелогенезу зростання розмірів і маси ооцитів, що розвиваються, очевидно, зв'язано як з досягненнями до початку трофоплазматичного росту розмірами, так і з тією кількістю пластичних і енергетичних речовин, які організм може виділити на розвиток статевих продуктів. У рано визріваючих риб ця кількість органічної речовини в абсолютному і відносному значенні менша, ніж у визріваючих пізніше особин того ж покоління. У цих особин утворення більш дрібної ікри визначається меншим вихідним розміром ооцитів періоду протоплазматичного росту і меншою забезпеченістю генеративного обміну пластичними і енергетичними ресурсами.

Отже, окремі частини покоління досягають статевої зрілості у різному фізіологічному стані.

1.5 Фізіолого-біохімічна характеристика періоду статевозрілого стану риб

Початок цього періоду зв'язаний з участю особин в процесі відтворення популяції, з швидким розвитком і ростом статевих клітин. Протягом росту і розвитку зародкових клітин, починаючи вже з III стадії зрілості, в гонадах риб значно зростає вміст білка, жиру і глікогену. У сім'яниках відкладається в 1,5 - 3 рази менша кількість білка і ліпідів, ніж у яєчниках. У той же час у них у значно більшій мірі відкладається глікогену.

По мірі розвитку яєчників і сім'яників зростає їх калорійність, нагромаджуються вітаміни і низка інших біологічно активних речовин.

Швидкий ріст і розвиток гонад, починаючи з III стадії зрілості, відбувається на тлі значних витрат не лише резервних сполук, але і завдяки тому, що в організмі створюються оптимальні умови для здійснення генеративного обміну.

У багатьох видів риб з осіннім нерестом в бореальних районах і з порційним нерестом у субтропічних та тропічних районах складові гонад у значній мірі формуються за рахунок екзогенних джерел. Майже всі види риб з порційним ікрометанням інтенсивно живляться між виметом окремих порцій. У деяких видів риб (у високих широтах) відсутні можливості переднерестової відгодівлі; нагромаджених за один вегетаційний період пластичних і енергетичних ресурсів недостатньо для визрівання гонад. У них спостерігаються регулярні пропуски нерестів. У ряді випадків в ході вітелогенезу частина ікри резорбується, але це сприяє дозріванню інших порцій.

У моноциклічних риб відсутні гомеостатичні механізми, які забезпечують виживання батьківських особин після нересту. Витрати фізіологічних і біологічних ресурсів організму на забезпечення процесу відтворення у них при досягненні статевої зрілості досягає незворотного рівня. Висока смертність особин у моноциклічних видів після розмноження веде до вивільнення кормових ресурсів для нащадків або для суміжних поколінь.

У поліциклічних риб відбуваються повторні нерести, причому кожний наступний нерест відбувається за іншого фізіологічного стану риб.

Таким чином, в період розвитку зародкових клітин в організмі створюються оптимальні метаболічні умови для їх росту і розвитку. При цьому виникають певні труднощі у підтриманні гомеостазу самого організму, які долаються різними способами: пропусками нерестів, використанням екзогенних джерел органічних речовин, резорбцією частини ооцитів. У крайніх випадках процеси виснаження і порушення регулюючих систем досягають незворотного рівня, відбувається загибель організму або всієї популяції, яка приймає участь у нересті (представники моноциклічних видів). Як відомо, з віком у тварин знижується інтенсивність біосинтетичних процесів. В онтогенезі риб постійно знижується інтенсивність синтезу білка. Протягом періоду статевозрілого стану організму постійно зростає частка генеративного обміну у загальному обміні і знижується ефективність використання асимільованої їжі на приріст соматичних клітин. Це вимагає постійно зростаючих витрат пластичних і енергетичних речовин. Зростаючий в онтогенезі вміст ліпідів забезпечує енергією процеси енергетичного і генеративного обміну. Протягом періоду зрілого стану зростає амплітуда сезонних коливань у загальному вмісті жиру. І в той же час поступово знижується інтенсивність синтезу білка. У цей період також значно знижується активність ряду ферментів, зокрема нуклеаз. З віком зменшується значення білка в окислювальному обміні і зростає значення жиру. В печінці і м'язах риб зростає вміст глікогену, а в організмі зменшується вміст води.

У зв'язку з віковим зниженням синтезу білка в організмі на тлі постійно зростаючих витрат на генеративний обмін з кожним наступним нерестом збільшується ступінь післянерестового виснаження риб.

В онтогенезі також змінюється фракційний склад білків і ліпідів. Зокрема, в складі ліпідів зменшується частка фосфоліпідів, зростає вміст

тригліцеридів - основної фракції запасних ліпідів, знижується вміст високоненасичених жирних кислот - основних донаторів енергії на ранніх стадіях розвитку. З іншого боку зростає відносний вміст моноенових жирних кислот, глюкози і глікогену.

Як відомо, у статевозрілих риб з віком значно зростає маса тіла. Багато видів досягає статевої зрілості за маси тіла, яка складає 1/5 - 1/10 від кінцевої. Збільшення індивідуальної абсолютної плодючості риб зв'язано лінійною залежністю з масою тіла. Таким чином, швидке нарощування маси тіла веде до збільшення відтворювального потенціалу нерестового стада.

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

У цьому розділі слід звернути увагу на те, що найбільш різкі зміни хімічного складу тіла спостерігаються у тих риб, які майже досягнувши статевозрілого віку, здійснюють тривалі міграції до місць нересту. Щоб подолати значні відстані проти течії ріки і забезпечити визрівання статевих продуктів, мігруючі риби повинні мати у своєму тілі великі 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 більш жирних риб. Після втрати жиру починаються глибокі зміни білка. Особливо сильно змінюється в якісному відношенні м'язева 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 ооцитів (III і IV стадія) і спермійів 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 сильно 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.

Слід зазначити, що період визрівання статевих продуктів і нересту плідників характеризується і 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. Таким чином, 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 менше, 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 продукуємої 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 загодовують 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 кращі 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 із зростанням вмісту білка в кормі, а якість зародків і личинок риби в значній мірі залежить від вмісту в ікрі амінокислот.

Завдання для самоперевірки

1. Що являє собою ембріональний період риби?
2. За рахунок яких речовин відбувається розвиток ікри і зародка в яйцевих оболонках риби?
3. Які метаболічні процеси відбуваються протягом ембріонального періоду риби?
4. Що є характерною особливістю ембріонального розвитку риби?
5. Які відбуваються зміни в біосинтезі нуклеїнових кислот в ранньому онтогенезі риби?
6. За рахунок яких речовин відбувається біосинтез нуклеїнових кислот в ранньому онтогенезі риби?
7. Які зміни відбуваються у фракційному складі ліпідів риби у процесі розвитку ембріону?
8. Що є основним субстратом енергетичного забезпечення метаболічних процесів у ранньому онтогенезі риби?
9. Що є основним субстратом вуглеводного обміну в період великого росту ооцитів?
10. Який показник є інтегральною характеристикою енергетичного обміну ооцитів?
11. Яка інтенсивність споживання кисню відбувається в ранньому онтогенезі риби?
12. Яка стійкість риби на ранніх стадіях онтогенезу до дії чинників зовнішнього середовища?
13. Який рівень функціонування гомеостатичних механізмів на ранніх стадіях розвитку риби?
14. За рахунок яких джерел живлення відбувається ріст і розвиток риби в личинковий період до переходу на зовнішнє живлення?
15. Яка спрямованість обміну речовин з моменту переходу риби на зовнішнє живлення?
16. Як змінюється хімічний склад по мірі росту молоді риби?
17. Як змінюється діапазон стійкості риби в личинковий період до дії чинників водного середовища?
18. Що є причиною розширення діапазону стійкості личинок до дії чинників водного середовища?
19. Які процеси характерні для ювенільного періоду риби?
20. Як змінюється жирність риби протягом ювенільного періоду?
21. Як змінюється вміст білка в кінці першого сезону нагулу цьоголіток риби?
22. Яка послідовність використання поживних речовин в період ендогенного живлення риби?

23. Яка послідовність використання поживних речовин в личинковий і ювенільний періоди?
24. Яка послідовність використання поживних речовин у мальків за їх голодування?
25. Чим характерний період досягнення статевої зрілості риб?
26. Які процеси відбуваються в ооцитах риб в період досягнення статевої зрілості?
27. Які взаємовідношення між генеративним і пластичним обміном відбувається у риб в період досягнення статевої зрілості?
28. Яка спрямованість обміну речовин в ювенільний період?
29. Яка спрямованість обміну речовин у риб в період досягнення статевої зрілості?
30. На які процеси спрямована асимільована їжа в рік досягнення рибами статевої зрілості?
31. З чим зв'язаний час досягнення рибами статевої зрілості?
32. Які продуктивні характеристики рано визріваючих риб порівняно з пізно визріваючими?
33. Які хімічні показники рано визріваючих риб порівняно з пізно визріваючими?
34. Який рівень обміну речовин у самців і самок в період досягнення ними статевозрілого стану?
35. Чим пояснюється більш раннє досягнення статевої зрілості самцями порівняно з самками?
36. З чим зв'язано досягнення рибами статевої зрілості?
37. Як впливає нагромадження в організмі статевозрілих риб біологічно активних речовин на процеси трофоплазматичного росту ооцитів?
38. Який період трофоплазматичного росту ооцитів у рано визріваючих риб?
39. Чим визначаються вихідні розміри ооцитів періоду протоплазматичного росту рано визріваючих риб?
40. З чим пов'язаний початок періоду статевозрілого стану риб?
41. Які зміни хімічного складу гонад спостерігаються в період статевозрілого стану риб?
42. Які особливості хімічного складу сім'яників і яєчників статевозрілих риб?
43. Які зміни хімічного складу яєчників і сім'яників відбуваються по мірі їх розвитку?
44. За рахунок яких джерел формуються складові гонад риб з осіннім і порційним нерестом?
45. Чи живляться риби з порційним ікрометанням між виметами окремих порцій ікри?
46. Як впливає відсутність переднерестової відгодівлі на розвиток гонад і процеси нересту риб?
47. За рахунок яких процесів відбувається дозрівання ікри за недостатньої кількості енергетичних ресурсів в організмі риб?

48. Яким чином забезпечуються кормовими ресурсами нащадки моноциклічних видів риб?
49. За рахунок яких процесів забезпечуються гомеостаз і оптимальні метаболічні умови для росту і розвитку зародкових клітин в організмі?
50. Як змінюється інтенсивність синтезу білка в організмі риб в онтогенезі?
51. Як змінюється частка генеративного обміну протягом періоду статевозрілого стану риб?
52. Як змінюється значення білка і жиру в окислювальному обміні з віком риб?
53. Як змінюється ступінь післянерестового виснаження риб з кожним наступним нерестом?
54. З чим і як зв'язано збільшення індивідуальної абсолютної плодючості риб?
55. Які особливості обміну речовин у риб, що здійснюють тривалі нерестові міграції?
56. Яка інтенсивність споживання кисню тканинами сім'яників і яєчників риб?
57. З якими речовинами зв'язано настання статевої зрілості риб?
58. Як змінюються розміри, маса ікринок і вміст у них поживних речовин з віком плідників?
59. Як змінюється період протоплазматичного росту ооцитів у рано визріваючих риб?
60. За яких розмірів ооцитів відбувається вітелогенез рано визріваючих риб?
61. Як впливає вміст жиру на кількість продукуємої ікри риб?
62. Яка індивідуальна відтворювальна здатність, розміри і маса зрілої ікри та її хімічний склад у рано визріваючих риб порівняно з пізно визріваючими?
63. Як впливає якість кормів на якість нащадків риб?

1.7 Загальні ознаки процесів старіння риб

Під старінням розуміють такий стан організму, коли у нього порушується нормальний для попередніх етапів онтогенезу перебіг обміну речовин, переважна частина кормів йде на підтримання життя, а не на продукційні процеси. У старих особин знижується якість і кількість продукованих нащадків, часто порушується періодичність розмноження. З певного віку знижується відносна маса продукованих статевих продуктів, призупиняється процес збільшення розмірів зрілих статевих клітин, потім починається їх зниження. До появи цих ознак спостерігається зниження інтенсивності жирового обміну, зростання вмісту води в органах і тканинах. У старших особин значно знижується запас глікогену в організмі, порушення синтезу якого можуть бути викликані послабленням діяльності ферментів, які каталізують процеси фосфорилування глюкози.

Найбільш гостро протиріччя між здійсненням процесу відтворення і підтриманням індивідуального гомеостазу проявляються протягом нерестового і післянерестового періодів, коли виснаження досягає максимуму. Відомо, що частка генеративного обміну в загальному обміні у риб з віком залишається постійною, а ефективність використання спожитої їжі на відновлення і ріст соматичних тканин падає швидше, ніж на процеси генеративного обміну і нересту, тому у цей період організмом витрачаються не лише запасні речовини, а й структурні компоненти. Відбувається виснаження організму, яке із збільшенням числа послідовних нерестів досягає незворотніх значень і риби гинуть.

Отже в період старіння знижуються синтетичні функції організму (спочатку ефективність синтезу білка, пізніше жиру), а пізніше знижується ефективність відтворення.

Слід усвідомити, що риби з інтенсивним ростом, які рано визрівають, менше число разів нерестять, раніше вибувають із складу нерестового стада. Тугорослі риби, які визрівають пізніше, навпаки, більший час знаходяться у складі нерестового стада. Отже, швидкоростучі риби швидше старіють і використовують фізіологічні та біохімічні ресурси свого організму, необхідні для процесу відтворення.

Тема 2. Закономірності вікової динаміки обміну речовин у риб

В онтогенезі риб відбуваються закономірні зміни обміну речовин: поступово знижується ефективність соматичного росту, зростають масштаби енергетичного обміну, які забезпечуються посиленням відкладанням запасних енергетичних речовин (жиру і глікогену); спочатку збільшується, а потім стабілізується рівень генеративного обміну.

Співвідношення окремих форм обміну неоднакові у риб, які ведуть різний спосіб життя. Якщо протягом перших місяців життя між молоддю планктофагів, бентофагів і хижаків, які живляться зоопланктоном, не спостерігається суттєвих відмінностей у співвідношенні пластичного і енергетичного обміну, то по мірі подальшого росту і розвитку відмінності у співвідношенні росту і енергетичного обміну посилюються. У дрібних

планктофагів (снетка, сардини, кільки, атерини) ефективність росту в онтогенезі знижується найбільш значно, паралельно зростають витрати на енергетичний обмін. У риб з підвищеною рухливою активністю (стайні пелагічні риби, переважно планктофаги питомі (у розрахунку на одиницю маси тіла за рік) витрати енергії в 3 - 4 рази більші, ніж у менш рухливих донних і придонних риб, головним чином хижаків і бентофагів.

У ранні періоди онтогенезу дія індивідуальних гомеостатичних механізмів спрямована на виживання особини, на створення умов для її участі у відтворенні популяції. Починаючи з періоду досягнення статевої зрілості обмін речовин змінюється; в першу в організмі забезпечуються оптимальні умови для росту і розвитку гамет.

Розвиток нової форми обміну - генеративного обміну - змінює загальну спрямованість обміну речовин в організмі; з цього часу різко знижується ефективність використання їжі на ріст, росте відносна величина витрат на підтримання життєдіяльності організму; при цьому масштаби генеративного синтезу спочатку зростають, потім стабілізуються, а в сумі витрат на підтримання життєдіяльності компонента, зв'язаного з забезпеченням генеративного синтезу, постійно зростає, оскільки в онтогенезі знижується ефективність всіх синтетичних процесів в організмі. В результаті за кожного наступного нересту зростають витрати речовини і енергії на забезпечення генеративного обміну; поступові порушення співвідношень окремих форм обміну стають незворотними і приводять до порушення механізмів підтримання індивідуального гомеостазу.

Слід звернути увагу на те, що в онтогенезі відбувається становлення гомеостатичних механізмів, які забезпечують виживання особини, її розвиток і ріст, участь у процесах відтворення і зростають діапазони стійкості організму до чинників зовнішнього середовища, розвиваються інтеграційні механізми.

Крім того, в онтогенезі відбувається постійна тенденція до зниження спожитої їжі на соматичний ріст (коефіцієнти використання асимільованої їжі на приріст соматичних тканин знижуються майже вдвічі).

Тема 3. Сезонний характер перебігу метаболічних процесів у різних видів риб

3.1 Сезонна динаміка нагромадження та використання білка в організмі риб

Відомо, що сезонні зміни темпу росту риб спостерігаються і за постійного режиму температури і освітленості: весною ріст прискорюється, а восени уповільнюється.

Протягом перших 1 - 2 місяців після нересту в організмі риб відновлюється використаний в процесі зимівлі і нересту білок. Зниження білка протягом зимівлі і визрівання статевих продуктів та нересту відбувається поступово.

Сезонна динаміка вмісту білка у м'язах визначається двома процесами: його синтезом протягом нагульного періоду і витратами на потреби енергетичного і генеративного обміну протягом зимувального, переднерестового і нерестового періодів.

Синтез білка протягом нагульного періоду залежить від температури, забезпеченості риб їжею і ефективності конвертування асимільованого білка їжі, яка в свою чергу визначається фізіологічним віком риб і безпосередньо активністю ферментів.

Друга фаза в річному циклі змін вмісту білка - його витрати - теж залежить від температури і ступіню залучення білка в енергетичний і генеративний обмін. На швидкість використання білка впливає величина запасу і швидкість витрат жиру. Переважні витрати жиру на підтримання життєдіяльності організму викликають зберігаючий вплив на білок.

Річний цикл змін вмісту білка розділений на 6 фаз.

Перша фаза зростання білка пов'язана з тим, що у нестатевозрілих риб вміст білка поступово зростає, головним чином із-за того, що не досягнені оптимальні для білкового синтезу температури, мала добова поїдаємість їжі. У статевозрілих риб ця фаза проходить у більш складних умовах. Тут не висока швидкість приросту білка пояснюється, очевидно, тим, що спочатку відбувається заміщення використаного білка м'язевих клітин.

Друга фаза - фаза найбільш швидкого приросту білка в зоні оптимальних температур.

Третя фаза - асимптоматичне уповільнення приросту білка, яке зв'язане зі зниженням температур води восени.

Четверта фаза - фаза стабілізації, коли вміст білка в організмі практично не змінюється, а на підтримання обміну витрачається жир.

П'ята фаза - фаза інтенсивних трат білка у нестатевозрілих риб - він витрачається цілком на підтримання обміну; зниження вмісту білка у них починається після того, як вміст жиру в організмі досягне певного мінімуму.

У статевозрілих риб білок м'язів і сполучної тканини витрачається на підтримання енергетичного обміну і на процеси, пов'язані з генеративним обміном.

Шоста фаза - фаза асимптоматичного зменшення вмісту білка - у самиць настає після завершення визрівання яєчників; на процеси енергетичного обміну в цей час витрачаються залишки запасів жиру і досить велика кількість глікогену, який посилено синтезується перед нерестом в печінці риб. У самців м'язеві білки практично не витрачаються на генеративний обмін. Однак, в нерестовий період вони використовуються в енергетичному обміні, причому часто у більшому масштабі, ніж у самиць.

Між рибами з весняним і осіннім нерестом спостерігаються значні відмінності у характері приросту білка в другу половину нагульного періоду. У цей час у більшості видів риб з осіннім нерестом інтенсивний розвиток гонад і відповідні гормональні зсуви в організмі ведуть до уповільнення інтенсивності білкового росту, хоча кормові і термічні умови водойми в цей час можуть його забезпечити. З іншого боку, оскільки процеси визрівання

гонад у осінньонерестуючих риб здійснюються в другій половині нагульного періоду, на потреби генеративного обміну практично не використовуються м'язеві білки, розвиток гонад здійснюється за рахунок екзогенних джерел. У зв'язку з цим у осінньонерестуючих риб сезонні коливання у вмісті білка менші, ніж у видів, які нерестять весною.

3.2 Сезонність нагромадження і витрат жиру в організмі риб

Динаміка сезонних змін вмісту жиру в окремих органах і тканинах риб значно відрізняється від динаміки вмісту білка. По-перше, амплітуда сезонних коливань абсолютного вмісту жиру в організмі риб з різною екологією більша, ніж амплітуда вмісту білка. Якщо коливання у вмісті білка становлять не більше 40 %, то коливання в абсолютному вмісті жиру досягають 400 - 600 % і більше. Більша амплітуда коливань вмісту жиру визначає більшу тривалість періодів зростання і зменшення його вмісту. Максимальний вміст жиру зберігається протягом лише декількох тижнів. Якщо річний цикл білкового росту поділяють на 6 фаз, то річний цикл нагромадження і використання жиру має більш простий характер: не виражений період стабілізації вмісту жиру; його витрати в зимово-весняний період відбувається рівномірно; періоди асимптотичного зростання і зменшення вмісту жиру виражені менш чітко.

У риб різної екології динаміка сезонних змін вмісту жиру в тканинах різна. Так, для тріскових характерне швидке відновлення вихідного рівня жирових ресурсів.

У деяких видів риб вже через 1 - 2 місяці після нересту запаси жиру в організмі відновлюються до рівня максимуму наступного року; причому максимальний вміст жиру в печінці - основному жировому депо організму - у цих риб спостерігається приблизно на 3 - 5 тижнів раніше, ніж максимальний вміст білка в м'язах. Вже через декілька тижнів після досягнення максимуму жирові запаси починають зменшуватись, забезпечуючи підтримання обміну в зимовий і весняний сезони. Найбільш швидко жири використовуються в процесі нересту, коли вони забезпечують різке зростання інтенсивності активного обміну.

На відміну від тріскових у оселедцевих і скумбрієвих риб, для яких характерне нагромадження жиру в підшкірних шарах сполучної тканини і у м'язових міосептах, максимум вмісту жиру досягає після завершення приросту білка.

У риб з осіннім нерестом (осіння салака, кумжа, мармурова нототенія) процеси нагромадження жиру в основному синхронні з білковим ростом, однак мінімум вмісту жиру і білка також не співпадають у часі.

Слід звернути увагу на сезонну динаміку фракційного і жирнокислотного складу ліпідів у різних видів риб. Протягом річного циклу значно змінюється фракційний і жирнокислотний склад ліпідів у тріскових риб в печінці. У оселедцевих риб в порожнині тіла та у деяких інших тканинах у першій половині нагульного періоду інтенсивно нагромаджуються в незначній мірі перероблені жири їжі, головним чином

гліцериди. В середині нагульного періоду частка тригліцеридів в складі жирів також досягає 70 - 90 % і лише потім вона дещо знижується із-за нагромадження фосфоліпідів і ефірів стеринів (холестерину). Зсув нагромадження цих двох фракцій в часі на другу половину нагульного періоду у риб зв'язаний зі зміною фаз метаболічної активності печінки; в першу половину печінка не справляється з підвищеним притоком жиру, тому в ній відкладаються переважно неперероблені жири їжі, в другу половину - за деякого зниження загальної інтенсивності жирового обміну в печінці посилюється синтез специфічних жирів. У риб, для яких характерне першочергове нагромадження жиру в порожнині тіла, (оселедцеві, лососеві, камбалові), він утилізується в кінці літа, і очевидно, слугує додатковим джерелом для синтезу фосфоліпідів і ефірів стеринів; однак основним джерелом надходження жирів до організму в цей час продовжує залишатись їжа.

Протягом нерестових, зимувальних міграцій і зимівлі у риб витрачаються в основному гліцериди; у тріскових, камбалових і оселедцевих фосфоліпіди використовуються на потреби енергетичного обміну і лише у невеликій степені вони приймають участь у генеративному обміні. Але для енергетичного забезпечення метаболічних процесів риб у першу чергу використовуються тригліцериди із основних жирових депо організму: у тріскових - з печінки, у оселедцевих, скумбрії і ставриди - жири порожнини тіла, потім жири червоних м'язів. Лише після того, як резерви тригліцеридів з основних депо організму виснажені, починають використовуватись тригліцериди м'язів.

Структурні жири використовуються в останню чергу. У тріскових на початку нагулу паралельно з нагромадженням тригліцеридів відбувається синтез білково-ліпідних комплексів, які заміщують використані в період зимівлі і нересту речовини м'язів, а оскільки ліпідна частина цих комплексів на 50 - 70 % представлена фосфоліпідами, то їх вміст у м'язах зростає. Протягом визрівання статевих продуктів на потреби генеративного обміну в першу чергу використовуються фосфоліпіди печінки, потім фосфоліпіди м'язів.

3.3 Сезонність нагромадження і використання вуглеводів

Специфіка вуглеводного обміну риб і сезонні зміни вмісту вуглеводів визначають легка мобілізованість вуглеводних резервів, їх швидке відновлення, здатність звільняти велику кількість енергії у найкоротші проміжки часу.

Основне депо глікогену в організмі- печінка і м'язи. У деяких риб в печінці його вміст досягає 10 - 15 %, в м'язах - десятки або сотні міліграм-процентів. У червоних м'язах вміст глікогену в декілька разів вище, ніж у білих.

Зростання глікогену в печінці в завершальний період визрівання статевих продуктів є наслідком посиленої мобілізації білково-ліпідних

комплексів у м'язах; при цьому частина продуктів розпаду білків залучається в глюконеогенез. Після нересту вміст глікогену у статевозрілих риб мінімальний. Протягом річного циклу вміст глікогену в печінці і м'язах самиць вище, ніж у самців. Глікоген в організмі самців протягом зимівлі і нересту використовується швидше, ніж у самиць.

3.4 Сезонні зміни генеративного синтезу і його вплив на біологічні цикли риб

Біологічний цикл статевозрілої популяції риб визначається процесами генеративного обміну. Тому масштаби синтезу білка і відкладення жиру в організмі визначають кількісну характеристику відтворення. Отже, між процесами соматичного росту і нагромадження енергетичних резервів в організмі з одного боку, і процесами генеративного обміну - з другого, існують зворотні зв'язки.

Із зростанням числа послідовних нерестів у риб відносна маса продукуємих статевих продуктів зростає. При цьому зростає ступінь виснаження, яке викликається витратами органічних речовин із м'язової і сполучної тканин, печінки і крові на потреби генеративного обміну. Крім того, активація процесів визрівання гонад зв'язана зі зміною спрямованості нейрогуморальної регуляції; розвиток гонад в кінці нагульного періоду у риб арктичних і бореальних районів гальмує швидкість білкового росту, а в складі жирів переважно накопичуються сполуки, які відіграють важливу роль в генеративному обміні.

Зміни довжини світлового дня - основний датчик часу, який регулює сезонні ритми фізіологічних процесів у нижчих хребетних. В оглядах з фізіології розмноження риб відмічається тісний зв'язок діяльності нейроендокринної системи, яка регулює процеси визрівання гонад, з фотоперіодом. Фотоперіод являє собою особливе "реле часу", яке вмикає певну послідовність фізіологічних процесів: розмноження, нагул, накопичення запасних енергетичних сполук, настання періодів з пониженою активністю (зимівля у бореальних і арктичних риб).

Довжина дня діє через органи зору риб, імпульси рецептора через ЦНС активують "ланцюгову гормональну реакцію" або вмикають низку ферментів, які викликають відповідну поведінку, або фізіологічну реакцію. У багатьох риб (прісноводних, прохідних, морських - гольця, лососей, кефалей та ін.) експериментальні зміни фотоперіоду дозволяють зсунути терміни нересту на 2 - 4 місяці. Таким чином, можна змінити настройку біологічного годинника організму. Короткі осінні дні необхідні для переведення біологічного годинника і підготовки ендокринної системи для функціонування в період зниженої активності - зимівлі. У бореальних видів у високих широтах, наприклад у тріски і річкової камбали в Білому морі, вітелогенез, який розпочався в кінці літа, переривається за зменшення довжини світлового дня приблизно до 10 год. і знову відновлюється весною за збільшення довжини світлового дня до 12 год; в той же час у більш південних популяцій цих видів у Балтійському морі вітелогенез починається

пізньої осені і відбувається аж до весни без помітної перерви. Таким чином, можна говорити про різну чутливість окремих популяцій виду до фотоперіоду або про сумісну дію таких сигнальних факторів, як температура і довжина світлового дня.

Слід зазначити, що за більшої довжини світлового дня ріст йде швидше, ніж восени за тих же температурних умов.

3.5 Сезонні ритми фізіологічних процесів у риб різного віку і статі

У риб характер сезонних ритмів фізіологічних процесів змінюється в онтогенезі. Для всіх класів хребетних відмічаються загальні тенденції: більша тривалість періодів росту у молодих тварин і менша чіткість сезонних ритмів їх фізіологічних процесів, скорочення тривалості періоду росту з віком.

Із зростанням віку амплітуда сезонних коливань морфофізіологічних і біохімічних показників зростає. Збільшується в онтогенезі тривалість періоду, необхідного для відновлення витрачених протягом зимівлі і нересту ресурсів органічних речовин, скорочується тривалість білкового росту, жиронакопичення і визрівання гонад. Причому у м'язах старих риб протягом зимівлі і нересту вміст білка знижується у більш значній мірі, ніж у молодих.

Амплітуда сезонних змін всіх досліджувальних ознак у старших особин більше, ніж у молодших. У той же час коливання відносної маси і жирності печінки у нестатевозрілих особин деяких видів риб (тріскових), як правило, досить значні. Це пов'язано з тим, що м'язи у нестатевозрілих риб в найменшій степені використовуються як джерела пластичного і енергетичного обміну. Із зростанням числа послідовних нерестів і відносної маси гонад ступінь використання структурних речовин м'язевої тканини на потреби генеративного обміну зростають.

У роботах з сезонних ритмів жиронакопичення часто відмічають розмірну або вікову інверсію низки показників, тобто виявлені в певні сезони року закономірності, наприклад, позитивний зв'язок жирності і довжини тіла у бореальних риб в кінці нагульного періоду, в інші сезони року (наприклад, в нерестовий період) змінюють свій знак на протилежний. Це пояснюється неспівпаданням ритмів фізіологічних процесів у риб різного віку. Асинхронність сезонних фізіологічних процесів у риб різного віку визначає відмінності в термінах міграцій, нересту, особливості поведінки і розподілу різних вікових груп риб у водоймі.

Таким чином, якщо сукупність сезонних фізіологічних ритмів окремих особин формує річний біологічний цикл покоління, то сукупність сезонних фізіологічних ритмів окремих вікових груп, які складають популяцію, формують річний біологічний цикл цієї популяції.

Сезонні ритми фізіологічних процесів у особин різної статі також виявляють певну асинхронність, причому у донних риб це явище виражено в більшій мірі, ніж у пелагічних.

Протягом зими вміст білка у самців **бореальних** донних і придонних видів риб знижується незначно. У цей же час у самиць частина м'язевого

білка використовується в синтез ововітеліну, який потім переноситься із печінки у визріваючі ооцити. Енергетичні витрати самиць в цей період більше, ніж у самців, що зв'язано з більшою інтенсивністю їх загального обміну. По мірі виснаження жирових резервів в енергетичний обмін самців у нерестовий період залучаються м'язеві білки. Швидкість нагромадження і витрат жиру у самців протягом всіх періодів річного циклу вище, ніж у самиць.

Ритми розвитку гонад у самиць і самців різні. У самців веснянонерестуючих риб відразу ж після завершення білкового росту починається розвиток сім'яників; на відміну від самиць у самців восени в сім'яниках практично завершується нагромадження білків, нуклеїнових кислот і жиру.

У ході нересту і безпосередньо після його закінчення вміст жиру в печінці самців нижче, ніж в печінці самиць. Значні витрати поживних речовин у самців зв'язані з їх підвищеним енергетичним обміном в цей період із більшою тривалістю їх нересту.

Неспівпадання сезонних ритмів окремих метаболічних процесів у самиць і самців і риб різного віку визначає асинхронність біопродукційного процесу популяції. Основний приріст жиру в популяції у першу половину нагульного сезону забезпечують нестатевозрілі риби і статевозрілі самці молодшого і середнього для популяції віку, у другу половину - самиці і старші самці. На початку нагульного сезону основний приріст білка в популяції забезпечуються за рахунок білкового приросту багаточисельних поколінь ювенільних риб, в середині - за рахунок модальних вікових груп популяції, в кінці - за рахунок старших риб.

