

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ**  
**ВІННИЦЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ АГРАРНИЙ УНІВЕРСИТЕТ**



**Факультет ТВиПТтаВ**

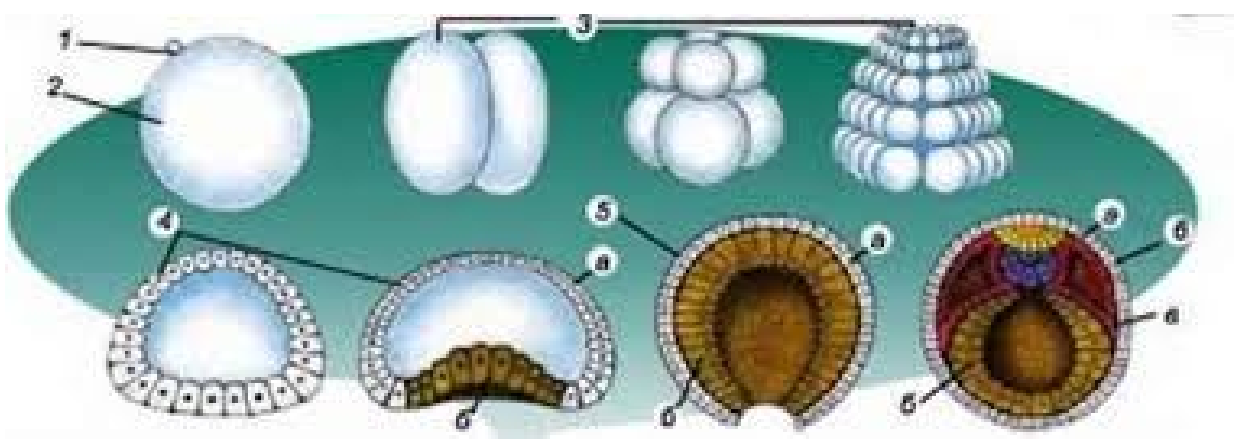


**Кафедра годівлі  
сільськогосподарських тварин та  
водних біоресурсів**

**НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК**

**з дисципліни «Онтогенез риб»**

**для студентів галузі знань 20 «Аграрні науки та продовольство»  
спеціальності 207 «Водні біоресурси та аквакультура» освітнього  
ступеня «бакалавр»**



**Вінниця - 2019**

УДК 591.3:597.4/5

Навчальний посібник з дисципліни «Онтогенез риб» для студентів галузі знань 20 «Аграрні науки та продовольство» спеціальності 207 «Водні біоресурси та аквакультура» освітнього ступеня «бакалавр». – Вінниця : ВЦ ВНАУ. – 2019. – 209 с.

Розробник: доцент кафедри годівлі сільськогосподарських тварин і водних біоресурсів ВНАУ, д. с.-г.н. Шевчук Т.В.

Рецензенти:

**Рубан С. Ю.**, д. с.-г. н., професор, член-кореспондент НААН, зав. кафедри генетики, розведення та біотехнології тварин НУБіП;

**Панько В.В.**, к.-с.-г.н., доцент кафедри зоології та екології біологічного факультету ДНУ ім. В.Стуса;

**Паладійчук О. Р.**, к. с.-г. н., доцент кафедри ветеринарії, гігієни та розведення тварин ВНАУ

Навчальний посібник містить теоретичний та практичний блоки матеріалу для підготовки студентів до лекцій та практичних занять, контрольні питання для самоперевірки, тестові завдання, список рекомендованої літератури та перелік інформаційних ресурсів з дисципліни «Онтогенез риб», а також чисельний наочний матеріал.

Рекомендовано для організації навчального процесу з дисципліни «Онтогенез риб» для студентів галузі знань 20 "Аграрні науки та продовольство" спеціальності 207 «Водні біоресурси та аквакультура» освітнього ступеня «бакалавр».

Рекомендовано до видання методичною радою факультету ТВіППТ ВНАУ (протокол № 4 від "21" листопада 2018) та університету (протокол №6 від "25" лютого 2018).

© Шевчук Т. В., 2019

© Вінниця: ВНАУ, 2019

## ЗМІСТ

Передмова	4
<b>Розділ 1. Гаметогенез риб</b>	8
<b>Лекція 1.</b> Онтогенез риб як наука про індивідуальний розвиток риб та рибоподібних	8
<b>Практичне заняття 1.</b> Біологічні пристосування риб до водного середовища існування	12
<b>Лекція 2.</b> Оогенез риб	20
<b>Практичне заняття 2.</b> Овогенез риб та методи його дослідження	41
<b>Лекція 3.</b> Сперматогенез риб різних таксонів і його гормональна регуляція	44
<b>Практичне заняття 3.</b> Сперматогенез риб та методи його дослідження	60
<b>Розділ 2. Основи ембріології риб</b>	65
<b>Лекція 4.</b> Запліднення, дроблення, утворення бластули, гастрюляція	65
<b>Лекція 5.</b> Гастрюляція. Органогенез. Особливості ембріонального розвитку рибоподібних, хрящових та кісткових риб	79
<b>Практичне заняття 4.</b> Ембріогенез риб та рибоподібних	92
<b>Розділ 3. Особливості постембріогенезу риб</b>	95
<b>Лекція 6.</b> Личинковий та мальковий періоди розвитку риб	95
<b>Практичне заняття 5.</b> Методики дослідження молоді риб у ранньому постембріогенезі	110
<b>Лекція 7.</b> Розвиток риб у період дозрівання та репродуктивного стану	115
<b>Практичне заняття 6.</b> Дослідження стадій зрілості гонад риб	137
<b>Лекція 8.</b> Ознаки старіння риб. Видові особливості закінчення життєвого циклу риб	140
<b>Практичне заняття 7.</b> Вивчення ознак росту, розвитку та старіння риб	155
Питання рубіжного контролю	160
Тестові завдання з дисципліни «Онтогенез риб»	163
Список використаної літератури	192
Додатки	197

## ПЕРЕДМОВА

**Онтогенез риб** – це дисципліна, яка вивчає особливості індивідуального розвитку риб різних таксонометричних груп.

**Мета вивчення дисципліни:** формування у майбутніх фахівців теоретичних знань та практичних навичок з індивідуального розвитку риб та рибоподібних.

**Завдання** – забезпечення засвоєння студентами сучасних уявлень, знань або умінь щодо:

- сперматогенезу у самців та оогенезу у самок риб;
- особливостей розмноження риб різних систематичних груп;
- запліднення, утворення зиготи, формування і розвитку ембріонів, диференціації статі, органогенезу та інших процесів, що відбуваються під час бластуляції і гастрюляції;
- особливостей ембріонального розвитку рибоподібних, хрящових та кісткових риб;
- особливостей постембріонального розвитку риб на стадіях личинки, малька, молоді (до настання статевозрілого віку);
- закономірностей розвитку риб у репродуктивному стані, під час старіння та видових особливостей закінчення життєвого циклу.

У результаті вивчення навчальної дисципліни студент повинен **знати:**

- будову і властивості організму риб та рибоподібних;
- періодизацію процесу відтворення у риб;
- основні закономірності оогенезу и сперматогенезу риб;
- особливості запліднення, характер та особливості дроблення зародку у риб різних систематичних груп;
- особливості органогенезу, біологічний сенс гастрюляції, основні його закономірності у риб різних таксонів;
- стадії ембріонального і постембріонального розвитку риб;

**вміти:**

- визначати вік та стадію розвитку риб, їх масу, лінійні розміри, швидкість росту, параметри інших ознак, що пов'язані з продуктивністю, плодючістю, життєздатністю, тощо.
- вільно оперувати базовими знаннями в області біології індивідуального розвитку риб, застосовувати їх у практичній діяльності, у тому числі для аналізу ефективності наявних технологічних процесів з розведення риби, критично аналізувати одержану інформацію, грамотно обробляти та узагальнювати результати власних спостережень, вимірювань чи досліджень.

У відповідності з навчальним планом на вивчення дисципліни виділено: всього 90 годин (3 академічні кредити), в тому числі аудиторних – 30 (1 академічний кредит), самостійна робота студентів – 52 годин, індивідуальна – 8 год (табл.1).

Таблиця 1

### Опис навчальної дисципліни

Найменування показників	Галузь знань, напрям підготовки, освітньо-кваліфікаційний рівень	Характеристика навчальної дисципліни	
		денна форма навчання	заочна форма навчання
Кількість кредитів – 3	Галузь знань: 20 «Аграрні науки та продовольство» (шифр і назва)	Вибіркова	
Атестації – 2	Спеціальність: 207 «Водні біоресурси та аквакультура» (шифр і назва)	<b>Курс підготовки:</b>	
Індивідуальне науково-дослідне завдання – <u>реферат</u> (назва)		1	
Загальна кількість годин – 90		<b>Семестр</b>	
Тижневих годин для денної форми навчання: аудиторних – 2 самостійної роботи студента – 4		2-й	
	Перший бакалаврський освітній ступінь	1-й	
		<b>Лекції</b>	
		16	
		4	
		<b>Практичні, семінарські</b>	
		14	
		8	
	<b>Лабораторні</b>		
	-		
	<b>Самостійна робота</b>		
	52		
	70		
	<b>Індивідуальні завдання:</b>		
	8 год.		
	Вид контролю: залік		

#### Примітка.

Співвідношення кількості годин аудиторних занять до загальної роботи становить:

для денної форми навчання – 33,3%,

для заочної форми навчання – 13,3%.

Аудиторна робота з дисципліни здійснюється за тематичним планом, наведеним у таблиці 2.

## Тематичний план аудиторної роботи

№ п/п	Теми лекцій	Кількість годин
<b>Атестація 1</b>		
<b>Змістовний розділ 1. Гаметогенез риб</b>		
1	Онтогенез риб як наука про індивідуальний розвиток риб та рибоподібних	2
2	Оогенез риб	2
3	Сперматогенез риб різних таксонів і його гормональна регуляція	2
<b>Змістовний розділ 2. Основи ембріології риб</b>		
4	Запліднення, дроблення, утворення бластули, гастрюляція	2
5	Гастрюляція. Органогенез. Особливості ембріонального розвитку рибоподібних, хрящових та кісткових риб	2
<b>Атестація 2</b>		
<b>Змістовний розділ 3. Особливості постембріогенезу риб</b>		
6	Личинковий та мальковий періоди розвитку риб	2
7	Розвиток риб у період дозрівання та репродуктивного стану	2
8	Ознаки старіння риб. Видові особливості закінчення життєвого циклу риб	2
Всього		16
<b>Теми практичних занять</b>		
<b>Атестація 1</b>		
<b>Змістовний розділ 1. Гаметогенез риб</b>		
1	Біологічні пристосування риб до водного середовища існування	
2	Овогенез риб та методи його дослідження	2
3	Сперматогенез риб	2
<b>Змістовний розділ 2. Основи ембріології риб</b>		
4	Ембріогенез риб та рибоподібних	2
<b>Атестація 2</b>		
<b>Змістовний розділ 3. Особливості постембріогенезу риб</b>		
5	Методики дослідження молоді риб у ранньому пост ембріогенезі	2
6	Дослідження стадій зрілості гонад риб	2
7	Вивчення ознак росту, розвитку та старіння риб	2
Всього		14

Для вивчення дисципліни «Онтогенез риб» передбачені такі види **самостійної роботи** без керівництва викладача:

- опрацювання лекційного матеріалу,
- вивчення питань, що не розглядаються на лекціях та практичних заняттях, за допомогою підручника, навчального посібника, додаткової літератури, роботи з електронними ресурсами,
- підготовка до практичних занять, оформлення робочого зошиту та підготовка до захисту практичної роботи,
- підготовка до захисту змістовних розділів та атестацій,
- виконання індивідуальної роботи (рефератів, теми яких наведені у додатку 1),
- підготовка до заліку.

Перелік питань, винесених для самостійної роботи студентів, наведений у додатку 2.

**Консультації з дисципліни «Онтогенез риб»** проводяться протягом семестру у відповідності з графіком, розробленим кафедрою, та перед заліком.

# РОЗДІЛ 1. ГАМЕТОГЕНЕЗ РИБ

## Теоретичний блок

### **Лекція 1. Тема: Онтогенез риб як наука про індивідуальний розвиток риб та рибоподібних (2 год.)**

#### **План**

1. Предмет, об'єкт та методи дослідження в дисципліні «Онтогенез риб».
2. Поняття онтогенезу та його атрибути.
3. Стадії, види і типи онтогенезу в тваринному світі.
4. Загальна характеристика надкласу Риби.
5. Вчення про онтогенез. Походження риб.