Завдання для самоперевірки

1. Які ознаки старіння риб?
 2. Як використовуються корми на обмін речовин в процесі старіння риб?
 3. Як змінюється кількість і якість нащадків в процесі старіння риб?
 4. Як змінюється обмін речовин в процесі старіння риб?
 5. Чим викликано зниження запасу глікогену в організмі риб старшого віку?
 6. Як змінюється частка генеративного обміну в загальному обміні у риб з віком?
 7. Як змінюється ефективність використання спожитої їжі на пластичний і генеративний обмін?
 8. Яка спрямованість синтетичних функцій організму і ефективність відтворення риб в період їх старіння?
 9. Як впливає інтенсивність росту риб і швидкість їх визрівання на кількість нерестів і час їх перебування у складі нерестового стада?
- Вікові зміни.
10. Як змінюється обмін речовин в онтогенезі риб?
 11. Яке співвідношення окремих форм обміну речовин у планктофагів, бентофагів і хижаків протягом перших місяців життя?

12. Яка ефективність росту в онтогенезі у дрібних планктофагів?
 13. Які питомі витрати енергії у риб з різною рухливою активністю?
 14. Яке спрямування мають індивідуальні гомеостатичні механізми у ранні періоди онтогенезу?
 15. Як змінюється спрямованість обміну речовин у риб, починаючи з досягнення ними статевої зрілості?
 16. Яка загальна спрямованість обміну речовин у зв'язку з розвитком генеративного обміну?
 17. Як змінюються витрати речовин і енергії на різні форми обміну речовин у риб в результаті кожного наступного нересту?
 18. Як і чому змінюється діапазон стійкості організму до чинників зовнішнього середовища в онтогенезі?
 19. Як змінюється ефективність використання спожитої їжі на ріст риб в онтогенезі?
- Сезонні зміни.
20. Якими процесамивизначається сезонна динаміка вмісту білка в м'язах риб?
 21. Від яких чинників залежить синтез білка протягом вегетаційного періоду?
 22. Які чинники впливають на швидкість використання білка?
 23. На скільки фаз розділений річний цикл вмісту білка в організмі риб?
 24. З чим пов'язана перша фаза зростання білка у нестатевозрілих риб?
 25. За яких умов відбувається найбільш швидкий приріст білка в організмі риб?
 26. З яким абіотичним чинником пов'язано уповільнення приросту білка?
 27. Протягом якого періоду спостерігається фаза стабілізації білка в організмі риб?
 28. Чим визначається п'ята фаза інтенсивних трат білка?
 29. Які процеси обумовлюють зміни вмісту білка в шосту фазу річного циклу?
 30. У чому полягають відмінності в характері приросту білка в другу половину нагульного періоду у риб з весняним і осіннім нерестом?
 31. Які особливості динаміки сезонних змін жиру в тканинах риб?
 32. У який період найбільш швидко використовуються жири?
 33. Які фракції жирів витрачаються у риб протягом нерестових, зимувальних міграцій і зимівлі?
 34. Яка послідовність використання жирів в процесі зимівлі риб?
 35. Які фракції жирів використовуються рибами протягом визрівання статевих продуктів?
 36. Яка динаміка вмісту глікогену в органах і тканинах статевозрілих риб?
 37. Який існує взаємозв'язок між процесами росту та нагромадження енергетичних резервів і процесами генеративного обміну в організмі риб?
 38. Як змінюється відносна маса продуктивних статевих продуктів із зростанням числа послідовних нерестів?
 39. Як впливає число послідовних нерестів риб на ступінь виснаження організму?

40. Як змінюється темп росту та інтенсивність синтезу білка з підвищення температури до зони оптимуму?
41. Як відбувається перебудова обміну речовин у риб за зниження температури в осінній період?
42. Як впливають підвищені температури на витрати жирових запасів риб?
43. Що є основним датчиком часу, який регулює сезонні ритми фізіологічних процесів у риб?
44. Який чинник визначає певну послідовність фізіологічних процесів в організмі риб?
45. Як змінюється характер сезонних ритмів фізіологічних процесів в онтогенезі?
46. Які речовини залучаються у самців в нерестовий період по мірі виснаження жирових резервів?
47. У особин якої статі швидкість нагромадження і витрат жиру протягом всіх періодів річного циклу вище?
48. У особин якої статі вміст жиру в печінці в ході нересту і безпосередньо після його закінчення нижче?

Тема 4. Фізіолого-біохімічна характеристика окремих періодів річного біологічного циклу у риб

Більшість показників метаболізму у тварин, у тому числі і риб, характеризуються значною сезонною мінливістю. Така мінливість в характері обміну зв'язана з існуванням сезонних фізіологічних ритмів, які обумовлені, в свою чергу сезонними коливаннями температури і водно-сольового режиму, освітленості, забезпеченістю їжею.

Адаптивний сенс сезонних фізіологічних ритмів полягає у тому, що процеси, які забезпечують збереження чисельності популяції (розвиток, ріст, розмноження), припадають саме на періоди, які є сприятливими для їх існування. Стимулом для дослідження сезонних фізіологічних ритмів у риб стало створення теорії річних циклів. У відповідності з цією теорією, **річний цикл**- відрізок онтогенезу, протягом якого здійснюється вся сукупність життєвих процесів популяцій. Річний цикл розпадається на періоди. Періоди річного циклу якісно своєрідні, стійкі стани, через які протягом року проходять популяції тварин. Річні цикли риб, які відносяться до річних екологічних груп, мають сувору специфічність. Кожний період річного циклу в свою чергу характеризується якісною своєрідністю метаболічних процесів, їх рівнем і спрямованістю.

У статевозрілих риб виділено і охарактеризовано такі періоди річного біологічного циклу: післянерестовий, який включає міграцію від місць нересту до місць нагулу; нагульний; зимувальний, який включає зимувальну міграцію; переднерестовий, який включає нерестову міграцію; нерестовий.

У видів риб з різною екологією і термінами нересту окремі періоди річного циклу мають свою специфіку; по-різному виражені кормові, нагульні і нерестові міграції, одні види живляться в період зимівлі і перед нерестом, інші - ні; у одних видів ріст, жиронакопичення і визрівання гонад розділені в часі, у інших - в значній мірі суміщені.

У різних видів риб спостерігається велике різноманіття сезонних ритмів живлення, росту, розвитку відтворювальної системи. Протягом більшої частини річного циклу обмін речовин статевозрілих особин визначає процеси генеративного обміну; ступінь їх впливу залежить від відносної маси гонад і їх джерел пластичних та енергетичних речовин, необхідних для формування гамет. У риб з осіннім нерестом визрівання гонад відбувається за інтенсивного живлення майже паралельно з процесами росту і жиронакопичення. У видів, які не живляться в період зимівлі і перед нерестом, дозрівання статевих продуктів відбувається за рахунок ендогенних джерел. Тому у видів високих широт з зимовим або весняним нерестом формування гонад практично завершується в кінці нагульного періоду (навага, біломорська тріска, річкова камбала). В арктичних районах багато видів морських риб (навага, полярна камбала) живляться майже протягом року, у т. ч. і в період зимівлі за низьких температур (до - 1.5° С). Живлення виключено повністю лише безпосередньо в нерестовий період.

Розвиток статевих продуктів у цих риб продовжується в зимовий період за рахунок резорбції білків крові, сполучнотканинної і м'язевої

тканини. У самців і самиць інтенсивний розвиток гонад відбувається після зимівлі в період переднерестової міграції. У видів бореального походження переднерестовий період починається також з переднерестової міграції; однак у них гонади майже повністю сформовані переднерестове живлення виражено слабо; у цей час продовжується використання жирових резервів, а потім і білка на забезпечення дозрівання гонад і на енергетичний обмін.

4.1 Післянерестовий період

Це період максимального виснаження бореальних і арктичних риб. Спочатку спостерігається найменша калорійність органів і тканин, витрачені не лише запасні жири, але і частина структурних жирів і білків. Протягом цього періоду спостерігається незворотнє виснаження і масова смертність моноциклічних риб, а також зростаюча з числом наступних нерестів смертність поліциклічних риб. Органи і тканини риб, які віднерестились, обводнені; зменшена проникливість мембран, опірність організму до інфекцій і інвазій знижена, знижена і рухлива активність.

Ступінь виснаження у самців у післянерестовий період вище, ніж у самиць.

Надалі протягом післянерестового періоду в організмі відновлюється відносний вміст жиру і білка за рахунок нагульної міграції, протягом якої багато видів риб (в першу чергу хижаків) живляться.

У самців всіх видів риб інтенсивність нагромадження жиру у післянерестовий період вище, ніж у самиць. Відновлення м'язевих білків вимагає великих витрат енергії, які забезпечуються в результаті дисиміляції жирів. Причому в районах з різковираженими сезонами коливаннями температури і коротким періодом нагулу відновлення відбувається швидко (тріска, річкова камбала і оселедець у Білому морі). У популяціях бореальних видів, що населяють південну частину ареалу, воно розтягується на декілька місяців (тріска і пікша Північного моря).

У риб з осіннім нерестом виснаження після нересту менш значне. На початку післянерестового нагулу інтенсивність живлення риб настільки висока, що деякі сполуки відкладаються у майже незмінному вигляді - у такому, в якому вони надходять з їжею. У першу чергу це відноситься до жирів, які відкладаються в порожнині тіла у пелагічних риб і в печінці у тріскових. Практично це неперероблені жири їжі, які представлені головним чином тригліцидами. Відновлюється вихідний вміст білка і в сироватці крові.

4.2 Нагульний період

Протягом цього періоду в організмі риб відбувається основний приріст пластичних і енергетичних речовин. Тривалість періоду нагулу у риб різної екології і походження неоднакова. У видів бореального походження в субарктичних частинах їх ареалу (напр. у оселедця, річкової камбали і тріски) нагульний період не перевищує 5 місяців. Протягом цього періоду відбувається білковий приріст і нагромадження енергетичних резервів, а

також значна частина приросту речовин гонад. У той же час у південних частинах ареалів цих видів риб нагульний період, більш тривалий. Чим менша тривалість періоду основного нагулу, тим інтенсивніше відбуваються процеси росту, накопичення енергетичних резервів і генеративного обміну. Донні малорухливі риби більш обмежені у своїх можливостях активно освоювати райони з підвищеною продуктивністю; забезпеченість їх їжею у більшій мірі залежить від локальних умов і щільності популяції.

За умов оптимальних літніх температур відбувається інтенсивний лінійний і ваговий ріст бореальних риб. По мірі зниження температур восени швидкість білкового росту знижується, починається інтенсивне дожиронакопичення. Причому, якщо на початку і в середині нагульного періоду в депо організму відкладаються головним чином тригліцериди, то в кінці його посилюється відкладення структурних ліпідів. З цією, другою фазою нагромадження жирів тісно зв'язаний початок визрівання гонад. У арктичних видів температурні оптимуми для білкового росту і жиронакопичення нижче, ніж у бореальних. Це проявляється у їх можливості нагромаджувати жир за низьких, навіть мінусових температур. У південній частині ареалу цих риб температури води в літні місяці перевищують оптимальні, тому основний нагульний період у цих районах (для наваги, полярної камбали у Білому морі) у них зсунутий на кінець літа і осінь.

Отже, незважаючи на велику різноманітність у термінах перебігу і в якісних характеристиках окремих періодів річного циклу, які визначаються специфікою екології конкретних популяцій, в цілому для риб з весняним і літнім нерестом характерне розмежування основних процесів обміну речовин; період інтенсивного білкового росту змінюється періодом жиронакопичення; визрівання гонад починається після накопичення в жирових депо структурних фракцій ліпідів.

У осінньонерестуючих риб ці процеси здійснюються синхронно. Періоди максимального білкового росту, відкладення жиру і розвитку гонад розділені у них декількома тижнями. До нересту ці риби (осіння салака, нототенія, кумжа) підходять з максимальним вмістом органічних речовин в організмі.

4.3 Зимівля риб

Основна "стратегія популяції" в цей період - знизити природну смертність і забезпечити відтворення. Після завершення білкового росту і нагромадження жиру за обмеження запасів кормових об'єктів і можливості їх споживання, засвоєння і трансформації за умов низьких температур риби активно відходять у райони, в яких витрати накопичених ресурсів на підтримання обміну мінімальні.

Протягом зимівлі генеративні процеси у риб уповільнені, знижений рівень загального обміну; рухлива активність і споживання кисню; запаси жиру використовуються економно. Чим вище температури в період зимівлі, тим швидше використовуються жирові резерви, тим в більшій мірі в енергетичний обмін залучаються білки (у ставриди, яка зимує при

температурі 10 - 11⁰ С, втрати білка становлять 30 %; у скумбрії, яка зимує за температури 8 - 10⁰ С, витрачається до 20 % білка).

В зоні найбільш оптимальних зимових температур енергетичні витрати риб мінімальні, підвищення температури в період зимівлі веде до інтенсифікації витрат жиру і до небажаного використання білків в енергетичний обмін. З іншого боку, зниження температури до сублетальних значень саме взимку приводить до незворотних змін в обміні і загибелі риб. Взимку і весною, коли виснаження у риб максимальне, підвищена проникливість клітинних мембран, понижений вміст фосфоліпідів; в результаті різкого оводнення м'язів і зміни співвідношення іонів порушена діяльність іонних насосів.

Період зимівлі характеризується суттєвим зниженням всіх біологічних процесів, які відбуваються в організмі і знаходяться у прямій залежності від умов навколишнього середовища, у першу чергу від температури. За зниження температури води до 4 - 6 ° С живлення знижується до мінімуму. На підтримання процесів життєдіяльності у першу чергу використовується енергія резервних білків, жирів, вуглеводів. На першому місці стоять жири, поряд з якими мобілізуються і резервні білки, які беруть участь не лише в енергетичному, але і у пластичному обміні. Незважаючи на низький рівень обміну, в організмі здійснюються формоутворюючі процеси, які пов'язані з диференціюванням генеративної системи, що обумовлює у подальшому підготовку риби до нересту.

4.4 Переднерестовий період

Вважають, що поштовхом до переходу риб у переднерестовий стан є зміна комплексу внутрішніх чинників, рівня загального обміну, секреції статевих гормонів і якісних характеристик окремих фізіологічних процесів. Ці зміни стимулюються головним чином збільшенням довжини світлового дня; біохімічним індикатором настання переднерестового стану може бути інтенсивний глюконеогенез в печінці статевозрілих особин, особливо виражений у самиць.

Переднерестовий період (період формування статевих продуктів), як і інші періоди, характеризується специфічними особливостями метаболізму, функціонального стану і поведінки риб. У цей період відбувається диференційовка, а потім і трофоплазматичний ріст ооцитів і сперматогоніїв.

Слід зазначити, що хімічний склад статевих клітин залежить від місця знаходження риби, ступеню зрілості її гонад, якості їжі та води. Протягом цього періоду всі обмінні процеси спрямовані на підготовку до нересту.

У цей час різко активізуються процеси генеративного обміну, посилюється діяльність залоз внутрішньої секреції. Зростає рухлива активність риб, відбувається дозрівання статевих продуктів, яке стимулюється збільшенням довжини фотоперіоду, різко посилюються витрати енергетичних сполук, в енергетичний обмін починають залучатись білки, активізується живлення багатьох видів, у першу чергу пелагічних. У цей період із жирових депо активно утилізуються фосфоліпиди, в організмі

деяких видів в результаті активного переднерестового живлення (ставрида, популяції весняних оселедців з південних частин ареалу) дещо зростає вміст жиру.

Всі попередні процеси річного циклу з їх системами фізіологічних і біохімічних адаптацій, спрямованих на збільшення ресурсів пластичних і енергетичних речовин в організмі (нагульний період на економні витрати енергії (період зимівлі), на забезпечення виживання особини і створення оптимальних умов для росту і розвитку гамет - у певній мірі є підготовкою до найважливішого періоду річного циклу - нерестового. У цей період всі біохімічні, фізіологічні і поведінкові ресурси організму мобілізуються для здійснення ефективного процесу відтворення: в енергетичний обмін залучаються не лише запасні, але і структурні фракції жирів, зростає концентрація неестерифікованих жирних кислот, використовуються ресурси глікогену, нагромаджені у попередній період в результаті глюконеогенезу.

Для переднерестового періоду риб (ляща) притаманні інтенсивні процеси синтезу білка, пов'язаного з ростом генеративної тканини. Матеріалом для отримання статевих продуктів в зимово-весняний період є не лише жирові запаси організму, але й резервні білки печінки і м'язів. Під час мобілізації енергії вміст жиру в тілі риби значно знижується. Особливо інтенсивно це зниження спостерігається в період дозрівання гонад. Перехід гонад з III на IV та V стадії є найбільш енергоємними, ніж процес лінійного росту. Частково жир використовується не в енергетичному, а в пластичному обміні, йдучи на розвиток ооцитів. Таким чином, на кінець зимівлі, в переднерестовий період як у м'язах так і в печінці міститься мінімальна кількість білка і жиру, на 25 - 38 % нижче оптимальної.

У переднерестовий період, за 10 - 20 днів до нересту, риба відновлює свій енергопотенціал. При цьому в першу чергу відновлюються білки м'язів і лише після цього повністю компенсується витрачена енергія на зимівлю та трофоплазматичний ріст, як за рахунок жиру, так і за рахунок білка печінки і м'язів.

У регуляції метаболізму в кожний з періодів річного циклу визначальна роль відводиться гормонам. У стані гормональної системи відбуваються значні зміни в період визрівання статевих залоз і нересту. Переднерестовий період характеризується зростанням активності нейрогуморальної системи, яка має гонадотропний вплив на організм. Підвищення активності гіпофіза в переднерестовий період викликає зміни в стані щитовидної залози і наднирників. Гормон щитовидної залози тироксин впливає на рухливу активність і підвищує чутливість організму до зовнішніх стимулів, максимальний рівень його вмісту відмічений в переднерестовий період. Як відомо - регуляторами обміну білків є катехоламіни. Їх активність також вище в переднерестовий період у порівнянні з іншими періодами річного циклу. Вміст статевих гормонів в сироватці крові і гонадах зростає в переднерестовий період і зменшується відразу після нересту. Зміна у вмісті гормонів протягом річного циклу тягне за собою відповідні перебудови в

характері обміну речовин. У переднерестовий період підвищується рівень споживання кисню, зростає активність ферментів циклу Кребса.

Обмін речовин у багатьох видів риб в переднерестовий період характеризується негативним балансом речовини і енергії.

4.5 Нерестовий період

Всі попередні періоди річного циклу з їх системою біохімічних адаптацій, спрямованих на економічні витрати енергії, на забезпечення оптимальних умов для формування гамет і виживання організму, в певний мірі є підготовкою до найважливішого для популяції періоду річного циклу періоду розмноження. Цей період є одним з основних в річному циклі статевозрілої особини, коли протягом короткого проміжку часу спостерігаються максимальні енергетичні витрати, оскільки процеси нересту пов'язані з високими енергетичними витратами в період викидання статевих продуктів. Нерестовий період характеризується високим рівнем метаболізму і у більшості видів риб він супроводжується інтенсивним живленням. У цей період у риб реєструють максимально високий рівень: тканинного дихання, АТФ-азної активності м'язів і печінки. У деяких видів риб на тлі значних енерговитрат відбувається ріст і навіть жиронакопичення. Хоча існує уява про те, що такі процеси в організмі риб, як нерест, білковий ріст і жиронакопичення розділені у часі і жиронакопичення починається лише після нересту і росту риб.

У цей період всі біохімічні, фізіологічні і поведінкові ресурси організму мобілізуються для здійснення ефективного процесу відтворення. Протягом нерестового періоду в енергетичний обмін через процес глюконеогенезу починають залучатись структурні білки, мобілізуються ті, що залишилися жирові резерви, зростає вміст води в органах і тканинах і концентрація неестерифікованих жирних кислот в крові. У цей період досягають максимуму відмінності в обміні речовин у самиць і самців. Зростають відмінності в інтенсивності споживання кисню.

Протягом нересту самці витрачають велику кількість жирів на енергетичний обмін і виснажуються сильніше самиць. У цей період особливо помітними стають відмінності у хімічному складі органів і тканин самиць і самців: протягом самого процесу нересту самці витрачають велику кількість енергії, відразу ж після закінчення періоду нересту їх організм виснажений у більшій мірі, ніж самиць. З цими обставинами зв'язана широко відома значна післянерестова смертність у самців багатьох видів риб.

У видів і популяцій з осіннім нерестом (кумжа, нототенієві риби, осінній балтійський оселедець) динаміка вмісту окремих речовин протягом річного циклу інша. Досить короткочасний нерестовий період і нерест відбувається у них відразу після завершення періоду нагулу; гонади формуються за рахунок речовин їжі. У результаті перед нерестом в організмі цих риб нагромаджуються значні ресурси білка, жиру і глікогену. Відразу

після нересту у цих видів риб починається зимівля, в період якої витрачаються речовини, накопичені протягом нагульного періоду.

Жирність органів і тканин у осінньонерестуючих видів, як правило, вище, ніж у систематично близьких до них веснянонерестуючих риб. У цих риб у меншій мірі в енергетичний обмін залучаються білки, у меншій-виражений глюконеогенез.

4.6 Сезонна динаміка

Таким чином - індивідуальні сезонні фізіологічні ритми риб, перебіг яких здійснюється на тлі незворотніх вікових змін обміну речовин, є функціональним проявом життєдіяльності організму, які забезпечують його виживання, ріст і відтворення за умов коливання умов середовища.

В онтогенезі відбувається модифікація сезонних фізіологічних ритмів. У напрямку скорочення тривалості синтетичних процесів і збільшення тривалості резорбції і відновлення використаних в період зимівлі, нересту і міграцій ресурсів пластичних і енергетичних речовин; в найбільшій мірі знижується тривалість періодів інтенсивного синтезу білка. Протягом періоду зрілого стану організму постійно зростають масштаби нагромадження енергетичних ресурсів, які забезпечують зростаючий енергетичний обмін і підтримання стійкого рівня генеративного обміну.

Інтеграція індивідуальних сезонних фізіологічних ритмів окремих особин формує річний біологічний цикл популяції. Неспівпадання в часі сезонних біологічних ритмів у різних статевих і вікових груп популяції в окремі періоди річного біологічного циклу визначає характерну амплітуду популяційної фізіологічної різноякісності, яка дозволяє популяції зберегти стійкість за мінливих умов середовища і найбільш повно використати її окремі чинники.

Комплексна якісна і кількісна фізіолого-біохімічна характеристика окремих періодів річного біологічного циклу популяцій риб дозволила виявити специфіку обміну речовин й екології цих популяцій в переднерестовий, нерестовий, післянерестовий, нагульний і зимувальний періоди.

Переднерестовий період характеризується активізацією генеративного обміну, різким посиленням витрат запасних енергетичних сполук, залученням білка в енергетичний обмін. Протягом цього періоду в організмі забезпечуються оптимальні метаболічні умови для дозрівання гамет, нерестові популяції концентруються в районах, умови яких найбільш сприятливі для здійснення процесу нересту і для наступного виживання ранніх стадій розвитку.

У нерестовий період всі біологічні і фізіологічні ресурси організму мобілізуються для здійснення ефективного процесу відтворення, в енергетичний обмін залучаються структурні фракції ліпідів - фосфоліпіди і холестерин, зростає концентрація високоненасичених жирних кислот - найбільш мобільних донаторів енергії, мобілізуються ресурси глікогену,

нагромаджені протягом попередніх періодів річного циклу. Всі ці процеси обумовлюють можливість різкого підвищення рівня енергетичного обміну, особливо у самців.

Протягом післянерестового періоду у більшості особин, що віднерестилися, відмічено сильне виснаження: оводнені органи і тканини, використані жири і значна частина структурних білків, спостерігається масова природна смертність плідників.

Протягом нагульного періоду завершується відновлення витрачених ресурсів пластичних і енергетичних речовин, потім відбувається білковий приріст і жиронакопичення. У риб з зимовим і весняним нерестом в першу чергу після нересту нагромаджуються певні ресурси жиру, які забезпечують підтримання обміну речовин, потім починається білковий синтез, другий період жиронакопичення спостерігається восени.

Основна особливість обміну у бореальних риб протягом зимівлі - різке зниження енергетичних витрат, призупинення процесів генеративного обміну. Швидкість використання жирів і ступінь залучення білка в енергетичний обмін прямо пропорційні температурам зимівлі. Адаптивне зниження інтенсивності загального обміну, економні витрати запасних речовин, активний вибір оптимальних температур - всі ці біохімічні і поведінкові реакції забезпечують зниження природної смертності в цей період.

Перехід з одного періоду річного біологічного циклу в другий у риб зв'язаний не лише з певними кількісними змінами в обміні речовин, але й зі значними якісними перебудовами: в перехідні моменти призупиняються синтетичні процеси; мобілізуються енергетичні ресурси організму (вуглеводи і ліпіди); дія гомеостатичних механізмів в ці моменти річного циклу забезпечують зниження масштабів природної смертності.

У окремих популяцій деяких видів морських і прохідних видів риб помірних і високих широт відмічена велика різноманітність у термінах перебігу і якісних характеристиках окремих періодів річного біологічного циклу, яка визначається специфікою екології і умов їх існування. У бореальних риб з весняним нерестом процеси білкового росту, жиронакопичення і визрівання гонад розділені в часі. Лімітуюча білковий ріст, дія низьких температур, обумовила низку фізіологічних особливостей видів високих широт у порівнянні з видами помірних вод: меншу сезонну мінливість вмісту білка в їх організмі, менші масштаби участі білка в енергетичному обміні, майже повну сумісність в часі процесів росту, жиронакопичення і визрівання гонад і в результаті - осінній і зимовий нерест цих риб.

Тема 5. Порівняльна характеристика метаболізму риб з різним рівнем функціональної активності

Одним з важливих чинників, які визначають характер метаболізму у тварин, у тому числі і риб, є рівень їх функціональної активності. Як правило, функціональна активність тісно пов'язана з рухливістю тварин.

Багаточисельними дослідженнями встановлено тісний взаємозв'язок між рівнем метаболізму і рухливістю різних видів тварин, у тому числі і риб. В 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 вище споживання їжі, рівень основного, стандартного і активного, пластичного і енергетичного обміну, екскреції азоту.

З підвищенням рухливої активності в організмі риб зростає споживання кисню. У зв'язку з цим у активних риб виникає низка морфофункціональних пристосувань, які дозволяють більш повніше вилучати кисень із води і краще його використовувати в метаболічних процесах. До числа таких пристосувань можна віднести збільшення зябрової поверхні риб, а також значний розвиток кровоносної системи. Як правило, об'єм крові, кількість еритроцитів і гемоглобіну у активних риб вище, 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 більш високим рівнем окислювальних процесів.

Підвищене споживання кисню в організмі активних риб пов'язано, у першу чергу, зі значним переважанням у них аеробних процесів над анаеробними. Анаеробний гліколіз, який у малорухливих риб відіграє основну роль в енергетичному обміні, у швидкоплаваючих 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 - енергоємкі ліпіди, для утилізації яких необхідні значні кількості кисню. Тому рівень окислювального фосфорилування, а також вміст макроергічних фосфатів в тканинах активних риб завжди вище. У активних риб ліпіди, які є основним енергетичним субстратом, депонуються в значних кількостях. При цьому у цих риб переважають легкомобілізуєчі тригліцериди, а у малоактивних - стерини і фосфоліпіди. Жир активних риб має більшу ступінь насиченості, і, отже, реакційноздатність.

Нагромадження резервних речовин у активних і малоактивних риб відбувається в різних органах і тканинах: у активних - у м'язах, у малоактивних - в 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.

Таким чином, у риб з різним рівнем функціональної активності на тлі загальних морфофізіологічних і фізіолого-біохімічних рис формуються специфічні особливості в характері метаболізму, які дають уяву про багато-

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 в них 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 нижче, 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 кровозабезпеченню до неї надходять метаболіти, які утворюються при розщепленні і всисанні в кишечнику їжі, а також продукти метаболізму 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, так званий "функціональний синтез", який зв'язаний з забезпеченням цілісності всього організму. Це синтез білків і ліпідів плазми крові (95 – 100 % всього альбуміну, увесь фібріноген і 80 - 85 % глобулінів). В період **визрівання** статевих продуктів підвищується метаболічна активність печінки. Фази метаболічної активності печінки відповідають змінам у гонадах. Як правило, метаболічна активність печінки самців виражена менше, ніж у самиць. Це пояснюється тим, що забезпечення синтезу статевих продуктів самицям потребується більше енергії і пластичних речовин, ніж самцям.

Запитання для самоперевірки

1. Що являє собою річний цикл?
2. Назвіть періоди річного біологічного циклу риб.
3. Чим характеризується післянерестовий період риб?
4. Яка ступінь виснаження у самців і самок риб у післянерестовий період?
5. Які процеси відбуваються в організмі риб в нагульний період?
6. Яка існує залежність між тривалістю основного нагулу і процесами накопичення енергетичних резервів?
7. Як змінюється інтенсивність лінійного, вагового та білкового росту риб за оптимальних літніх температур та восени?
8. Які температурні оптимуми для білкового росту і жиронакопичення у арктичних і бореальних риб?
9. У чому полягає розмежування процесів обміну речовин у риб з весняним і літнім нерестом?
10. Які особливості процесів обміну речовин у осінньонерестуючих риб?
11. Які особливості обміну речовин у риб в зимовий період?
12. Яка інтенсивність використання жирових резервів в організмі риб за підвищених температур в зимовий період?
13. Які біохімічні процеси відбуваються у риб в зимовий період за різних температурних умов?

14. Що є поштовхом до переходу риб у переднерестовий стан?
15. Який біохімічний показник є індикатором переднерестового стану риб?
16. Якими специфічними особливостями метаболізму, функціонального стану характеризується переднерестовий період?
17. Які особливості процесів генеративного обміну відбуваються в переднерестовий період?
18. Які процеси притаманні для переднерестового періоду риб у переднерестовий період?
19. Що є матеріалом для отримання статевих продуктів в зимово-весняний період риб?
20. Які зміни відбуваються в стані гормональної системи риб в переднерестовий період?
21. Характеристика балансу речовини і енергії у риб в переднерестовий період.
22. Який рівень метаболізму та інтенсивність живлення у риб в нерестовий період?
23. Яка спрямованість фізіолого-біохімічних процесів у риб в нерестовий період?
24. Які відмінності в обміні речовин відбуваються у самців та самиць риб?
25. Які особливості перебігу метаболічних процесів у риб з осіннім нерестом?
26. У чому полягають відмінності в обміні речовин між рибами з різним рівнем функціональної активності?
27. Які існують морфофункціональні пристосування щодо вилучення кисню активними рибаит?
28. Як впливає кисневий режим на метаболічні процеси риб з різним рівнем функціональної активності?
29. Які особливості нагромадження резервних речовин в органах і тканинах активних і малоактивних риб?
30. Роль печінки в механізмах пристосування риб до зміни кисневого режиму.

Тема 6. Вплив абіотичних чинників водного середовища на фізіолого – біохімічний статус риб

Динаміка популяцій риб визначається трьома складовими: **відтворенням, ростом і смертністю.**

Смертність окремих особин обумовлена або природною смертністю, або смертністю від вилову в різні періоди їх онтогенезу. Причинами природної смертності риб є інфекційні і паразитарні захворювання, виїдання хижаками, відсутність або дефіцит їжі, вплив несприятливих фізико-хімічних чинників, а також старість і післянерестова загибель плідників у деяких видів.

Основна загибель риб від природних причин відбувається не в ювенільному, зрілому і старому віці, а в ранньому онтогенезі, тобто в ембріональному, личинковому і мальковому періодах, на самому початку життєвого циклу, досить часто протягом першої доби і тижня. Так, у багатьох морських риб смертність ікри і личинок протягом першої доби досягає 5 - 10 %, а на більш пізніх стадіях вона поступово знижується.

Для багатьох видів риб, які відносяться до різних загонів і сімейств, максимальна смертність припадає на найбільш ранні етапи ембріонального розвитку, які відповідають стадії дробління і гастрюлюції. Далі пізніше загибель спостерігається на етапі жовткового живлення передличинок: за їх вилуплення із ікри і особливо після переходу на змішаний тип живлення. У наступні періоди розвитку - личинковий, мальковий і особливо ювенільний - смертність риб у перерахунку на одиницю часу набагато менш. Загальна уява щодо масштабів смертності риб у ранньому онтогенезі за умов природного відтворення може дати порівняння величин відходу ембріонів, личинок і мальків та коефіцієнтів промислового повернення (процент особин, які дожили до промислового віку) у розрахунку від кількості відкладеної самицями ікри, личинок, які вижили, мальків і цьоголіток у риб різних загонів і сімейств.

Так, у прохідних осетрових смертність ембріонів (від кількості овульованої ікри) коливається в межах 50 - 90 % (севрюга), промислове повернення у різних видів (білуга, севрюга, руський, персидський осетри) становить від 0,01 до 0,05 % від кількості ікри і личинок, від 0,5 до 4,5 % від кількості мальків і від 7,0 до 21,0 % від кількості цьоголіток масою більше 10 г. У осетрових риб (оселедцеві і анчоусові) ембріональна смертність коливається від 38 до 97 %, сумарна смертність ембріонів і личинок (наприклад, сардина коліфорнійська і азовська та хамса) перевищує 99 %, промислове повернення (від ікри) становить тисячні частки проценту. У лососевих риб (тихоокеанські лососі, атлантичний лосось, кумжа, севанська форель) величини ембріональної смертності коливаються від 18 до 99 %, сумарна смертність ембріонів і личинок досягає 99,9 %, а промислове повернення коливається в розрахунку від кількості ікри в межах від 0,04 до 0,58 %, покатої молоді - від 0,006 до 19,1 %.

У коропових риб (вобла каспійська, синець, рибець, азово-чорноморська шема, сазан та ін.) в ембріональний період гине від 27,8 до 99

% ікри, сумарна загибель ембріонів і личинок досягає 99,9 %, промислове повернення від кількості ікри становить 0,008 - 1,09 %, покатної молоді - 2 - 14 %. Найбільш низькі коефіцієнти промислового повернення зареєстровані у тріскових риб (атлантична тріска) їх виживання в розрахунку від виметаної ікри коливається в межах від 0,0002 до 0,0005, і у представників різних сімейств окунеподібних риб. Наприклад, у звичайного судака промислове повернення в розрахунку від ікри коливається в межах від 0,00007 до 0,007 %.

Отже, величини коефіцієнту промислового повернення змінюються в залежності від ступеню розвитку нащадків: вони дуже низькі за розрахунку від кількості відкладеної самицями ікри, вище за розрахунку від кількості личинок, які вижили, і у багато разів вище у розрахунку величин улову від кількості окріпшої покатної молоді різного віку і середньої маси. Коефіцієнт промислового повернення для ікри і молоді однакового віку і маси відрізняється не лише у різних, але і у тих же популяцій промислових риб, що пояснюється різною чисельністю поколінь різних років по досягненню ними промислового розміру.

Крім того, коефіцієнт промислового повернення зв'язаний з тривалістю життєвого циклу видів: в цілому чим вище граничний природний вік у риб, тим вище величина промислового повернення, і навпаки.

За штучного відтворення смертність риб у ранньому онтогенезі також велика, а величини промислового повернення в цілому відносно низькі. Смертність ікри осетрових за заводської інкубації коливається від 12 до 70 %, смертність личинок - від 20 до 50 %, смертність молоді (від числа посаджених на вирощування личинок) - від 16 до 62 %. Промислове повернення у різних видів за випуску личинок з осетрових заводів оцінюється в середньому величиною 0,01 %, за випуску окріпшої молоді (масою від 0,2 до 30,0 г) - величинами від 0,4 до 25 %. У різних видів лососевих за штучної інкубації ікри смертність ембріонів коливається від 3 до 80 %, смертність личинок - від 0,5 до 25 %, смертність молоді (від личинок) - від 1 до 90%. Рибоводний коефіцієнт (промислове повернення) у вигляді личинок становить 0,01 - 1,1 %, у вигляді мальків, цьоголіток, річної і дворічної молоді масою 0,5 - 30 г - 0,05 - 30 %. За штучного відтворення коропових (вобла, тарань, білий амур, рибець, шемає, сазан, білий товстолоб, строкатий товстолоб), а також у окуневих в риборозплідниках ембріональна смертність за заводської (в апаратах) і природної (в ставках) інкубації ікри варіює в широкому діапазоні - 4 - 9 %, личинкова смертність - в діапазоні 14 - 90 %, в цілому смертність нащадків в розрахунку від ікри до віку окріпших мальків - в діапазоні 32 - 99 % і вище. Рибоводний коефіцієнт в коропових риборозплідниках і нерестово-вирощувальних господарствах становить 0,01 - 0,1 % випуску личинок, 0,3 - 3 % за випуску мальків масою до 3 г від 1,5 до 30 % за випуску молоді масою до 30 г.

6.1 Основні чинники, які визначають біологічну повноцінність і виживаємість нащадків цінних видів риб

Екзогенні чинники елімінації риб у ранньому онтогенезі поділяють на 2 різні категорії за силою впливу і за значенням для розвитку нащадків: життєво необхідні або реалізуючі і екстремальні, або летальні. Реалізуючі чинники сприятливі для розвитку всіх і переносимі для частини особин, які розвиваються. За дії екстремальних чинників їх розвиток і виживання взагалі неможливі. До реалізуючих чинників відносяться такі межі величини абіотичних чинників, які відповідають амплітуді обумовлені нормі реакції на даний чинник, а також ситуації складних біотичних взаємовідношень, за яких забезпечується розвиток і виживання на різних етапах раннього онтогенезу певної кількості особин (від 0 до 100 %). За межами крайніх величин реалізуємих чинників, які переносяться окремими особинами, знаходяться екстремальні (летальні) значення цих же чинників. Певні екологічні чинники стають летальними у тому випадку, якщо їх величини знаходяться вище або нижче деякого критичного рівня, який переноситься організмом.

З іншого боку, в залежності від природи екологічних чинників їх можна поділити на фізико - хімічні, або **абіотичні**, і біологічні, або **біотичні**. До абіотичних чинників належить:

- солоність і іонний склад води;
- температура;
- концентрація кисню;
- концентрація водневих іонів (рН);
- освітленість.

Це **імперативні** абіотичні чинники, тобто найбільш суттєві для розвитку і життєздатності чинники.

Менш важливими абіотичними чинниками є так звані факультативні (концентрація CO₂, концентрація аміаку, механічна дія (тиск).

До біотичних **імперативних** чинників відносяться:

- кількість і якість їжі;
- хижаки.

До факультативних біотичних чинників відносяться інфекційні хвороби, інвазійні хвороби.

Величини реалізуючих екзогенних чинників, до яких риби у ранньому онтогенезі адаптовані і за яких вони здатні підтримувати гомеостаз (постійність внутрішнього стану організму на певних етапах онтогенезу) і гомеорезис (постійність внутрішнього стану організму в процесі його розвитку), знаходяться в межах діапазону **толерантності**, тобто в межах діапазону пристосованості.

В межах толерантності діапазону перебіг фізіологічних процесів в організмі відбувається з різними швидкостями в залежності від конкретних величин абіотичних чинників. Це в певній мірі відбивається на темпах розвитку і життєздатності організму.

В.М. Жукинський (1986 р.) запропонував кількісний поділ всіх значень реалізуючих абіотичних чинників раннього розвитку риб здійснювати за

таким критерієм, як життєздатність риб (виживаємість і смертність) на окремих, переважно найбільш чутливих і критичних етапах і стадіях у ранньому онтогенезі.

Критичними стадіями і етапами в ембріогенезі багатьох видів риб є наступні: дробління ікри, гастрюляція, хвостова почка, вилуплення, перехід передличинок на змішане живлення, а в постембріогенезі-етапи повного розсмоктування жовтка, початок формування лускатого покриву у мальків, перехід із прісних у солонуваті або солоні води у молоді прохідних і напівпрохідних риб тощо.

Слід зазначити, що смертність ембріонів за толерантних значень абіотичних чинників середовища рідко буває миттєвою. Як правило, загибель ембріонів під впливом абіотичних чинників проявляється як ефект їх післядії в результаті незворотніх функціональних і морфологічних порушень, які приводять до загибелі зародків в різний час після початку несприятливого впливу. Розвиток за неоптимальних умов водного середовища, особливо у так званій сублетальній підзоні, вимагає від організму такого напруження всіх механізмів стійкості і таких енергетичних витрат, які багато ембріонів і личинок не витримує. Негативний вплив абіотичних чинників, які виходять за межі оптимальних, може проявлятися як у явних (вадаха), так і в неявних (летальних і нелетальних) морфофункціональних порушеннях ембріогенезу і постембріогенезу.

Як вже вказувалось раніше, **реалізуючими** абіотичними чинниками у ранньому онтогенезі риб є толерантні і оптимальні величини таких фізико-хімічних чинників, як солоність і іонний склад води, температура, концентрація кисню і вуглекислого газу, концентрація водневих іонів, сірководню і аміаку, тиску. Солоність, температуру, вміст кисню, рН і освітленість води вважають імперативними, всі інші абіотичні чинники-факультативними.

Організм кожного виду риб риб, у тому числі і його окремих популяцій, адаптований до певного комплексу величин абіотичних чинників водного середовища; адекватної еволюційно визначеній нормі реакції, за яких забезпечується їх гомеостаз, а в ранньому онтогенезі і гомеорезис.

Діапазон толерантності організму до дії абіотичних чинників можна розширити за рахунок прихованих фізіолого-біохімічних механізмів (резерв норми реакції). Цей принцип лежить в основі аклімації особин і пластичності багатьох популяцій за зміни середовища їх перебування і прояву інших пристосувальних можливостей, які не вимагають зміни генотипів і генотипічної структури популяцій риб.

6.2 Вплив температури води на процеси життєдіяльності риб

Одним з основних абіотичних чинників водного середовища, який має суттєвий вплив на інтенсивність росту водних тварин та перебіг в їх організмі метаболічних процесів, є температура.

Температура води тіла риб близька до температури оточуючого середовища: вона перевищує її не більше, ніж на 0,5 - 1,0° С, за рахунок

виділення тепла в процесі обміну речовин. Тому зміна температури води має значний вплив на всі сторони життєдіяльності дорослих риб, які можуть витримувати вузькі (стенотермні води) або широкі (евритермні води) діапазони коливання температури. Риби тропічної і субтропічної кліматичних зон більш стенотермні, ніж риби помірних і високих широт, а морські форми більш стенотермні, ніж прісноводні.

Вплив температури на процеси розмноження риб

Як відомо, нерест прісноводних риб відбувається у весняно-літній або у осінній період, а окремих видів - взимку. Проте для настання процесу ікрометання необхідні певні видоспецифічні, так звані порогові температури води. Оптимальний температурний режим як для теплолюбивих, так і для холодолюбивих риб необхідний не лише для процесу їх нересту, а й на різних стадіях ембріонального та постембріонального розвитку і росту. Тобто якщо розмноження відбувається за певної температури води в різні сезони року, то і всі наступні процеси репродуктивного циклу повинні здійснюватись в суворо визначених температурних межах, які є найбільш оптимальними для перебігу всіх процесів онтогенезу особини даного виду. Крім того, у багатьох випадках зміни температури води виступають як сигнальний чинник, як натуральний подразник, який визначає початок нерестової міграції, нересту, зимівлі тощо. Терміни ікрометання веснянонерестуючих риб визначаються не лише їх пристосуванням до умов оточуючого середовища, а й готовністю самого організму до процесу розмноження. Співвідношення термінів нересту і температурного режиму протягом весняного паводку може бути використано в рибничих господарствах з метою прогнозування часу ікрометання риб за особливостями зміни і динаміки температур у переднерестовий період.

Досить цікавою є інформація щодо впливу температури води на процеси природного нересту риб. Спостереженнями дуюких дослідників встановлено, що на ділянках, де температура води була нижче або вище діапазону порогових температур для вобли (11,5 - 15,5°) і сазана (18 - 22°), нересту цих видів риб не відбувалось. Зниження температури води на нерестовищах перериває процес розмноження риб. У зв'язку з цим виявлені особливості розмноження сазана, які полягають у тому, що його нерест відбувається лише вдень, а вночі ікрометання, як правило, не спостерігається, оскільки температура води в нічний період на нерестовищах може знижуватись, виходячи за нижню оптимальну межу для цього виду риб.

Отже, температура води відіграє важливу роль для здійснення процесу розмноження риб, вона визначає поведінку плідників в період нересту, що забезпечує найбільш повне запліднення ікри, її розсіювання, прикріплення до нерестового субстрату та подальший ембріональний розвиток за певних екологічних умов, які характерні для фітофільної групи видів риб.

Тому для визначення порогової температури ікрометання необхідно вимірювати температуру у безпосередній близькості від місць ікрометання ікри плідниками.

Слід зазначити, що для кожного виду риб порогова температура для нересту має певний діапазон коливань і певну зону температурної адаптації. Тому для одного і того ж виду риб, який населяє водойми різних широт, порогова температура нересту буде дещо відрізнятись.

Температура води відіграє важливу роль не лише у визначенні термінів розмноження прісноводних видів розвитку статевих клітин, і зокрема, проходження інтенсивного трофоплазматичного росту ооцитів. Проте, звертає увагу те, що досягнення певних порогових температур для нересту у водоймі не завжди відразу ж приводить до процесу розмноження того чи іншого виду. Необхідним є деякий проміжок часу для дозрівання статевих клітин і переходу статевих залоз із IV в V стадію зрілості за оптимального температурного режиму. Тобто досягнення певних температур у водоймі, близьких до оптимальних для даного виду риб, стимулює і визрівання статевих клітин, і переднерестову поведінку плідників. Однак у деяких випадках за досягнення відповідних порогових температур нерест риб може дещо затримуватись із-за невідповідності їх до ікрометання. (Кошелєв Б.А., 1984). В роки з пониженою температурою води нерест риб може призупинятись і проходити наче б то двома етапами. У випадку, коли температура води досягла певного оптимуму для початку нересту і особини також повністю готові до виметування статевих продуктів, але існують якісь перепони щодо підходу до місць нересту, або за відсутності нерестового субстрату, тоді через деякий час починається масова резорбція ооцитів старшої генерації риб.

Температура води є сигнальним чинником і "посередником" між організмом плідників і комплексом екологічних чинників, які необхідні для подальшого розвитку ікри, молоді та перебігу всіх етапів онтогенезу. Доведено, що температурний діапазон для інкубації ікри різних видів риб неоднаковий, а оптимальні умови розвитку ембріонів лежать в межах температурної зони адаптації, за яких починається розмноження даного виду.

Всі процеси розвитку статевих клітин і особливо період трофоплазматичного росту ооцитів зв'язані з температурним режимом, який сприяє цілеспрямованій зміні обміну речовин і його зосередженню на перебізі нагромадження поживних речовин у статевих клітинах, які розвиваються. Лише за досягнення видоспецифічних порогових температур настає і відбувається процес ікрометання та подальший розвиток нащадків у специфічній для кожного виду риб температурній зоні адаптації.

Нерест риб відбувається в певних температурних межах, величина яких може дещо змінюватись, не виходячи за межі видової температурної зони адаптації. При цьому, зазвичай, види риб, які розмножуються ранньою весною і восени, мають більш обмежений діапазон температур, ніж види риб, нерест яких відбувається в літній період, а ікра виметується на рослинисті.

Значні коливання температури води і тривале зниження її у водоймі (нижче порогової для розмноження даного виду) не лише затримують терміни розмноження риб, але і приводять до перерв у процесі ікрометання, викликають у деяких видів риб масову резорбцію ооцитів старшої генерації,

що суттєво відбивається на швидкості відтворення, на врожайності окремих поколінь, а отже, і на величині та стабільності промислових уловів.

Одним з найбільш важливих умов отримання повноцінної ікри осетрових є температурний режим утримання самиць. Найбільш високий процент запліднення ікри після її осіменіння і найбільш низький її відхід в період інкубації спостерігається у тому випадку, якщо самки утримувались за оптимальних середніх температур 12 - 15° С протягом відносно короткого проміжку часу. У період визрівання самиць оптимальний діапазон середніх температур їх утримання може бути більш широким: 12 - 18° С. За більш тривалого витримання самиць запліднюваність ікри і життєздатність ембріонів різко знижується.

Низькі температури зворотньо, а високі - не зворотньо блокують оволяцію. Сублетальні і субоптимальні температури визрівання ооцитів викликають (в різній степені) три основних типи температурних вражень ооцитів: активацію, яка перешкоджає заплідненню, запліднення з наступним тератогенним розвитком, втрати здатності запліднюватись без активації.

6.3 Вплив температури води на розвиток ембріонів риб

Для пойкилотермних тварин сильними факторами регуляції процесів розвитку є абіотичні і в першу чергу температура. Вплив температурного чинника виражається не лише в зміні швидкості і тривалості ембріонально-личинкового розвитку, але і в зміні деяких морфофізіологічних показників зародків, що розвиваються.

Будь-який вид риб може жити і нормально розвиватись лише в певному діапазоні температур. Цей діапазон або зона для нормального розвитку риб неоднакові не лише для різних видів риб, але і для окремих екологічних форм, що населяють водойми різних кліматичних зон. При зміщенні до верхньої межі діапазону температур, нормальних для розвитку даного виду риб, закономірно виникають ті чи інші морфофізіологічні ознаки і формуються, так звані "теплові" і "холодові" форми.

Відношення риб на початку розвитку, ембріо- і ранньому постембріогенезі складається з двох взаємозв'язаних, але різних за характером і спрямованістю залежностей: **термолабільності** - зміні швидкості розвитку за зміни температури в межах оптимальної зони і **термостійкості** - реакції організму, який знаходиться на певній стадії розвитку, на зміни температури середовища в більш широкій, ніж оптимальна зона, амплітуді коливань, аж до летальної.

З підвищенням температури води від величин близьких до нуля, до величин межі оптимальної зони, яка відповідає нерестовим температурам, тривалість процесів розвитку ікри різко скорочується, тобто швидкість дробління прискорюється. За подальшого зростання температури води, яка відповідає оптимальним нерестовим температурам, відбувається уповільнення швидкості розвитку ембріонів, а за підвищення температури води, яка виходить за межі нерестового оптимуму до найбільш високих її

значень, тривалість процесу розвитку майже не змінюється і може навіть зростати.

Отже, в середній зоні оптимальних температур тривалість різних етапів розвитку за однакової зміни температури змінюється завжди пропорційно. Проте за межами оптимальної зони за низьких і високих субоптимальних температур пропорційність співвідношень морфологічного розвитку порушується, оскільки зародок в різні періоди по-різному реагує на відхилення оптимальних температурних умов. За високих субоптимальних температур спостерігаються аномалії дробління, за низьких субоптимальних - порушення пропорційності у часових відношеннях тривалості послідовності фаз мітотичного циклу в період синхронних дроблінь. Десинхронізація розвитку в зоні субоптимальних температур проявляється не лише в період дробління, а і у всі наступні стадії розвитку. У випадку суттєвої десинхронізації в області субоптимальних температур розвиток відбувається аномально, виникають потвори риб, загибель яких неминуча. Сублетальні температури приводять до теплової денатурації білкових молекул, пригнічують біосинтез білка за транскрипції і трансляції, репресуючи окремі гени і інгібуючи окремі ферменти, які приймають участь у цьому процесі.

Незважаючи на відсутність у ікри, що розвивається особливо у ранньому ембріогенезі, яких-небудь сформованих органів терморегуляції, ікра ікромечущих риб може розвиватись не лише у сприятливому, але і у більш широкому діапазоні температур: від невисоких негативних до відносно високих плюсових.

Встановлення закономірностей обмінних процесів у ікринці риб, що розвивається, має важливе значення для розуміння механізмів адаптації до змін умов оточуючого середовища і формування внутрішньовидової різноякісності особин і популяцій у різних ділянках ареалу.

З іншого боку, знання особливостей впливу чинників середовища (перш за все температури) на закономірності ембріонально-личинкового розвитку риб є підґрунтям для вдосконалення біотехніки штучного розведення господарсько-цінних видів риб, а також для розроблення методів управління раннім онтогенезом (спрямованого впливу на процеси розвитку) з метою використання потенційних можливостей організму, які не повністю реалізуються у природних умовах, але мають певний інтерес з точки зору практики.

Проте, незважаючи на багаточисельні дослідження, до цього часу не створено достатньо повної картини, яка відображує закономірності росту зародка, динаміку обмінних процесів і ефективність використання запасних речовин жовтка в період ембріонального розвитку риб як у "нормі", так і за різних значень зовнішніх чинників, і в першу чергу температури.

До цього часу ці дослідження ведуться традиційними методами: вимірюється довжина, маса зародків, маса жовтка або площ їх проєкцій. Але це умовні оцінки. Найбільші труднощі пов'язані з визначенням розмірів зародка на перших етапах ембріогенезу, особливо по відношенню до дрібної ікри.

Проте існує і інший підхід щодо характеристики росту зародка як динаміку нагромадження в його тканинах білка - основного структурного елемента клітин зародка. За визначенням Ф. Р. Хейса ріст зародка - це перш за все утворення і нагромадження в його тканинах білка, яке лежить в основі збільшення його вагових і лінійних параметрів. Отже, масштаби нагромадження білків в організмі повинні слугувати найбільш об'єктивною характеристикою росту.

Експериментальне вивчення особливостей росту білкової маси тіла зародків показало, що характер росту у різних видів костистих риб, які відносяться до різних екологічних груп, мають різну будову яйця і різну специфіку ембріонально-личинкового розвитку, в принципі подібний. За зміни температурних умов розвитку характер кривих білкового росту зародків закономірно змінюється, причому спрямованість цих змін однакова у всіх видів.

Ріст білкової маси зародків на перших етапах ембріогенезу за всіх температур мінімальний, що пояснюється низьким рівнем білкового синтезу в бластодермі. Помітне зростання білкової маси реєструється у деяких (тріски) видів риб з етапу гастрюляції, а у лососей дещо пізніше (з етапу органогенезу). З підвищенням температури величина добового приросту суттєво зростала. Однак, за підвищених температур розвитку відбувається уповільнення росту, що може бути обумовлено, очевидно, недостатнім розвитком транспортних зв'язків в системі жовток - зародок, що за високих температур розвитку приводить до прогресуючого дефіциту запасних речовин і кисню, з одного боку і більш швидкого нагромадження продуктів обміну в клітинах зародка, з другого.

У подальшому швидкість білкового росту зростає за всіх температурних варіантів. Причому, чим вища температура розвитку, тим вище швидкість білкового росту протягом доби. Однак величина білкової маси тіла зародків в момент виходу із оболонки у всіх видів риб з підвищенням температури зменшується.

За підвищення температури тривалість розвитку скорочується значно сильніше, ніж зростає швидкість білкового росту. Саме така непропорційна зміна швидкостей двох процесів: швидкість росту зародка і скорочення тривалості розвитку, очевидно є основною причиною зменшення кінцевих розмірів зародків в момент виходу із оболонки за більш високих температур розвитку, тобто за підвищення температури в межах діапазону значень даного чинника, за яких можливий "нормальний" розвиток виду, спостерігається закономірне зменшення маси зародків при вилупленні. Порушення цієї залежності розглядається як вихід за межі верхньої або нижньої величини температурного діапазону з нормальним перебігом фізіологічних процесів організму, що розвивається.

У процесі розвитку під оболонкою ріст зародка і інші процеси його життєдіяльності здійснюються виключно за рахунок використання запасних речовин жовтка, основним компонентом якого є білкові речовини. Однак, на відміну від криволінійного характеру росту тіла зародка, швидкість якого по

мірі розвитку змінюється, процес резорбції білкових речовин у жовтку відбувається з постійною швидкістю, тобто має вигляд прямолінійної залежності.

Так же як і швидкість росту, швидкість резорбції запасних білкових речовин жовтка зростає з підвищенням температури розвитку. Цей характер резорбції білкових речовин жовтка добре погоджується з активністю протеолітичних ферментів, які здійснюють розщеплення білкових молекул жовтка. Виявилось, що рівень активності кислих протеаз у цілій ікринці залишається практично незмінним протягом розвитку зародку під оболонкою. Однак з підвищенням температури розвитку рівень протеолітичної активності зростає, відповідно зростає і швидкість резорбції жовтка.

Незважаючи на те, що з підвищенням температури розвитку швидкість резорбції білка в жовтку зростає, загальна кількість білка, резорбованого за період розвитку під оболонкою, навпаки, зменшується. Тобто величина залишкового білка в жовтку на подібних стадіях розвитку знаходиться у прямій залежності від температури.

З підвищенням температури води від величин, близьких до нуля, до величин межі оптимальної зони, яка відповідає нерестовим температурам, тривалість процесів розвитку ікри різко скорочується, тобто швидкість дробління прискорюється. За подальшого зростання температури води, яка відповідає оптимальним нерестовим температурам, відбувається уповільнення швидкості розвитку ембріонів, а за підвищення температури води, яка виходить за межі нерестового оптимуму до найбільш високих її значень, тривалість процесу розвитку майже не змінюється і може навіть зростати.

Отже, в середній зоні оптимальних температур тривалість різних етапів розвитку за однакової зміни температури змінюється завжди пропорційно. Проте за межами оптимальної зони за низьких і високих субоптимальних температур пропорційність співвідношень морфологічного розвитку порушується, оскільки зародок в різні періоди по-різному реагує на відхилення оптимальних температурних умов. За високих субоптимальних температур спостерігаються аномалії дробління, за низьких субоптимальних - порушення пропорційності у часових відношеннях тривалості послідовності фаз мітотичного циклу в період синхронних дроблінь. Десинхронізація розвитку в зоні субоптимальних температур проявляється не лише в період дробління, а і у всі наступні стадії розвитку. У випадку суттєвої десинхронізації в області субоптимальних температур розвиток відбувається аномально, виникають потвори риб, загибель яких неминуча. Сублетальні температури приводять до теплової денатурації білкових молекул, пригнічують біосинтез білка за транскрипції і трансляції, репресуючи окремі гени і інгібуючи окремі ферменти, які приймають участь у цьому процесі.

Незважаючи на відсутність у ікри, що розвивається, особливо у ранньому ембріогенезі, яких-небудь сформованих органів терморегуляції, ікра ікромечущих риб може розвиватись не лише у сприятливому, але і у

більш широкому діапазоні температур: від невисоких негативних до відносно високих плюсових.

Не менший вплив має температура на формування розмірів передличинок і мальків. У передличинок білого амура протягом перших 2 -3 -х днів після викльову лінійний ріст за різних температур витримування відрізняється мало. У подальшому, з переходом на зовнішнє живлення, спостерігається різке розходження у розмірах: за більш низької температури лінійні розміри личинок білого амура при переході з одного етапу на другий вище, ніж до високої, тобто висока температура має відносно сильніший вплив на диференціювання, ніж на ріст личинок.

Існує точка зору стосовно того, що розміри ембріонів і личинок риб зменшуються з підвищенням температури.

Коропові

Ставовий лускатий короп на ранніх стадіях постембріонального розвитку досить стійко переносить підвищення температури води до 36° С. З підвищенням температури води процент загибелі личинок залежить від їх віку і стадії розвитку, за 38,8° С передличинки гинуть повністю, а личинки на етапах В-Д- майже повністю (від 46 до 84 %). На етапах Е, F, за довжини мальків 18 - 24 мм їх загибель при 5-годинному впливу цієї ж температури становить не більше 4 - 5 %. В діапазоні сприятливих температур від 16 до 30° С ріст і розвиток личинок коропа залежить від їх конкретних величин: за температури 30° С вони протікають значно швидше, ніж при 16 - 20° С. При переході від одного етапу до другого довжина личинок, вирощуваних за більш високих температур, завжди менше, ніж у вирощуваних за більш низьких температур. Тобто під впливом високої температури ріст личинок прискорюється в меншій степені, ніж морфогенез. За високої сприятливої температури (34° С) коефіцієнти оплати корму, показники вгодованості і вмісту жиру у мальків коропа масою від 0,25 до 2 г максимальна у порівнянні з мальками, вирощеними за інших температур. Інтервал температур, в межах якого мальки і старша молодь коропа найбільш ефективно використовує корм і добре ростуть, лежить в зоні температурного оптимуму.

Личинки і мальки коропа можуть переносити короточасне значне зниження температури: до 0° С передличинки з нерозсмоктавшимся жовтковим мішком і мальки з повністю розвиненим покривом луски, до 2 - 4° С мальки в період до закладення луски на тілі, до 6 - 7° С личинки на стадії диференціації променів у непарних плавцях. За різкого або тривалого впливу температури 8 - 16° С у 3 - 4 денних передличинок коропа спочатку виникає холодний шок і більша частина їх опускається на дно. Через деякий час частина передличинок з дна піднімається, частина гине на дні через забруднення мулом зябкових пелюстків. Переведення в оптимальну температуру супроводжується загибеллю деякої кількості передличинок, які піддавались впливу низької температури.

У білого амура передличинки стійкі до понижених (13 - 17° С) і підвищених (34 - 36° С), їх розвиток і ріст дещо пригнічені. Личинки білого

амура можуть вижити в температурному діапазоні від 0 до 43° С. Їх виживаємість найбільш висока в діапазоні температур 24 - 32° С. З підвищенням температури в цьому діапазоні прискорюється їх ріст і розвиток. За температур нижче 20° С і вище 36° С різко зростає смертність личинок відповідно 44 - 56,4 і 52,4 - 60,6 % у порівнянні з контролем (з 5,4 до 26%).

Для севрюги, деяких лососей, сига, щуки показано, що довжина тіла зародків при вилупленні зменшується з підвищенням температури інкубування.

Отже, змінюючи температурний режим інкубування ікри шляхом наближення його до оптимальних величин, можна регулювати ефективність використання запасних речовин, які знаходяться у жовтку, на ріст білкової маси ембріону та на енергетичні потреби у його розвитку.

6.4 Вплив температури води на активність сперматозоїдів риб

Зазвичай максимальна швидкість руху і середня величина прискорення сперматозоїдів з підвищенням температури водного середовища зростають. За оптимального діапазону температур зміна максимальної швидкості руху спермій в залежності від температури носить лінійний характер. Однак вище меж оптимальної температури супроводжується зниженням максимальної швидкості сперматозоїдів. Скорочення тривалості і поступального руху сперматозоїдів за одночасного зростання їх максимальної швидкості з ростом температури середовища до певної критичної межі пояснюється тим, що підвищення температури у певному інтервалі викликає прискорення біохімічних реакцій, які визначають рухливу активність сперматозоїдів і більш інтенсивні витрати обмежених запасів спермій. Запліднююча здатність сперматозоїдів в цьому інтервалі температур висока і достатньо стабільна, однак вище межі температурного оптимуму вона різко знижується. Зниження максимальної швидкості сперматозоїдів за одночасного скорочення тривалості їх руху пояснюється не лише витратами запасу енергоресурсів сперматозоїдів, але головним чином порушенням структурної і функціональної цілісності апарата руху сперматозоїдів, включаючи денатурацію ферментів. Рівень терморезистентності сперматозоїдів риб має видову специфічність і добре погоджується з особливостями екології плідників: чим вище середн оптимальні температури води на природних нерестовищах певних видів риб, тим вище їх теплостійкість.

В прямій залежності від температури знаходиться рівень метаболізму і збереження структурно-функціональної цілісності і запліднюючої здатності не лише активованих, але і неактивованих сперматозоїдів.

6.5 Вплив чинників водного середовища на обмін речовин в організмі гідробіонтів

6.5.1 Форми обміну речовин

В організмі риби процеси асиміляції і дисиміляції відбуваються неоднаково в різні періоди життя. В період нерестових міграцій, коли риба виключає своє живлення повністю, і в той же час здійснює значні

пересування проти течії, обмін речовин змінюється в бік дисиміляційних процесів. Такий же зсув в обміні спостерігається за будь-якої великої м'язевої роботи риби. Обмін речовин у риби, яка здійснює значну м'язеву 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 (перш за все) жиру.

В експериментальних умовах і у деяких випадках у природному середовищі риба може знаходитись у спокої, тобто вона не лише не здійснює зовнішньої роботи (руху) але і робота кишківника послаблена в значній степені (слабке голодування). У такому положенні 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 у загальному обміні змінюється не лише з віком риби, але і в залежності від чинників зовнішнього середовища. Всі форми обміну тісно пов'язані між собою і теоретично всі 3 форми обміну завжди здійснюються в організмі риби, але з кількісного і якісного боку вони зовсім різні. З рибогосподарської точки зору увесь 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 отримується найбільш повне 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 корму різна для різних вікових груп і залежить від якості корму і умов середовища.

1. Із зростанням температури (від 10 до 20° C) підтримуючий обмін зростає приблизно в три рази.
2. Існує прямий зв'язок між віком риби і величиною підтримуючого обміну. Молоді особини (мальки) мають більш високий 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. Біля 30% йде на внутрішню роботу (робота серця, зябрового апарату, залоз тощо).