#### **1. Предмет, об'єкт та методи дослідження в дисципліні «Онтогенез риб»**

Дисципліна вивчає особливості індивідуального розвитку представників надкласу Риби.

Предметом вивчення є хрящові і кісткові риби.

Об'єктом вивчення є процес індивідуального розвитку риб, його особливості, закономірності та чинники направленої впливу.

До методів вивчення в дисципліні можна віднести такі види:

- спостереження;
- дослід (гострий і хронічний);
- аналіз та синтез;
- моделювання.

Становлення дисципліни «Онтогенез риб» відбувалося за використання таких груп методів досліджень:

- анатомо-фізіологічні;
- генетичні;
- еволюційні;
- археологічні;
- екологічно-географічні та ін.

#### **2. Поняття онтогенезу та його атрибути**

**Онтогенез** – це індивідуальний розвиток організму, під час якої відбувається перетворення морфо-фізіологічних, фізіолого-біохімічних і цитогенетичних ознак [53].

##### **Основні атрибути онтогенезу**

- 1. Вихідна запрограмованість** процесів. Наявність унікальної незмінною генетичної програми розвитку, сформованої внаслідок мейоза і запліднення
- 2. Необоротність** онтогенезу. При реалізації генетичної програми неможливий повернення до попередніх стадіям
- 3. Поглиблення спеціалізації:** з розвитком зменшується ймовірність зміни траєкторії онтогенезу.



**4. Адаптивний характер:** поліваріантність онтогенезу забезпечує можливість пристосування до різноманітних умов

**5. Нерівномірність темпів:** швидкість процесів зростання і розвитку змінюється.

**6. Цілісна спадкоємність окремих етапів.** Ознаки, які з'являються більш пізніх стадіях, базуються на ознаках, які виявляються на ранніх стадіях.

**7.** Наявність **циклічності:** існує циклічність старіння і омолодження.

**8.** Наявність **критичних періодів**, що іде з вибором шляху до вузлових точок (точках біфуркації) чи з подоланням енергетичних порогів [48].

### **3. Стадії, види і типи онтогенезу в тваринному світі**

Онтогенез включає **дві групи процесів:** морфогенез і відтворення (репродукцію): внаслідок морфогенезу формується репродуктивно зріла особина.

Онтогенез характеризується сталістю – гомеостазом. **Гомеостаз** – це стабілізований потік подій, що є процес реалізації генетичної програми будівлі, розвитку та функціонування організму.

З погляду еволюцію розглядаються такі **моменти онтогенезу:** ембріональні адаптації; філембріогенез; автономізація онтогенезу; ембрионізація онтогенезу [32].

#### **Основні типи онтогенезу**

1. Онтогенез організмів з безстатевим розмноженням при зиготному мейозі (прокаріоти і деякі еукаріоти).

2. Онтогенез організмів із чергуванням ядерних фаз при споровому мейозі (більшість рослин і грибів).

3. Онтогенез організмів із чергуванням статевого й безстатевого розмноження без зміни ядерних фаз. Рикладами є матегенез та гетерогонія. Метагенез – чергування поколінь у Кишковопорожнинних. Гетерогонія – чергування партеногенетичного і амфіміктичного поколінь у хробаків, деяких членистоногих і нижчих Хордових.

4. Онтогенез з наявністю личинкових і проміжних стадій: від первинно-личинкового анаморфозу до метаморфоза.

5. Онтогенез з випаданням окремих стадій. Втрата личинкових стадій або стадій безстатевого розмноження (прісноводні гідри, олігохети, більшість червононогих молюсків). Втрата кінцевих стадій і розмноження на ранніх етапах онтогенезу (**неотенія**) [9].

#### **Види онтогенезу:**

У тварин виділяють три види онтогенезу: личинковий, яйцекладний і внутрішньоутробного розвитку [53].

**Личинковий вид** розвитку зустрічається, наприклад, у комах, риб, земноводних. Жовтка в їх яйцеклітинах мало, і зигота швидко розвивається в личинку, яка самостійно харчується і росте. Потім, по закінченні якогось часу, відбувається метаморфоз - перетворення личинки на дорослу особину.

У деяких видів спостерігається навіть цілий ланцюжок перетворень з однієї личинки в іншу і тільки потім - на дорослу особину. Сенс існування личинок може полягати в тому, що вони харчуються іншою їжею, ніж дорослі особини, і, таким чином, розширюється харчова база виду. Порівняйте, наприклад, харчування гусені одного виду (листя) і метеликів (нектар) або пуголовків (зоопланктон) і жаб (комахи). Крім того, в личинкової стадії багато видів активно заселяють нові території. Наприклад, личинки двостулкових молюсків здатні до плавання, а дорослі особини практично нерухомі.

**Яйцекладний вид онтогенезу** спостерігається у рептилій, птахів і яйцекладних ссавців, яйцеклітини яких багаті жовтком. Зародок таких видів розвивається всередині яйця, а личинкова стадія відсутня.

**Внутрішньоутробний вид онтогенезу** спостерігається у більшості ссавців, в тому числі і у людини. При цьому розвивається зародок затримується в материнському організмі, утворюється тимчасовий орган - плацента, через який організм матері забезпечує всі потреби зростаючого ембріона: дихання, харчування, виділення та ін. Внутрішньоутробний розвиток закінчується процесом народження.

### **Стадії (періоди) онтогенезу.**

Будь-який вид онтогенезу у багатоклітинних тварин прийнято ділити на два періоди: ембріональний і постембріональний.

**Ембріональний період** починається з запліднення і являє собою процес формування складного багатоклітинного організму, в якому представлені всі системи органів. Закінчується цей період виходом личинки зі своїх оболонок (при личинковому типі), виходом особини з яйця (при яйцекладному типі) або народженням особини (при внутрішньоутробному типі онтогенезу).

**У риб ембріональний період** поділяється на такі підперіоди [29]:

- ікринка або ембріон;
- передличинка або вільний ембріон.

**Постембріональний період** починається з завершення ембріонального. Він включає в себе статеве дозрівання, дорослий стан, старіння і закінчується смертю.

**У риб постембріональний період** включає такі підперіоди:

- личинковий,
- мальковий,
- напівдорослого чи статевонезрілого організму,
- дорослого чи статевозрілого організму,
- старість.

Періоди і терміни онтогенезу дуже сильно розрізняються у різних груп живих організмів. Наприклад, у дуже багатьох хребетних більшу частину свого існування особина знаходиться в дорослому стані. Навпаки, у багатьох комах доросла стадія - найкоротша і триває всього кілька годин, необхідних для відтворення потомства. Дуже великі відмінності в життєвих циклах тварин, рослин і грибів.

#### 4. Загальна характеристика надкласу Риби

**Риби** (Pisces) — парафілетична група водних хребетних тварин, зазвичай холоднокровних (точніше екзотермних) із вкритим лусками тілом та зябрами, наявними протягом всього життя. Активно рухаються за допомогою плавців (часто видозмінених) або руху всього тіла. Риби поширені як у морських, так і в прісноводних середовищах, від глибоких океанічних западин до гірських струмків [30].

На ранніх етапах створення біологічної систематики риб класифікували до одного таксону, проте через поліфілетичність групи, риби більше не розглядаються як таксономічна група. Через великий спектр часом взаємовиключних анатомічних та фізіологічних особливостей організмів - представників цієї групи, її визначення є досить нечітким.

Риб вивчає наука іхтіологія.

Щелепні риби, як і безщелепні, зараз представлені **двома класами**:

- хрящові (Chondrichthyes),
- кісткові (Osteichthyes).

**Сучасні хрящові риби** складаються з двох великих груп — **Holocephali** (або хімери), та **Elasmobranchii**, куди входять акули та скати. Загалом зараз існує 900—1000 видів хрящових риб.

В свою чергу, **кісткові риби** поділяються на **два підкласи**:

- **кистеперих** (представлені двома видами роду *Latimeria*),
- **променеперих** (решта аксонометричних груп риб).

#### 5. Вчення про онтогенез. Походження риб.

Риби є найпримітивнішими таксонами підтипу Черепні (Craniata). Цей підтип раніше називався «Хребетні» (Vertebrata), але в 1981 році Філіпп Жанв'є показав, що найпримітивнішим членам даного таксону притаманний череп, але не притаманні (або притаманні в рудиментарній формі) хребці. Таким чином, даний підтип об'єктивніше буде називати Craniata. Назва Vertebrata зараз використовується для визначення підмножини Craniata, що, наряду з черепом, мають також і хребцеві елементи.

Дві нещодавно (в 1999 р.) знайдені в Китаї викопні пра-риби стали найдавнішими відомими істотами надкласу Pisces— ці знахідки датуються раннім кембрієм, близько 530 мільйонів років тому. Ці ранні форми є прямими або опосередкованими попередниками взагалі майже всіх хребетних, і їхня знахідка свідчить, що хребетні брали участь у «вибуху» біорізноманіття тканинних організмів (Metazoa) в кембрії. Обидві викопні рештки є невеликими за розміром (25 та 28 міліметрів), і містять хрящевий череп, від п'яти до дев'яти пар зябрових міхурів, велике серце позаду останньої пари зябрових міхурів, нотохорд, зигзагоподібні блоки м'язів (міомери) та спинний плавець (одна з двох знахідок), підтримуваний плавцевими променями. Одна з істот, *Myllokunmingia*, визнана загальним попередником всіх черепних, окрім міксин. Інша істота, *Haikouichthys*, визначена як близький родич міног. На відміну від більшості інших

безщелепних риб, ці ранні форми не мали луски, або захисту з шкіряних кісткових пластин.

Інші нещодавні палеонтологічні знахідки свідчать, що Черепні та Хребетні були досить різноманітними вже в ордовіку (450 мільйонів років тому), і серед них були як безщелепні форми (типу сучасних міног), так і щелепні. Незважаючи на наявність щелепних форм вже в ордовіку, безщелепні риби були домінуючою формою аж до силурійського періоду.

**Сучасні безщелепні.** Міксини (Muxini) та міноги (Petromyzontidae) є сучасними групами рибоподібних, що їх відносять до безщелепних. Перші їхні викопні рештки відомі із шарів віком 300 та 330 мільйонів років відповідно. Базуючись на структурних особливостях їх міхуроподібних зябер та на кількох інших характеристиках, об'єднання цих двох таксонів (Круглороті) раніше вважалося монофілетичним (таким, що мають їх спільного предка), але в 2002 році було доведено, що це об'єднання парафілетичне. Відповідно до існуючих гіпотез, міксини та міноги є реліктовими давніми групами хребетних з великою кількістю примітивних рис в будові організму (відсутність щелеп, парних плавців, будова зябер у вигляді міхурів, наявність зовнішньо-стравоходного каналу, один напівкруглий канал у внутрішньому вусі тощо). Відповідно до сучасних теорій, примітивна будова тіла представників цих класів є наслідком їхнього давнього походження, а не вторинного спрощення завдяки притаманному ним зараз способу життя — паразитизму або харчуванню падлом.

**Сучасні щелепні риби.** Щелепні риби (Gnathostomata) мають справжні щелепи, парні плавці, внутрішнє вухо з трьома напівкруглими каналами та зяброві дуги. Незважаючи на появу перших щелепних риб ще в ордовіку, вони займали підлегле положення аж до девону. Таким чином, щелепні риби та безщелепні існували понад 100 мільйонів років в стані екологічної переваги безщелепних, на відміну від теперішнього часу [33].

### **Практичний блок**

#### **Практичне заняття 1. Тема: Біологічні пристосування риб до водного середовища існування (2 год.)**

##### **План**

1. Положення та систематичний огляд Надкласу Риби.
2. Анатомо-фізіологічні особливості риб.
3. Відмінності в будові представників Класу Хрящові та Кісткові риби.
4. Відмінності у будові хижих і всеїдних прісноводних риб.

**Мета:** оволодіти теоретичними знаннями з анатомічно-фізіологічних особливостей представників Надкласу Риби.

**Завдання:** 1. Визначити положення та систематичний огляд Надкласу Риби.

2. Дослідити анатомо-фізіологічні особливості риб.