6.5.2 Загальна характеристика перебігу метаболічних процесів в організмі риб за умов зміни температури водного середовища

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. 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 критичних 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 і на життєзабезпечення витрачаються енергорезерви, без їх доповнення ззовні.

Відомо, що температура води є одним з основних чинників водного середовища, яка визначає харчові потреби, а також приймає участь в регуляції інтенсивності і спрямованості метаболічних процесів риб та інших пойкилотермних тварин.

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. Коли температура води зростає в арифметичній прогресії, швидкість розвитку і викльову ікри збільшується в логарифмічній прогресії.

З підвищенням температури прискорюється ембріональний розвиток, а у живородячих риб скорочується період виношування ембріонів.

Інтенсивність перетравлювання їжі майже втричі вище у риб в літній період, ніж в зимовий, а секреція шлунку зростає з підвищенням температури води. 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 їжі, яка споживалась рибами у менших кількостях, за підвищеної температури води, у більшій мірі використовується не на ріст, а на функціональний обмін.

Підвищення температури води, що виходить за межі оптимуму, приводить до нераціональної витрати корму без зростання швидкості росту, а також до підвищення процесів жиронакопичення, 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 райдужної форелі температурний 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. В залежності 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 приводити до скорочення їх життєвого циклу порівняно з холодолюбивими рибами.

6.5.3 Вплив температури водного середовища на показники різних форм обміну речовин у риб

Відомо, що температура води визначає, регулює і контролює харчові потреби і швидкості метаболічних процесів риб та інших пойкилотермних тварин.

На багатьох видах риб показано, що з підвищенням температури водного середовища в певних межах зростає інтенсивність споживання їжі і швидкість росту. На прикладі лососевих встановлено, що за температури води вище 19 - 20° С споживання корму рибами різко знижується. Так, за необмеженої годівлі таке явище було відмічене у молоді гольця, у якої з підвищенням температури за межі оптимуму зареєстроване різке уповільнення росту. При цьому корм, який споживався рибою в менших кількостях за підвищеної температури, у більшій мірі використовується не на ріст, а на функціональний обмін.

Слід зазначити, що для холодноводних риб характерний більш вузький інтервал температурного оптимуму, порівняно з тепловодними. Так, зокрема,

молоді райдужної форелі температурний інтервал коливається в межах від 12 до 20° С (у деяких випадках до 22° С), а у більш холодноводного сига - в межах від 10 до 16° С. В залежності від умов оточуючого середовища ця межа може зміщуватись навіть у одного і того ж виду.

Значна увага приділяється біохімічним змінам в організмі риб, які розвивались в різних температурних умовах. Зокрема, встановлено, що за низьких зимових температур води вміст триацилгліцеринів у цьголіток коропа знижується, а кількість фосфоліпідів зростає. У річняків, які добре перезимували, виявлено збільшення вмісту докозагексаєнової кислоти порівняно з ослабленими рибами.

Незважаючи на значний фактичний матеріал щодо впливу температури води на різні процеси метаболізму у різних видів риб з встановленням деяких механізмів температурної адаптації до останнього часу дослідженням змін кількісних співвідношень елементів обміну речовин за різних температурних умов приділялось дуже мало уваги. Між тим кількісні співвідношення величин різних процесів метаболізму мають велике як теоретичне, так і практичне значення. Ці показники можуть бути застосовані в якості біотестів, і за змінами їх величин можна судити про інтенсивність та спрямованість метаболічних процесів в організмі за умов впливу на нього температурного чинника.

Підвищення температури води стимулює інтенсивність використання енергії асимільованої їжі на пластичний обмін (ріст) різних видів риб. Проте збільшення температури води, які виходять за межі оптимальних, супроводжується пригніченням росту риб і зниження пластичного коефіцієнту. Однак, слід зазначити, що його зниження за зростання температури води відбувається більш повільно, ніж на відрізьку до оптимуму. Це може бути обумовлено достатньо різними інтервалами сприятливих температури риб.

Загальний характер змін коефіцієнту асиміляції (А/с) і пластичного коефіцієнту (Р/А) з підвищенням температури до певної межі може свідчити про її стимулюючий вплив на асиміляцію енергії і речовини їжі на використання її на пластичний обмін. У зоні сприятливих температур кормові ресурси використовуються рибами більш ефективно, що відображується на суттєвому зростанні росту риб. При відхиленні температури води в обидва боки від оптимуму відносні показники використання асимільованої енергії їжі на функціональний обмін зростають, а на пластичний відповідно знижується. Таке явище може бути наслідком високої збалансованості фізіолого-біохімічних процесів в організмі риб в зоні оптимального теплового режиму. На виробництво кожної одиниці продукції в цьому діапазоні температури витрачається мінімальна кількість енергії. Зміни показників відношення пластичного обміну до асиміляції їжі (Р/А) та співвідношення функціонального обміну до асимільованої їжі (R|A) за оптимальних температурних умов здійснюється на основі високої асиміляції речовини та енергії свідчить про те, що температурні умови розвитку організмів риб не лише забезпечують, але й регулюють високу ступінь

збалансованості харчових потреб, функціонального і пластичного обміну. За оптимальних теплових умов розвитку риби на максимальному рівні забезпечують харчові потреби і швидкість пластичного обміну за мінімальних функціональних витратах.

Важливими оціночними показниками, які характеризують можливий вплив абіотичних чинників водного середовища на стан іхтіофауни, можуть бути кількісні показники різних процесів обміну речовин у риб, а також співвідношення їх абсолютних величин. Зокрема, такими показниками можуть бути кількісні значення процесів трансформації речовини і енергії їжі в риб і в їх співвідношення. Важливе значення в цьому аспекті має встановлення закономірностей зміни кількісних співвідношень між споживанням і асиміляцією енергії їжі, показниками її використання на пластичний і функціональний, пластичний і генеративний, функціональний і активний обмін. У цьому комплексі показників перше місце, очевидно, займають харчові потреби риб і їх кількісні співвідношення з асимільованими поживними речовинами, пластичним і енергетичним обміном і їх елементами. При цьому необхідно враховувати, що значна частина пластичного обміну за звичай представлена генеративним обміном з відторгненими при житті статевими продуктами. У функціональному обміні значну частку займає активний обмін, який забезпечує рух риби. Крім того, в процесі розвитку організмів частина речовини і енергії пластичного обміну може використовуватись на здійснення їх функціональної діяльності (зимівля, голодування тощо).

З фізіології відомо, що поживні речовини, які надійшли з їжею до організму риб, під дією різних ферментних систем трансформуються у шлунково - кишково кишковому тракті. Основна частина (біля 80 %) трансформованої їжі асимілюється через стінки кишечника і транспортується до органів, тканин і клітин для формування їх структури і функціональної діяльності. Значно менша частина (20 %) виводиться із організму і вигляді фекалій. Асимільовані речовина і енергія використовуються в організмі як на пластичний, так і на функціональний обмін. На окремих етапах розвитку риб величина пластичного обміну може досягати 50 % асимільованої їжі, а за несприятливих умов (наприклад за голодування) мати негативне значення. У свою чергу величина функціонального обміну по відношенню до асимільованої їжі може бути 95 %, а за несприятливих умов за рахунок пластичних речовин навіть перевищувати цей показник.

Слід зазначити, що величини будь-якої складової процесу обміну речовин можуть взаємно змінюватись шляхом перерозподілу речовини (енергії) асимільованої частини їжі в залежності від віку, статі, фізіологічного стану організмів, а також від якості і кількості спожитої їжі і особливо від зміни умов розвитку риб (температура, концентрація кисню у воді, забруднення водою тощо).

Для кількісної оцінки різних процесів трансформації спожитої їжі і її використання на пластичний обмін розраховуються коефіцієнти P/C і P/A , на функціональний обмін - R/C і R/A , на генеративний обмін – G/C і G/A , на

стандартний обмін – R_s/C і R_s/A , на ріст маси тіла- P_i/C і P_i/A , на створення резервних речовин P_r/C і P_r/A , на активний обмін- R_a/C і R_a/A і на здійснення функцій перетравлення - R_d/C і R_d/A , де

C - енергія речовини

A - асимільована частина енергії (речовини) спожитої їжі.

Крім того, можуть бути визначені кількісні співвідношення між абсолютними показниками нагромадження маси тіла і загальним рівнем пластичного обміну P_1/P , функціональним і активним обміном R_a/R , між пластичним і функціональним обміном P_a/R .

Температура має найбільш значний вплив на обмін речовин у риб. При зниженні температури відбувається значне зменшення пластичного обміну, в результаті чого зростає кормовий коефіцієнт.

Основний і енергетичний обміни також знижуються. Але зниження їх відбувається з меншою інтенсивністю, ніж зменшення пластичного обміну.

Порівнюючи основний обмін і енергетичний, можна констатувати, що основний обмін-найбільш стійкий, менше піддається впливу температури води, ніж енергетичний і пластичний обміни. На ступінь зменшення пластичного обміну при зниженні температури впливає якість корму. Зі зміною температури відбуваються глибокі зміни в білковому обміні.

Температура води мало впливає на травну систему у відношенні засвоєння білків, але має сильний вплив на біологічну спрямованість використання засвоєних з їжі білків. Зі зниженням температури зростає відносна частка засвоєного білка, який використовується на різні життєві потреби, але не на приріст. Наприклад, у нормі риби (короп) витрачають 31,3 % засвоєного азоту на приріст, а із зниженням температури - 7,4 % на приріст і 92,6 % на життєві витрати. Підвищення або зниження температури не просто підвищує або знижує газообмін у риб, а порушує злагодженість процесів обміну і співвідношення між окремими ланцюгами обміну речовин, що може за певних умов привести до загибелі.

В залежності від температури водного середовища суттєво змінюються показники асиміляції енергії їжі і показники її використання на пластичний і функціональний обмін. Так, з підвищенням температури води з 3 - х до 11 - 15° С у личинок прісноводного лосося, райдужної і севанської форелі коефіцієнт A/C (відношення асимільованої їжі до загальної величини її споживання) зростає. За подальшого підвищення температури води коефіцієнт A/C починає знижуватись. Це свідчить про те, що з підвищенням температури води до певного інтервалу молоді лососевим властиве посилення ефективності використання їжі за рахунок збільшення її асиміляції. Як правило максимальні значення коефіцієнта A/C можуть вказувати на оптимальність температурних умов для росту і розвитку молоді тих чи інших видів риб, а відхилення температури води до $\pm 10 - 15$ % - може свідчити про її сприятливість.

У різних видів риб відношення асимільованої їжі до загальної величини її споживання (A/C) в залежності від температури води змінюється неоднаково. У більш холододлюбивих осінньо-нерестуючих риб (лосося та ін)

криві зсунені в ліву частину температурного інтервалу максимум сприятливих температур для їх личинок знаходяться в межах 11 - 13° С.

У більш теплолюбивих весняно-нерестуючих видів риб (райдужна форель та деякі інші) як самі криві, так і інтервал сприятливих температур зсувається в право (13 - 15° С). Слід зазначити, що такі зміни сприятливого інтервалу температур у різних видів риб повинні бути генетично закріпленими.

Поряд з видовою специфічністю пристосування риб до різних температурних змін достатньо чітко виявлені аналогічні зміни і у віковому аспекті. Так, у личинок лососевих інтервал сприятливих температур, який проявляється в максимальному зростанні коефіцієнту А/С, зсунений дещо вліво, а у мальків, навпаки – вправо. Це очевидно, означає, що інтервал адаптаційних можливостей до температури води у личинок більш вузький, ніж у мальків. Таке явище може бути обумовлене різною ступінню розвитку механізмів енергозабезпечення аклімації риб до температури, зокрема інтенсивності так званого тироїдного механізму. За цих умов, крім того, певну роль може відігравати співвідношення гліколізо-окислювальних процесів. Як відомо, інтенсивність споживання кисню (окислювальні процеси) зростають з підвищенням температури води до певної межі.

Підвищення температури води стимулює інтенсивність використання асимільованої їжі на пластичний обмін (ріст) різних видів риб. У ембріонів лососевих риб крива Р/А різко зростає в інтервалі температур від 0,2 до 2,5 - 8,5° С (в залежності від виду риб). Подальше підвищення температури води пригнічує ріст ембріонів, а коефіцієнт Р/А знижується, (де Р - пластичний обмін, А - асимільована їжа).

Для личинок пік кривої припадає на температурний інтервал 12 - 16° С. Приблизно в цьому ж інтервалі знаходяться максимальні значення коефіцієнта А/С (асиміляція енергії їжі).

При відхиленні температури від оптимальних значень знижується відносно використання речовини і енергії їжі на пластичний обмін і їх збільшення на функціональний обмін. Таке явище може бути лише наслідком найбільш високої збалансованості фізіолого-біохімічних процесів в організмі риб за оптимального температурного режиму. На виробництво кожної одиниці продукції в цьому діапазоні температури необхідна мінімальна кількість енергії функціонального обміну.

Слід зазначити, що зміни показників Р/А і R/А за оптимальних умов відбуваються на основі високої асиміляції речовини і енергії їжі, а це значить, що температурні умови розвитку організмів риб не лише забезпечують, а і регулюють високу ступінь збалансованості харчових потреб, функціонального і пластичного обміну. За оптимальних температурних умов розвитку організм риб на максимальному рівні забезпечує харчові потреби і швидкість пластичного обміну за мінімальних функціональних витрат.

Ці закономірності дають можливість з впевненістю судити про використання досить чутливих кількісних співвідношень різних процесів

метаболізму (A/C, P/A і R/A) в якості біотестів якості водного середовища. З іншого боку, можна управляти процесами обміну речовин у риби шляхом регулювання температурного режиму їх розвитку. Оптимальна якість природних вод може бути оцінена максимальними значеннями коефіцієнтів A/C і R/A і мінімальними величинами P/A. При відхиленні цих показників від оптимуму до $\pm 10 - 15 \%$ водне середовище з точки зору температурного режиму для риби може вважатись сприятливим. Між тим, з урахуванням відхилень A/C, P/A і R/A від оптимальних значень з'являється можливість кількісно оцінити ступінь порушення якості води.

Таким чином, щоб швидше виростити рибу за найбільш раціонального використання їжі, необхідно створити такі температурні умови, за яких найбільша частина засвоєних білків йде на пластичний обмін.

Встановлені закономірності дають можливість з впевненістю зробити висновок щодо використання досить чутливих кількісних співвідношень різних процесів метаболізму (A/C, P/A і R/A) в якості біотестів якості води водойм рибогосподарського призначення. З іншого боку це створює можливість управління процесами обміну речовин у риби шляхом регулювання температурного режиму.

6.5.4 Вплив температури водного середовища на обмін білків, ліпідів і вуглеводів

Як відомо, носіями потенційної енергії у риби є вуглеводи, жири, білки та інші хімічні сполуки, за перетворення яких вивільнюється енергія і трансформується в АТФ і тепло. Однак за екстремальних умов механізми енергозабезпечення адаптивних процесів в організмі в значній мірі перебудовуються. У процесі аклімації риби 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 риби. 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 холодого стресу (різке зниження температури до 6 - 8° С) підвищувався рівень глікогену в м'язах.

При зменшенні глікогену в тканинах риби його поповнення в зимовий період здійснюється за рахунок глюконеогенезу вихідних субстратів (амвінокислоти лактози).

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 аклімації райдужної форелі здійснюється шляхом залучення процесів гліколізу, в результаті якого глюкоза використовується не на синтез АТФ, а перетворюється гексозомонофосфатним шляхом, який запасає енергію у вигляді триацилгліцеридів. Відмічені розходження в шляхах обміну речовин за низькотемпературної аклімації у представника тепловодних (коропа) і холодноводних (форель) риб можуть бути зв'язані з видовими особливостями перебігу метаболічних процесів в їх організмі (Романенко В.Д., Арсан О.М., Соломатина В.Д., 1981).

Як вже зазначалось вище, за температурної аклімації у значній мірі змінюється активність ферментів циклу трикарбонових 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) відчувається 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, менше, 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 більше, 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.

Між тим 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 головним чином 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 більше, ніж у риб, яких утримували за температури 15° С. Аналогічні зміни спостерігались і у м'язевій тканині.

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

Ця закономірність встановлення і в натурних дослідженнях за вирощування риб (коропа) у різнотемпературних умовах. Виявлено, що в діапазоні температур 23 - 28° С в залозистих і м'язевих 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 більш, ніж вдвічі перевищувала показники, які були характерними для коропів того ж віку, але вирощуваних у природних, більш холодних ставках.

Температура води викликає 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 у 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 перебізі окремих ланцюгів репродуктивного циклу.

6.5.5 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 визначення виживання за різних температур інкубування. Зону температур, в якій виживаємість зародків максимальна, 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 вище, ніж в зоні оптимальних температур. Однак за цих умов будуть більш високі енерготрати на забезпечення процесу розвитку, що може викликати несприятливий вплив на

перебіг періоду ембріогенезу і в кінцевому рахунку на виживаємість зародків.

Отже по мірі 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.

Завдання для самоперевірки

1. Як впливає температура води на процеси розмноження риб?
2. Як впливає температура води на тривалість процесів розвитку ембріонів?
3. Як впливає температура води на формування розмірів передличинок і мальків риб?
4. Як впливає температура води на активність сперматозоїдів риб?
5. Які основні форми обміну речовин в організмі гідробіонтів?
6. Що називається енергетичним обміном?
7. Що називається пластичним обміном?
8. Що таке основний обмін?
9. Що таке генеративний обмін?
10. Що таке загальний обмін?
11. Що таке функціональний обмін?
12. Як впливає температура води на загальний перебіг обміну речовин у риб?
13. Як впливає температура води на інтенсивність споживання їжі та ріст риб?
14. Як впливають температури, які виходять за межі оптимуму, на ріст і функціональний обмін речовин?
15. Який інтервал температурного оптимуму риб теплокровних і холонокровних риб?
16. Як впливає підвищення температури води в зоні оптимуму на використання рибою їжі, її ріст і пластичний обмін?
17. Як впливають низькі температури води на пластичний обмін риб та кормовий коефіцієнт?
18. Як впливають низькі температури на різні форми обміну речовин риб?
19. Як впливає температура води на травну систему риб та процеси засвоєння білка і їх ріст?
20. Як впливає зміна температури води на обмін білка?
21. Як впливає температура води на обмін ліпідів?
22. Як впливає температура води на обмін вуглеводів у риб?
23. Як впливає зміна температури води на активність ферментів?
24. Як впливає температура води на енергетичний обмін у риб?
25. Які особливості механізмів риб до низьких і високих температур води?
26. Які зміни відбуваються в обміні речовин за адаптації риб до низьких температур?

27. У чому полягає суть зміни ненасиченості ліпідних компонентів мембран за дії на організм низьких температур?
28. Які процеси відбуваються в організмі риб в зоні нижніх температур?
29. Які процеси відбуваються в організмі риб за дії на них надвисоких температур?
30. Які ферменти приймають участь у процесах аклімації до низьких температур?

6.6 Значення розчиненого у воді кисню для забезпечення метаболічних процесів в організмі риб на різних етапах їх розвитку та росту

6.6.1 Процеси дихання риб на різних стадіях ембріонального і постембріонального розвитку

У риб консументів різних трофічних рівнів - дихання необхідне для розщеплення накопичених в періоди нагулу енергоємких високомолекулярних речовин (білки, жири, вуглеводи) з вивільненням енергії хімічних зв'язків, яка потім використовується в метаболічному кругообізі для підтримання життєвих функцій і для синтезу нових речовин, у тому числі і для генеративного обміну. Повне розщеплення енергоречовин з виділенням максимальної кількості енергії можливе лише за наявності кисню, біохімічне значення якого полягає у тому, щоб акцептувати електрони, які переносяться по дихальному ланцюгу мітохондрій з утворенням молекул аденозинтрифосфорної кислоти - універсальних донорів енергії, запасеної в макроергічних фосфатних зв'язках.

У деякі періоди розвитку риб одним із основних джерел енергозабезпечення є анаеробне вуглеводів (гліколіз), яке приводить до утворення молекул АТФ на рівні субстратного фосфорилування з депонуванням відносно меншої кількості енергії. У риб гліколіз має місце всього в зрілих статевих клітинах і у ембріонів, тобто на самому початку становлення нових організмів.

Аеробний тип біологічного окислення має сперма риб. Це пояснюється тим, що у риб – тварин з переважно зовнішнім способом запліднення яєць – самці виділяють сперму безпосередньо у добре насичену киснем воду. Умови середовища наче визначають аеробний тип процесів енергообміну у спермі риб по аналогії із сперматозоїдами нижчих тварин. По-друге, зовнішній спосіб запліднення риб, особливо в умовах швидкої течії, диктує здатність спермій швидко пересуватись, щоб забезпечити нормальне запліднення ікри. Крім того, високий динамізм процесу нересту у риб вимагає великих і швидких витрат енергії. Це може бути забезпечено лише завдяки диханню, тобто аеробному окисленню енергоджерел, які є у сперматозоїдів.

Кисень необхідний ооцитам в процесі їх формування і є бажаним яйцеклітинам після визрівання, але завдяки гліколізу зріла ікринка в періоди визрівання, овуляції і запліднення відносно короткий час може обійтись без кисню. Запліднення стимулює структурно-функціональні зміни, які забезпечують початкові етапи зародкового розвитку і більш пізні етапи ембріонального морфогенезу. Морфогенетичні процеси, які полягають у посиленому рості і диференціації зародкових органів і тканин, вимагають енергозабезпечення, і оскільки найбільш ефективним шляхом енергообміну у водному середовищі, де відбувається розвиток риб, є споживання розчиненого кисню, дихання являє собою для ікри, яка розвивається, значення основного джерела енергії. По мірі розвитку зародків все більші маси інертних структурних і енергоємких речовин, запасених у жовтковому мішку, залучаються в інтенсивний метаболізм в процесі морфогенезу, для

забезпечення якого необхідна велика кількість енергії. Тому в період від запліднення до закінчення ембріонального розвитку у риб та інших видів водних тварин спостерігається неухильне підвищення абсолютної кількості спожитого кисню. Однак загальне підвищення рівня споживання кисню заплідненою ікрою у водних тварин відбувається нерівномірно. Запліднення не стимулює дихання, а регулює його, вивільнює речовини-інгібітори, вирівнює його інтенсивність з інтенсивністю дихання диплоїдних ооцитів соматичних клітин.

Поряд з диханням важливу роль у метаболізмі ікри, що розвивається, продовжує відігравати гліколіз, особливо у ранньому онтогенезі, тобто споживання нагромадженого в оогенезі глікогену на потреби зародків, що розвиваються, у тому числі і на гліколіз, як додаткове джерело енергозабезпечення. На ранніх стадіях розвитку субстратом дихання в основному є глікоген, після гастрюляції субстратом дихання є і інші енергоємкі органічні сполуки.

Не дивлячись на важливе значення гліколізу в ембріональному розвитку риб, він все ж відіграє лише додаткову роль в енергозабезпеченні, особливо на ранніх стадіях ембріогенезу, а основну – лише в короткі періоди тимчасової відсутності кисню. На більш пізніх етапах ембріогенезу, коли загальне споживання енергії зростає, дихання стає основною формою енергозабезпечення. Тому вміст розчинного кисню у воді і його коливання в період ембріонального розвитку риб – досить важливий чинник виживаємості і нормального розвитку зародків у більшості видів риб.

У зародків багатьох видів риб, які розмножуються в основному у прісних водах, виявлений регулярний тип дихання, тобто такий, за яким в певному діапазоні вмісту кисню у воді інтенсивність постійна і зменшується лише, коли вміст кисню знижується до деякого критичного рівня. Для риб, які розмножуються у морській воді, насиченій і перенасиченій киснем, концентрація якого змінюється незначно, характерний конформаційний тип дихання, за якого концентрація кисню у воді викликає зниження інтенсивності його споживання.

Зародки ікромечущих риб не можуть бути забезпечені необхідною кількістю кисню лише за рахунок пасивної дифузії через зовнішню оболонку, шар перивітелінової рідини і особливо через внутрішню оболонку, яка безпосередньо покриває дихаючі клітини зародка з жовтковим мішком, оскільки внутрішня оболонка створює сильний дифузійний бар'єр, який залежить від товщини дихаючої тканини. У зв'язку з цим у риб в процесі еволюції виробилась складна і різноманітна система морфофізіологічних, фізіолого-біохімічних і поведінкових пристосувань для забезпечення зародків необхідною кількістю кисню, особливо у тих випадках, коли у воді, яка омиває ікринки, що розвиваються, його концентрація недостатня. Набір пристосувань з забезпечення киснем ембріонів і личинок у риб у порівнянні з іншими хребетними тканинами найбільш багатий. У багатьох риб (лососевих, щукових, коропових, скумбрієвих, бичкових, калканових і саланксових) пасивно-дифузійний переніс кисню із зовнішнього середовища до поверхні

тіла зародків здійснюється лише протягом досить короткого часу, на самому початку розвитку. З появою горбочка запліднення і поятком дробління бластодиска у них починає діяти один із оригінальних механізмів ембріональної моторики, присутній риbam - так звана цитоплазматична моторика. Вона полягає у безперервному скороченні перибласта і переміщення бластодиска (зародка), внаслідок чого відбувається конвенційне перемішування перивітелінової рідини, більш рівномірний розподіл і ефективне забезпечення киснем дихальних поверхонь зародка. Цитоплазматично моторика найбільш характерна для тих видів, у яких порівняно рано починає функціонувати ембріональна система кровообігу. У ембріонів деяких риб (наприклад, у щуки) цитоплазматична моторика продовжує функціонувати (поряд з іншими допоміжними механізмами забезпечення киснем) протягом майже всього розвитку всередині оболонки, аж до початку вилуплення. На активність цитоплазматичної моторики впливає температура води: чим вона нижче, тим слабше виражена рухлива активність зародків. За зниження концентрації кисню у воді активність цитоплазматичної моторики змінюється незначно і припиняється з загибеллю ікри. У осетрових існує, крім того, в'їчастий спосіб перемішування перивітелінової рідини, за якого її рух і рівномірний розподіл в ній кисню досягається биттям особливих ектодермальних війок, які покривають тіло зародків.

Найбільш загальним для всіх ікромечущих риб (за рідким виключенням) способом перемішування перивітелінової рідини є нервово – м'язева моторика зародків. Вона полягає в різких рухах, які відбуваються з різною силою, частотою і ритмом у різних видів риб, на різних стадіях в розвитку в залежності від зовнішніх умов. У моменти окремих нервово – м'язевих рухів зародків і в періоди між ними відбувається зміна конвективної дифузії кисню в перивітеліновій рідині на нестационарну, а інколи і на стаціонарну дифузію. Нервово-м'язева моторика з'являється у ембріонів риб невдовзі після виникнення хвостового відділу. Високий рівень нервово – м'язевої моторики і відсутність цитоплазматичної моторики характерні для тих видів риб, у яких порівняно пізно розвивається і починає функціонувати еритроцитарний кровообіг, що пов'язано із сприятливими кисневими умовами їх розвитку (наприклад, чехоня і окунь). Активність нервово-м'язевої моторики у ембріонів риб змінюється пропорційно температурі води. На зниження вмісту у воді кисню механізм нервово-м'язевої моторики реагує по-різному у різних видів риб: у більшості видів риб посиленням активності з наступним зниженням частоти рухів, якщо кисневий режим продовжує погіршуватись; у деяких видів риб (линь, судак) зниженням рухливої активності з моменту погіршення газового режиму. По мірі розвитку зябрового апарату зовнішнього дихання, зв'язаного з рухом зародків і передличинок, механізм нервово-м'язевої моторики поступово слабшає і переключається на виконання складних локомоторних функцій ембріонів, які реалізують після їх вилуплення із оболонки. Це переключення

полегшується тим, що їх нейрогормональна регуляція має, очевидно, єдину структурну основу і центри.

Цитоплазматична і нервово-м'язева моторика риб не зможе забезпечити транспорт кисню у внутрішнє середовище ембріонів і видалення із неї продуктів газообміну за повної нерухомості оточуючого ікринку шару води, оскільки переніс кисню до оболонки ікринки в цьому випадку визначався б законами стаціонарної дифузії і споживання кисню з часом припинилось би із-за збільшення товщини зовнішнього дифузного шару. Однак цього не трапляється, оскільки в природних умовах за рахунок невеликої різниці температури, густини води та інших причин існують слабкі конвентивні струми. Зокрема, густина води, яка оточує ікринку, змінюється в результаті метаболізму ембріона (споживання кисню, виділення CO_2 і аміаку), внаслідок чого виникає конвекція, завдяки якій ембріон може забезпечити біля половини своїх потреб у кисні. Цей механізм, очевидно, має важливе значення для ембріонального розвитку літофільних риб, особливо тих, які закопують ікру у нерестові гнізда, як наприклад, лососеві за умов зниження протічності води.

Ембріональна моторика не в змозі забезпечити постійно зростаючі потреби організму, який розвивається, у кисні, особливо за дефіциту його у зовнішньому середовищі. Тому вона постійно доповнюється, а у подальшому замінюється системою кровообігу. На більш ранніх етапах ембріонального розвитку кровообіг здійснюється без еритроцитів шляхом розчинення і переміщення газів в плазмі крові; на більш пізніх етапах у серцево-судинній системі з'являються еритроцити з гемоглобіном, і кисень транспортується до внутрішніх органів і тканин ембріонів і не може функціонувати так же ефективно, як дефінітивна серцево-судинна система сформованих мальків, оскільки у ембріонів ще не розвинений і не функціонує зяброво-щелепний апарат. Тому у багатьох видів риб виникли і функціонують додаткові ембріональні органи дихання, зв'язані із своєрідним гіпертрофованим розвитком різних кровоносних систем: кюв'єрові протоки, судинна сітка жовткового мішка, плавців, зябрових кришок, псевдобранхії і само тіло зародків. Додаткова дихальна судина відсутня у риб, які розвиваються за умов сприятливого газового режиму, вона розвинена тим сильніше, чим гірші умови забезпечення зародків киснем. Ембріональне судинне дихання зберігається у передличинок після вилуплення із ікри аж до розвитку дефінітивних зябер у личинок і мальків.

Для посилення і регулювання процесу дифузійного проникнення кисню із води через зовнішню оболонку у перивітеліновий простір і далі до зародку у риб виробився біохімічний механізм підвищення газопроникливості яйцевих оболонок за допомогою фермента гіалуронідази. Цей фермент поступово розпушує і в деякій мірі розчиняє оболонки з середини яєць, причому його дія починається задовго до вилуплення, а інтенсивність залежить від кисневого режиму інкубації ікри. По мірі розвитку зародків їх потреби у кисні зростають настільки, що концентрація кисню у перивітеліновій рідині не встигає зрівноважитись дифузією із

зовнішнього середовища навіть за нормального парціального тиску із води і не дивлячись на різні ембріональні пристосування. У випадку пониженого порційного тиску у воді його концентрація в перивітеліновій рідині може знизитись до критичного рівня. Зниження парціального тиску кисню у перивітеліновій рідині до певного рівня є подразником, який викликає накопичення і секрецію гіалуронідази і фермента вилуплення хоріонази. Вплив гіалуронідази на яйцеві оболонки полегшує їх руйнування хоріоназою за вилуплення ембріонів, яке може відбуватись у них за різного ступеня сформованості і в різному віці.

Ікра різних видів риб, яка розвивається, вимагає зростання кількості кисню із зовнішнього середовища. При цьому не обов'язково, щоб цим середовищем була вода. Досить успішно запліднена ікра багатьох видів риб з міцною оболонкою може розвиватись в атмосфері, насиченою достатньою кількістю вологи і кисню.

6.6.2 Вплив кисневих умов середовища на морфогенез і життєздатність зародків риб

Розвиток ікри в цілому відбувається тим швидше, чим вища концентрація кисню у воді. Однак, за дуже високих, надлишкових концентрацій кисню розвиток зародків у одних видів уповільнюється (щука) у порівнянні з темпами розвитку за низьких і середніх концентрацій кисню, а у інших видів (в'юн) розвиток пригнічується, причому сильніше, ніж за дуже низьких концентрацій кисню. За неоптимальних умов кисневого режиму, як і за досить низьких, так і дуже високих концентрацій кисню у воді, відбуваються морфологічні і фізіологічні порушення розвитку, які обумовлюють підвищений процент потворств і смертності зародків у порівнянні з оптимальними кисневими умовами. Чутливість до дефіциту або надлишку кисню у воді визначається у кожного виду певними обумовленими вимогами, які відповідають еволюційно виробленим екологічними особливостями їх нересту і розвитку. В ході ембріонального розвитку потреби у кисні всіх видів риб зростають, тому оптимальні межі концентрації кисню відповідно змінюються. Конкретні величини меж оптимальної і летальної зон ширина їх діапазону неоднакові за різних температур води за двох причин: по-перше, тому, що ступінь насичення води атмосферним киснем тим вище, чим нижче її температура, в навпаки, по - друге, тому, що ембріонів риб, які є пойкилотермними тваринами, інтенсивність енергетичного обміну так же суттєво залежить від температури, але кількісна закономірність, яка описує цю залежність (нормальна крива Крога), має протилежну спрямованість: інтенсивність споживання кисню зародками з підвищенням температури води нерівномірно зростає, і навпаки.

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

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 куринських осетрових таким чином: 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 коропові належать до різних екологічних груп: фітофільні, псамофільні, літофільні і пелагофільні. Умови нересту і розвитку коропових в залежності від приналежності до групи дуже сильно розрізняються типом, протічністю і кисневим режимом нерестовищ. У той же час в середині кожної з цих екологічних груп вимоги зародків до вмісту кисню на нерестовищах в період ембріогенезу мають свої особливості у кожного виду, особливо фітофільних риб. наприклад, плітка відкладає ікру на кореневища сухого очерету, верби та інших рослин, часто у приповерхневому шарі води і в прибережній зоні, як правило, в таких місцях, де аерація води завдяки протічності і хвилебою досить добра. Це її відрізняє від щуки, ікра якої часто розвивається на загнившій минулорічній рослинності або на дні в поганих кисневих умовах. Тому ембріони плітки на відміну від ембріонів щуки 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, довжина тіла зменшується у порівнянні з ембріонами, які інкубувались за концентрації 16,3 мг O₂/л.

Лящ

Лящ не переносить в ембріогенезі 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 більш низьких концентрацій кисню у воді. Навіть за концентрації 5 мг O₂/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 мг O₂/л. Оптимальна конценртація, за якої розвиток ляща відбувається з найменшим (19,3 %) відходом зародків, лежить в межах від 10 до 17,6 мг O₂/л. З підвищенням концентрації кисню до 33,7 мг O₂/л відхід ембріонів зростає до 25,8 %, однак процент потворних передличинок і довжина нормальних передличинок не змінюються в гіршу сторону.

Ембріони сазана і коропа пристосувались до розвитку в більш широкому діапазоні концентрацій кисню, ніж ембріони ляща, оскільки нерест плідників риб відбувається на залитих мілководдях водойм або в ставах із стоячою водою, де ікра відкладається на залиту зелену лучну рослинність, що поступово загниває під водою. Хоча потреби ембріонів в кисні на всі етапи розвитку вище, ніж у ляща (0,98 мг O_2 /год), але порогова концентрація кисню у них більш низька (1,5 мг O_2 /л). В нічні часи 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 мг O_2 /л (68 % насичення) ембріонний розвиток гальмується, за зниження вмісту кисню до 3 – 3,5 мг O_2 /л відбувається загибель ембріонів і передчасне вилуплення передличинок як за розвитку фкри 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 мг O_2 /л. Але навіть за цих сприятливих умов виживаємість ембріонів не завжди максимальна і, очевидно, в значній мірі залежить від першопочаткової якості яєць і умов їх осіменіння.

Рослиноідні 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 ікромечущих риб. Ікра білого амура і товстолобика за концентрації кисню у воді нижче 3 мг O_2 /л майже вся гине в процесі ембріогенезу від різного роду вад. У деяких випадках ікра розвивається за постійного в часовому вмісті кисню нижче 3 мг O_2 /л, однак передличинок, які аилупились, утворюються водянки перикарда і жовчного мішка і відсутній плавальний міхур. Дефективні передличинки гинуть протягом 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 мг O_2 /л для одних самок і біля 4,7 мг O_2 /л для ікри інших самок. Нормальний ембріогенез інших видів відбувається за концентрації кисню 7-8 мг O_2 /л.

Окунеподібні

Звичайний судак належить до оксифільних риб. Ембріони судака споживають кисню в 3 - 4 рази більше, ніж ембріони ляща і сазана. Кисневий погір для них також вище (5 - 6,5 мг O_2 /л у порівнянні відповідно з 1,9 і 1,3 мг O_2 /л). Із зниженням концентрації кисню у воді виживаємість ікри і личинок також знижується: за температури 17° С виживаємість личинок на 20-й день після запліднення ікри найбільш висока (41,5 %) після її інкубацій за концентрації 8,9 мг O_2 , дещо нижче (38,5 %) після інкубації за 4,8 мг O_2 /л і

значно нижче (14,5 %) після інкубації за 3,4 мг O₂/л. Повна загибель личинок спостерігається за інкубації ікри з концентрацією кисню 1,3 - 2,4 мг O₂/л.

Після вилуплення передличинок із ікри і переходу від ендogenous 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 осетрових спочатку підвищується, а на певній фазі екзогенного живлення знижується, поступово стабілізуючись у мальковому віці.

Зниження концентрації кисню у воді нижче критичної і порогової дії 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 мг O₂/л, критична точка для личинок і мальків севрюги, нижче якої її дихання і ріст припиняється, знаходиться на рівні 6,3 мг O₂/л. Підвищенні концентрації кисню в межах від 10 до 30 мг O₂/л також пригнічуюче впливають на личинок і передличинок: вони відстають у рості від контрольних (4 - 10 мг O₂/л), багато з них розвивається 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 мг O₂/л. Перенасичення води киснем навіть у таких оксифільних риб, як лососеві, також виявляється шкідливим для її молоді. За 110-130 % насичення передличинок спочатку активного плавання (пізніше у личинок) бульбочки повітря, які надходять у роту 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, як і у осетрових і лососевих риб. З ростом і збільшенням віку мальків інтенсивність споживання кисню поступово знижується до першопочаткового рівня.

Личинки рослиноїдних риб менш вимогливі до вмісту кисню, ніж їх ембріони. Вони краще ростуть за вмісту кисню вище 4 - 5 мг О₂/л. За більш низьких концентрацій кисню темп росту личинок уповільнюється.

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

Добре відомо, що відтворення риб - виключно важливий момент у відновленні їх запасів в природних водоймах. Останнім часом відмічені багаточисельні випадки порушення цього процесу, однією з основних причин якого є забруднення водойм, в першу чергу місць нересту риб.

6.6.4 Вплив розчиненого у воді кисню на інтенсивність та спрямованість метаболічних процесів у риб

Кисень використовується рибою не лише як джерело енергії в окислювальних процесах і як будівельний матеріал, який входить до структури молекул при побудові тіла. Існує прямий зв'язок між концентрацією кисню у воді і якісною стороною обміну речовин.

Найбільші значення вмісту кисню у воді не впливають на засвоєння їжі, але в значній мірі впливають на біологічну спрямованість засвоєної їжі. За низької концентрації кисню у воді відбувається гальмування процесу росту, зниження кількості поживних речовин із їжі, які йдуть на приріст, а отже, і зменшується пластичний обмін на тлі зростання коефіцієнту. За підвищеної концентрації кисню збільшується пластичний обмін і знижується кормовий коефіцієнт.

Стійкість гідробіонтів до змін різних компонентів оточуючого середовища в значній мірі обумовлена концентраціями розчиненого у воді кисню. Чим менше різниця парціального тиску кисню у воді і крові риб, тим нижче рівень окислювальних процесів в організмах. Між тим рівень окислювальних процесів впливає на функціональну діяльність всього організму, його стійкість до несприятливих впливів, величину споживання і асиміляції їжі і її використання в обміні речовин.

Слід зазначити, що найбільш чутливими до дефіциту кисню виявились лососеві – прісноводний лосось, озерна форель, севанська форель. Критичні концентрації кисню для них коливаються від 5 до 7 мг/л, летальні - від 1,4 до 3,4 мг/л.

Найбільш стійкими до низьких концентрацій розчиненого у воді кисню виявились лящ, вусач, окунь, йорж. Критичні концентрації кисню для них коливались в межах 1,6 – 2,8 мг/л, а летальні – від 0,8 до 1,1 мг/л.

Відомі і інші види риб, більш стійкі до дефіциту кисню, зокрема карась і короп, критичні концентрації кисню для яких коливаються в межах 1,1 – 1,2 мг/л, а летальні наближаються до аналітичного нуля (0,1 – 0,3 мг/л).

Проміжне положення по відношенню до дефіциту кисню у воді займають плітка, головень, підуст, критичні концентрації кисню для яких становить 2,9 – 3,8 мг/л, а летальні – 1,1-1,4 мг/л.

В період перехідних стадій також чутливість організму до дефіциту кисню зростає. У цілому для більшості видів риб характерна більш висока чутливість до дефіциту кисню у молодому віці. Наприклад, для молоді ляща летальні концентрації кисню зазвичай коливаються від 1,0 до 1,3 мг/л, а у статевозрілих самиць вони не перевищують 0,82 мг/л і у самців – 0,76 мг/л. У молоді окуня, рибця, шемаї та деяких інших видів риб стійкість до дефіциту кисню виявилась більш високою, ніж у дорослих риб.

На відношення риб до дефіциту кисню впливають такі чинники середовища, як температура, протічність води, умови освітленості тощо. З іншого боку, вміст кисню у воді впливає на інтенсивність перебігу метаболічних процесів в організмах риб. У більшості риб ріст сповільнюється за вмісту кисню нижче критичної концентрації.

Наприклад, для окунів використання їжі на ріст за концентрації кисню нижче 5 мг/л суттєво скорочується. Якщо за концентрації кисню більше 5 мг/л величина відношення Р/А дорівнювала 27, то за концентрації кисню 2 мг/л вона наближалась до 0.

Узагальнюючі матеріали багатьох дослідників, Дж.Р.Бретт (1983) дійшов висновку, що для більшості риб концентрація кисню 5 мг/л є критичною для росту. За більш низьких значень кисню у воді швидкість росту риб знижується прямо пропорційно зниженню його вмісту. Зменшення концентрації кисню на 1 мг/л в середньому приводить до зниження темпу росту на 30 %.

Між тим слід зазначити, що за концентрації кисню більше 5 мг/л у більшості риб не виявлено впливу на швидкість росту, хоча відомо, що вирощування райдужної форелі у воді з концентрацією кисню не менше 20 мг/л дає досить позитивні результати. Однак для аклімації райдужної форелі до гіпероксії потрібно більше 15 діб.

Протягом цього періоду організм риб перебудовується. Зокрема, в тілі зменшується вміст білка, знижуються абсолютні прирости риб. Однак інтенсивність жиронакопичення практично не змінюється. Після аклімації форелей до підвищеної концентрації кисню у воді зростають прирости білка і жиру і відповідно їх вміст у тілі риб. При цьому інтенсивність накопичення білка значно перевищує цей процес за звичайних умов розвитку форелі. Цікавим є те, що протягом 50-ти діб в білих м'язах форелі вміст білка на 7-8 % було більше, а жиру на 43-37 % менше, ніж в контрольному варіанті дослідів (звичайні умови).

Дослідженнями, проведеними на мальках лососей, встановлено, що за дефіциту кисню у воді суттєво (на 30 %) знижувалось споживання рибами їжі. Аналогічним чином змінювались і абсолютні характеристики асиміляції енергії їжі і її використання на обмін речовин. При цьому виявлено різке скорочення швидкості росту риб, використання енергії їжі на пластичний обмін, який становив всього 35 % від його природного рівня. Одночасно

змінюється і характер обміну речовин, зокрема на 13 % скорочується коефіцієнт A/C, на 56,5 % зменшується показник P/A на тлі зростання на 36% показника R/A у порівнянні з природними умовами. Це означає, що незалежно від загального скорочення абсолютних показників споживання їжі і її використання на обмін, відносна кількість енергії на функціональний обмін зростає. При цьому відмічено зростання кількості енергії для формування кожної одиниці продукції (R/P). (Котова Л.И., Рыжков Л.П., Полина А.В., 1989). Автори вважають, що за умов дефіциту кисню у воді для збереження загальної функціональної діяльності організму необхідна більша кількість енергії, яка поповнюється за рахунок скорочення інтенсивності росту.

За верхньої межі критичних концентрацій кисню у воді відмічається чітке зниження абсолютних показників споживання їжі і її використання на процеси метаболізму. За зниження концентрації кисню до критичних величин в значній мірі скорочується використання енергії на пластичний обмін, тобто уповільнюється ріст і у меншій мірі знижується використання енергії на функціональний обмін. За оптимальних концентрацій кисню у воді (8,5 - 12,5 мг/л) прослідковується чітка тенденція зростання абсолютних значень споживання і асиміляції їжі і її використання на обмін речовин. Із зростанням вмісту кисню у воді найбільш інтенсивно зростає величина пластичного обміну (на відміну від критичних концентрацій кисню у воді).

Отже, вміст кисню у воді суттєво впливає на співвідношення процесів обміну речовин. За збільшення концентрації кисню у воді стимулюється пластичний обмін, а за його зниження (особливо до критичних величин) починає переважати функціональний обмін.

Запитання для самоперевірки

1. Біохімічне значення кисню в метаболізмі риб.
2. Основні джерела енергозабезпечення риб.
3. Значення аеробного типу біологічного окислення у риб.
4. Які основні джерела енергозабезпечення риб на ранніх стадіях онтогенезу риб?
5. Яка система мейозофізіологічних, фізіолого-біохімічних і поведінкових пристосувань вироблена у риб для забезпечення зародків необхідною кількістю кисню?
6. Як впливають кисневі умови на морфогенез і життєздатність зародків риб?
7. Які особливості реакції ікри та ембріонів різних видів риб на зміни кисневих умов водного середовища?
8. Як впливають різні концентрації кисню у воді на процеси життєдіяльності личинок і мальків різних видів риб?
9. Як впливають різні концентрації кисню у воді на інтенсивність та спрямованість метаболічних процесів у риб?

6.7 Вплив солоності води на фізіолого-біохімічні характеристики водних тварин

Концентрація і сольовий склад води є досить важливим екологічним чинником, який визначає спосіб життя і біологію розмноження риб, вироблення у них спеціалізованих систем осморегуляції.

Індивідуальний розвиток багатьох видів, підвидів і популяцій риб цих біологічних груп, як відомо, відбувається у водному середовищі з різною концентрацією солей, що обумовлено як особливостями екології їх розмноження і розвитку, так і коливаннями величини мінералізації природних вод.

Риби, які розмножуються у прісних і солоних водах (прісноводні, прохідні, напівпрохідні, солонуватоводні), досить чітко відрізняються від риб, які розмножуються у морських, океанічних і ультрагалінних водах саме тим, що для сперматозоїдів більшості прісноводних риб солоність до 8 ‰ є тією верхньою межею, вище якої рухливість і здатність до запліднення знижується або взагалі неможливі. Навпаки, для більшості морських риб рухливість і здатність до запліднення сперматозоїдів обмежені солоністю не нижче 5 ‰. Оптимальна солоність зовнішнього середовища активованих спермій гіпотонічна по відношенню до внутрішнього середовища самців. За оптимальної солоності, очевидно, знижуються енерговитрати сперматозоїдів на осмотичну роботу і забезпечується їх захист від структурно-функціональної деформації.

Оптимальний діапазон солоності, в межах якого спостерігається найбільша рухливість спермій риб, які нерестяться як у прісній, так і у солонуватій і морській воді, становить 2 - 8,5 ‰. Проте у деяких видів і популяцій межі оптимального діапазону солоності дещо більш широкі.

Доведено, що з підвищенням градієнта солоності води в толерантній зоні від субоптимальних до сублетальних величин підвищується процент потворних ембріонів і загальна смертність ікри, що розвивається. Підвищена солоність уповільнює розвиток і викликає такі порушення у ембріонів, як викривлення тулуба, вкорочення хвоста, деформацію перикардія тощо.

Серед прісноводних коропових риб відносно стійкими до солоності в ембріональний період розвитку виявились рослиноїдні риби. Пелагічна ікра білого амура і білого товстолоба запліднюються і розвиваються у чорноморській воді з солоністю до 4,9 ‰, з порушенням розвитку до 9,4 ‰.

Загальною закономірністю для морських, прохідних, напівпрохідних і прісноводних риб різних загонів і сімейств є розширення евригалінності, підвищення осморезистентності на різних стадіях постембріонального розвитку. Це закономірність пов'язана із становленням і посиленням функції осморегуляторних систем організму, що розвивається. Ступінь розвитку осморегуляторної системи зв'язана з розвитком цілісного організму: чим крупніше молодь, тим краще вона переносить солоність незалежно від віку, оскільки це зв'язано із збільшенням загального числа хлоридсекретуючих зябрових клітин і інтерренальної тканини в онтогенезі, які відповідають за осморегуляцію. Ефективність захисно – пристосувальних реакцій у ранньому

онтогенезі до осмотичності водного середовища забезпечується нервовими і ендокринними механізмами їх регуляції гіпоталамо – гіпофізарної і нейросекреторної системами. Нейросекреторні клітини локалізовані у риб в бічних стінках третього шлуночка гіпофіза, де вони утворюють преоптичне ядро.

У цілому за значного збільшення солоності води у риб відмічається зменшення вагового і лінійного росту навіть за умов надлишкової годівлі. Але солоність води в 2 - 4 ‰ дещо стимулює ріст (коропів), а солоність вище 6‰ пригнічує. На процес пристосування риби до солоності середовища витрачається велика кількість органічних речовин тіла – і риба худне. Якщо ж риба не здатна пристосуватись, то у неї порушується водно – сольовий обмін і вона гине. У таких риб зростає відносна кількість солей і води в тілі.

Короткочасний вплив (особливо на мальків) слабких розчинів солей (наприклад 1 ‰ Na_2CO_3) через певні проміжки часу викликає помітні зміни в обміні риб і часто викликає стимулюючу дію на пластичний обмін.

Особливо сильний вплив має солоність на білковий обмін, а саме на біологічну спрямованість засвоєних білків, на співвідношення пластичного і енергетичного обміну.

Солоність водного середовища найбільш ефективно впливає на обмін речовин у риб більш старшого віку (цьогорічки і вище) і гірше на обмін мальків.

Ф. Холлизей (1969) на прикладі морських костистих риб і А.С. Гинсбург (1969) на прикладі лососевих риб прийшли до висновку, що яйця в тілі самиць в основному ізоосмотичні плазмі і порожнинній рідині самиць, хоча величини осмомолярності яєць і цих біологічних рідин дещо відрізняються між собою. Ці величини не залишаються постійними і змінюються за переміщення самиць із одного осмотичного середовища в друге. У річкової камбали Північного моря зрілі яйця мали більш низьку величину осмотичності і були більш крупними при переміщенні самиць у воду з низькою солоністю за декілька тижнів до нересту. Це має важливе пристосувальне значення, оскільки підвищує плавучість яєць після виметування їх у слабосолону воду. Вважають, що перед нерестом яйця абсорбують більшу кількість порожнинної рідини, відповідно солоності води на нерестовищах, при цьому осмомолярність крові самиць знижується.

У процесі ікротетання яйця риб потрапляють у зовнішнє середовище, де відразу ж активуються водою і вступають у контакт із сперматозоїдами. Здатність активованих водою яєць до запліднення зберігається у більшості риб від декількох хвилин до півгодини, і лише у деяких осетрових, оселедцевих, камбалових і колюшкових ця здатність зберігається годинами. (Пинсбург. 1968). Відразу ж після контакту з водою і сперматозоїдами в яйцях відбувається кортикальна реакція, яка полягає у руйнуванні кортикальних гранул і альвеол, виділенні їх вмістимого, оводненні перивітелінового простору, в результаті чого блокується поліспермія і всередині оболонки ікринки створюються умови, більш сприятливі для розвитку зародків, ніж ззовні.

Дослідженнями В. В. Хлєбовича (1977) визначено таке поняття, як критична солоність як універсальний бар'єр у вузькому спектрі (5 - 8 %). Цей показник є приблизною межею між прісними і солонуватоводними з одного боку, і природними водами більш високої (океанічної, морської) солоності з другого. Величина критичної солоності має важливий фізіологічний сенс, оскільки величини 5 - 8 % є нижньою межею існування пойкилоосмотичних організмів. Прісноводні водні тварини, у тому числі і риби, здійснюють гіперосмотичну регуляцію таким чином, щоб солоність їх внутрішнього середовища була не нижче 5 %. Зазвичай рівень солоності внутрішнього середовища прісноводних тварин знаходиться в межах 10 - 12 %, оскільки саме він є найбільш оптимальним для забезпечення нормального метаболізму. При цьому слід зазначити важливу роль і співвідношення найважливіших іонів у воді, які також лімітують життєдіяльність риб у ранньому онтогенезі. У крові морських і прохідних костистих риб концентрація солей дещо вище, але механізми осморегуляції у них дуже сильно відрізняються. Прісноводні риби (їх кров гіпертонічна по відношенню до прісної води) "п'ють" дуже мало води, але багато виділяють сечі для видалення підвищеної кількості солей, води, морські риби (їх кров гіпотонічна по відношенню до морської води), навпаки, "п'ють" багато води для підтримання гіпотонічності, але сечі виділяють мало. Екскреція іонів у них здійснюється в основному позанирковим шляхом.

6.7.1 Вплив солоності і іонного складу води на стан іхтіофауни водойм різного типу

Зазвичай рівень солоності внутрішнього середовища прісноводних тварин знаходиться в межах 10 - 12 %, оскільки саме він є найбільш оптимальним для забезпечення нормального метаболізму. При цьому слід зазначити важливу роль і співвідношення найважливіших іонів у воді, які також лімітують життєдіяльність риб у ранньому онтогенезі. У крові морських і прохідних костистих риб концентрація солей дещо вище, але механізми осморегуляції у них дуже сильно відрізняються. Прісноводні риби (їх кров гіпертонічна по відношенню до прісної води) "п'ють" дуже мало води, але багато виділяють сечі для видалення підвищеної кількості солей, морські риби (їх кров гіпотонічна по відношенню до морської води), навпаки, "п'ють" багато води для підтримання гіпотонічності, але сечі виділяють мало. Екскреція іонів у них здійснюється в основному позанирковим шляхом.

Існують також данні про те, що сольові розчини морської води і штучних сумішей різного складу концентрацією 7 - 10 % збільшують час поступального руху сперматозоїдів райдужної форелі, завдяки тому однією і тією ж кількістю сперми можна осіменити значно більшу кількість ікринок (за оптимального співвідношення ікри, сперми і розбавлення, ніж за активації сперміїв прісною водою. (Billara R/ 1978, Petit J, Jalabert B. et al., 1973).

Використання цього методу в Японії дозволило збільшити вихід заплідненої ікри райдужної форелі до 85 - 95 % замість 60 %.

Тривалість неперервної рухливості сперматозоїдів не єдиний показник їх реакції на воду різної солоності. Для успішного осіменіння ікри у деяких видів (руський осетр, атлантичний оселедець, тихоокеанський оселедець та ін.) сперматозоїди зберігають здатність до запліднення, знаходячись у воді різної (для кожного виду) солоності від декількох годин до доби завдяки призупиненню динамічної активності і збереженні тим самим запасів енергії до зустрічі з яйцем.

Пізнання фізіолого-біохімічної природи збереження життєдіяльності і функції запліднення сперматозоїдами за різних осмотичних умов важливо для розробки і вдосконалення способів короткочасного і довготривалого зберігання сперми промислових видів риб.

З метою подовження живучості сперматозоїдів і перешкоджанню склеюванню ікри застосовують фізіологічний розчин солі хлористого натрію з сечовиною і розчини інших складів, які використовуються за заводського розведення коропа і райдужної форелі.

6.7.2 Вплив води різної солоності на розміри і властивості ікри, що розвивається

Вода, іони солей та інші низькомолекулярні сполуки легко проникають через яйцеві оболонки риб, суттєво впливають на механізм кортикальної реакції і утворення перивітелінового простору. Сольові розчини підвищеної концентрації можуть пригнічувати виділення колоїдних речовин із кортикальних гранул і альвеол, перешкоджаючи тим самим їх оводненню і утворенню перивітелінового простору. Після утворення перивітелінового простору оболонки яєць більшості костистих риб твердіють задяки дії фермента затвердження, при цьому підвищена концентрація солей у воді сприяє посиленню міцності оболонок. Однак у всіх цих процесах важливим є і іонний склад води. Так, іони кальцію сприяють виділенню фермента затвердіння, хлориди натрію, калію і магнію прискорюють затвердіння оболонок яєць, а хлориди кремнію, алюмінію і заліза гальмують його. (Holliday, 1969; Зотин, 1961). Існує припущення, що гальмування кортикальних змін водою підвищеної солоності може порушувати складний механізм блокування поліспермії, в результаті чого можливі множинне проникнення сперматозоїдів навіть у яйця фізіологічно моноспермних костистих риб, невірне їх дробління і загибель (Рыжков Л.И. 1981)

У воді з підвищеним вмістом солей оболонки ікринок набрякають відносно слабше, перивітеліновий простір у них утворюється за об'ємом меншим, ніж у воді з більш низькою мінералізацією. Тому розміри яєць у воді підвищеної солоності відносно менші, а питома маса більша, ніж у воді пониженої мінералізації. Від цих характеристик залежить плавучість і виживаємість ікри, яка розвивається. Скорочення об'єму перивітелінового простору яєць за набрякання їх в солоній воді в певному інтервалі солоності не згубно для зародків, але воно погіршує умови їх розвитку і має негативний

вплив на їх формування і життєздатність. Величина солоності води в період утворення перивітелінового простору і в період дробління бластодиска впливає на розвиток зародка не лише опосередковано, але і безпосередньо. Наприклад, бластодиск і жовток деяких морських риб (атлантичний оселедець, балтійська тріска, морська камбала та деякі інші) досить сильно (до 20 %) набрякають у воді низької солоності і стискаються (до 8 %) у воді з високою солоністю.

Ступінь набрякання і кінечний розмір яєць, що набрякли, за їх активації водою підвищеної солоності у деяких видів риб залежить від іонного складу води. Наприклад, за впливу на яйця білого амура і білого та строкатого товстолобів чорноморською і каспійською водою, яка має рівну або близьку за величиною солоність, середній розмір яєць виявляється меншим у каспійській воді, що, очевидно, пояснюється переважанням у ній іонів кальцію, які більш ефективно, ніж іони натрію сприяють посиленню міцності оболонки і тим самим обмеженню об'єму перивітелінового простору, (Рыкова Т.И. 1981).

Помічено, що яйця деяких видів риб невдовзі після запліднення і початку ембріонального розвитку мають певну здатність до осморегуляції жовтка і зародка. В останні роки на основі проведення експериментальних досліджень розкриті деякі специфічні провізорні (тимчасові) механізми осморегуляції у зародків, а також становлення дефінітивних органів гормональної регуляції і осморегуляції в ембріогенезі риб, різних за екологією розмноження і таксономічним положенням. Встановлено, що в період набрякання і дробління ікри сайки, біломорської тріски, наваги зменшується відносна кількість білків і ліпідів і одночасно зростає кількість екстрактивних речовин за незмінної величини органічних речовин за незмінної величини органічних речовин і такою трансформацією одних речовин в інші забезпечується осморегуляція між зародками і перивітеліновим простором. Після завершення епіболії (утворення зародкового листка) спостерігається протилежне явище: зростання вмісту екстрактивних речовин, що пояснюється ресинтезом білка із амінокислот і пептидів. До цього часу зародки разом із жовтком, очевидно, утворюють ізольовану від перивітелінового простору внутрішню систему осморегуляції, яка дозволяє їм підтримувати власну осмомолярність (Лапин В.И., Мацук В.Е., 1981).

У дорослих риб екологічних груп існують ефективні механізми осморегуляції, які функціонують під контролем складної ендокринної і нейроендокринної системи. В ембріогенезі і постембріогенезі ці механізми і системи лише формуються. Різкі зміни солоності і іонного складу води для ікри різних видів риб, що розвивається, часто бувають пошкоджуючими і згубними саме тому, що ембріони, передличинки і личинки не мають відповідних ефективних захисних компенсаторних систем. За схемою І.О.Бараннікової (1974) в ембріональній і ранній постембріональній період між ендокринними залозами, що формуються - інтерренальної тканини (гомологом кори наднирників) і щитовидною залозою, з одного боку, і

органами-мішенями, зокрема зачатковою видільною системою, з другого боку, складаються взаємозв'язки, які носять характер провізорних кореляцій. Ця тимчасова система забезпечує певну ступінь еврибійності організмів, що розвиваються. По мірі їх подальшого розвитку провізорні кореляції замінюються дефінітивними (стабільними), завдяки чому розширюється специфічна для виду ступінь еврибійності. Ендокринна і нейросекреторна системи в ранньому онтогенезі риб мають періоди підвищеної і помірної активності, які відповідають структурно-функціональним перебудовам, тому гормональні впливи в ці періоди визначають розвиток всієї системи регуляції метаболізму і специфіку онтогенезу особин. Враховуючи недосконалість системи осморегуляції в овульованій ікрі та ікрі, що розвивається, можна проаналізувати вплив солоності на розвиток і життєздатність ембріонів і передличинок риб різних екологічних груп.

Морські риби

В ембріональному періоді морські риби в цілому витримують досить широкий діапазон солоності. Так, якщо салака може розвиватись в опріснених затоках Балтійського моря (2,5 %), то ембріони чотирихвусого морського менька-у пересолених водах (до 70 %) (Оявсер 1978; Battle, 1930).

Широкий діапазон солоності, за якого запліднюватись і розвиватись більша або менша кількість яєць з виходом живих передличинок, відносно чітко поділяється у кожного виду на зони оптимуму і толерантності. Оптимальна зона лежить в межах солоності, за якої максимальне число овульованих ікринок нормально запліднюється і розвивається аж до вилуплення передличинок без значної загибелі в процесі ембріогенезу. Градієнт величин солоності, більш низьких і більш високих, ніж межі оптимальної зони, аж до сублетальних величин, утворює зону толерантності, тобто терпимі осмотичні умови, які за сублетальних величин обумовлюють порушення ембріонального розвитку, утворення різного роду потвор, зниження проценту виходу із ікри повноцінних передличинок. За межами сублетарних концентрацій толерантної зони, нижче і вище за градієнтом солоності, лежить летальна зона, в межах якої запліднення ікри і ембріонів взагалі неможливі. У різних популяцій (і підвидів) одних і тих же видів риб діапазон оптимальних і толерантних зон сильно розрізняються, що визначається особливостями солоного режиму акваторій, в яких вони перебувають. Так, наприклад, ікра атлантичного оселедця на побережжі Шотландії може розвиватись в межах від 10 до 50 ‰, хоча оптимальною для неї є зона 20 - 40 ‰. У межах нижньої частини толерантної зони (від 20 до 10 ‰) підвищується кількість незаплідненої ікри і смертність ембріонів (до 40 ‰). За солоності нижче 10 ‰ (летальна зона) смертність ікри досягає 100 % (Hollyday, 1969). Між тим у різних рас салаки нижня і верхня межі толерантної зони обмежені величинами солоності 2,5 - 25 ‰. Оптимальна зона знаходиться в межах від 4 до 6 ‰. Аналогічні закономірності встановлені для інших видів морських риб. Для багатьох інших морських

видів риб також визначені оптимальні, толерантні і летальні зони солоності в ембріогенезі, величини смертності дефектних ембріонів і передличинок за низьких і високих значень толерантних величин солоності.

Прохідні риби

В ембріогенезі прохідні риби пристосовані до більш вузького діапазону величин солоності, характерних для прісноводних і солонуватих вод. За впливу солоністю від 1,7 до 7,5 ‰ на рухливі ембріони білуги, руського осетра і севрюги процент видимих каліцтв незначний, викльов дружний, але смертність передличинок досягає 20 - 30 %. Якщо ж впливати на ембріони менш солоною водою (1,7 - 3,8 ‰), але в більш ранній період гастрюляції, то відбувається 98 % - на загибель зародків із-за спотвореного розвитку. Вплив солей в початковий період ембріогенезу прискорює його темп, а в кінці, навпаки гальмує. Екстремальна солоність величиною 9,2 - 11,1 ‰ сильно збільшує обводненість оболонки ікри, приводить до її розриву, призупиняє розвиток і обумовлює загибель всіх ембріонів (Романов 1976).