3. Вивчити відмінності в будові представників Класу Хрящові та Кісткові риби.

4. Дослідити відмінності у будові хижих і всеїдних прісноводних риб за допомогою препарування.

**Обладнання та матеріали:** Препараційний лоток, препарційна голка, скальпель, ножиці, пінцет, муляжі риб різних класів, плакати, таблиці, стенди.

**Результати практичного дослідження:** Специфіка будови, життєдіяльності та практичне значення риб.

### **1. Положення та систематичний огляд Надкласу Риби.**

Риби - найчисленніша група хордових. У світовій фауні налічується близько 21 тис. видів риб, з них в Україні - близько 200. Ці найдавніші первинноводні щелепнороті хребетні населяють лише гідросферу. Високі рештки риб відомі з силуру. Вважають, що цей період вони відособились від примітивних безщелепних, які населяли прісні водойми. У світовій фауні налічується близько 20 тис. видів кісткових риб, в Україні-180 [30].

Клас Хрящові поділяють на два підкласи: Суцільноголові, до якого належить ряд Химероподібні та Пластинозяброві з двома надрядками - Акули і скати.

Клас Кісткові об'єднує два підкласи - Променепері та Лопатепері.

### **2. Анатомо-фізіологічні особливості риб**

Риби - група хребетних, що в процесі еволюції сформувалася у водному середовищі, з чим пов'язана будова цих тварин. Тіло риб двобічносиметричне, різноманітної форми, проте здебільшого воно обтічне: загострена голова плавно переходить у тулуб, який закінчується звуженим хвостом. Довжина тіла від 1 см до 20 м, маса від 1,5 г до 12-14 тонн. Найбільшою рибою у Світовому океані є китова акула (довжина до 20 м, маса до 14 тонн), у морях України зрідка зустрічається риба-меч (довжина 4 м і маса 400 кг), частіше - білуга чорноморська (довжина понад 300 см і маса до 400 кг) [62].

**Шкірний покрив** складається із багатошарового епітелію з численними залозами та щільного волокнистого коріуму. Шкіра вкрита лускою, форма і будова якої в риб різних систематичних груп неоднакова. Найчастіше в риб луска буває чотирьох типів: плакоїдна, ганоїдна, циклоїдна і ктеноїдна. Луска мезодермального походження, розвивається в коріумі і утворена із кісткової тканини; збільшується в розмірах разом із ростом риби. Оскільки ріст протягом року нерівномірний, на лусці утворюються концентричні кільця, за якими можна визначити вік риби. Пігмент гуанін, що міститься в лусці, надає рибам сріблястого блиску. В епідермісі шкіри є численні слизові залози. Вони виділяють слиз, який зменшує тертя тіла риби об воду, а також захищає її від збудників бактеріальних і грибних хвороб. У риб є парні (грудні та черевні) і непарні (спинний, хвостовий та підхвостовий) плавці. У поступальному русі вперед головну роль відіграє мускулатура хвостового

відділу разом із хвостовим плавцем. Спинний і підхвостовий (анальний) плавці діють як стабілізатори, грудні і черевні необхідні для поворотів, зупинок, сповільнення руху, збереження рівноваги.

**Скелет** у риб буває хрящовим, кістковим або кістково-хрящовим. В окремих груп риб протягом усього життя і зберігається хорда; у більшості є тільки її залишки між хребцями. Скелет складається із черепа, хребта, скелета кінцівок (плавців) та їх поясів. Хребет має два відділи - тулубний та хвостовий. Він утворений численними хребцями, тіла яких угнуті спереду і ззаду (амфіцельні). Верхні дуги хребців мають остистий відросток і утворюють канал, усередині якого проходить спинний мозок. До хребців тулуба причленовуються ребра (до поперечних відростків тіл хребців). У хвостовому відділі ребер немає. Кожен його хребець має нижню дугу, що закінчується довгим нижнім відростком. У більшості кісткових риб у м'язах є тоненькі мускульні кісточки, що створюють додаткову опору для м'язових волокон.

Череп складається із мозкового та вісцерального відділів. Для скелета голови риб характерною ознакою є наявність великої кількості скелетних елементів, утворених хрящем та кістковою тканиною. Мозковий відділ черепа (черепна коробка) захищає мозок та органи чуття. Так, покрівля черепа утворена парними носовими, лобними та тім'яними кістками; останні змикаються із потиличними. Дно черепа утворене лемешем та парасфеноїдом - широкою і довгою, дуже характерною для риб кісткою. Передня частина черепа має капсулу, що захищає органи нюху; з обох боків розміщені кістки, що оточують очі, і ряд кісточок (здебільшого п'ять), які захищають органи слуху і рівноваги.

Вісцеральний відділ черепа складається з щелепної, під'язикової кістки та зябрових дуг (у кісткових є зяброва кришка). Функцію верхньої щелепи виконують парні верхньощелепні та міжщелепні кістки; функцію нижньої щелепи - зубна, кутова і зчленівна кістки. До черепа цей комплекс кісток прикріплюється за допомогою підвіска - гіомандибуляре. Отже, у риб розвинеш щелепи (здебільшого із зубами), що забезпечують схоплення та утримання здобичі. Пластинки плавців підтримуються хрящовими або кістковими паличкоподібними утвореннями - радіаліями, або променевими підпорками. Пояс грудних плавців складається із невеликих лопатки і коракоїда. Пояс черевних плавців являє собою хрящову чи кісткову пластинку, що лежить у товщі м'язів. Радіалії непарних плавців з'єднуються безпосередньо з остистими відростками хребців. Лопать хвостового плавця підтримують радіалії, а функцію його внутрішнього скелета виконують розширені остисті відростки останніх хребців. Хвостовий плавець буває гомоцеркальним (обидві лопаті однакові, але кінець хребта заходить у верхню лопать) та гетероцеркальним (одна з лопатей більша). У личинок риб хвостовий плавець протоцеркальний: він симетричний і хорда проходить посередині плавця. Вторинносиметричний плавець, властивий деяким двоцихшим, кистеперим і окремим кістковим рибам, має назву дифіцеркального.

Скелет захищає внутрішні органи і є опорою для добре розвиненої мускулатури метамерної будови. Поперечносмугасті *м'язи* тіла розділені прошарками сполучної тканини (міосептами) на ряд сегментів - міомерів. Частина з них утворила м'язи очей, парних кінцівок, над- і під зяброві. М'язи внутрішніх органів в основному гладенькі.

*Нервова система* у риб досконаліша, ніж у круглоротих, проте має ряд примітивних ознак: головний мозок невеликий (наприклад, у щуки становить 1/1300 маси тіла), півкулі не розвинені. Від переднього мозку відходять нюхові долі з нюховими нервами. У проміжному мозку знаходяться залози внутрішньої секреції - епіфіз і гіпофіз. Середній мозок розвинений порівняно добре: на його поверхні виступають два зорові горби, з якими зв'язані зорові нерви. Розвиток мозочку залежить від ступеня рухливості риб. У різних відділах мозку розташовані центри: нюху - у передньому, зору - у середньому, слуху й дотику - у довгастому, координації рухів - у мозочку. Від головного мозку відходить 10 пар головних нервів, від спинного - велика кількість спинномозкових.

*Органи чуття* риб пристосовані до сприймання подразнень у водному середовищі. В орієнтації і спілкуванні риб важливу роль відіграє хімічне чуття (нюх, смак). *Орган нюху* має вигляд парних мішків, вистелених чутливим епітелієм, що закінчуються сліпо; назовні вони відкриваються ніздрами. За допомогою нюху риби розшукують їжу, розпізнають особин свого та інших видів, що, у свою чергу, дає змогу триматися зграї, знаходити особин протилежної статі, уникати ворогів та ін. Як показали експерименти, за допомогою органів нюху прохідні риби під час нерестових міграцій знаходять шлях у ті річки, де вони самі виклюнулися з ікри. *Органи смаку* (смакові пухирці) розташовані в роті, а також на різних частинах тіла (на голові, вусиках, тулубі, хвості). Очі розташовані по боках голови, рухомих повік немає. Кришталік кулястий, не змінює форми і майже торкається плоскої рогівки. Тому риби короткозорі (чітко розрізняють предмети, їх колір, форму в межах 1-1,5 м). Акомодация ока здійснюється за допомогою серпоподібного відростка, що прикріплюється до кришталіка, і, скорочуючись, дещо відтягує його в середину ока. Зір переважно монокулярний (розглядають предмет одним оком). Органи дотику розкидані по всьому тілу, численні вони на губах, вусиках та плавцевих променях.

*Орган слуху і рівноваги* представлений лише внутрішнім вухом, що міститься в слуховій капсулі. Перетинчастий лабіринт внутрішнього вуха складається із верхнього овального мішечка з трьома взаємно перпендикулярними півколовими каналами та , нижнього мішечка, що наповнені ендолімфою. Власне органом слуху є лише нижній мішечок. Півколові канали виконують функцію органів рівноваги: у їх ендолімфі містяться дрібні камінці - отоліти, які тиснуть на чутливий епітелій при зміні положенні тіла. Риби сприймають звуки від 16 до 12000 Гц. Доведено, що риби відтворюють різноманітні звуки, які нагадують удари барабана, каркання, рохкання, свист, гарчання та ін. Джерелом звуків здебільшого є плавальний міхур. Багато так званих механічних звуків виникає під час руху,

живлення риб тощо. Досліджено сигнальне значення різноманітних звуків і розроблені рекомендації до їх практичного застосування. Так, у риб виявлені: сигнали небезпеки, агресивні, кормові, пов'язані з розмноженням та ін. Записаними на магнітну стрічку звуками, які видають риби під час живлення, можна приваблювати їх у місця виловлювання.

У більшості риб є своєрідний орган - **бічна лінія** - для сприймання руху і тиску води. Канал бічної лінії, що інервується блукаючим нервом, здебільшого проходить у шкірі вздовж середньої лінії тіла, а на голові розгалужується. Отворами в лусці канал з'єднується із навколишнім середовищем. Бічна лінія сприймає також інфразвукові коливання. Тому за її допомогою риби відчувають наближення або віддалення здобичі, хижака, не наштовхуються на підводні предмети та ін.

**Плавальний міхур**, характерний для більшості риб, виповнений газами (киснем, азотом, вуглекислим газом) і утворюється в ембріона як виріст глотки. У відкритоміхурових риб він сполучається із стравоходом і заповнюється газами завдяки заковтуванню рибою атмосферного повітря. У закритоміхурових такий зв'язок втрачається, і зміна об'єму плавального міхура досягається шляхом поглинання чи виділення газів спеціальною мережею кровоносних судин. Заповнення газами плавального міхура здійснюється під контролем нервової системи за допомогою двох утворень: червоного тіла, або газової залози (виділяє гази в порожнину міхура з крові), та «овалу», який поглинає гази з міхура в кров. Червоне тіло утворене епітелієм, що розрісся, і пронизане сіткою капілярів; воно здатне концентрувати і віддавати гази в міхур. Газова залоза вугра розміром з краплю води містить 116 тис. артеріальних і 88 тис. венозних капілярів загальною довжиною 350-460 м. Овал може розширюватись і скорочуватись, регулюючи надходження газів із міхура в кров. Плавальний міхур - важливий гідростатичний орган. Коли він розширюється, відносна щільність риби зменшується, і навпаки. Це сприяє спливанню риби у верхні шари або її зануренню. Плавального міхура немає в багатьох придонних риб, а також у риб, що здійснюють швидкі вертикальні міграції. Останні підтримують свою плавучість за рахунок значних мускульних зусиль (хрящові риби). Плавальний міхур є також барорецептором (сприймає тиск).

**Органи травлення** в риб починаються ротом, озброєним щелепами, у більшості риб із зубами. Протягом усього життя в риб відбувається нерегулярна зміна зубів: нові зуби виростають у проміжках між старими. Короткий стравохід веде у шлунок, який добре диференційований у хижих риб. На межі між шлунком і кишками в багатьох риб утворюються пілоричні відростки, що збільшує всмоктувальну поверхню кишок. У хижих риб кишки набагато коротші, ніж у рослиноїдних. Добре розвинені печінка із жовчним міхуром і підшлункова залоза (у вигляді невеличких дольок). Разом із залозами стінок шлунка та кишок вони виробляють необхідні для перетравлення їжі ферменти. Слинних залоз немає.