Межі оптимуму солоності для ембріонів волжської популяції руського осетра і куринської популяції персидського осетра суттєво відрізняються: у волжського осетра вода солоністю вище 2 ‰, а у куринського осетра більше 3,5 - 4 ‰ виникає зниження заплідненості ікри і виживаємість зародків в період ієкубування ікри (Абдинбеков, Гусейнов, 1982).

Напівпрохідні і солонуватоводні риби

Ці риби розмножуються і розвиваються в ранньому онтогенезі за солоності, яка значно нижче, ніж прохідні риби, за виключенням морських за походженням оселедцевих риб. Наприклад, каспійський пузанок витримує солоність більше 25 ‰, але оптимальною для нього є солоність 0,5 - 12,5 ‰. За температурної солоності 12,5 - 25 ‰ у 8 - 11 % ембріонів спостерігаються порушення у розвитку, і вони після вилуплення гинуть (Строганов, 1939).

Більшість риб, вивчених стосовно осморезистентності ембріонів, належить до прісноводних за походженням корошовим і окуневим рибама. Їх ікра може запліднюватись і розвиватись за солоності 10 ‰, у деяких випадках – до 12,5 - 13 ‰ і не більше. Верхня межа зони оптимуму частіше всього дорівнює величині 4 - 5 ‰, що наближується до нижньої межі універсального діапазону критичної солоності (5 - 8 ‰).

З підвищенням градієнта солоності води в толерантній зоні від субоптимальних до сублетальних величин знижується запліднюваність овульованість ікри, підвищується процент повторних ембріонів і загальна смертність ікри, що розвивається. Підвищена солоність уповільнює розвиток і викликає такі порушення у ембріонів, як викривлення тулуба, вкорочення хвоста, деформацію перикардію, протоків Кюв'є тощо. Розвиток потворних ембріонів припиняється в залежності від тривалості і концентрації сольового впливу в період бластуляції, сегментації тіла і пізніше аж до вилуплення. Процент елімінуючих ембріонів коливається від 27 до 57 % за толерантної солоності і до 100 % за летальної солоності.

Розвиток найціннішого серед окуневих частикових риб судака в ембріогенезі відбувається в тих же діапазонах солоності, що у частикових коропових: не більше 10 % з межею оптимуму біля 3 ‰. Вплив підвищеною солоністю менш чутливо на етапі дробління, на етапі ж гоструляції зародки більш чутливі до відхилень від оптимуму, розвиваються аномально, процент їх загибелі зростає до 66 %. Типічними водами у зародків судака, які піддавались дії підвищеної солоності, є викривлення хвоста мопсовидність голови, розширення перикардію, уповільнення кровообігу.

Прісноводні риби

Ці риби досить різноманітні за солестійкістю окремих видів в ембріональний період. До однієї групи належать лососеві риби, діапазон солоностійкості ембріонів у яких співпадає з таким у прохідних лососевих риб. Так, наприклад, у райдужної форелі в період після закінчення гоструляції осморезистентність ембріонів досягає 21 ‰ - 26‰. Після початку кровообігу у ембріонів і до їх виходу із оболонки солестійкість знижується до 13 - 15 ‰. Після вилуплення солестійкість передличинок не перевищує 5 - 7 ‰ (Павлов, 1979).

Серед прісноводних коропових порівняно стійкими до солоності в ембріональний період розвитку виявились рослиноїдні риби. Пелагічна ікра білого амура і білого товстолоба нормально запліднюються і розвиваються у чорноморській воді за солоності 4,9 ‰, з порушенням розвитку до 9,4 ‰, у каспійській воді – відповідно 5,9 і 11,5 ‰. У воді толерантного діапазону солоності спостерігаються порушення дробління і гоструляції, уповільнення наступних стадій ембріогенезу і термінів вилуплення передличинок, підвищена смертність ембріонів, зменшуються розміри виживших (Рыжкова Т.И., 1981). Досить вимогливою до солоності виявилась ікра плітки, що розвивається за солоності вище 1,8 ‰ відбувається аномальний розвиток з максимальною смертністю на стадії пігментації очей (Schger, 1979). Ембріональний розвиток ляща, синця густери і щуки протікає нормально за мінералізації води 0,5 – 1 ‰, за підвищення мінералізації до 6-7 ‰ темп ембріогенезу уповільнюється, виживаємість і кількість нормальних передличинок знижується до 10 - 30 %, довжина їх тіла зменшується, вміст жовткового мішка витрачається повільніше.

Канальний сом у чорноморській воді розвивається без порушень за солоності до 6,4 ‰, а з порушеннями розвитку витримує солоність до 16 ‰ (Ерохина, Виноградов, 1979).

Личинки і мальки

Загальною закономірністю для морських, напівпрохідних і прісноводних риб різних загонів і сімейств є розширення евригалінності, підвищення осморезистентності на різних стадіях постембріонального розвитку, від розсосування жовтка у передличинок до віку окріпшої молоді, пристосованої до зовнішнього середовища, що відповідає способу життя кожного виду (Рыкова, 1981; Holliday, 1969).

Ця закономірність пов'язана із становленням і посиленням функцій осморегуляторних систем організмів, що розвиваються. Найбільш складні солоносно-осмотичні відношення із водним середовищем склались у прохідних видів риб. Експериментально встановлено, що молодь куринських білуги, осетра і шипа у віці 35 - 60 діб витримують солоність до 13 ‰, а за 15 - 18 ‰ у неї в перші дні порушується рухлива активність, інтенсивність дихання і живлення, причому у молоді білуги і осетра ці функціональні розлади через 10 - 12 діб відновляються.

Порівняння виживаємості передличинок, личинок і мальків трьох видів прохідних осетрових Волги показало, що мальки білуги (25 - 40 діб) прекрасно виживають за солоності до 10,5 ‰, у той час як передличинок гинуть повністю, а для 8 - 15-добових личинок процент загибелі за солоності 8,7 - 10,5 ‰ становить від 30 до 78 %. Однак за солоності 12,2 - 15,7 ‰ відбувається загибель від 30 до 100 % мальків.

Обмеженість за виживаємості за розвитку у воді тієї чи іншої солоності в ранньому онтогенезі осетрових безпосередньо залежить від ступеню сформованості осморегуляторних механізмів.

Невдовзі після вилуплення із ікри осетрові мають досить розвинені системи осморегуляції, які забезпечують необхідну евригалінність в умовах прісних і солонуватих вод. Евригалінність личинок осетрових обумовлена раннім розвитком основних органів, відповідальних за осморегуляцію, зокремо, хлоридсекретуючих зябрових клітин і інтерренальної тканини. Ступінь розвитку осморегуляторної системи зв'язана з розвитком цілісного організму: чим крупніше молодь осетрових, тим краще вона переносить солоність незалежно від віку, оскільки це пов'язано із збільшенням загального числа хлоридсекретуючих клітин в онтогенезі. Ефективність захисно-приспосувальних реакцій осетрових в ранньому онтогенезі на зміну осмотичності водного середовища забезпечується нервовими і ендокринними механізмами їх регуляції гіпоталамо - гіпофізарної і нейросекреторної системи. Нейросекреторні клітини локалізовані у риб в бокових стінках третього шлуночка гіпофіза, де вони утворюють преоптичне ядро. Ступінь морфологічної і функціональної розвиненості нейросекреторних клітин відповідає етапам постембріонального розвитку осетрових, причому розвиток нейросекреторних клітин прогресує після переходу личинок на зовнішнє живлення. Вказані системи швидко корелюють з осморегуляторним процесом за впливу на молодь осетрових водою підвищеної солоності зростає осмомерність плазми крові, концентрація іонів Na^+ , K^+ , Ca^{2+} . В гіпоталамо - гіпофізарний тракт виводиться нейросекрет, зменшуються розміри нейросекреторних клітин і їх ядер. Через деякий час всі показники поветаються до норми, що свідчить про адаптивну морфофункціональну компенсацію викликаного організмом стресу. У процесі осморегуляції приймають участь і біохімічні механізми: змінюється вміст гемоглобіну і амінокислот.

Прохідні лососеві, особливо ті, які нагулюються за океанічної солоності води, в ранньому онтогенезі мають більш ефективну, ніж у

прохідних осетрових, систему осморегуляції. Личинки горбуші кінці розсасування жовтка прекрасно витримують до 23,3 ‰, а підвищення солоності до 33,3 ‰ викликає загибель не більше 12 %. Мальки горбуші віддають перевагу солоній воді, ніж прісній.

Формування осморегуляторної системи у личинок, мальків і старшої молоді лососевих в прісноводний період викликає морфофункціональний розвиток низки ефекторних (хлоридних клітин зябр, нирки, кишечник) і ендокринних (щитовидна, інтерреналова) залоза, тільця Станніуса) органів, гіпоталамо–гіпофізарний комплекс, а також прояв нейроендокринних кореляцій. За оптимальної солоності личинки кижуча добре ростуть, мають високий енергообмін. Поміщення ж мальків в океанічну воду приводить до трьохфазової стресової реакції, яка полягає в активації синтезу і транспорту нейросекрету, підвищенні осмотичного тиску крові, вмісту в її плазмі іонів Na^+ і Cl^- , підвищенні функціональної активності Na -екскреторних клітин зяберних пелюстків, активність в них сукцинатдегідрогенази Na^+ і K^+ - АТФ – ази. Ступінь солестійкості у цих лососевих риб прямо пов'язана з розвитком систем осморегуляції (Багаров 1963; Краюшкіна, 1983; та ін.). У атлантичного лосося становлення системи осморегуляції також скоординовано з процесом смолтифікації молоді. Перед виходом молоді сьомги в море ще в ріках у неї підвищується активність інтерреналової тканини, яка виробляє кортикостероїди, сукцинатдегідрогеназу хлоридних клітин, змінюючи баланс натрію в крові, виробляється солестійкість. Характерним є те, що у молоді балтійського і озерного лосося, які з річок переходять на нагул у солонуваті і прісні води, також відбувається підготовка осморегуляторної системи до функціонування в гіпертонічній морській воді, що свідчить про те, що активність сукцинатдегідрогенази хлоридних клітин у них нижче (Баюнова 1976).

Райдужна форель, яка зберегла фізіологічні системи осморегуляції прохідних форм, прекрасно виживає і добре росте у морській воді оптимальної солоності. Такою для личинок райдужної форелі є солоність до 5 ‰, для мальків – до 10 ‰. У воді солоністю 5 – 15 ‰ виживаємість личинок знижується, а за 15 - 25 ‰ відбувається їх загибель. Мальки добре виживають за 10 - 15 ‰, але ріст їх пригнічується. Відповідно солестійкість мальків райдужної форелі швидкість втрати солей у них вдвічі нижче, ніж у горбуші і сьомги. (Штерман 1965).

Верхня межа оптимальної зони солоності личинок різних видів, підвидів і популяцій напівпрохідних і прісноводних коропових риб (плітка, тарань, білизна, лящ, білий амур, білий і строкатий товстолоби, сазан, звичайний і сріблястий карасі) лежать в межах 3,7 - 7,5 ‰; сублетальна межа зони толерантної солоності лежить у них в межах від 6,3 до 12,5 ‰. В цілому це відповідає діапазону солоностей, за яким виживають ембріони названих видів риб. Лише у рослиноїдних риб спостерігається звуження діапазону солоностей оптимальної і толерантної зон у личинок у порівнянні з ембріонами. Як і у інших риб, у коропових в зоні толерантної солоності спостерігається підвищена кількість ослаблених і потворених личинок,

гальмування росту у виживших. Мальки і старша молодь багатьох видів коропових риб добре переносять солоність нижче 5 - 8 ‰, краще ростуть в слабосолонуватій воді, але солоність від 10 до 15 ‰ для них є сублетальною. За підвищеної солоності ріст коропових пригнічується, розміри зменшуються за величинах солоності, які перевищують сублетальні, мальки і старша молодь не виживають (Винникове, Низен, Вьет Тханг, 1976; Кирпичников. 1954; Коновалов, Коновалова, 1952; Рыков, 1981). У прісноводних і солонуватоводних коропових риб становлення дефінітичної осморегуляції, як і у прохідних костистих, відбувається в ранньому онтогенезі. Однак осморегуляторні їх потенції невеликі, і в дорослому стані солоність 12-15 ‰ є концентрацією можливою для виживання коропа і більшості коропових.

Личинки великоротого і чорного буффало, нових об'єктів розведення у внутрішніх водоймах, витримують (з відходом) солоність до 9,6 ‰, а нагульного сома – до 12,8 ‰ (Ерохина, Виноргадов, 1979).

Межами оптимальної і толерантної солоності, встановленими для коропових риб (не більше 12 ‰) обмежена також життєдіяльність личинок і мальків прісноводних і напівпрохідних окуневих риб – окуня, судака.

Неоптимальна солоність за тривалої дії може викликати і незворотні зміни. Більшість цих змін є адаптивними, наприклад, зростання числа міотомів із збільшенням солоності у атлантичного оселедця.

Концентрація і сольовий склад води є досить важливим екологічним чинником, який визначає спосіб життя і біологію розмноження риб, вироблення у них спеціалізованих систем осморегуляції. По відношенню до солоності в період розмноження і зв'язаними з ними нерестовими міграціями всі риби поділяються на декілька екологічних груп: прохідні, напівпрохідні і прісноводні. Індивідуальний розвиток багатьох видів, підвидів і популяцій риб цих екологічних груп відбувається у водному середовищі з різною концентрацією солей, що обумовлено як особливостями екології їх розмноження, так і коливаннями величини мінералізації (солоності) природних вод.

Риби, які розмножуються у прісних і солоних водах (прісноводні, прохідні, напівпрохідні, солонуватоводні), досить чітко відрізняють від риб, які розмножуються у морських, океанічних і ультрагалінних водах саме тим, що для сперматозоїдів більшості прісноводних риб солоність до 8 ‰ є тією верхньою межею, вище якої рухливість і здатність до запліднення знижується або взагалі неможливі. Навпаки, для більшості морських риб рухливість і здатність до запліднення сперматозоїдів обмежені солоністю не нижче 5 ‰. Оптимальна солоність зовнішнього середовища активованих спермій гіпотонічна по відношенню до внутрішнього середовища самців. За оптимальної солоності, очевидно, знижується енерговитрати сперматозоїдів на осмотичну роботу і забезпечується їх захист від структурно-функціональної деформації.

Оптимальний діапазон солоності, в межах якого спостерігається найбільша рухливість спермій риб, які нерестяться як у прісній, так і у солонуватій і морській воді, становить 2 - 8,5 ‰. Проте у деяких видів і

популяцій межі оптимального діапазону солоності дещо більш широкі. Наприклад, у евригалінної чорноморської тюльки оптимальний діапазон солоності, за якої 90 % спермійв мають однакову рухливість, досягає 0 - 14,5 ‰, у сірої кефалі - 36 ‰. Рухливість сперматозоїдів прісноводних риб (райдужна форель і щука) більша за 7 ‰, у морських риб (лаврака) за 20 ‰.

У цілому за значного збільшення солоності води у риб відмічається зменшення вагового і лінійного росту навіть за умов надлишкової годівлі. Але солоність води в 2 - 4 ‰ дещо стимулює ріст (коропів), а солоність вище 6 ‰ пригнічує. На процес пристосування риби до солоності середовища витрачається велика кількість органічних речовин тіла – і риба худне. Якщо ж риба не здатна пристосуватись, то у неї порушується водно – сольовий обмін і вона гине. У таких риб зростає відносна кількість солей і води в тілі.

Короткочасний вплив (особливо на мальків) слабких розчинів солей (наприклад 1 ‰ Na_2CO_3) через певні проміжки часу викликає помітні зміни в обміні риб і часто викликає стимулюючу дію на пластичний обмін.

Найбільш позитивний стимулюючий вплив має морська вода і розчин NaCl .

Особливо сильний вплив має солоність на білковий обмін, а саме на біологічну спрямованість засвоєних білків, на співвідношення пластичного і енергетичного обміну.

Солоність водного середовища найбільш ефективно впливає на обмін речовин у риб більш старшого віку (цьогорічки і вище) і гірше на обмін мальків.

Існують також данні про те, що сольові розчини морської води і штучних сумішей різного складу концентрацією 7 - 10 ‰ збільшують час поступального руху сперматозоїдів райдужної форелі, завдяки тому однією і тією ж кількістю сперми можна осіменити значно більшу кількість ікринок (за оптимального співвідношення ікри, сперми і розбавлення, ніж за активації спермійв прісною водою. (Billara R/ 1978, Petit J, Jalabert V. et al., 1973). Використання цього методу в Японії дозволило збільшити вихід заплідненої ікри райдужної форелі до 85 - 95 % замість 60 %.

Тривалість неперервної рухливості сперматозоїдів не єдиний показник їх реакції на воду різної солоності. Для успішного осіменіння ікри у деяких видів (руський осетр, атлантичний оселедець, тихоокеанський оселедець та ін.) сперматозоїди зберігають здатність до запліднення, знаходячись у воді різної (для кожного виду) солоності від декількох годин до доби завдяки призупиненню динамічної активності і збереженні тим самим запасів енергії до зустрічі з яйцем.

Пізнання фізіолого-біохімічної природи збереження життєдіяльності і функції запліднення сперматозоїдами за різних осмотичних умов важливо для розробки і вдосконалення способів короткочасного і довготривалого зберігання сперми промислових видів риб.

З метою подовження живучості сперматозоїдів і перешкоджанню склеюванню ікри застосовують фізіологічний розчин солі хлористого натрію

з сечовиною і розчини інших складів, які використовуються за заводського розведення коропа і райдужної форелі.

Доведено, що з підвищенням градієнта солоності води в толерантній зоні від субоптимальних до сублетальних величин підвищується процент потворних ембріонів і загальна смертність ікри, що розвивається. Підвищена солоність уповільнює розвиток і викликає такі порушення у ембріонів, як викривлення тулуба, вкорочення хвоста, деформацію перикардія тощо.

Серед прісноводних коропових риб відносно стійкими до солоності в ембріональний період розвитку виявились рослиноїдні риби. Пелагічна ікра білого амура і білого товстолоба запліднюються і розвиваються у чорноморській воді з солоністю до 4,9 ‰, з порушенням розвитку до 9,4 ‰.

Загальною закономірністю для морських, прохідних, напівпрохідних і прісноводних риб різних загонів і сімейств є розширення евригалінності, підвищення осморезистентності на різних стадіях постембріонального розвитку. Це закономірність пов'язана із становленням і посиленням функціональної осморегуляторних систем організму, що розвивається. Ступінь розвитку осморегуляторної системи зв'язана з розвитком цілісного організму: чим крупніше молодь, тим краще вона переносить солоність незалежно від віку, оскільки це зв'язано із збільшенням загального числа хлоридсекретуючих зябрових клітин і інтерренальної тканини в онтогенезі, які відповідають за осморегуляцію. Ефективність захисно-приспосувальних реакцій у ранньому онтогенезі до осмотичності водного середовища забезпечується нервовими і ендокринними механізмами їх регуляції гіпоталамо-гіпофізарної і нейросекреторної системами. Нейросекреторні клітини локалізовані у риб в бічних стінках третього шлуночка гіпофіза, де вони утворюють преоптичне ядро.

Завдання для самоперевірки

1. Яка оптимальна солоність для рухливості сперматозоїдів і здатності їх до запліднення для морських і прісноводних риб?
2. Який оптимальний діапазон солоності, в межах якого спостерігається найбільша рухливість спермій риб, які нерестять у прісній, солонуватій та морській воді?
3. Як впливає солоність води на розвиток ембріонів риб?
4. Яка стійкість різних видів риб до зміни солоності водного середовища?
5. Що є загальною закономірністю для морських, прохідних, напівпрохідних і прісноводних риб щодо їх адаптації до зміни солоності води?
6. Як зв'язана ступінь розвитку осморегуляторної системи з розвитком цілісного організму риб?
7. Які існують захисно-приспосувальні реакції організму у ранньому онтогенезі риб?
8. Як впливає зміна солоності води на обмін речовин в організмі риб?

9. Яка величина критичної солоності і її фізіологічна роль для риб, які населяють водойми різної солоності?
10. Який найбільш оптимальний рівень солоності для забезпечення нормального метаболізму в організмі прісноводних риб?
11. Які осморегуляційні процеси забезпечують життєдіяльність морських і прісноводних костистих риб?

6.8 Вплив вугільної кислоти та зміни рН водного середовища на процеси життєдіяльності риб

6.8.1 Вугільна кислота

CO₂ впливає на риб як трунок, викликаючи цілу низку порушень в організмі.

Вугільна кислота дуже сильно впливає на пластичний обмін. При цьому не лише поживні речовини їжі йдуть на життєві потреби організму, які виражаються у прирості, але навіть деяка частка раніше запасених резервів йде на якість пристосувальних процесів організму. В результаті у риб, особливо у мальків, повністю виключається пластичний обмін, а енергетичні процеси відбуваються так бурхливо, що вимагають більше поживних речовин, ніж риба отримує в даний момент з їжею.

Риба багато їсть, але худне. Наприклад, мальки севрюги за концентрації CO₂ 50 - 60 мг/л їдять стільки ж, скільки і в контролі, але в контролі вони прибавили у масі на 41,3 %, а за впливу CO₂ вони схудли на 10,6 %.

6.8.2 Водневі іони

Концентрація водневих іонів так, як і CO₂, викликає сильний вплив на газообмін риб і разом з цим на обмін речовин.

Досліди, проведені на коропах і карасях, показали, що за підкислення води карасі і коропа гірше ростуть. Карасі відносно добре переносять рН = 4,0, а коропа - 5,0. Найкращий приріст спостерігається за слабкислої реакції середовища. За нейтральної і слаболужної приріст знижений.

При підкисленні середовища відбувається зниження засвоєння поживних речовин, зменшення пластичного обміну і різке зростання енергетичного.

Знижується засвоєння білків із їжі. Крім того, підкислення середовища викликає у риб погіршення зв'язування кисню гемоглобіном в крові, погіршення дихання і підвищення порогової концентрації кисню, посилення активного пристосування до підкисленого середовища.

Експериментально доведено, що із зниженням рН водного середовища поглинання рибами кисню значно знижується. Токсичний ефект пояснюється коагуляцією зябрового слизу і самих мембран зябрового епітелію і "аноксією плівки коагулянту". Проте, пізніше ця точка зору була відхилена, оскільки було встановлено, що слиз, який виділяється зябрами, за кислотного впливу, лише частково обмежує проникливість зябер риб для кисню. В результаті асфікція розвивається досить повільно і не є причиною загибелі за низьких рН.

Закислення середовища (за рН 4,5) у коропа відбувається при зниженні споживання кисню, яке відновлюється протягом 24 годин. Але після попередньої аклімації риб до гіпоксії закислення води не викликає зменшення споживання кисню. Це вказує на спільність адаптаційних механізмів, які реагують на закислення середовища і гіпоксію. Адаптація дихальних систем до зниження рН здійснюється головним чином за рахунок збільшення кисневої ємності крові завдяки підвищенню вмісту гемоглобіну,

зростанню гематокриту і кількості еритроцитів. Більш детальними дослідженнями встановлено, що в основі токсичної дії низьких рН середовища лежить порушення діяльності системи іонної і осмотичної регуляції, які локалізовані в зяберних епітеліях водних тварин. В той же час припускають, що можливим місцем локалізації систем перенесення іонів проти градієнту концентрації у риб є спеціалізовані хлоридні клітини, які забезпечують підтримання певного рівня Na^+ в крові. Головним в іонній регуляції у прісноводних тварин є активний транспорт Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , і Cl^- через зябра із води у внутрішнє середовище, а також виведення із організму таких метаболітів, як NH_4^+ , H^+ , HCO_3^- .

У риб за аклімації до низьких рН здійснюється одночасно два адаптивних процеси. З одного боку, зменшується вихід Na^+ із організму, з другого, після першопочаткового значного пригнічення поглинання Na^+ починається часткове відновлення швидкості сорбції цього іону, що дозволяє підтримувати баланс Na^+ між зовнішнім і внутрішнім середовищем.

У річкового рака обмін Na^+ в зябрах так як і у водяного віслючка, малочутливий до зниження рН в діапазоні 6 - 4. Однак закислення середовища викликає різке збільшення втрати Ca^{2+} . У раків, поміщених у воду з рН 4,5, швидкість загальної втрати Ca^{2+} зростає у 8 - 9 разів.

Отже, загибель риб і безхребетних за зниження рН в основному обумовлена порушенням процесів іонної регуляції. У кислому середовищі обмін Na^+ , Cl^- і Ca^{2+} між організмом і водним середовищем зміщується в бік надмірного виходу цих іонів у зовнішнє середовище, відбувається незбалансоване надходження H^+ до організму.

Низьке гостротоксичне рН збільшує проникливість зяберного епітелію риб для іонів. У цьому випадку швидкість дифузії солей із організму зростає в декілька разів. Концентрація електролітів в крові швидко знижується, відбувається інтенсивне надходження іонів водню за градієнтом концентрації у внутрішнє середовище, паралельно з обезсолюванням розвивається ацидоз. За цих значень рН відмічаються серйозні деструктивні зміни в зябровому епітелії, які найбільш інтенсивно відбуваються в середовищі, що містить Ca^{2+} менше 20 - 40 мг/л.

У ракоподібних і молюсків, а також і у риб за ацидофікації відбувається порушення процесів іонної регуляції. Спостерігається зростання виходу Na^+ і Ca^{2+} із організму, інгібування сорбції Na^+ із зовнішнього середовища. У деяких видів ракоподібних і молюсків кальцієвий обмін більш чутливий до зниження рН, ніж натрієвий. Це дає підставу вважати, що зміни в регуляції Ca^{2+} , які відбуваються в кислому середовищі, можуть обмежувати існування окремих видів водних тварин у водоймах із зниженим значенням рН середовища.

Запитання для самоперевірки

1. Яку роль відіграє вуглекислота в організмі риб?
2. Який вплив має надлишок вугільної кислоти на пластичний обмін у риб?

3. Як впливає зміна у воді концентрації водневих іонів на обмін речовин риб?
4. Як впливає зміна рН водного середовища на процеси засвоєння з їжі поживних речовин?
5. Як впливає зміна рН водного середовища на поглинання рибами кисню з води?
6. Чим викликана загибель риб і безхребетних за зниження рН водного середовища?

Тема 7. Фізіолого-біохімічні механізми адаптації гідробіонтів до зміни екологічних умов їх життєдіяльності

Відкриття Ч. Дарвіном механізму еволюції показало, що по суті вся еволюція є процес, спрямований на вироблення пристосувальних реакцій, тобто адаптація. Найбільш вдалим визначення адаптації дане в книзі "Філософські проблеми теорії адаптації" (1975). Її автори розглядають як цілісну систему реакцій живих систем (індивід, вид, біоценоз), які мають активний спрямований характер, який сприяє не лише підтриманню динамічної рівноваги за даних умов середовища (гомеостазис), але і забезпечує можливість еволюції за їх зміни (гомеорезис).

Адаптація розглядається, з одного боку, як процес пристосування будови і функцій організму (особин, популяцій, видів) і їх організмів до умов середовища, а з другого, як конкретно-історичний результат пристосувального процесу, який здійснюється в певних біотопах і біоценозах.

Г.Ф. Гаузе (19) відмічає, що відповідність організмів умовам середовища, які змінюються, досягається шляхом безперервних пристосувальних перебудов до адаптивних модифікацій, які становлять основу пристосування. Для успішного виживання організм повинен мати пристосованість до самих різноманітних можливих комбінацій екологічних чинників. На цій загальній властивості ґрунтується прояв різноманітних спадкових адаптивних модифікацій, які залежать від дії зовнішніх умов на фізіологічні системи організму, які розвиваються.

Дослідженнями на парамеціях встановлено, що за дії природного чинника середовища (солоності) зберігаються групи з малою стійкістю, але з великою стійкістю до утворення адаптивних модифікацій. За дії малих концентрацій штучного чинника (хініну), зберігаються групи з найбільшою резистентністю, але з невисокими здатностями до адаптивних модифікацій. Таким чином, пристосування парамецій до солоності принципово відрізняється від пристосування до хініну. У першому випадку зберігаються клони з генетично ослабленим вихідним пристосуванням, але з генотипічно посиленою адаптивною модифікацією, тобто відбувається вибір на пристосованість. У другому випадку основну частку загального пристосування становить вихідна резистентність, і додатковий ефект пристосованості досить невеликий.

За дії летальних концентрацій токсичних речовин загибель організмів настає, як правило, не миттєво. Це означає, що організм має деяку пристосованість до різких змін умов зовнішнього середовища.

До загальних фізіологічних причин, на яких ґрунтується пристосувальне реагування організму на зміну середовища, вносяться:

- 1) незмінність функції;
- 2) вимикання;
- 3) посилення функції;
- 4) поєднання посилених функцій.

На цьому фізіологічному фундаменті будуються кількісні закономірності реагування організму - надлишкове реагування і звикання організму до зміни середовища.

Під впливом змінених умов зовнішнього середовища (температура, освітленість) в організмах виникають неспадкові зміни ознак організму (його фенотипу) або модифікації. У відповідь на сильні зовнішні стимули можуть виникати порушення розвитку або неадаптивні модифікації, які виражають, наприклад, у виродженні, морфологічних і фізіологічних дефектах.

Початковим ланцюгом пристосування організму, у тому числі і риб, до звичайних умов слугують рефлекторні процеси, потім підключаються гуморальні подразники (адреналін, гістамін, продукти розпаду тканини). Це приводить до вимикання механізмів, що забезпечують пристосувальну реакцію організму, в першу чергу ретикулярної формації мозку і системи гіпоталамус - гіпофіз - наднирники. Клітини гіпоталамусу виробляють вивільнюючий фактор, за дії якого зростає утворення і виділення гіпофізом у кров адренокортикотропного гормону, стимулюючого діяльність кори наднирників (вироблення глюкокортикоїдів). Одночасно в реакцію залучаються і інші гуморальні і нервові механізми і нервова система в цілому.

У процесі пристосування водних тварин до чинників абіотичного середовища (температура, рН, солоність) відбуваються не лише кількісні зміни тих чи інших показників, але і порушується специфіка або якість обміну. Ваажається, що якісні порушення обміну речовин є загальною причиною смертності пониження температури, як у пойкилотермних, так і у гомойотермних тварин.

7.1 Механізми адаптації риб до зміни температури водного середовища

Як відомо, для кожного виду водних тварин, зокрема риб, існує свій температурний оптимум. Так, для лососевих в літній період він коливається в межах 20 - 21°C, сигових 22 - 23°C. Найбільш високу активність і засвоєння їжі коропом спостерігається за температур 20 - 27°C (Романенко, 1983). Найбільш сприятливою температурою для молоді оселедця є 12°C, для білого амура - 18,3 - 29,4°C. В діапазоні цих температур багатьма дослідниками зареєстрована найбільш висока інтенсивність росту цих видів риб

Зазвичай швидка зміна температури води, навіть якщо вона відбувається в межах адаптивного діапазону, може привести до загибелі риб. Але цього не відбувається за поступового підвищення або зниження температури. Більш того, поступова аклімація риб значно розширює їх температурний діапазон. Температура води, яка виходить за межі оптимальних, приводить не лише до суттєвого зниження споживання їжі та уповільнення інтенсивності росту риб, але й до порушення фізіологічних систем і біохімічних процесів.

Як відомо, для кожного виду риб існують нижні і верхні межі толерантності до дії температурного чинника. Відхилення температури

водного середовища від оптимальних значень викликає суттєві зміни в інтенсивності живлення риб, їх дихання, а також супроводжується порушенням інших фізіологічних функцій та перебігу метаболічних процесів.

Між тим, протягом всього життя, особливо в різні сезони року, риби піддаються дії широкого діапазону коливань температури водного середовища. Це вимагає від них певної перебудови обміну речовин, а також використання певних, вироблених в процесі еволюції, адаптаційних механізмів, спрямованих на пристосування організму до змін температури водного середовища і на нормалізацію фізіолого-біохімічних систем.

Зазвичай відмічається підвищена терморезистентність мальків порівняно з личинками, яка обумовлена тим, що нейрогормональний регуляторний механізм дозволяє організму відповідати за температурні впливи стресовими реакціями. Він формується у постембріональний період. Важливу роль в нейрогормональному регуляторному механізмі відіграють ендокринні залози: щитовидна залоза, гіпофіз, інтерренальна тканина, розвиток і становлення функцій яких в ранньому онтогенезі визначає формування загальної реактивності личинок і молоді. Метаболічна функція щитовидної залози тісно зв'язана з функцією тиреотропних клітин аденогіпофіза, які виробляють тиреотропний гормон.

У молоді і дорослих риб існує складний комплекс фізіологічних і поведінкових реакцій на зміну температури водного середовища. Це - активні перміщення із несприятливих зон в зони сприятливих температур, зміна інтенсивності метаболізму, накопичення енергоресурсів, синтез антифризів за низьких температур і т.п. У ранньому онтогенезі багато таких пристосувань для адекватної реакції на несприятливі температурні впливи у риб відсутні. Тому амплітуда температурного градієнта, за якого виживають статеві клітини, ембріони і личинки, завжди відносно вужче, ніж ліпазон температур, які переносяться молоддю і дорослими особинами відповідних видів.

Вироблені рибами адаптивні механізми дозволяють переносити коливання води в досить широкому діапазоні без суттєвих негативних наслідків на діяльність різних функціональних систем організму.

Існує певний взаємозв'язок між температурою водного середовища, інтенсивністю і спрямованістю фізіолого-біохімічних процесів в організмі водних тварин.

Оскільки у риб зміни температури води викликають зміни інтенсивності обміну речовин, повинні існувати внутрішні механізми, які спрямовані на стабілізацію цього рівня і зниження впливу чинників оточуючого середовища.

Із зміною температури водного середовища тісно зв'язані інтенсивність та спрямованість метаболічних процесів в організмі риб. Риби різних систематичних груп, які перебувають у тому чи іншому фізіологічному стані, виробляють за даної температури (у межах фізіологічної норми) свою температурну зону адаптації, в межах якої відбувається найбільш стійкий

обмін речовин (Строганов Н.С., 1956), тобто мало залежить від температури. Автор цієї роботи вважає, що ключовим процесом в механізмах фізіологічного пристосування або адаптації риб є обмін речовин. Небезпечним для їх організму є не зміна рівня обміну, а порушення у співвідношеннях окремих ланок обміну речовин, його дизгармонія, порушення його якості. У цілому ж за думкою того ж автора фізіологічне благополуччя організму або його пристосованість до даної температури визначається здатність виробляти температурну зону адаптації.

У пойкилотермних тварин температура визначає швидкість всіх метаболічних процесів, її зміни впливають на загальну інтенсивність обміну, однак гомеостатичні системи підтримують коливання метаболічних реакцій в певних, досить вузьких межах. У водних пойкилотермних тварин зміни температури по-різному впливають на окремі ферментативні реакції, які мають специфічні температурні оптимуми. З підвищенням температури до зони оптимуму темп росту риб зростає, з виходом температури за межі оптимальної зони - знижується. Із зростанням температури до оптимальної зростає інтенсивність синтезу білка.

Одним із інтегральних показників, які відображують реакцію організму риб на зміну температури води є інтенсивність споживання ними кисню. Так, зниження температури води супроводжується зменшенням споживання кисню рибами, а її підвищення - приводить до значного зростання цього показника. З підвищенням температури води не лише зростають потреби риб у кисні, але й збільшується киснева ємність крові, яка відбувається за рахунок підвищення кількості еритроцитів і вмісту в них гемоглобіну. Забезпечення за таких температурних умов риб необхідною кількістю кисню здійснюється за рахунок збільшення об'єму води через залозистий апарат зябр і посилене вилучення з неї кисню. Відмічена закономірність характерна для теплолюбивих риб.

За холодової адаптації деяких холодолюбивих риб інтенсивність споживання кисню, навпаки, може зростати в 1,5 - 2 рази з підвищенням температури води споживання кисню рибами може знижуватись.

У багатьох видів помірних широт при зниженні температури в кінці літа і на початку осені обмін перебудовується в бік посиленого нагромадження енергетичних резервів: жиру і глікогену. Підвищення температури викликає посилені витрати жирових резервів.

Звертає увагу те, що нормальний перебіг біологічних процесів в межах діапазону зовнішніх температур, можливий завдяки компенсаторним механізмам. Зокрема за адаптації до низьких температур у риб збільшується вміст глюкози, ліпопротеїдів і глікопротеїдів в крові, знижується вміст глікогену, посилюється синтез фосфоліпідів і холестерину, підвищується частка високоненасичених жирних кислот.

Існує інформація про те, що адаптація риб до холоду здійснюється за рахунок енергії перетворення вуглеводів у жири. Ненасичені жирні кислоти за низьких температур активують білкову частину ліпопротеїдних ферментів; таким чином, без зміни концентрації ферментного білка (синтез білків

вимагає більших витрат енергії) відбувається компенсація діяльності ліпопротеїдних ферментів. Одним із найважливіших механізмів гомеостазу у пойкилотермних тварин є зміни ступеню ненасиченості ліпідних компонентів мембран, і в першу чергу фосfolіпідів. Підвищення вмісту високоненасичених жирних кислот в ліпідах клітин мембран визначає їх здатність залишатись у рідкому стані за низьких температур і тим самим забезпечує ефективне функціонування мембран. Температура оточуючого середовища впливає на жири риб безпосередньо і через їжу. Наприклад, важлива роль фосfolіпідів і ненасичених жирних кислот в процесах температурної аклімації підтверджується і тим, що годівля риб їжею з підвищеним вмістом високоненасичених жирних кислот підвищує їх стійкість до низьких температур.

За низьких температур може відбуватись загибель риб значно раніше, ніж відбуваються незворотні зміни на клітинному рівні через уповільнення ритмів скорочення серця, частоти і глибини дихальних рухів, тобто гіпоксії. У зоні нижніх летальних температур зростає проникливість клітинних мембран, відбувається блокада іонних насосів, вироблення енергії знижується до рівня, який не забезпечує здійснення найважливіших життєвих функцій.

За холодової адаптації риб інтенсивність споживання ними кисню також може зростати в 1,5 - 2 рази. Особливо це явище характерне для холодолюбивих видів риб.

Очевидно різні види риб неоднаково реагують на зміни температури води викликає посилення споживання кисню, а у інших, навпаки, зниження. Такі особливості реакції риб на зміни температури води пояснюється еколого-фізіологічними особливостями перебігу в їх організмі метаболічних процесів.

Різна реакція теплолюбивих і холодолюбивих риб щодо споживання кисню за умов зміни температури водного середовища пояснюється видовими відмінностями, які обумовлені еколого-фізіологічними особливостями перебігу в їх організмі метаболічних процесів (Романенко В.Д., Арсан О.М., Соломатина В.Д., 1981).

Слід зазначити, що аклімація риб до підвищення температури водного середовища настає швидше порівняно з холодовою адаптацією, тривалість якої у деяких випадках може досягати 20-ти діб. У середньому ж для адаптації риб до нових температурних умов водного середовища достатньо 5 - 10 діб.

Аклімація риб до більш низької температури води супроводжується інгібуванням процесів генерування енергії в мітохондріях, що відображується на рівні АТФ, а енергозабезпечення процесів аклімації риб до низьких температур здійснюється не за рахунок аеробного дихання, а через інші механізми генерування енергії. Зокрема, за аклімації риб до холоду може зростати роль пентозофосфатного шляху катаболізму глюкози. При цьому послаблюється інтенсивність перебігу гліколітичних процесів.

7.2 Вплив температури води на активність ферментних систем організму риб

Як відомо, активність травних ферментів в значній мірі визначається температурою оточуючого середовища. Однією з основних властивостей ферментів є їх термолабільність.

Це означає, що при нагріванні вони втрачають свою активність. Для ефективної дії ферментів існує певний температурний оптимум. Чутливість до дії температури теж є характерною властивістю ферментів, що пояснюється їх білковою природою. А білки, як відомо, при нагріванні денатуруються.

Оптимум дії більшості ферментів тваринного походження коливається в межах 40 - 50°C. Слід зазначити, що активність травних ферментів за низької температури у холонокровних тварин значно вище, ніж у теплокровних. Це означає, що температурні оптимуми активності травних ферментів теплокровних тварин дещо вище, ніж холонокровних.

Якщо температурна акліматизація торкається активності ферментів і їх систем, то це повинно відбитись і на кількісній стороні субстратів, які використовуються даними ферментами в процесі метаболізму. За температурної акліматії змінюється вміст енергетичних речовин не лише в тканинах, але і в клітинних структурах.

У риб від температури води в значній мірі залежить активність травних ферментів, інтенсивність обміну речовин і загальний фізіологічний стан.

За дуже низьких і високих температур риби як правило не живляться навіть за наявності їжі. Діапазон коливань температур, за яких відбувається живлення риб, неоднаковий для різних видів риб. У той же час можна спостерігати різницю в температурних межах живлення у представників одного сімейства, які живуть в одній водоймі різного температурного режиму.

Відмічено також, що мало вгодовані риби як правило беруть їжу і за зниженої температури води (3 - 5°C), тоді як вгодовані риби за такої температури не живляться. На відміну від теплолюбивих видів арктичні види риб є холодостійкими і живляться вони за більш низьких температур, ніж тропічні.

При вивченні впливу температури на активність протеолітичних ферментів травного тракту менька, щуки, сома, судака, ляща, коропа, карася, які населяють водосховища встановлено:

- 1) Характер температурної залежності протеїназ слизової кишкової кишки у риб різних видів, які відносяться за типом живлення до різних екологічних груп і які населяють різні водосховища, досить близький і у більшості випадків залежить від типу субстрату (казеїн, білки плазми крові, нативні м'язи).
- 2) У літній період температурний оптимум протеїна слизової кишкової кишки риб різних видів відповідає 60°C, в зоні низьких температур (0 - 5°C) становить 5 - 10%, в зоні фізіологічних температур - 10 - 20% від мінімальної активності.
- 3) У зимовий період за тих же експериментальних умов (термін інкубації 10 хв., рН - 7,4) у коропових риб характер температурної функції протеїна

близький до оптимального. У щуки в залежності від типу субстрату температурний оптимум дорівнює 60° С (білки плазми крові, нативні м'язи) або 50° С (казеїн).

Температурна характеристика одноіменних ферментів відображує екологічні умови водойм, які населяють риби і характер їх живлення.

При вивченні адаптації травної системи до типу живлення риб різних екологічних груп встановлено відмінність оптимумів активності ферментів у мирних і хижих риб. Так, наприклад, у мирних риб (коропа, карася, ляща, синця, плітки) максимальна активність гідролізу крохмалу під дією L-амілази спостерігається за температури 40° С, в той час як у типових і факультативних хижаків (менька, щуки, сазана, окуня, йоржа, чехоні) - у більшості випадків за температури 30° С.

У процесі акліматизації риб до зміни температури водного середовища певну роль відіграють окремі ферменти, активність яких також може змінюватись у досить широкому діапазоні. Зокрема, це стосується ферментів, які відповідають за генерування енергії в клітині. До них відносяться ферменти циклу трикарбонових кислот і дихального ланцюга. Одні і ті ж ферменти, які функціонують за різної температури, мають певні відмінності в структурі. Одним з таких механізмів аклімації ферментного препарату, відповідального за процеси тканинного дихання риб, є вибіркового синтез ізоферментів, які найбільш пристосовані до оптимального для них діапазону температур (Романенко В.Д., Арсан О.М., Соломатіна В.Д., 1991).

Загибель риб від високих температур також відбувається за порушення діяльності клітинних мембран із-за змін структури жирів, зменшення переносу кисню кров'ю, інактивації ферментів і в кінці кінців із-за денатурації білків і вивільнення із зруйнованих клітин токсичних речовин.

За адаптації риб до низьких температур в їх залозистих тканинах відмічена активація практично всіх ланок мітохондріальної системи транспорту електронів, які забезпечують зростання енергетичних потреб організму. У першу чергу аклімацію до понижених температур виявляють ферменти, які приймають участь у виробленні енергії гліколізу, перенесення електронів, окислення жирних кислот.

У риб, які населяють райони із значними коливаннями (сезонними) температур (у помірній зоні), генетично закріплена здатність до температурних аклімацій, яка, як правило, виражена сильніше, ніж у близьких видів риб із полярних і тропічних районів, тобто районів з відносно більш стабільними умовами. Так, ферменти антарктичних риб у меншій степені здатні до аклімації, ніж ті ферменти у райдужної форелі, при цьому часткову або повну аклімацію до понижених температур виявляють в першу чергу ті ферменти, які приймають участь у виробленні енергії, - ферменти гліколізу, перенесення електронів, окислення жирних кислот. За аклімації до низьких температур, як показали досвіди по включенню 14⁰ С, білковий і жировий синтез йде більш інтенсивно, ніж за аклімації до підвищених температур, що забезпечує прискорену заміну використаних або інактивованих білків і ліпідів.

Крім цього, в механізмах адаптації риб до змін температури води значна роль належить ферментам, відповідальним за використання запасної енергії в клітині, зокрема, Mg^{2+} - АТФ-азі та $Na^+ K^+$ -АТФ-азі.

Одним із механізмів аклімації ферментного апарату, відповідального за процеси тканинного дихання риб, є вибірковий синтез ізоферментів, які найбільш пристосовані до оптимального для них діапазону температур.

Таким чином, впливові температури води піддаються в основному ферментні системи, які пов'язані з процесами перетворення енергії, тобто ферменти гліколізу та аеробного дихання.

Біохімічні температурні адаптації здійснюються у тих випадках, коли організм ще не знаходить ефективних поведінкових або фізіологічних шляхів, щоб запобігти термічному стресу.

7.3 Механізми адаптації риб до зміни солоності води

В основі адаптації риб до зміни солоності води лежать осморегуляторні процеси, які здійснюються на різних етапах розвитку і росту. Так, помічено, що, яйця деяких видів риб невдовзі після запліднення і початку ембріонального розвитку мають певну здатність до осморегуляції жовтка і зародка. На основі експериментальних досліджень розкриті деякі специфічні провізорні механізми осморегуляції у зародків, а також становлення дефінітивних органів гормональної регуляції і осморегуляції в ембріогенезі риб, різних за екологією розмноження і таксономічним положенням. Встановлено, що в період набрякання і дробління ікри сайки, біломорської тріски, наваги зменшується відносна кількість білків і ліпідів і одночасно зростає кількість екстрактивних речовин за незмінної величини органічних сполук і такою трансформацією одних речовин в інші забезпечується осморегуляція між зародками і перивітеліновим простором. Після завершення епіболії спостерігається протилежне явище: зростання вмісту екстрактивних речовин, що пояснюється ресинтезом білка із амінокислот і пептидів. До цього часу зародки разом із жовтком, очевидно, утворюють ізольовану від перивітелінового простору внутрішню систему осморегуляції, яка дозволяє їм підтримувати власну осмомолярність.

У дорослих риб різних екологічних груп існують ефективні механізми осморегуляції, які функціонують під контролем складної ендокринної і нейросекреторної системи. В ембріогенезі і постембріогенезі ці механізми і системи лише формуються. Різкі зміни солоності і іонного складу води для ікри різних видів риб, що розвивається, часто бувають пошкоджуючими і згубними саме тому, що ембріони, передличинки і личинки не мають відповідних ефективних захисних компенсаторних систем.

Доведено, що в ембріональній і ранній постембріональній періоди між ендокринними залозами, що формуються - інтерренальної тканини (гомологом кори наднирників) і щитовидною залозою, з одного боку, і органами - мішенями, зокрема зачатковою видільною системою, з другого боку, складаються взаємозв'язки, які носять характер провізорних кореляцій. Ця тимчасова система забезпечує певну ступінь еврибіонтності організмів,

що розвиваються. По мірі їх подальшого розвитку провізорні кореляції змінюються дефінітивними, завдяки чому розширюється специфічна для виду ступінь еврибіонтності. Ендокринна і нейросекреторна системи в ранньому онтогенезі риб мають періоди підвищеної і помірної активності, які відповідають структурно - функціональним перебудовам, тому гормональні впливи в ці періоди визначають розвиток всієї системи регуляції метаболізму і специфіки онтогенезу особин. Враховуючи недосконалість системи осморегуляції в овульованій ікрі та ікрі, що розвивається, можна проаналізувати вплив солоності на розвиток і життєздатність ембріонів і передличинок риб різних екологічних груп.

7.3.1 Осморегуляція у морських костистих риб

Морські риби гіпоосмотичні, і їм постійно загрожує виведення води із організму у більш концентровану морську воду, оскільки поверхня їх тіла, особливо велика поверхня зябрів, дещо прониклива для води. Ці риби повинні якось відшкодувати осмотичні втрати води. З цією метою вони п'ють морську воду. Але, хоча пиття води і компенсує її втрати, разом з водою з кишкового тракту всмоктується велика кількість солей. В результаті цього концентрація солей в організмі зростає, тоді стоїть задача видалення із організму надлишку солей. Проте щоб після пиття морської води в тілі затримувалась лише вода, солі повинні виводитись в концентрації більш високій, ніж їх концентрація, яка знаходиться у воді, що надходить до організму. Але нирка костистої риби не може слугувати для цієї мети, оскільки вона не здатна зробити сечу більш концентрованою, ніж кров.

Тому надлишок солей повинен виводитись якимось іншим органом. Для цього слугують зябра, які, таким чином, виконують подвійну функцію, приймаючи участь і в осморегуляції, і в газообміні. Секреція солі через зябровий епітелій повинна являти собою активний транспорт, оскільки вона спрямована від більш низької концентрації (в крові) до більш високої (в зовнішньому середовищі). Видалення солей з сечею має другорядне значення, оскільки у костистих риб сеча зазвичай більш розбавлена, ніж рідини тіла. Однак нирка відіграє важливу роль у виведенні двовалентних іонів магнію і сульфату, які складають приблизно 1/10 солей морської води. Ці іони не виводяться через зябра, які, очевидно, активно виділяють лише натрій і хлор (очевидно, через хлоридні клітини).

Хоча морські риби п'ють воду, вимірювання кількості води, що ними випивається, показано, що з нею поглинається лише невелика частка натрію, що надходить, а основний його притік відбувається в іншому місці - очевидно, в зябрах, які мають деяку проникливість. Незалежно від того, чи надходить натрій через всю поверхню тіла або через зябра, відомо, що у риб, адаптованих до морської води, покриття відносно проникливі для іонів, а у риб, адаптованих до прісної води, відносно непроникливі для них.

7.3.2 Осморегуляція у прісноводних риб

Осмотичні умови для риб у прісній воді приблизно такі, як і для безхребетних.

Головну проблему створює осмотичний притік води. Важливу роль у цьому притоку відіграють зябра, враховуючи їх велику поверхню і відносно високу проникливість; шкіра має менше значення. Надлишок води виводиться у вигляді сечі; сеча досить рідка і виробляється у кількостях, які становлять протягом доби до 1/3 маси тіла. Хоча вона містить невелику кількість розчинених речовин, але із-за великого об'єму сечі відбувається значний витік цих речовин, який повинен бути відновленим. Зябра також у деякій мірі проникливі для іонів, втрата яких також повинна бути відновлена їх поглинанням.

Деякі розчинні речовини надходять з їжею, але в основному вони поглинаються шляхом активного транспорту в зябрах.

Більшість костистих риб мають лише обмежену здатність переходити з прісної води в море і назад; вони є відносно стеногалінними.

Так, при переході вугра із прісної води в морську осмотична втрата води досягає 4 % маси тіла протягом 10 год. Якщо позбавити вугра можливості пити морську воду, він буде безперервно втрачати воду і через дукілька днів загине від обезводнення. Але якщо він може пити, то через деякий час починає заковтувати морську воду, його втрати у масі припиняються і через день-два настає рівноважний стан. Якщо ж перевести вугра із морської води у прісну, то спочатку він буде додавати у масі, але потім посиляться утворення сечі і через один-два дні також наступить рівновага.

При переході вугра із прісної води у морську або навпаки змінюється не лише спрямованість осмотичного току води, але для досягнення рівноваги й компенсації надлишку або втрати розчинних речовин повинна змінюватись також спрямованість активного транспорту в зябрах. Як відбуваються ці зміни, поки невідомо, хоча припускають участь ендокринних механізмів. Невідомо також, чи здійснюють транспорт у двох напрямках різні популяції клітин, з яких та чи інша активується за необхідності. Друга можливість полягає у тому, що змінюється на зворотну полярність транспортного механізму у всіх діючих клітинах.

7.3.3 Особливості адаптації осетрових риб до змін солоності води

Обмеженість за виживаємості за розвитку у воді тієї чи іншої солоності в ранньому онтогенезі осетрових безпосередньо залежить від ступеню сформованості осморегуляторних механізмів.

Невдовзі після вилуплення із ікри осетрові мають досить розвинені системи осморегуляції, які забезпечують необхідну евригалінність в умовах прісних і солонуватих вод. Евригалінність личинок осетрових обумовлена раннім розвитком основних органів, відповідальних за осморегуляцію, зокрема, хлоридсекретуючих зябрових клітин і інтерренальної тканини. Ступінь розвитку осморегуляторної системи зв'язана з розвитком цілісного

організму: чим крупніше молодь осетрових, тим краще вона переносить солоність незалежно від віку, оскільки це пов'язано із збільшенням загального числа хлоридсекретуючих клітин в онтогенезі. Ефективність захисно-приспосувальних реакцій осетрових в ранньому онтогенезі на зміну осмотичності водного середовища забезпечується нервовими і ендокринними механізмами їх регуляції гіпоталамо-гіпофізарної і нейросекреторної системи. Нейросекреторні клітини локалізовані у риб в бокових стінках третього шлуночка гіпофіза, де вони утворюють преоптичне ядро. Ступінь морфологічної і функціональної розвиненості нейросекреторних клітин відповідає етапам постембріонального розвитку осетрових, причому розвиток нейросекреторних клітин прогресує після переходу личинок на зовнішнє живлення. Вказані системи швидко корелюють з осморегуляторним процесом за впливу на молодь осетрових водою підвищеної солоності зростає осмомолярність плазми крові, концентрація іонів Na^+ , K^+ , Ca^{2+} . В гіпоталамо-гіпофізарний тракт виводиться нейросекрет, зменшуються розміри нейросекреторних клітин і їх ядер. Через деякий час всі показники повертаються до норми, що свідчить про адаптивну морфофункціональну компенсацію викликаного організмом стресу. У процесі осморегуляції приймають участь і біохімічні механізми: змінюється вміст гемоглобіну і амінокислот.

7.3.4 Особливості адаптації лососевих риб до зміни солоності води

Прохідні лососеві, особливо ті, які нагулюються за океанічної солоності води, в ранньому онтогенезі мають більш ефективну, ніж у прохідних осетрових, систему осморегуляції. Личинки горбуші в кінці розсмоктування жовтка прекрасно витримують до 23,3 % , а підвищення солоності до 33 % викликає загибель не більше 12 %. Мальки горбуші віддають перевагу солоній воді, ніж прісній.

Формування осморегуляторної системи у личинок, мальків і старшої молоді лососевих в прісноводний період викликає морфофункціональний розвиток низки ефекторних (хлоридних клітин зябр, нирки, кишечник) і ендокринних (щитовидна, інтерреналова залоза, тільця Станніуса) органів, гіпоталамо-гіпофізарний комплекс, а також прояв нейроендокринних кореляцій. За оптимальної солоності личинки кижуча добре ростуть, мають високий енергообмін. Поміщення ж мальків в океанічну воду приводить до трьохфазової стресової реакції, яка полягає в активації синтезу і транспорту нейросекрету, підвищенні осмотичного тиску крові, вмісту в її плазмі іонів Na^+ - екскреторних клітин зяберних пелюстків, активність в них сукцинатдегідрогенази Na^+ і K^+ - АТФ-ази. Ступінь солестійкості у цих лососевих риб прямо пов'язана з розвитком систем осморегуляції (Багаров, 1963; Краюшкіна, 1983 та ін.) У атлантичного лосося становлення системи осморегуляції також скоординовано з процесом смолтифікації молоді. Перед виходом молоді сьомги в море ще в ріках у неї підвищується активність інтерреналової тканини, яка виробляє кортикостероїди, сукцинатдегідрогеназу хлоридних клітин, змінюючи баланс натрію в крові,

виробляється солестійкість. Характерним є те, що у молоді балтійського і озерного лосося, які з річок переходять на нагул у солонуваті і прісні води, також відбувається підготовка осморегуляторної системи до функціонування в гіпертонічній морській воді, що свідчить про загальне походження трьох екоформ, однак активність сукцинатдегідрогенази хлоридних клітин у них нижче (Баюнова, 1976).

Відомо, що лосоसेві є прохідними рибами, які міняють середовища в період покатної міграції з річки до моря, а потім у дорослому стані повертаються в ріки для нересту. У цей час в організмі лосося відбуваються значні перебудови найважливіших функціональних систем і органів. Вирішальне значення за різких змін солоності середовища має підтримання відносної постійності осмомолярності крові і тканинної рідини, а також концентрації одно- і двовалентних іонів, особливо концентрації іонів натрію, як одного з катіонів, які визначають величину осмомолярності біологічних речовин.

Відомо, що риби, які населяють прісні водойми, активно утримують натрій шляхом максимального зниження його секреції хлоридними клітинами зябр і нирками так, що концентрація його в сечі таких риб досить низька. У морі ж хлоридні клітини активно секретують натрій, компенсуючи його притік в організм з випитою водою.

Тому низький вміст Na, тобто переходом риб, які ще знаходяться у прісній воді, до морського гіпоосмотичного типу регуляції. Зниження вмісту Na в організмі в цей час нижче фізіологічного значення слугує для смолтів-покатників імпульсом для міграції, який разом в цей час реотропної поведінки неминуче примушує їх мігрувати вниз по течії, тобто до моря.

Зворотна картина спостерігається у дорослих риб, які повертаються у прісну воду. У цих риб концентрація натрію поступово зростає по мірі їх наближення до гирла ріки. Очевидно в цей час риба переходить на прісноводний, гіперосмотичний тип регуляції заздалегідь, ще до заходу в річку. Одночасно підвищення вмісту натрію в організмі примушує лососевих активно відшукувати прісну воду і форму, таким чином, імперативний стимул, який примушує їх входити у прісну воду. Очевидно такий механізм є універсальним і для інших видів прохідних риб при їх переходах з річки до моря і з моря до річки.

Запитання для самоперевірки

1. Що таке адаптація?
2. Що вноситься до загальних фізіологічних причин, на яких ґрунтується пристосувальне реагування організму на зміну середовища?
3. Яка роль належить нейро-гуморальним чинникам у механізмах пристосування організму до змінених екологічних умов?
4. У чому полягають механізми температурної аклімації риб?
5. Який показник є одним з інтегральних характеристик температурозалежних процесів у риб?

6. Як змінюється інтенсивність споживання кисню з підвищенням температури води та за холодової адаптації риб?
7. Яка роль енергетичного обміну у риб в процесі їх аклімації до зміни температури води?
8. Як здійснюється осморегуляція між зародками і перивітеліновим простором ікри риб?
9. Які механізми осморегуляції здійснюються у дорослих морських і прісноводних риб?
10. У чому полягають процеси адаптації до зміни солоності води осетрових риб?
11. Які особливості адаптації лососевих риб до зміни солоності води?

Тема 8. Еколого-фізіологічні та біохімічні аспекти і проблеми раціонального використання та штучного відтворення рибних ресурсів

8.1 Закономірності внутрішньопопуляційної мінливості фізіолого-біохімічних показників у риб

Встановлення зв'язків мінливості фізіологічних і біохімічних ознак з умовами життя дозволяє розпізнати обмінні основи коливань виживання, росту і відтворення в окремих поколіннях і популяціях. Індивідуальна і групова мінливість ритмів сезонних фізіологічних процесів формує характерну амплітуду популяційної мінливості в ті чи інші періоди річного циклу. Різноманітність особин за такими ознаками, як загальна інтенсивність обміну, швидкість білкового росту, нагромадження енергетичних ресурсів, відносна маса гонад - важлива властивість кожної популяції.

Риби, як представники нижчих хребетних, відрізняються дуже високою пластичністю обміну речовин. Найбільш помітне пристосувальне значення цієї пластичності по відношенню до таких ознак, як швидкість росту або масштаби нагромадження енергетичних резервів у особин еврибіонтних видів, які населяють водойми з мінливими умовами середовища. Існує майже 100 % -на позитивна кореляція маси тіла риб з індивідуальною абсолютною плодючістю і зв'язок темпів накопичення білка і ліпідів в їх організмі з тривалістю життя роблять риб найбільш зручними об'єктами для вивчення загальних закономірностей мінливості.

Мінливість фізіологічних і біохімічних показників розглядається в екологічному плані як групове пристосування організмів, яке забезпечує відносну стабільність видів і підвищену ефективність використання їх популяціями природних чинників, що коливаються, в рамках видової норми реакції.

Відомо, що ступінь мінливості розмірів у личинок риб, які виклюнулись, невелика, вона зростає в ході розвитку в результаті того, що темпи розвитку у різних особин неоднакові: більш того, у одних вони можуть уповільнюватись в ранньому онтогенезі, у інших - прискорюватись. У багатьох випадках ступінь мінливості визначається селективною смертністю особин у поколінні. При цьому у більшості випадків елімінуються відстаючі в рості особини.

У будь-який момент часу мінливість конкретної ознаки в популяції являє собою результат складного накладення мінливості різних внутрішньопопуляційних угруповань: вікових, в їх межах-статевих; в межах окремих поколінь - груп особин, які відрізняються інтенсивністю і ритмами окремих процесів, наприклад, білкового росту і жиронакопичення.

Під "віковою мінливістю" розуміють зменшення або зростання варіабельності окремих ознак з віком, зв'язане з впливом селективної смертності на окремі частини покоління, зі зміною співвідношень в окремих формах обміну в онтогенезі, які можуть проявлятися і в зміні вагових співвідношень окремих органів і тканин, з порушенням у самих старших риб функції відтворення, коли, наприклад, різко порушуються закономірні

співвідношення між індивідуальною абсолютною плодючістю, масою і жирністю тіла.

Під “сезонною мінливістю” розуміють зміну варіабельності якої-небудь ознаки в межах покоління або всієї популяції від сезону до сезону. Ці коливання амплітуди мінливості визначаються різною ступінню неспівпадіння ритмів сезонних фізіологічних процесів в різні періоди річного циклу у окремих поколінь, самиць і самців, різних груп особин одного покоління, які мають відмінні обмінні характеристики. Факторами сезонної мінливості також може бути селективна смертність, наприклад, смертність маложирних цьоголіток коропа в ставках і морських риб в період зимівлі, і компенсаційні процеси.

Для виявлення екологічних закономірностей мінливості повинні виділятися ті ознаки, які є надійними індикаторами змін умов життя популяцій, з одного боку, і добре визначаються кількісно – з другого. Таким “універсальним індикатором” є швидкість росту риб, з якою тісно зв’язана швидкість розвитку, оскільки ріст - це кількісна сторона розвитку. Адже ріст риби-це один з найважливіших механізмів, за допомогою якого окрема особина і популяція в цілому автоматично реагує на зміни забезпеченості їжею перебудовою темпу свого розмноження і інтенсивності споживання їжі.

8.2 Чинники морфофізіологічної мінливості риб

Значна мінливість білкового росту риб визначається великою залежністю їх обміну речовин від чинників зовнішнього середовища, складністю трофодинамічної структури водних екосистем і значними коливаннями в забезпеченості риб їжею, багатократною зміною характеру живлення в онтогенезі.

У результаті високої плодючості риб і мінливості показників, які характеризують ріст, значна мінливість темпів їх розвитку навіть в одновіковому потомстві одних батьків за загального прискорення темпу розвитку у одних особин і уповільнені у інших викликає відповідні зсуви швидкості росту окремих органів або частин тіла, які не завжди суворо синхронні. Як правило, розмірновагова мінливість личинок риб після викльову невелика; вона досягає максимуму до кінця першого року життя і знову зменшується до періоду досягнення статевої зрілості.

Частка мінливості розмірів тіла, яка визначається власним генотипом ростучого організму, як правило, в процесі росту зростає.

Чим пояснюється зростання варіабельності розмірів і маси тіла риб в онтогенезі і які екологічні аспекти цієї мінливості? Г. Д. Поляков зв’язує зміни ступеню різноякісності з умовами життя популяцій, головним чином з мінливістю забезпеченості їжею окремих вікових, розмірних і вагових груп як зсередини всієї популяції, так і в межах окремих поколінь. Для росту і розвитку цьоголіток риб велике значення має зміна характеру живлення, яка протягом першого року життя здійснюється багатократно і відбувається в короткі терміни.