**Органи виділення** - тулубні нирки (мезонефрос), що тягнуться вздовж хребта, щільно до нього прилягаючи. Сеча виводиться сечоводами



(вольфовими каналами), які, з'єднуючись на кінці, відкриваються на сечостатевому сосочку. У деяких кісткових риб є сечовий міхур. Видільну функцію виконують також зяброві пелюстки. Кінцеві продукти обміну - сечовина, іони солей та ін.

**Органи дихання** риб - зябра. Зябрових щілин здебільшого і п'ять; кожна з них одним кінцем відкривається в глотку, іншим - на поверхню тіла. У хрящових риб зяброві отвори відокремлені один від одного широкими міжзябровими перегородками, у товщі яких і залягають хрящові зяброві дуги. Зяброві пелюстки сидять на передній і задній стінках зябрових щілин, утворюючи напівзябрі. Дві напівзябрі, що розміщені по обидва боки перегородки утворюють зябру. У кісткових риб зябра представлені і зябровими дужками, на зовнішньому боці яких знаходяться зяброві пелюстки, пронизані сіткою кровоносних судин. На внутрішній і поверхні зябрових дужок розташовані зяброві тичинки і своєрідний цідильний апарат, що затримує дрібні організми та різні завислі у воді часточки. При вдиху зяброві кришки піднімаються, і тиск у навколозябровій порожнині зменшується, і вода крізь ротовий отвір надходить у зяброву порожнину, омиваючи пелюстки, де й здійснюється газообмін. При видиху зяброві кришки опускаються і виштовхують воду, насичену вуглекислим газом, у навколишнє середовище. Частково кисень надходить і крізь шкіру.

**Кровоносна система** риб подібна до такої в безщелепних. У риб є двокамерне серце; воно складається із передсердя, попереду якого розташований венозний синус, і шлуночка. Із серця венозна кров надходить у черевну аорту (має розширення - цибулину), від якої по приносних зябрових артеріях рухається до зябер, де й збагачується киснем. До різних частин тіла артеріальна кров надходить по спинній аорті, у яку вливається із чотирьох пар виносних зябрових артерій, до голови - по сонних артеріях (зовнішніх та внутрішніх). Венозна кров тече до серця по передніх і задніх кардинальних венах і впадає у венозний синус, а з нього - у передсердя. Наявні ворітна система нирок і печінки. Кровотворними органами є селезінка і частково нирки. Відмінності у анатомічній будові тіла хрящових та кісткових риб відображені на рисунках додатку 1

Риби здебільшого **роздільностатеві**, зрідка гермафродити (морський карась). Запліднення як внутрішнє (у хрящових риб), так і зовнішнє (у кісткових). У самок у порожнині тіла міститься яєчник, в якому розвиваються яйцеклітини (ікра), а в самців - пара сім'яників. У період розмноження вони продукують мільйони сперматозоїдів. Статеві протоки - сім'япроводи в самців та яйцепроводи в самок - відкриваються назовні статевим або сечостатевим отвором. Розвиток у риб відбувається із метаморфозом. Із заплідненої ікри розвивається личинка, яка деякий час живиться жовтком яйцеклітини. Потім вона переходить до самостійного живлення. Через деякий час личинка стає схожою на дорослу форму - це мальок. Риби ростуть спочатку швидко, потім ріст сповільнюється, але триває все життя. Тривалість життя риб значна: коропа - до 20 років, щуки - до 70-80, сома, лосося - до 100 років.

**Поведінка риб.** Поведінка риб досить складна. Її основу становлять інстинкти, що забезпечують пошук і добування їжі, розмноження, турботу про потомство, міграції, охорону індивідуальних ділянок та зграйну організацію. У кісткових риб виробляються умовні рефлексії на колір, форму і розміри предметів, звуки та інші подразники. У поведінці риб важливе значення має сигналізація (пози, рухи, звуки, виділення хімічних речовин, електричної енергії), а також індивідуальний досвід [30].

### **3. Відмінності будови і життєдіяльності представників Класу кісткові і хрящові риби**

Найістотніша їх відмінність від хрящових риб - розвиток кісткового скелета. Біологічне значення цього явища дуже велике: кісткова тканина значно міцніша від хряща, водночас вона надає скелету легкості і рухливості. У деяких риб скелет хрящово-кістковий.

У кісткових риб міжзяброві перегородки редукувалися, зяброві пелюстки і тичинки розміщені на зябрових дужках; зябра прикриті кістковою зябровою кришкою, яка має важливе значення в активізації дихання. Розвиток гідростатичного органу - плавального міхура - сприяв удосконаленню гідродинамічних особливостей кісткових риб і їх здатності до маневрування у водному середовищі без особливих затрат енергії. Відсутність у більшості з них спірального клапана, властивого хрящовим ридам, компенсується в кісткових збільшенням відносної довжини кишок і розвитком пілоричних відростків, що збільшують їх усмоктувальну поверхню. Це сприяє підсиленню інтенсивності й ефективності травлення. Артеріального конуса в серці переважно немає. Запліднення зовнішнє. Яйця без рогових капсул.

Відомо близько 600 видів хрящових риб, з них у фауні України - чотири. Живуть у морях та океанах від тропіків до Заполярія; лише кілька видів населяють прісні водойми. Скелет хрящовий, протягом усього життя зберігається хорда. Тіло здебільшого вкрите плакоїдною лускою або голем. Луска складається із пластинки, яка міститься в шкірі, і зубця, що стирчить назовні. До складу луски входить дентин, а зубець вкритий емаллю. На щелепах плакоїдна луска перетворюється на зуби. Голова здебільшого розпочинається розтрубом (рилом), під яким знаходиться рот у вигляді поперечної щілини. Хвіст переважно гетероцеркальний. Є п'ять - сім зябрових щілин, що відкриваються назовні; лише в химер вони прикриті шкіряною складкою. Є також бризкальце - рудиментарна передня зяброва щілина, зовнішній отвір якої знаходиться на голові позаду очей. За допомогою клапанів може відкриватися і закриватися. Через бризкальце вода всмоктується в порожнину глотки, звідки через зяброві щілини надходить до зябер, омиваючи їх і забезпечуючи киснем.

У хрящових риб, порівняно з круглоротими, не лише зростають відносні розміри головного і спинного мозку та збільшується кількість нервових клітин мозку, але й посилюється диференціація відділів, ускладнюються зв'язки між ними. Уздовж переднього мозку проходить борозна, яка зовні

ніби ділить його на півкулі, однак внутрішнього поділу ще немає. У передньому мозку є сіра речовина. Дуже великі нюхові долі. Акули відчувають запах крові за 400-500 м. На голові є лоренцеві ампули - терморцептори, які сприймають різницю температур в 0,05 °С. Плавального міхура немає, тому активні плавці повинні постійно перебувати в русі. Добре розвинений спіральний клапан у кишках збільшує всмоктувальну поверхню. У серці є артеріальний конус. У крові і тканинах багато сечовини, тому м'ясо цих риб пахне аміаком. Запліднення внутрішнє. У багатьох видів спостерігається яйцеживонародження (яйця затримуються у статевих шляхах самки і виводяться назовні з уже сформованим організмом), а зрідка навіть живонародження (молот-риба, деякі скати). При цьому утворюється так звана жовточна «плацента» - оболонка, крізь яку зародок отримує поживні речовини і кисень з кровоносної системи матері та виділяє в кров матері продукти розпаду. Розміри варіюють від 15 см до 15-20 м [30].

**СРС 1.** Дослідити відмінності у будову хижих та всеїдних прісноводних риб.

1. На біоматеріалі (хижа та всеїдна риби) дослідити зовнішню будову та вивчити відмінності.
2. Зробити розтин хижої та всеїдної риби та встановити відмінності.
3. Вивчити топографію органів та замалювати у робочому зошиті, користуючись додатком 3.

### **Контрольні питання**

1. Яке місце займають риби у систематиці Тваринного світу?
2. Класифікація Надкласу Риби.
3. Анатомічні особливості риб.
4. Відмінності у будові та фізіології хрящових та кісткових риб.
5. Анатомічно-фізіологічні особливості хижих та всеїдних риб.

## Теоретичний блок Лекція 2. Тема: Оогенез риб (2 год.)

### План

1. Поняття гаметогенезу. Процес оогенезу.
2. Характеристика жіночих статевих клітин риб.
3. Розмноження риб та поняття нересту.
4. Міграції риб та специфіка проліферативної активності гермінативних стоволових клітин у риб в період міграції.

#### 1. Поняття гаметогенезу. Процес оогенезу.

**Гаметогенез** (від слова «гамети» та грец. Genesis — походження) — процес формування і утворення статевих клітин — гамет.

Гаметогенез у тварин і рослин протікає по-різному, залежно від місця мейозу в життєвому циклі цих організмів. Так, зокрема чоловічі гамети розвиваються в чоловічих сім'яниках. Сперматозоїди після досягнення чоловіком статевої зрілості, утворюються практично протягом усього життя.

Жіноча статеві клітина — найбільша в організмі. Вона є нерухомою, має круглу чи овальну форму (діаметр 140–160 мкм) і має середовище, яке забезпечує розвиток зиготи [54].

Гаметогенез починається під час ембріонального розвитку риб.

Оогенез поділяють на **три періоди** [1, 36]:

- розмноження,
- росту,
- дозрівання.

#### **Період розмноження**

Специфічні клітини яєчника - гоноцити стають оогоніями. Оогонії здійснюють період розмноження. У цей час оогонії діляться мітотичним шляхом [39].

#### **Період росту**

Статеві клітини в цьому періоді називаються ооцитами першого порядку. Вони втрачають здатність до мітотичного поділу і входять у профазу I мейозу. У цей час відбувається ріст статевих клітин.

У періоді росту виділяють 2 стадії:

• **Стадія малого росту (превітеліогенез)** - об'єм ядра і цитоплазми збільшується пропорційно. При цьому ядерно-цитоплазматичне співвідношення не порушується. На цій стадії відбувається активний синтез всіх видів РНК - рибосомних, транспортних і матричних. Вони синтезуються переважно про запас, тобто для використання вже заплідненою яйцеклітиною.

• **Стадія великого росту (вітеліогенез)** — об'єм цитоплазми ооциту може збільшитися в кілька десятків тисяч разів, тоді як об'єм ядра збільшується незначно. Отже, ядерно-цитоплазматичне співвідношення

сильно зменшується. На цій стадії в ооциті I порядку утворюється жовток. За способом утворення розрізняють жовток екзогенний і ендогенний. Властивий більшості видів тварин екзогенний жовток утворюється на основі білка-попередника *вітелогеніну*, що надходить в ооцит ззовні. У хребетних вітелогенін синтезується в печінці самиці та транспортується до фолікулу, що містить ооцит по кровоносним судинам. Потрапляючи потім у простір, безпосередньо навколо ооциту (*періооцитний простір*), вітелогенін поглинається ооцитом шляхом піноцитозу.

### Період дозрівання

Дозрівання ооцита — це процес послідовного проходження двох поділів мейозу (*поділів дозрівання*). Як вказувалося вище, в період до першого поділу мейозу ооцит тривалий час перебуває в стадії профазі I мейозу, коли й відбувається його зростання. Вихід з профазі I мейозу збігається з досягненням самкою статевої зрілості і визначається статевими гормонами.

Перший поділ у багатьох видів є редуційним, оскільки саме під час нього гомологічні хромосоми розходяться до різних клітин. Таким чином, кожна з клітин, що розділилися набуває половинного (гаплоїдного) набору хромосом, де кожен ген представлений лише одним алелем. Кожна дочірня клітина після цього поділу має набір хромосом —  $n$ , і  $2c$  — набір хроматид.

Оскільки першому діленню дозрівання передувала S-фаза, кожна з хромосом, які розійшлися, містить подвійну кількість ДНК, оскільки складається з двох хроматид. Ці генетично ідентичні хроматиди розходяться до різних сестринських клітин в другому поділі мейозу, що є екваційним (як і звичайний поділ соматичних клітин). Після двох поділів мейозу число хромосом у кожній з клітин є гаплоїдним ( $1n$ ), а загальна кількість хроматид у кожному клітинному ядрі становитиме  $1c$  [54].

В тваринному світі існують різні типи оогенезу (рис. 1).