Значна мінливість розмірів і маси особин в межах поколінь зберігається у риб протягом перших років життя. З різною швидкістю росту особин тісно зв'язані і інші показники обміну: інтенсивність споживання кисню, швидкість і масштаби нагромадження і витрат енергетичних ресурсів. Певна швидкість білкового росту разом з іншими фізіологічними і біохімічними показниками відображує певний тип обміну речовин, який зберігається у більшості особин покоління протягом всього їхнього життя. Швидкість росту є кількісного стороною розвитку і в певній мірі відображує темпи розвитку. Мінливість швидкості росту особин у поколінні відображує мінливість швидкості розвитку.

Із збільшенням швидкості росту особин в поколінні інтенсивність споживання кисню знижувалась. При одній і тій же масі тіла і повільноростущих особин старшого віку із двох суміжних поколінь інтенсивність споживання кисню була вище, ніж у швидкоростущих особин молодшого покоління.

Розглядаючи покоління в цілому, можна припустити, що існує мінливість програм росту для окремих особин. Риби, які ростуть швидко, раніше досягають статевої зрілості, у них у більш ранньому віці обмін зсувається в бік переважання нагромадження енергетичних ресурсів над білковим ростом. До настання статевої зрілості білковий ріст риб більш мінливий, більше піддається впливу зовнішніх чинників і здійснюється з максимальною ефективністю. По досягненню статевої зрілості обмін речовин зсувається в бік забезпечення оптимальних умов в організмі для нормального перебігу процесів генеративного обміну; при цьому швидкість соматичного росту статевозрілих особин уже у порівняно меншій степені залежить від факторів середовища, які коливаються.

Крім впливу ендогенних чинників, зв'язаних з перебудовою обміну речовин в бік нагромадження енергетичних резервів і забезпечення відтворення, з віком розширюються діапазони стійкості ряду процесів, у тому числі і білкового росту, до дії абіотичних чинників.

Значна мінливість швидкості росту особин в окремих поколіннях протягом перших років життя і в результаті цього значна мінливість довжини, маси тіла і абсолютної кількості нагромадження у вигляді органічних речовин енергії визначають різне у часі досягнення статевої зрілості.

Слід зазначити, що варіабельність деяких морфологічних і біохімічних показників у самців і самиць риб неоднакова: у самиць більша мінливість показників, які характеризують пластичний обмін (довжина і маса тіла, вгодованість, вміст білка у м'язах), у самців вище мінливість показників, зв'язаних з енергетичним обміном (вміст жиру, його окремих фракцій, вміст гемоглобіну).

Для окремих поколінь, деяких видів риб (наваги, тріски, салаки, річкової камбали) співставлена мінливість ряду показників у груп особин з різною швидкістю росту і прослідковано зв'язок швидкості росту з жиронакопиченням і якісними та кількісними показниками розвитку

відтворювальної системи. Як правило у риб до якоїсь межі прослідковується позитивний зв'язок нагромадження жиру з швидкістю білкового росту. Однак, за більш високої інтенсивності росту витрати енергії на білковий синтез настільки великі, що досягнення високого вмісту жиру стає неможливим.

Отже, в межах окремих поколінь швидкоростущі особини виявляються фізіологічно більш старими: у них більш низька інтенсивність споживання кисню, менше жирність і нижче частка генеративного обміну. По відношенню до таких інтегральних показників обміну, як інтенсивність споживання кисню і ефективність використання їжі на ріст, ця закономірність проявляється вже протягом ембріонального, личинкового і ювенільного періоду: зниження інтенсивності жирового і генеративного обміну спостерігається у старших вікових груп популяції.

Отже, в межах окремих поколінь спрямованість змін морфофізіологічних і біохімічних показників така ж, як і в онтогенезі.

Диференціація особин поколінь за темпами росту і розвитку у риб має дуже велике екологічне значення. Протягом ранніх періодів онтогенезу з нею пов'язано більш повне і ефективне використання популяцією кормової бази. Неоднакове в часі досягнення статевої зрілості особинами покоління з різною швидкістю росту стабілізує процес відтворення. На багатьох видах риб доведена понижена виживаємість нащадків від плідників, які досягли статевої зрілості в найбільш ранньому віці.

Крім того, швидкість досягнення статевої зрілості у риб певним чином зв'язана з тривалістю життя. Уповільнені процеси обміну, у тому числі більш пізній початок періоду старіння у таких риб дозволяє зберегти здатність до відтворення. Риби з уповільненим ростом і розвитком приймають участь у більшій кількості нерестів, ніж особини з прискореним розвитком.

Розтягнутість часу досягнення статевої зрілості і різна тривалість життя у риб з різною швидкістю росту і розвитку приводять до виникнення феномену Лі, який полягає у тому, що до найбільшого віку досягають ті риби, які в перші роки жили повільно.

Таким чином, варіабельність біохімічних показників органів і тканин риб закономірно змінюється від сезону до сезону: вона мінімальна в кінці нагульного періоду, коли в найменшій степені проявляється неспівпадання сезонних ритмів фізіологічних процесів у риб різного віку з різними темпами розвитку і росту, і максимальна в нерестовий період, коли відбувається значне виснаження ендогенних ресурсів організму.

8.3 Екологічне значення внутрішньопопуляційної мінливості морфофізіологічних і біохімічних показників

Важливою особливістю є надзвичайно висока мінливість білкового росту на ранніх етапах онтогенезу аж до досягнення статевої зрілості. За високих щільностей посадки популяцій молоді і значних міжсезонних і

міжрічних коливаннях кормових умов значна мінливість розмірів і маси риб забезпечує більш повне використання ними обмежених харчових ресурсів.

Швидкоростучі особини характеризуються високим темпом росту, більш швидким зниженням інтегральних показників обміну речовин, підвищеною інтенсивністю генеративного обміну. При погіршенні забезпеченості їжею у них швидше настають порушення у співвідношенні пластичного і енергетичного обміну. Крім того, у таких риб вже при 2-3-му нересті намічаються різкі невідповідності між масштабами генеративного обміну і можливостями організму забезпечити його пластичними і енергетичними ресурсами. Порушення співвідношень між формами обміну, підвищена ендокринна активність гонад приводить до порушень гомеостатичних механізмів і до загибелі таких риб у більш ранньому віці.

Мінливість швидкості росту і часу досягнення статевої зрілості стабілізує структуру популяції, забезпечує більшу стабільність характеру відтворення в умовах великої смертності риб на ранніх етапах розвитку. З іншого боку, висока мінливість швидкості росту і темпів розвитку риб забезпечує "поле діяльності" для селективної природної смертності; в результаті елімінації риб з певним типом обміну речовин спостерігається їх характеристика "вікова мінливість", доживання до граничного віку найбільш тугорослих (феномен Лі).

Мінливість швидкості росту організму риб, зокрема часу досягнення статевої зрілості, в значній мірі визначається також мінливістю темпів нагромадження енергетичних ресурсів, і в першу чергу жиру. Слід відмітити, що якщо мінливість білкового росту найбільш велика протягом ранніх періодів онтогенезу, то мінливість вмісту жиру, навпаки, зростає з віком по мірі зсуву співвідношень між білковим синтезом і жиронакопиченням на користь останнього.

8.4 Закономірності міжпопуляційної мінливості морфофізіологічних і біохімічних показників

У риб, які мешкають за **пониженої** температури, спостерігається великий вміст в тканинах **фосфоліпідів** і **холестерину**, підвищення ненасиченості жирних кислот і довжини їх ланцюгів.

Найбільш чіткі відмінності в жирнокислотному і фракційному складі жирів були виявлені в ікрі самиць популяцій, які мешкають в різних температурних умовах. Наприклад, в ікрі особин північних популяцій тріски і річкової камбали у порівнянні з південними популяціями тих же видів і в ікрі осінньої салаки у порівнянні з весняною містилась більша кількість структурних ліпідів - фосфоліпідів, холестерину і високоненасичених жирних кислот.

У напрямку з півночі на південь змінюється співвідношення між неестерифікованими жирними кислотами і ефірами стеринів. За більш високих температур мешкання найбільш реагентоздатні сполуки-неестерифіковані жирні кислоти-входять до складу ефірів з одноатомними

спиртами. У популяції оселедцевих, лососевих, тріскових і камбалових риб з півночі на південь в складі жирів зменшувався відносний вміст фосфоліпідів і холестерину. Все це забезпечує зростання енергетичного обміну за виходу температур за межі оптимуму.

Різні популяції риб (річкової камбали і пікші) відрізняються за відотною масою гонад і дефінітивною масою зрілої ікри. Аналізуючи показники розвитку відтворювальної системи різних популяцій риб, деякі автори відмітили 2 моменти: негативний зв'язок між індивідуальною абсолютною плодючістю і розмірами ікри і більша маса зрілих ікринок у оселедців зимового-весняного нересту у порівнянні з оселедцями літньо-осіннього нересту.

Існує точка зору, що високий вміст жовтка в ікрі визначає більш крупні розміри личинок при викльові і більш тривале використання резервів жовтка до переходу на зовнішнє живлення; обидва ці моменти забезпечують більш успішне виживання. Однак у дрібних личинок, які виклюнулись із дрібної ікри (тріска, навага, сайда) інтенсивність обміну речовин підвищена; навіть за низьких температур вище ефективність конвертування жовтка в тілі ембріону; використовується відносно більше органічних речовин при голодуванні.

Аналіз мінливості відносної маси яєчників, абсолютної індивідуальної, відносної індивідуальності плодючості і розмірів зрілості ікри дозволив дійти висновку щодо існування двох напрямків у розвитку відтворювальної системи риб. Перший полягає у продукуванні відносно невеликої кількості крупної ікри: при цьому відносна маса гонад, як правило, у цих популяцій мінімальна. Другий полягає у продукуванні великої кількості дрібної ікри; при цьому, як правило, відносна маса гонад і частка генеративного обміну в загальному обміні максимальна для виду.

Самиці популяцій пелагічних морських і прохідних риб, які займають північні частини ареалу, продукують зрілу ікру; коефіцієнти зрілості яєчників, абсолютна і відносна індивідуальна плодючість у них нижче, ніж у самиць із популяцій, які займали південну частину видового ареалу. Велика тривалість життя цих риб і велика кількість вікових груп в нерестових стадах компенсують це зниження індивідуальної відтворювальної здатності. Менша частка генеративного обміну в загальному обміні і в результаті цього більші ресурси пластичних і енергетичних речовин, які можуть витратитися на підтримання життєдіяльності, знижують природну смертність, особливо післянерестову. Багаторазова участь окремих особин у розмноженні стабілізує процес відтворення в цих популяціях. З іншого боку, більш крупні розміри ікри і личинок, зв'язані з подовженням термінів їх оборотного голодування перед переходом на зовнішнє живлення, підвищують їх виживання на ранніх стадіях весною, коли особливо у високих широтах спостерігаються значні коливання в ступені розвитку зоопланктону і його низька біомаса.

У популяції багатьох видів на краю ареалу з прискореним типом індивідуального розвитку раннє досягнення статевої зрілості, як правило,

корелює з підвищеною відносною плодючістю і меншими розмірами зрілої ікри (тріска, річкова камбала і оселедець).

У балтійських популяцій трьох бореальних видів; тріски, оселедця і річкової камбали - відносна маса зрілих яєчників на 20-50% вище, ніж у північноморських і оксанічних популяцій цих видів. В результаті за менших розмірів і маси зрілої ікри у самиць цих популяцій значно підвищена абсолютна індивідуальна плодючість, яка компенсує високу смертність ранніх стадій розвитку. Шатуновським М. був встановлений достовірний позитивний зв'язок між вмістом жиру в організмі самиць і відносною масою сухої речовини зрілих яєчників, який припадає на 1г маси тіла; у риб з підвищеною жирністю вище відносна плодючість, але менша суха маса зрілої ікри.

Механізми цього явища, очевидно, зв'язані з більш швидким проходженням окремих фаз розвитку ооцитів у особин з високим вмістом енергетичних речовин, тобто відбувається зсув у співвідношенні процесів росту і розвитку ооцитів. Прискорений розвиток ооцитів на початку періоду трофоплазматичного росту, очевидно, зберігається і в наступному. У цих риб із фонду первинних статевих клітин, очевидно, виділяється велика кількість більш дрібних визріваючих клітин.

В іхтіологічній літературі робились спроби класифікувати різні співвідношення між швидкістю лінійного росту риб і віком досягнення статевої зрілості. Описують 4 типи співвідношення такого роду:

- 1) швидкий ріст - прискорене визрівання;
- 2) повільний ріст - прискорене визрівання;
- 3) швидкий ріст - повільне визрівання;
- 4) повільний ріст - повільне визрівання.

Оскільки вік досягнення статевої зрілості залежить не лише від швидкості білкового росту, але і від нагромадження запасів жиру і оскільки визрівання статевих продуктів викликає гальмівний вплив на ріст, лише детальний аналіз обміну речовин може дозволити встановити причинно-наслідкові зв'язки між процесами лінійного росту і віком досягнення статевої зрілості і зрозуміти екологічні аспекти цих співвідношень, які фактично є проявом співвідношень між ростом і темпом індивідуального розвитку організму.

Розглянемо обмінні основи, які визначають взаємовідношення між швидкістю росту і віком досягнення статевої зрілості.

В географічному центрі ареалу умови для росту і відтворення оптимальні; білковий ріст особин цих популяцій не лімітується ні температурою, ні забезпеченістю їжею. Високий темп росту підтримується енергією дисиміляції ліпідів. Зниження темпу росту відбувається із-за зниження інтенсивності конвертування асимільованого білка на ріст, з цього часу посилюється нагромадження ліпідів, а ресурси білка для реалізації генеративного обміну цих риб були створені протягом попереднього періоду. Отже, для цих популяцій характерні **швидкий ріст і швидке визрівання**. (тріска і оселедцеві Північного моря).

Повільний ріст - уповільнене визрівання характерне для північних популяцій в основному прісноводних риб. Більш низька забезпеченість їжею за низьких температур, низька ефективність асиміляції білка і конвертування засвоєного білка в білок організму ведуть до того, що необхідні для визрівання резерви білка нагромаджуються у цих риб відносно пізно; в той же час за низьких температур нагромадження жиру може переважати над приростом білка (біломорська річкова камбала).

Серед досліджуваних популяцій морських риб поєднання **швидкий ріст** - уповільнене визрівання не зустрічається. Віддалені міграції тріски, пікий та деяких інших, які здійснюють ці популяції, вимагають великих витрат енергії. В результаті необхідні ресурси пластичних і енергетичних речовин, які забезпечують і міграції, і генеративний обмін, нагромаджуються у них у більш пізньому віці. Енергетичний обмін у особин цих популяцій переважає над пластичним і генеративним.

Повільний ріст і прискорене визрівання характерні для крайових популяцій виду, причому тих, які інколи населяють північні і південні межі ареалу. У цих популяцій білковий ріст лімітується як крайнє низький забезпеченістю їжею, так і певними температурами; ранній зсув в онтогенезі співвідношення між білковим синтезом і жиронакопиченням на користь останнього визначають прискорене визрівання. Частка генеративного обміну у загальному обміні у цих риб, як правило, висока, а ікра відносно більш дрібна. Повільний ріст і прискорене визрівання характерні для оселедця заток Балтійського моря. У цих оселедців у порівнянні з морськими оселедцями більш висока відносна маса гонад і дрібна ікра. Останні два моменти визначають високу індивідуальну відтворювальну здатність, а прискорене досягнення статевої зрілості значно підвищує темп відтворення цих популяцій за умов зниженої забезпеченості їжею і підвищеної смертності ранніх стадій розвитку.

8.5 Варіабельність показників обміну речовин в окремих популяціях риб

Різні популяції риб відрізняються за ступінню індивідуальної мінливості морфофізіологічних і біохімічних показників, які віддзеркалюють мінливість умов оточуючого середовища. Найменша мінливість показників обміну речовин у всі періоди річного біологічного циклу відмічена у всіх популяцій бореальних видів риб, які мешкають в районі північних меж їх ареалу: річкова камбала і тріска у Білому морі, тріска - у Лабрадорському шельфі. У цих районах з чіткими сезонними коливаннями температур спостерігається значна синхронізація сезонних фізіологічних ритмів.

У балтійських популяцій камбали і тріски мінливість вмісту жиру, білка, біохімічних показників крові вище, ніж у популяцій цих видів в географічному центрі ареалу (Північне море) і на його північній межі (Біле море). У Балтійському морі із-за термічної стратифікації і проникнення теплих атлантичних вод в глибокі шари організуючий фізіологічні ритми

вплив сезонних змін температур виражений менше, ніж у субарктичних водоймах.

У субарктичних видів риб в межах окремих періодів річного циклу мінливість показників достатньо висока.

Отже, для риб з високою морфофункціональною активністю (планктофагів і хижаків), які здійснюють віддалені міграції, вирішальну роль у формуванні міжпопуляційних відмінностей в швидкості росту і показниках обміну речовин відіграють абіотичні чинники, головним чином температура; для донних малоактивних риб (бентофагів) важливе значення мають і біоценотичні чинники.

Існують принципові відмінності в популяційних параметрах росту і в фізіолого-біохімічних показниках у океанічних і прибережних популяцій ряду видів. В групах океанічних популяцій тріски і оселедців виявлена чітка клинальна мінливість популяційних параметрів (швидкості росту, часу досягнення статевої зрілості, максимальних розмірів і тривалості життя) у меридіальному напрямку, зв'язана з градієнтом температур мешкання. У прибережних популяцій цих видів відмічені прискорені темпи індивідуального розвитку, які проявляються у ранній зміні співвідношення білкового росту і жиронакопичення, у ранньому досягненні статевої зрілості і меншій тривалості життя. Причиною цього явища, є різкі сезонні коливання температур води: ранні періоди онтогенезу у особин прибережних популяцій відбувається за швидко зростаючих температур; форсований темп індивідуального розвитку зберігається і в наступному. Крім того, існує точка зору і стосовно того, що на темп розвитку впливають дві обставини біоценотичного характеру: менші розміри кормових організмів в субарктичних районах і скорочення періоду основного нагулу, в результаті чого зближуються терміни білкового росту і жиронакопичення.

Специфічні умови мешкання окремих популяцій виду в різних частинах його ареалу впливають на основні параметри популяційної динаміки через обмін речовин.

У прибережних популяцій тріски і оселедців і у популяції бентофагів ранній зсув обміну в бік жиронакопичення і розвитку гонад в певній мірі зв'язаний з меншими масштабами енергетичного обміну. Якщо у океанічних популяцій тріски і оселедців нерестова і трофічна частина ареалу відділені сотнями миль і значна кількість жирових ресурсів витрачається на здійснення міграції, то у прибережних популяцій цих же видів значно більша частина накопиченого протягом нагульного періоду жиру може витрачатись на забезпечення генеративного обміну. Крім термінів досягнення статевої зрілості, високий рівень енергетичного обміну у океанічних популяцій тріски і оселедців обумовлює більш низький, ніж у прибережних популяцій, рівень генеративного обміну.

Популяції цих видів риб відрізняються не лише масштабами нагромадження білка, жиру і масою гонад, але й особливостями їх якісного складу. У особин північних популяцій спостерігаються зміни у якісному складі ліпідів і вільних амінокислоти, зв'язані з термічними і

осморегуляторними компенсаціями: підвищений вміст високоненасичених жирних кислот у вільному вигляді і в складі фосфоліпідів і ефірів стеридів, підвищена концентрація низькомолекулярних азотистих сполук.

В межах окремих видів бореальних риб відмічена негативна кореляцій між дефінітивними розмірами, масою і жирністю ікри і температурними умовами її розвитку: чим нижчі середні температури протягом річного циклу, тим крупніше і жирніша ікра. При цьому, як правило, самиці цих популяцій менш плодючіші.

Таким чином, в різних частинах видового ареалу існують різні популяційні стратегії відтворення, які визначаються особливостями обміну речовин: за меншої тривалості життя південних популяцій підвищення ефективності відтворення досягається раннім (в онтогенезі) зсувом обміну речовин в бік жиронакопичення, раннім досягненням статевої зрілості, підвищеною плодючістю. За більшої тривалості життя особин популяцій, що населяють північні регіони ареалу, процес відтворення за пізнім досягненням статевої зрілості і більш низької плодючості стабілізується багатовіковою структурою нерестових популяцій, а більша маса жиру і жовткового матеріалу у відкладеній ікрі визначає високу виживаємість ранніх стадій.

У риб північних морів спостерігається міжпопуляційна мінливість ритмів сезонних фізіологічних процесів, яка визначається головним чином мінливістю характеру сезонної динаміки температур в межах їх ареалів. Неоднакові також тривалість і якісні характеристики окремих періодів річного біологічного циклу. В популяціях генеративно бореальних видів в північних субарктичних частинах їх ареалів період білкового росту короткочасовий, амплітуда сезонних коливань жиру значна. В океанічних районах у цих же видів риб сезонні коливання у вмісті жиру виражені в меншій степені, період білкового росту більш тривалий. Різні популяції риб відрізняються і за ступінню варіабельності показників обміну речовин: найменш мінливий фізіологічний стан особин у популяціях генеративно бореальних видів в субарктичних районах, де діє чіткий фактор, організуючий сезонні фізіологічні процеси, - сезонна динаміка температури. Найменш мінливий фізіологічний стан особин у балтійських популяцій оселедця, тріски і річкової камбали, де із-за температурної цілорічної стратифікації водних мас вплив цього чинника ослаблен.

Оцінка міжпопуляційних відмінностей в обміні речовин дає уяву щодо того, як йшла еволюційна диференціація виду.

8.6 Еколого-фізіологічні аспекти і проблеми раціонального використання і штучного відтворення рибних ресурсів

Значна внутрішньовидова мінливість популяційної динаміки, фізіологічну основу якої становить мінливість обміну речовин, визначає різний характер продукційних процесів і природного відтворення окремих популяцій виду. Звідси витікає необхідність диференційованого підходу до їх експлуатації. Однак, цілий ряд популяцій риб піддавався багаторічному

необмеженому промислу, без урахування ні популяційно-генетичної структури, ні метаболічної і екологічної ефективності окремих вікових груп, ні стану статей. Тепер здійснюється перехід від необмеженого промислу до ведення раціонального рибного господарства, закладені основи управління продуктивністю і відтворенням природних популяцій. Ці завдання рибного господарства вимагають проведення комплексних еколого-фізіологічних досліджень, які охоплюють всі періоди онтогенезу, пояснюють процеси, які відбуваються в популяціях.

Визначені основні 3 напрямки наукових досліджень з цих проблем.

Перший напрямок - дослідження еколого-фізіологічних аспектів біопродукційних процесів в природних популяціях риб. Дані з метаболічної і екологічної ефективності окремих поколінь і популяцій, з стану їх кормової бази повинні використовуватись при розробленні схем оптимальної експлуатації популяцій, які базуються на отриманні максимальної продукції найвищої якості при збереженні стійкості природного відтворення.

Другий напрямок популяційних фізіологічних досліджень - це виявлення еколого-фізіологічних індикаторів стану популяцій протягом річного біологічного циклу і встановлення причинно-наслідкових зв'язків між фізіологічним станом і поведінкою риб в зв'язку з міграціями, нерестом, нагулом і зимівлею на тлі аналізу умов середовища. Ці дані складають основу методик короткочасового прогнозування стану сировинної бази рибної промисловості.

Третій напрямок стосується використання даних еколого-фізіологічних досліджень за довготривалого прогнозування стану запасів. Мова йде про виявлення фізіологічних і біохімічних критеріїв виживання ранніх стадій, які визначають чисельність окремих поколінь, щодо вивчення характеру фізіологічної і біохімічної диференціації особин окремих поколінь, на основі яких можна прогнозувати характер їх визрівання і природної смертності, а також щодо прогнозування впливу антропогенних чинників на обмін речовин і на динаміку популяцій риб.

На основі використання методів метаболічного моделювання у рибництві зроблено висновок про те, що інтенсивний промисел приводить до значного омоложення популяцій, зниження її питомої продуктивності, але одночас і до значного підвищення її метаболічної ефективності.

Список використаної літератури

1. Біологічна хімія з основами фізичної та колоїдної хімії (лабораторно-практичні заняття). Д. О. Мельничук, П. В. Усатюк, М. І. Цвіліховський та ін.-К.: 1998.-147 с.
2. Биохимия молодежи пресноводных рыб.- Петрозаводск; 1985.-114с.
3. Биохимия пресноводных рыб Карели.- Петрозаводск; 1985.-114с.
4. Биохимия молодежи рыб в зимовальный период.- Петрозаводск: 1987.-143с.
5. Жукинский В.Н. Влияние абиотических факторов на разнокачественность рыб в раннем онтогенезе.-М.: Агропромиздат, 1986.-243с.
6. Колупаев Б.И. Дыхание гидробионтов в норме и при патологии.- Казань: Издательство Казанского университета: 1989.-188с.
7. Методы исследования токсичности на рыбах (пер. под ред. В.И.Лукияненко).- М.: Агропромиздат, 1985.- 118с.
8. Озернюк Н.Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. – М.: Наука, 1985.-172с.
9. Проссер А. Сравнительная физиология животных.-М.: мир, 1977.- Т.1.-608с.
- 10.проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных.- М.: Мир, 1967.-766с.
- 11.Романенко В.Д., Арсан О.М., Соломатина В.Д. Механизмы температурной акклиматизации рыб. –К.: Наукова думка, 1991.-192с.
- 12.Сидоров В.С. Экологическая биохимия рыб. Липиды.- Л.: Наука, 1983.-240с.
- 13.Скадовский С.Н. Экологическая физиология водных организмов.- М.: Сов. наука, 1955.-152с.
- 14.Слоним А.Д. Экологическая физиология животных.- М.: Высшая школа, 1971.-432с.
- 15.Современные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб.- Вильнюс, 1988.- 286с.
- 16.Соврачев К.Ф. Основы биохимии питания рыб. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982.- 247с.
- 17.Сравнительная биохимия рыб и их гельминтов, - Петрозаводск. 1977.-157с.
- 18.Сравнительные аспекты биохимии рыб и некоторых других животных.- Петрозаводск. 1981.- 147с.
- 19.Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб.- М.: Издательство Московского университета, 1962.- 421с.
- 20.Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации.- М.: Мир, 1977.- 567с.
- 21.Шатуновский М.И. экологические закономерности обмена веществ морских рыб. – М.: Наука, 1980.-282с.
- 22.Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб.- М.: Пищевая промышленность, 1972.- 368с.

23. Экологическая биохимия животных. – Петрозаводск, 1978.- 164с.
24. Экологическая физиология и биохимия рыб.- Вильнюс, 1985.-578с.
25. Экологическая физиология животных. Часть 2. Физиологические системы в процессе адаптации и факторы среды обитания. В серии «Руководство по физиологии».-Я.: Наука, 1981.- 528с.
26. Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб.- К.: Наукова думка. 1978.- 204с.

Зміст

| | |
|--|----|
| Вступ | 4 |
| Тема 1. Загальні закономірності перебігу метаболічних процесів у риб на різних стадіях онтогенезу у нормі | 4 |
| 1.1. Еколого-фізіологічна та біохімічна характеристика окремих періодів онтогенезу риб | 4 |
| 1.2. Фізіолого-біохімічна характеристика ембріонального періоду риб | 7 |
| 1.3. Особливості перебігу метаболічних процесів в личинковий період риб | 8 |
| 1.4. Спрямованість метаболічних процесів у риб в ювенільний період | 8 |
| 1.5. Фізіолого-біохімічна характеристика періоду статевозрілого стану риб | 10 |
| 1.6. Особливості перебігу метаболічних процесів у риб в період вимету ними статевих продуктів | 12 |
| 1.7. Загальні ознаки процесів старіння риб | 17 |
| Тема 2. Закономірності вікової динаміки обміну речовин у риб | 17 |
| Тема 3. Сезонний характер перебігу метаболічних процесів у різних видів риб | 18 |
| 3.1. Сезонна динаміка нагромадження та використання білка в організмі риб | 18 |
| 3.2. Сезонність нагромадження і витрат жиру в організмі риб | 20 |
| 3.3. Сезонність нагромадження і використання вуглеводів | 21 |
| 3.4. Сезонні зміни генеративного синтезу і його вплив на біологічні цикли риб | 22 |
| 3.5. Сезонні ритми фізіологічних процесів у риб різного віку і статі | 23 |
| Тема 4. Фізіолого-біохімічна характеристика окремих періодів річного біологічного циклу у риб | 27 |
| 4.1. Післянерестовий період | 28 |
| 4.2. Нагульний період | 28 |
| 4.3. Зимівля риб | 29 |
| 4.4. Переднерестовий період | 30 |
| 4.5. Нерестовий період | 32 |
| 4.6. Сезонна динаміка | 33 |
| Тема 5. Порівняльна характеристика метаболізму риб з різним рівнем функціональної активності | 34 |
| Тема 6. Вплив абіотичних чинників водного середовища на фізіолого-біохімічний статус риб | 38 |
| 6.1. Основні чинники, які визначають біологічну повноцінність і виживаність нащадків цінних видів риб | 40 |
| 6.2. Вплив температури води на процеси життєдіяльності риб | 41 |
| 6.3. Вплив температури води на розвиток ембріонів риб | 44 |
| 6.4. Вплив температури води на активність сперматозоїдів риб | 49 |

| | |
|--|-----|
| 6.5. Вплив чинників водного середовища на обмін речовин в організмі гідробіонтів | 49 |
| 6.5.1. Форми обміну речовин | 49 |
| 6.5.2. Загальна характеристика перебігу метаболічних процесів в організмі риби за умов зміни температури водного середовища | 51 |
| 6.5.3. Вплив температури водного середовища на показники різних форм обміну речовин у риби | 52 |
| 6.5.4. Вплив температури водного середовища на обмін білків, ліпідів і вуглеводів | 57 |
| 6.5.5. Вплив температури води на енергетичний обмін речовин | 59 |
| 6.6. Значення розчиненого у воді кисню для забезпечення метаболічних процесів в організмі риби на різних стадіях їх розвитку та росту | 62 |
| 6.6.1. Процеси дихання риби на різних стадіях ембріонального і постембріонального розвитку | 62 |
| 6.6.2. Вплив кисневих умов середовища на морфогенез і життєдіяльність розвитку риби | 66 |
| 6.6.3. Відношення ікри різних видів риби до кисневих умов водного середовища і реакцій ембріонів на їх зміни | 67 |
| 6.6.4. Вплив розчинного у воді кисню на інтенсивність та спрямованість метаболічних процесів у риби | 70 |
| 6.7. Вплив солоності води на фізіолого-біохімічні характеристики водних тварин | 73 |
| 6.7.1. Вплив солоності і іонного складу води на стан іхтіофауни водойм різного типу | 75 |
| 6.7.2. Вплив води різної солоності на розміри і властивості ікри, що розвивається | 76 |
| 6.8. Вплив вугільної вуглекислоти та зміни рН водного середовища на процеси життєдіяльності риби | 87 |
| 6.8.1. Вугільна кислота | 87 |
| 6.8.2. Водневі іони | 87 |
| 7. Фізіолого-біохімічні механізми адаптації гідробіонтів до зміни екологічних умов їх життєдіяльності | 90 |
| 7.1. Механізми адаптації риби до зміни температури водного середовища | 91 |
| 7.2. Вплив температури води на активність ферментних систем організму риби | 95 |
| 7.3. Механізми адаптації риби до зміни солоності води | 97 |
| 7.3.1. Осморегуляція у морських костистих риби | 98 |
| 7.3.2. Осморегуляція у прісноводних риби | 99 |
| 7.3.3. Особливості адаптації осетрових риби до зміни солоності води | 99 |
| 7.3.4. Особливості адаптації лососевих риби до зміни солоності води | 100 |

| | |
|--|------------|
| 8. Еколого-фізіологічні та біохімічні аспекти і проблеми раціонального використання та штучного відтворення рибних ресурсів | 103 |
| 8.1. Закономірності внутрішньопопуляційної мінливості фізіолого-біохімічних показників у риб | 103 |
| 8.2. Чинники морфо-фізіологічної мінливості риб | 104 |
| 8.3. Екологічне значення внутрішньопопуляційної мінливості морфо-фізіологічних і біохімічних показників | 106 |
| 8.4. Закономірності міжпопуляційної мінливості морфо-фізіологічних і біохімічних показників | 107 |
| 8.5. Варіабельність показників обміну речовин в окремих популяціях риб | 110 |
| 8.6. Еколого-фізіологічні аспекти і проблеми раціонального використання і штучного відтворення рибних ресурсів | 112 |
| 9. Список використаної літератури | 114 |