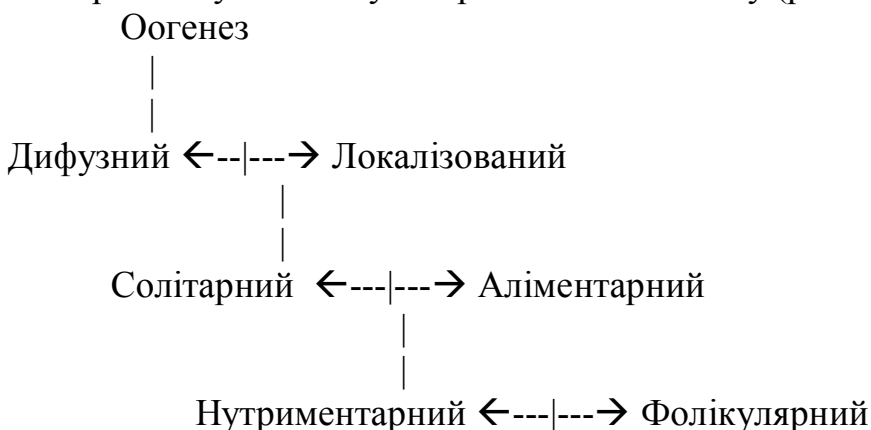


Рис. 1. Класифікація типів оогенезу

- **Дифузний оогенез** — розвиток яйцеклітини може відбуватись в будь-якій частині тіла (губки, кишковопорожнинні, вільчасті черви). За дифузного оогенезу ооцити є фагоцитуючими клітинами, вони не синтезують і накопичують жовткові включення, а ростуть завдяки надходженню низькомолекулярних сполук з фаголізосом. У цих ооцитах виробляється багато гідролітичних ферментів, що необхідні їм для фагоцитозу.

- **Локалізований оогенез** — розвиток яйцеклітини відбувається у жіночих гонадах — яєчниках. Він буває солітарного та аліментарного типів.

- **Солітарний оогенез** передбачає те, що ооцит може розвиватися й без участі допоміжних клітин що постачають йому поживні речовини. Цей тип характерний для деяких кишковопорожнинних, червів, молюсків. У них ростучі статеві клітини позбавлені допоміжних елементів, жовточні білки і РНК синтезуються ними самостійно. Все необхідне для макромолекулярних синтезів ооцит отримує із зовнішнього середовища (порожнини гонади) у вигляді простих низькомолекулярних сполук.

- **Аліментарний оогенез** зводиться до розвитку ооциту за участі допоміжних харчуючих клітин. Розрізняють нутриментарний та фолікулярний оогенез.

**Нутриментарний оогенез** - ооцит оточений трофоцитами (харчуючими клітинами), які зв'язані з ним цитоплазматическими містками (вищі черви, комахи). Трофоцити — це абортвані статеві клітини, тобто вони мають спільне походження з ооцитом, але їхній розвиток зупинився ще на етапі росту. На один ооцит припадає багато трофічних клітин, що забезпечують статеву клітину РНК. У вітелогенезі трофоцити участі не беруть: жовток утворюється завдяки надходженню високомолекулярних речовин ззовні.

**Фолікулярний оогенез** — ооцит оточений фолікулярними клітинами соматичного походження, які утворюють з ним функціональну структуру — фолікул (переважна більшість тварин, зокрема всі хордові). Фолікулярні клітини не беруть участь у синтезі білків жовтка, всі види РНК синтезуються в самому ооциті. Виняток становлять фолікулярні клітини птахів і ящірок, які синтезують РНК для ооцита [8].

Процес оогенезу має певні стадії або фази (рис. 2).

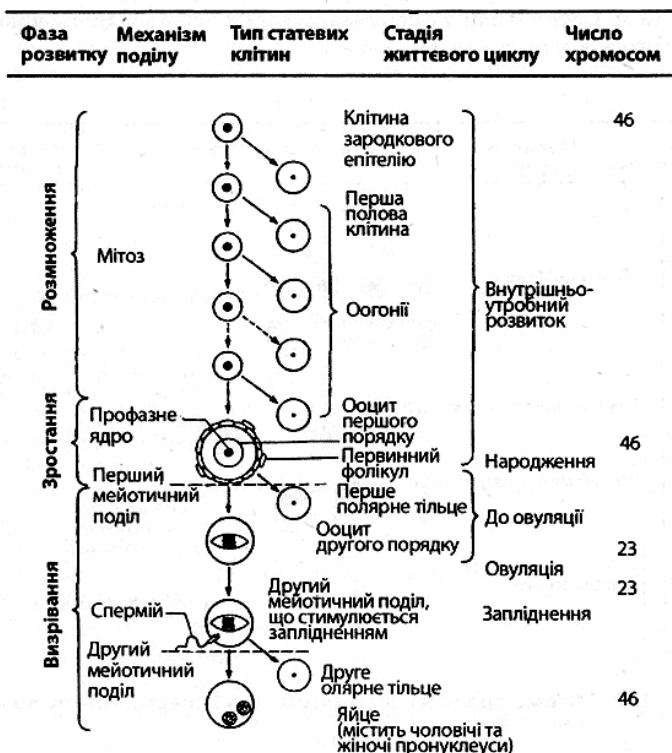


Рис. 2. Схема овогенезу

**I стадія** характеризується тим, що статеві залози мають вигляд тонких прозорих (іноді сіруватого, жовтуватого або рожевого кольору) тяжів, прилеглих до стінок порожнини тіла. Статеві клітини у самок представлені або тільки оогоніями, або оогоніями і молодими ооцитами періоду протоплазматического зростання (рис. 3).

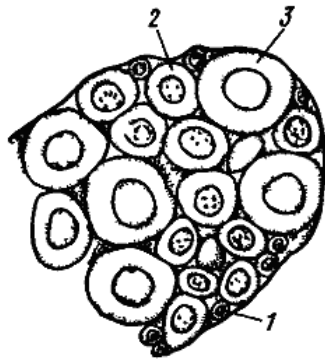


*Рис. 3. Ділянка яєчника риб на I стадії зрілості оогоній:  
1- оогонії, 2 – ооцити початку протоплазматичного росту*

Оогонії - це первинні статеві клітини, які утворюються у самок риб з зачаткового епітелію протягом усього життя. Ці клітини мають округлу форму і дуже невеликі розміри, тому їх не можна виявити неозброєним оком, а можна лише розглянути на гістологічних препаратах при сильному збільшенні під мікроскопом. Вони прозорі і містять відносно велике ядро, оточене тонким шаром цитоплазми.

Оогонії розвиваються і діляться, що призводить до збільшення їх чисельності. Цей період у розвитку статевих клітин називається періодом поділу оогоній. Потім частина оогоній перестає ділитися, проходить період ядерних перетворень (так званого синаптенного шляху) і починає збільшуватися в розмірах - рости. Статеві клітини в період зростання звуться ооцитами. Зростання молодих ооцитів йде за рахунок збільшення кількості протоплазмицей період в їх розвитку називається періодом протоплазматического, або малого, зростання [4].

**II стадія.** В цю стадію яєчники прозорі і майже безбарвні. Уздовж них проходить великі кровоносні судини, що дає бічні відгалуження. В яєчниках деяких риб (наприклад, у осетрових) є велика кількість жирової тканини. При розгляданні яєчників через лупу добре помітні ооцити періоду протоплазматического зростання, які становлять основну масу статевих клітин (рис. 4).

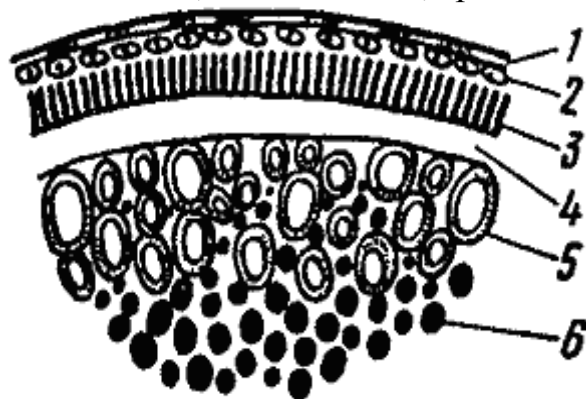


*Рис. 4. Ділянка яєчника II стадії зрілості:*

*1 – оогонії, 2-ооцити початку протоплазматичного росту, 3 – ооцити кінця протоплазматичного росту*

Багато ооцитів проходять кінцеві фази цього періоду. Вони мають великі розміри за рахунок збільшився ядра і обсягу протоплазми. Окремі ооцити закінчили протоплазматична зростання, їх можна вже розрізнити неозброєним оком. Навколо ооцитів закладається шар фолікулярних клітин, що утворюються з зародкового епітелію яєчників. Це початок формування фолікулярної оболонки. Поряд з ооцитами, які пройшли період протоплазматического зростання, в яєчниках присутні також оогонии і ооцити початкових фаз періоду протоплазматического зростання. Ці статеві клітини представляють резервний фонд, який може бути використаний організмом самки поліциклічних риб (нерестяться кілька разів протягом життя) після майбутнього нересту в наступному циклі дозрівання статевих продуктів [28].

**III стадія.** У цій стадії статеві залози добре розвинені. Яєчники займають від третини до половини обсягу черевної порожнини і містять ооцити, видимі неозброєним оком. Ооцити ростуть не тільки за рахунок збільшення обсягу протоплазми, але і в результаті накопичення в плазмі поживних або трофічних речовин, представлених зернами (гранулами) жовтка і краплями жиру (рис. 5). Цей період у розвитку ооцитів названий періодом трофоплазматического, або великого, зростання [31].



*Рис. 5. Ооцит періоду трофоплазматичного росту яєчника III стадії зрілості: 1 – ядро, 2 – краплі жиру, 3 – жовточні зерна, 4 – вакуолі, 5 – оболонки ооцита*



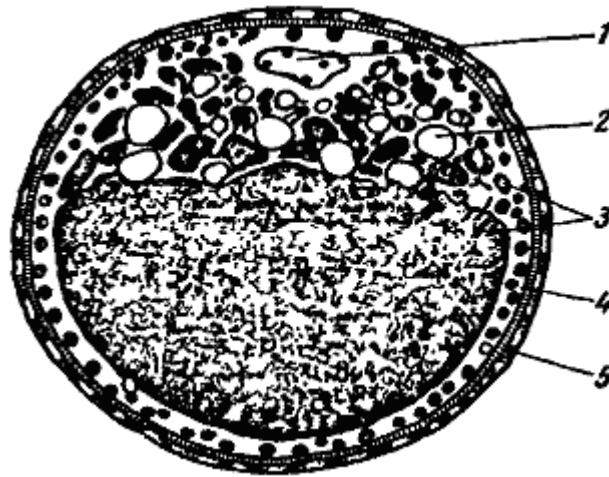
До кінця періоду зростання ооцити досягають розмірів, які у багато десятків разів перевищують вихідні розміри оогоній. Ооцити при цьому стають непрозорими, каламутними і набувають за рахунок жирових крапель і гранул жовтка забарвлення від світло-жовтого з різними відтінками до яскраво-оранжевою. Відповідно змінюється і колір яєчників. У осетрових завдяки накопиченню в поверхневому шарі цитоплазми дрібних гранул бурочорного пігменту ооцити набувають характерну для них темне забарвлення. Крім жирових крапель і гранул жовтка, в ооцитах костистих риб з'являються вакуолі, що містять речовину вуглеводної природи. У осетрових ці речовини відкладаються в ооцитах у вигляді дрібних гранул, а вакуолей в них не утворюється. На цій стадії формуються оболонки ооцита. Даний процес починається з освіти мікрворсинок на поверхні ооцита. У підстави мікрворсинок з'являється тонкий шар гомогенного бесструктурного матеріалу. Цей шар утворюється в безпосередньому контакті з поверхнею ооцита і на деякій відстані від фолікулярних клітин. При накопиченні желточних включень в ооциті формується ще один шар, що складається з пучків трубчастих структурних елементів. Він розташовується між тонким однорідним шаром і поверхнею цитоплазми. Потім внутрішній структурований шар переходить в гомогенний зовнішній і обидва утворюють єдину оболонку. У осетрових, кети, салаки, окуня, атлантичного оселедця, тихоокеанської оселедця і у деяких інших риб ця оболонка складається з двох шарів: зовнішнього і внутрішнього. Однак у багатьох інших риб вона, як правило, має тільки один шар. Ця оболонка пронизана каналцями, в яких розташовуються мікрворсинки ооцита. При розгляді оболонки ооцита під мікроскопом видно характерна радіальна смугастість, створювана найтоншими порами каналців, що і зумовило її названіє радіально-покреслена оболонка (*zona radiata*). Ця оболонка складається з міжклітинної речовини, пронизаного радіальними каналцями, в яких проходять мікрворсинки ооцита і в периферичній їх частині відростки фолікулярних клітин. Трофічні речовини з відростків фолікулярних клітин надходять у міжклітинний простір, де вони захоплюються мікрворсинками ооцита за допомогою піноцитозу. Отже, ооцит з розлогою *zona radiata* оточений фолікулярними клітинами, які утворюють фолікулярну оболонку, або фолікул [35].

Зовнішня поверхня фолікула покрита сполучної оболонкою. Над *zona radiata* у ооцитів багатьох видів риб формується ще зовнішня оболонка, яка буває представлена єдиним шаром гомогенного або ворсинчатого будови. Так, у плотви зовнішня оболонка ворсинчатая. У осетрових риб на поверхні *zona radiata* утворюється друга оболонка, яка складається з радіально розташованих стовпчиків (стільниковий шар). Така оболонка називається студенистою, комірчастою, або стільниковою, оболонкою. У ряду риб на радіально-покресленій оболонці утворюються вирости у вигляді гребенів і ниток. У одних риб ці вирости розподілені по всій *zona radiata*, а у інших вони розташовуються на обмеженій її ділянці. Відмінності в будові оболонок ооцитів різних видів риб обумовлені адаптацією ікринки до умов розвитку,

що здійснюється в процесі філогенезу. Так, у риб, ікра яких після вимету розвивається в товщі води, де можливість травмування яєць від механічного впливу з боку навколишнього середовища незначна і потрібне максимальне полегшення яєць для забезпечення гарної їх плавучості, ооцити мають вельми просту будову оболонок (представлене однією лише *zona radiata* або додатково вкрита зверху дуже тонким однорідним шаром). У риб, які метають ікру на ґрунт і рослини в придонних шарах води, де ймовірність пошкодження яєць від механічного впливу навколишнього середовища велика, ооцити мають *zona radiata* і зовнішню оболонку або ж замість останньої вирости на *zona radiata*. Коли яйце потрапляє в воду, зовнішня оболонка, або вирости, набухає, набуває клейкість і є пристосуванням для прикріплення яйця до субстрату [54].

Таким чином, III стадія зрілості яєчників характеризується наявністю ооцитів періоду трофоплазматического зростання. Разом з тим в яєчниках поліциклічних риб присутні і статеві клітини резервного фонду, який складається з оогоній і ооцитів періоду протоплазматического зростання.

**IV стадія.** В ній яєчники великі, досягли або майже досягли повного розвитку і займають більшу частину порожнини тіла. Колір яєчників у різних риб неоднаковий. Зазвичай він жовтий з різними відтінками або помаранчевий, а у осетрових риб - сірий або майже чорний в залежності від ступеня пігментації ооцитів. В яєчниках присутні ооцити, які закінчили трофоплазматическій зростання і призначені для вимета під час майбутнього нересту. Яєчники поліциклічних риб містять поряд з цими статевими клітинами оогонії і ооцити протоплазматического зростання, складові резервний фонд. Ті ооцити, які закінчили трофоплазматическій зростання і досягли характерних розмірів для ікринок даного виду риби, вступають в період дозрівання - завершальний період розвитку статевих клітин. У цей період ядро ооцита зміщується до микропиле. Костисті риби мають одне микропиле, у осетрових риб їх кілька. Микропиле - це канал, який пронизує радіально-покреслену оболонку, а також і драглисту оболонку, якщо остання є у ооцита. Цей канал має воронкоподібне заглиблення на поверхні оболонки (оболонок), яке переходить в короткий кінцевий каналец, що відкривається в цитоплазму на внутрішній стороні радіально-покресленої оболонки. У процесі зсуву ядра в ооциті ядро і жовток розташовуються полярно. На одному полюсі (анімальному) знаходяться ядро і основна маса цитоплазми, на іншому (вегетативному) – жовток [59]. Потім відбувається часткове або повне злиття жовтка з жиром і ооцити стають прозорими (рис. 6).



*Рис 6. Ооцит з яєчника IV стадії зрілості:  
1 – ядро, 2 – краплини жиру, 3 – жовток, 4 – вакуолі, 5 – оболонки  
ооциту*

**V стадія.** Це стадія текучих статевих продуктів. При піднятті риб за голову або при легкому натисканні на їх черевце ікра і сперма вільно випливають з статевого отвору. Протягом цієї стадії завершується підготовка ооцитів до запліднення. У ооцитів осетрових риб ядереця ядра розчиняються, а його оболонка набуває складчастість на вегетативній стороні, через яку каріоплазма частково виходить в цитоплазму. У цій частині ооцита утворюється велика лакуна, яка заповнена матеріалом, що не містить жовточних гранул. Ядро швидко зменшується в розмірах. Каріоплазма здебільшого переміщується з цитоплазмою, а незначна її частина зберігає острівці, що утворюють розгалужену мережу. Потім процес мейозу вступає в завершальну фазу - оболонка ядра розчиняється і починаються мейотичні ділення. Після цього зрілі ооцити риб звільняються від фолікулярної і сполучно-тканинної оболонок. Фолікули розриваються, і ооцити у більшості риб випадають в порожнину яєчників, а у лососевих і осетрових риб, що мають незамкнуті яєчники, - в порожнину тіла [54 ,64].

Розрив фолікулів і вихід ікринок в порожнину яєчників або порожнину тіла (процес овуляції) у одних риб протікають синхронно, у інших носять розтягнутий характер (кілька годин або навіть днів). Овульовані фолікули залишаються в яєчниках, де вони в подальшому розсмоктуються. Яєчники поліциклічних риб містять, крім фолікулів, також резервний фонд статевих клітин [63].

**VI стадія** – це післянерестовий стан статевих залоз риб.

Яєчники невеликого розміру, в'ялі і запалені. Вони часто мають багряно-червоний колір від крововиливів, що виникли при розриві фолікул. Присутні в яєчниках спорожнілі фолікули і поодинокі зрілі ікринки розсмоктуються. Цей процес називається резорбцією. Після цього в яєчниках поліциклічних риб залишається лише резерв незрілих статевих клітин, відсутній у моноциклічних риб, які нерестяться тільки один раз в житті (наприклад, тихоокеанські лососі). Склад статевих клітин резервного фонду у

поліциклічних риб відповідає II стадії зрілості яєчників, тому новий статевий цикл починається у них з II стадії зрілості яєчників.

Розглянута шкала стадій зрілості статевих залоз може бути використана при аналізі риб з одноразовим нерестом, при якому самки метають ікру тільки один раз в рік. Однак є риби з порційним ікрометанням (багато коропові, деякі оселедцеві і окуневі). Самки таких риб метають ікру кілька разів протягом року. У цих риб ооцити, призначені для вимета в даному році, дозрівають не одночасно. Асинхронність розвитку ооцитів проявляється в період трофоплазматичного зростання (на III стадії зрілості яєчників). При переході яєчників в IV стадію зрілості не всі ооцити одночасно закінчують трофоплазматичне зростання. Тому після вимету самкою першої порції ікри яєчник переходить не в VI, а в III стадію зрілості, яку прийнято позначати III2 або VI-III2. На цій стадії в яєчниках присутні лопнувші фолікули і ооцити трофоплазматичного зростання. Після вимету самкою другої порції ікри яєчник переходить в III3 стадію зрілості. Така зміна стадій зрілості яєчників триває до моменту вимета самкою всіх порцій ікри, коли яєчники переходять в VI стадію зрілості [44].

## 2. Характеристика жіночих статевих клітин риб

**Жіночі статеві клітини (яйцеклітини)** – нерухомі статеві клітини. Зазвичай вони мають кулясту або овальну форму і різну будову оболонок. У ссавців розміри яйцеклітин порівняно невеликі і становлять 100—200 мкм у діаметрі. В інших хребетних (риб, амфібій, плазунів, птахів) яйцеклітини великі. У їхній цитоплазмі міститься велика кількість поживних речовин. Яйцеклітин утворюється значно менше, ніж сперматозоонів.

Жіночі статеві клітини мають більший розмір, ніж інші клітини тіла, гаплоїдний набір хромосом і здатні після запліднення чи партеногенетично розвиватися в новий організм. Характерною рисою яйцеклітини є наявність у ній запасних живильних речовин у виді жовтка, необхідних для розвитку нового організму, наявність особливого поверхневого, чи кортикального (cortex — кора), шару цитоплазми і спеціальних оболонок, що покривають яйцеклітину. Яйцеклітина в основному має округлу форму. Величина її залежить від кількості жовтка в цитоплазмі.

У деяких видів тварин у яйцеклітинах нагромаджується стільки жовтка, що їх можна побачити неозброєним оком (ікринки риб і земноводних, яйця плазунів і птахів). Із сучасних тварин найбільші яйця у оселедцевої акули (29 см у діаметрі). У птахів яйцем вважається те, що у побуті називається «жовтком»; діаметр яйця страуса 10,5 см, курки — близько 3,5 см. У тварин, зародок яких живиться за рахунок материнського організму, яйцеклітини мають невеликі розміри. Наприклад, діаметр яйцеклітини миші — 60 мкм, корови — 100 мкм. Яйцеклітина людини має у поперечнику 130—200 мкм, маса — 3-10-6 г [54].

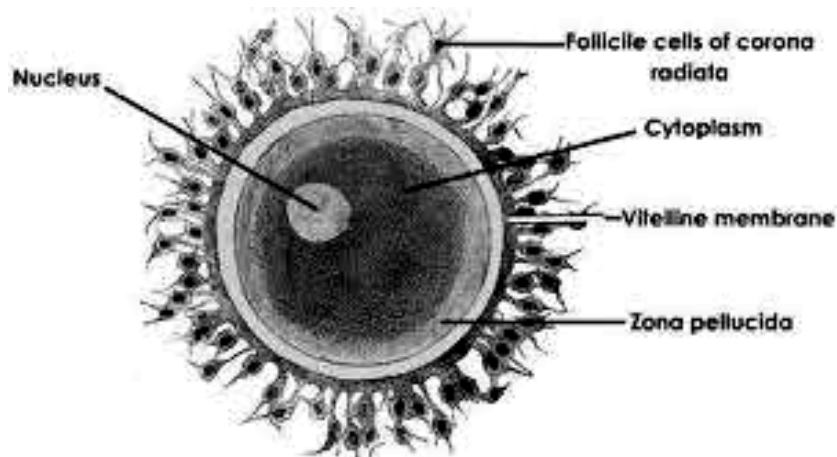
Жовток у яйцеклітині знаходиться у виді пластинок, гранул і складається з білків, фосфоліпідів, нейтральних жирів. У багатьох безхребетних, нижчих

хордових, земноводних жовток структурно менш відособлений від цитоплазми, ніж у костистих риб, плазунів і птахів. Кількість жовтка в яйцеклітинах може бути дуже великою. Наприклад, у курячому яйці обсяг жовтка в 4 млн. раз перевищує обсяг вихідної первинної статевої клітини. У зв'язку з великими розмірами і перевантаженістю жовтком яйцеклітина втрачає рухливість; лише в губок і кишковопорожнинних яйцеклітини здатні рухатися.

Ядро яйцеклітин має сферичну форму, містить одне або декілька ядерець. Зовнішні шари цитоплазми яйцеклітин деяких тварин, наприклад риб, розташовані безпосередньо під плазмалеммою, містять меншу кількість жовтка, але у них спостерігається велика кількість гранул кислого мукополісахариду, мітохондрій. Цей шар цитоплазми яйцеклітини одержав назву **кортикального шару**; він бере участь у ранніх стадіях розвитку організмів.

**Яйцеклітина може мати до трьох оболонок. Розрізняють:**

- первинну,
- вторинну і
- третинну оболонки (рис. 7).



*Рис. 7. Будова яйцеклітини*

Зовні цитоплазма яйцеклітини покрита плазмалемою, що у більшості хребетних тварин утворює або складки, або мікрворсинки — випинання шириною 0,05—1 мкм і довжиною до 3 мкм. Плазмалемі яйця разом з речовиною, що розташовується між мікрворсинками, називають **первинною (жовточною чи вітеліною) (vitellus — жовток) оболонкою**. Завдяки мікрворсинкам первинна оболонка яйцеклітини добре видна при світловій мікроскопії [54].

**Вторинна оболонка яйцеклітин плацентарних ссавців і людини** утворена фолікулярними клітинами, що розташовуються зовні від первинної оболонки. Відростки фолікулярних клітин контактують із плазмалемою яйцеклітини. Оскільки відростки фолікулярних клітин тонкі і прозорі, тому ця частина вторинної оболонки одержала назву **світлої чи блискучої зони (zona pellucida)**, а та частина вторинної оболонки, де сконцентровані ядра

фолікулярних клітин, одержала назву **променистого вінця (corona radiata)**. У деяких риб яйцеклітина при виході з яєчника втрачає зв'язок з фолікулярними клітинами вторинної оболонки, і остання представлена лише продуктами секреції фолікулярних клітин. Вона може бути значною за товщиною і дуже складно побудована. Первинна і вторинна оболонки яйцеклітин риб, можуть мати отвір, так зване мікропіле (mikros — малий, pyle — прохід).

**Третинна оболонка** утвориться у деяких тварин після виходу яйцеклітини з яєчника, при проходженні її по яйцепроводу, за рахунок секреторної діяльності клітин останнього. Прикладом третинної оболонки може бути студениста оболонка яйцеклітин земноводних, пергаментна і скорлупова оболонки яйцеклітин рептилій, білкова, підскорлупова і скорлупова оболонки яйцеклітин птахів (мал. 19).

**Функції оболонок яйцеклітин** багатогранні. У яйцеклітин, що знаходяться на стадії росту, вони відіграють роль виборчої мембрани, через яку здійснюється обмін речовин. Оболонки яйцеклітин у багатьох тварин перешкоджають поліспермії при заплідненні, беруть участь у диханні і харчуванні зародка, у постачанні його солями кальцію, захищають зародок від несприятливих впливів зовнішнього середовища.

**Класифікація яйцеклітин заснована на кількості жовтка в яйцеклітині** і положенні його в цитоплазмі. З цими ж особливостями тісно зв'язане дроблення яйцеклітин після запліднення. По кількості жовтка яйцеклітини розділяються на три групи:

- маложовткові, чи **оліголецитальні** (oligos — малий, lecytos — жовток),
- багатожовткові, чи **полілецитальні**, і
- проміжне положення займають яйцеклітини із середньою кількістю жовтка, чи **мезолецитальні** (mesos — середній).

Оліголецитальні яйцеклітини властиві з хордових ланцетнику, ссавцям (за винятком яйцекладних і деяких сумчастих), а також людині.

У ссавців і людини, наприклад, спостерігається явище вторинної втрати жовтка яйцеклітиною, оскільки в них розвиток зародка відбувається не в зовнішньому середовищі, а в організмі матері [39].

**По розміщенню жовтка яйцеклітини** ланцетника, плацентарні тварини ссавців і люди відносяться до **ізолецитальних**, чи гомолецитальних (iso, homo — однаковий, подібний), тобто до таким, у яких жовток рівномірно розташовується по всій цитоплазмі.

Мезолецитальні яйцеклітини властиві земноводним, деяким рибам і більшості сумчастих ссавців. Жовток в яйцеклітині у цих тварин розподілений нерівномірно, значна частина його сконцентрована в одному місці, у зв'язку з чим такі яйцеклітини відносять до **телолецитальних**.

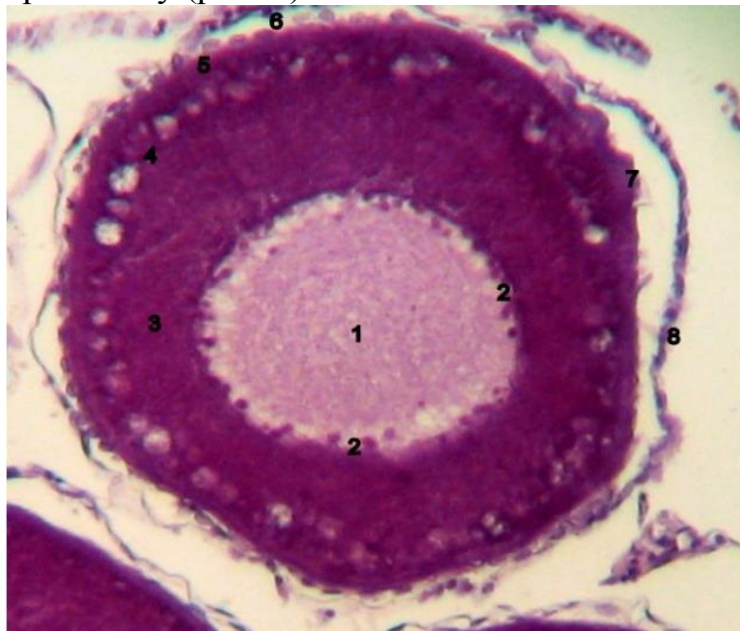
Полілецитальні яйцеклітини властиві багатьом рибам, а також плазунам, птахам і яйцекладним ссавцем. За розміщенням жовтка яйцеклітини цих хребетних тварин відносять до телолецитальних, оскільки в зоні розташування ядра спостерігається менше жовтка, ніж в інших частинах

цитоплазми. У деяких членистоногих, яйцеклітини яких також відносяться до полілецитальних, жовток розташовується в центрі, а по периферії він оточений шаром цитоплазми. Таке розташування жовтка в яйцеклітині називається **центролецитальним**.

Оскільки в більшості хребетних тварин жовток у яйцеклітині розташовується нерівномірно, то в будові яйця просліджується полярність. Частина яйцеклітини, у якій мало жовтка, має назву **анімальним**, а та її частина, де зосереджена основна маса жовтка,— **вегетативним полюсом**. У деякій хребетних, розвиток яких відбувається у воді, наприклад у земноводних, на анімальному полюсі зосереджені зерна темного пігменту, у зв'язку з чим анімальний полюс яйцеклітини завжди чітко виражений. Уявлювана лінія, що з'єднує полюси яйцеклітини, відповідає головній осі яйця і називається **анімально-вегетативною віссю**. Яйцеклітинам плацентарних ссавців і ланцетника полярність властива в меншому ступені, ніж іншим хордовим, і виявляється лише під час дроблення.

Яйцеклітини риби розміщені в яєчниках, формуючи групи. На препаратах їх форма коливається від округлої до полігональної. Яйцеклітина риби складається з ядра, цитоплазми і оболонки. Ядро яйцеклітини дуже велике і розташоване в центрі клітини.

Діаметр його більш ніж у три рази переважає такий ссавців і становить 80 - 190 мкм. В ядрі яйцеклітин риби спостерігається велика кількість ядерців, які розташовані переважно на його периферії. Також в нуклеоплазмі помітні грудочки хроматину (рис. 8).



*Рис. 8. Яйцеклітина карася однорічки:*

*1 – ядро; 2 – ядерця; 3 – цитоплазма; 4 – жирові включення і кортикальні гранули; 5 – плазмолема; 6 – фолікулярні клітини; 7 – прозора зона; 8 – клітини теки. Гематоксилін та еозин, ок.  $\times 10$ , об.  $\times 40$*

Цитоплазма в яйцеклітині карася займає великий об'єм. У ній також є всі органи загального призначення, окрім клітинного центру, і жовток. Жовток

складається з білків, вуглеводів і ліпідів. У периферійній зоні цитоплазми добре видно у вигляді світлих пухирців жирові включення і кортикальні гранули. Яйцеклітина вкрита плазмолемою, яку можна побачити лише в електронний мікроскоп і називається первинною оболонкою. Зовні від неї розміщена неширока прозора (блискуча) зона, яка входить до складу вторинної оболонки, оскільки вона виділяється фолікулярними клітинами, які оточують яйцеклітину. Фолікулярні клітини вторинної оболонки вкриті суцільним шаром текоцитів [54].

**Оболонка ооцитів.** Залежно від біології виду і від екології нересту, оболонка ікринок у різних видів риб має різну будову. При формуванні оболонки, спочатку на поверхні ооциту утворюються мікроросинки, в основі яких виникає тонкий шар гомогенного безструктурного матеріалу. Ще один шар, що складається з пучків трубчастих структурних елементів, формується при накопиченні в ооциті жовткових включень, який переходить в гомогенний зовнішній, утворюючи первинну радіально посмуговану оболонку або *Zona radiata*. Вона пронизана радіальними канальцями з мікроросинками, які здійснюють постачання поживних речовин ооциту із зовнішнього середовища за допомогою піноцетозу. Первинна оболонка утворюється самим ооцитом, вторинна оболонка (хоріон) - утворюється за рахунок секреції або перетворень фолікулярного епітелію, а третинна - продукується спеціальними залозами яйцепроводу. Первинну оболонку має ікра всіх видів риб, вторинна оболонка є у риб, яйця яких володіють клейкістю, третинна оболонка властива яйцям хрящових риб і дводишних.

**Функції оболонок** яйцеклітин риб різноманітні. Це мембрани, що відіграють важливу роль у взаєминах зародка з навколишнім середовищем. Крізь них здійснюються водно-сольовий і газовий обміни зародка із зовнішнім середовищем, вони захищають ікру від різних механічних ушкоджень, що є однією із основних функцій первинної оболонки у костистих риб, а у хрящових цю функцію виконує третинна оболонка.

Вторинна оболонка володіє клейкістю і призначена для прикріплення ікринок до субстрату. В процесі дозрівання яйцеклітини у її структурі виникають спеціалізовані особливі пристосування для прикріплення до субстрату, характер яких відрізняється своєю розмаїтістю. У воді зовнішня оболонка ікринок набрякає, стає клейкою, що і сприяє прикріпленню яйця до субстрату. Клейкість обумовлена наявністю в оболонці мукополісахаридів, які у воді утворюють клейку гелеподібну речовину. Клейкість залежить від виду риб, чисельності ворогів і несприятливих чинників середовища (течія, коливання температури і т.д.).

### **3. Розмноження риб та їх класифікація за характером ікрометання.**

Для риб характерні три типи розмноження:

- двостатеве,



- гермафродитне та
- партеногенетичне.

### **Двостатеве розмноження**

Двостатеве розмноження є найбільш звичайною та широко розповсюдженою його формою. При цьому способі репродукції статі всередині виду є чітко відокремленими. При цьому деякі види можуть демонструвати дуже яскраво виражені вторинні статеві ознаки, або статевий диморфізм. Ці характеристики вторинних статевих ознак звичайно виявляються тільки однією статтю (в більшості випадків — чоловічою), не виявляються до статевого дозрівання, можуть інтенсифікуватись протягом шлюбного сезону, і, звичайно, не сприяють індивідуальному виживанню [29].

**Вторинні статеві ознаки** можуть виявлятися у вигляді різниці в розмірах тіла, частин тіла (наприклад, видовжені плавці або частини плавців), будови тіла (наприклад, виступи на голові), розташуванні зубів, забарвленні, а також зустрічаються і в різниці між акустичними, хімічними, електричними і т. ін. характеристиками статей. Двостатевий спосіб розмноження може включати в себе **моногамію, полігамію та проміскуїтет**.

**Гермафродитизм.** Другий спосіб розмноження риб включає як елемент зміну статей особами одного виду, коли риби можуть функціонувати то як чоловіча, то як жіноча особина випадково або послідовно. Послідовне функціонування виявляється у вигляді функціонування як самців протягом однієї частини життя, і як самок — протягом іншої. Існують дві форми послідовної зміни статей — протоандрія та протогенія.

**Протоандрійні гермафродити** — це особини, що на початку свого життя є самцями, а пізніше зазнають кардинальних перебудов статевої системи і стають повністю функціональними самками. Така форма перетворення статей широко розповсюджена в родині морських окунів (*Serranidae*). Всі губані (родина *Labridae*) є протогенічними гермафродитами, коли всі самиці є перетвореними з віком самками. В цій родині на зміну статі можуть впливати як фактори довкілля, так і соціальні відносини в популяції. Соціальна структура губанів полягає в наявності гаремів, що складаються з самок та одного великого самця. Всередині група структурована за розміром, з самцем на верхівці ієрархії. Якщо вилучити з групи самку, інші самиці (нижчі за рангом) змінюватимуть своє ієрархічне положення, звичайно зсуваючись на одну позицію вгору. Якщо ж вилучити з групи самця, найбільша самиця гарему намагається зайняти місце самця, агресивно відганяючи самців, що контролюють інші гареми. Якщо їй це вдається, і нікому з навколишніх самців не вдається приєднати цей гарем до власного, найбільша самиця починає демонструвати поведінку самця, і після близько 14 днів її статева система повністю змінюється, починаючи продукувати чоловічі статеві клітини.

В таксонах, де статева приналежність обумовлена соціальною структурою, процес зміни статі широко варіює, і одна і та сама особина може змінювати стать кілька разів протягом життя. З іншого боку, існують таксони

(наприклад, смугасті окуні, жовтий окунь, більшість груперів) де статеві приналежність особин чергується, але не зазнає впливу соціальної структури.

Випадкові гермафродити можуть продукувати як яйцеклітини, так і сперматозоїди — отже, вони потенційно мають можливість самозапліднення. Але наразі відомі лише три види з ряду Коропозубоподібні (*Cyprinodontiformes*), що функціонують як **самозапліднюючі гермафродити**: два види роду *Cynolebias* та вид *Rivulus marmoratus*. При цьому самозапліднення у *Rivulus marmoratus* є внутрішнім, і в результаті призводить до появи гомозиготних, генетично ідентичних нащадків [30].

З огляду на те, що багато видів ряду Карпозубоподібні мешкають в суворих умовах, самозапліднення могло еволюційно виникнути як пристосування до розмноження за умов популяцій низької щільності, або дрібних ізольованих популяцій.

Звичайніша форма випадкового гермафродитизма спостерігається в родах *Hypoplectrus* та *Serranus* родини Окуневих (*Percidae*). Хоча ці риби спроможні продукувати сперматозоїди та яйцеклітини одночасно, протягом одного нересту вони функціонують як представники тільки однієї статі. З огляду на те, що один акт нересту може тривати кілька годин, риби однієї пари можуть обмінюватись статевими ролями, і продукувати по черзі яйцеклітини (ікру) або сперматозоїди (молоки).

**Партеногенез.** Незважаючи на рідкісність цього типу розмноження серед хребетних, кілька видів риб вдаються і до нього. За визначенням, партеногенез полягає в розвитку яйця без запліднення сперматозоїдом цього ж виду. У риб існує варіант цього типу розмноження, при якому необхідним є спільний нерест з самцями того самого виду або інших видів. При цьому роль самців полягає в продукуванні сперматозоїдів, котрі контактують з ікринками, але не в змозі проникнути через їхню зовнішню мембрану (хоріон). Контакт з сперматозоїдами виконує роль стимулу, що спонукає яйце почати розвиток. При цьому сперматозоїди не вносять в яйце свого генетичного матеріалу, тобто всі потомки при такому розмноженні будуть самками, генетично ідентичними з материнською особиною. Класичним прикладом такого гермафродитизму є гольяни (рід *Poeciliopsis*).

**Форми розмноження.** В межах типу у риб існують три форми розмноження:

- овіпороз,
- ововіпороз та
- вівіпороз.

### **Овіпороз**

Овіпороз полягає у вивільненні як чоловічих, так і жіночих гамет у воду, де проходить запліднення. Запліднення може бути при цьому внутрішнім (як у скорпен (*Scorpenidae*) та американських сомів родини *Auchenipteridae*), але самиця після цього викидає запліднену ікру в навколишнє середовище.

Протягом розвитку зародок використовує як жовток яйця, так і наявні в яйці краплі жиру.

### **Ововіпороз**

При ововіпорозі яйця весь час знаходяться в організмі самки, і запліднення є внутрішнім. Незважаючи на знаходження яєць в тілі самки, між материнським організмом не виникає плацентарного контакту або контакту кіл кровообігу. Натомість зародок під час свого розвитку харчується запасами поживних речовин, що наявні в яйці. Після досягнення виводкового розвитку, мальки виводяться з яєць всередині материнського організму, після чого негайно виходять назовні. Найвідомішими рибами, яким притаманна така форма розмноження, є представники родини Пецилієві (*Poeciliidae*) — широко розповсюджені в акваріумах гуппі та меченосці. Також дана форма розмноження характерна для родини Латимерієвих.

### **Вівіпороз**

Розмноження в формі вівіпорозу в багатьох рисах подібне до ововіпорозу, але при цьому між яйцем та материнським організмом виникає плацентарний контакт або контакт між їхніми колами кровообігу. Таким чином, ембріон при розвитку отримує необхідні поживні речовини з організму матері. Найбільш звичайний вівіпороз у акул, але ця форма розмноження притаманна також і костистим риbam — мешканцям гірських водойм з родини Гудієві (*Goodeidae*) та представникам родини Ембіотокові (*Embiotocidae*).

**Турбота про потомство.** Нехарактерна для риб турбота про потомство спостерігається переважно у видів приливно-відливної зони, у вузьких затоках та бухтах, а також в річках і озерах.

Наприклад, самець *Spinachia spinachia* споруджує своєрідне гніздо зі шматочків водоростей, скріплюючи їх спеціальним секретом. Потім він заганяє у гніздо самок, які відкладають ікру, а самець залишається охороняти ікру та молодняк. Самка гірчака, може витягувати своєрідний яйцеклад у довгу трубку, і відкладає ікру в мантийну порожнину прісноводних двостулкових молюсків. Самець випускає сперму поруч з молюском, і, коли той захоплює корм, то втягує в себе воду, й ікра запліднюється (рис. 9).



Рис. 9. Нерест гірчака *Spinachia spinachia*

Особливе пристосування є у самця австралійського куртуса Гулівера. Самець виношує ікринки у себе на лобі. Грона ікринок, прикріплених клейкими нитковидними виростами з обох кінців, міцно утримуються гачком, що утворюється променями його спинного плавця.

Складна поведінка, пов'язана з турботою про потомство, розвинулося у морських голок та морських коників. Дискуси, що мешкають у басейні річки Амазонки, вигодовують мальки виділеннями на боках.

**Поняття і механізми нересту.** Нерест є проявом класичного річного біоритму риб і є ознакою завершення гаметогенезу [43].

У кожного виду риб він настає при певному наборі умов, хоча температурні режими для одного і того ж виду риб можуть розрізнятися залежно від місця розташування водойми.

Функції розмноження живих організмів носять циклічний характер. Кожен цикл складається з окремих фаз, пов'язаних з діяльністю гормонів і подразників зовнішнього середовища. Основними складовими передумов, що дають «команду» до нересту, являються:

- температурний чинник,
- кисневий режим,
- наявність субстрату для відкладання статевих продуктів,
- наявність партнера.

За відсутності будь-якого з них риби на нерест не підуть, а статеві продукти не можуть бути запліднені та підлягають резорбції.

Початок нересту риб різних таксонометричних груп розмежований у часі і залежить від гідротермічних умов:

- 6°C – підуст;
- 7°C – окунь, щука;
- 8°C – в'юн, плітка, форель;
- 9°C – білизна;
- 10°C – головень, елец, йорж, пічкур;
- 12°C – лящ, стерлядь, судак;
- 14°C – карась;
- 15°C – ротан, верховодка;
- 16°C – краснопірка;
- 17°C – густера;
- 18°C – короп, сазан;
- 19°C – лин;
- 20°C – сом, товстолоб.

В залежності від кратності ікрометання буває:

- **одноразовим**, коли риби метає ікру впродовж декількох хвилин (щука, окунь, плітка і інші),
- **порційним**, коли риби метають ікру окремими порціями з інтервалами від декількох днів до 2-3 тижнів (лин, густера, карась і інші) [46].

Одні і ті ж види риб в різних кліматичних умовах нерестяться по-різному. Лящ, наприклад, в південних районах нереститься порційно, а в північних — одноразово.

Існують специфічні прикмети, пов'язані з нерестом риб. Так, давно помічено, що у в'язя нерест починається, коли на березі набрякають бруньки, а закінчується під час цвітіння верби і вільхи. Одночасно завершується ікрометання у підуста, жереха і ельця. При розпусканні березових бруньок починає нереститися плітка. У сазана це відбувається, коли з'являються квітки іриса, у сома — при цвітінні шипшини. Післянерестовий нагул судака настає, коли піднімається стіною кропива. Коропа і судака вивудити не вдасться, якщо колоситься і цвіте жито — у них в цей час нересту. Одночасно у ляща настає активне післянерестове клювання (спочатку нерестяться найбільші, потім — середні, а за ними — найменші риби). Раніше усіх, відразу після танення льоду, нереститься щука.

**Залежно від часу і місця нересту риби діляться на наступні групи :**

- риби, які нерестяться пізньої осені і зими : озерна форель, струмковий голец;
- риби, які нерестяться навесні: щука, судак, білизна, подуст, головень;
- риби, які нерестяться влітку: сом, короп, лин, головень, лящ, карась, плітка, краснонопірка.

Виживання ембріонів в значній мірі пов'язане з характером відкладання ікри. У зв'язку з цим рибу поділяють на такі групи:

**Літофільні** - поміщають свою ікру на дрібні камені (осетрові, лосось)

**Фітофільні** - поміщають липку ікру на рослини (сазан, короп, щука, карась, лин)

**Псамофільні** - відкладають ікру на пісок, іноді на коріння рослин

**Остракофільні** - поміщають ікру в порожнину мантиї двостулкових молюсків [30].

Статева зрілість і перше ікрометання у риби настає при досягненні певного віку. Вік настання статевої зрілості у різних риб коливається - від декількох місяців до декількох років: у коропових - на третьому-п'ятому році, а у осетрових значно пізніше, в осетра - на 9-12 м, білуги - на 14-17 році.. Запліднення ікри у більшості риб зовнішнє, розвиток ембріона відбувається поза материнським організмом. Форма тіла риби перед нерестом кілька роздута, так як ікра в яєчниках збільшується і заповнює всю порожнину тіла. Статевий отвір припухає. Самці в цей період змінюють забарвлення. У них з'являється шлюбне вбрання. Це є проявом статевого диморфізму.

**Розмір ікри**, як інші ознаки, має пристосувальний характер. В акул, скатів, химер, у зв'язку з їх невеликою плідністю, великі розміри ікри забезпечують високий відсоток виживання ембріонів за рахунок значної кількості поживних речовин у яйці, а міцна оболонка - захист ікри від несприятливих умов.

Розміри ікри значно варіюють у різних видів риби - від часток міліметрів (деякі оселедці і камбали) до 80 мм і більше (акули, скати, химери). Риби, з високою плодючістю мають дрібнішу ікру і навпаки.

**За розміром ікру поділяють на такі групи [45]:**

- велику, що має діаметр 5,0-6,5 мм і більше (лосось, форель);
- середню - з діаметром 2,5-5,0 мм (осетрові, сигові, щука та ін.);
- дрібну - діаметр якої менший за 2,5 мм (короп, судак, тараня та ін.).

Відносно великі розміри ікринок літофільних риби (лососеві), у яких ембріогенез продовжується протягом тривалого часу (210-240 діб) у кам'янистих гніздах, забезпечують виживання ембріонів за рахунок значного запасу жовтка.

Ікра коропа, найбільш розповсюдженого об'єкту рибництва в Україні, має середній діаметр 1,5-1,8 мм, сазана - 1,5-2 мм, щуки - 2,5 мм, осетра - 2,8-3,8 мм, лосося - 5-7 мм.

Ікра переважно має **округлу, обтічну форму**, яка найбільше сприяє її існуванню в умовах водного середовища, що постійно рухається. Лише в деяких випадках ікра має витягнуту чи овальну форму, що пов'язано з особливостями її кладки в окремих видів (гірчак, бички та інші).

**Ікра більшості риби пігментована.** Вона має забарвлення різних тонів і відтінків — від жовтуватого і блідо-оранжевого (коропові) до малиново-червоного (лососеві) кольору. Це забарвлення обумовлене наявністю в ікрі каротиноїдних пігментів, що є в жовтку і жирових краплях. Виключення становлять осетрові, у яких ікра чорного кольору через наявність у цитоплазмі дрібних гранул бурувато-чорного пігменту, який з'являється на III стадії оогенезу. Каротиноїди, як ненасичені сполуки (оксигенази), здатні активізувати молекулярний кисень і полегшувати окислення органічних речовин живої клітини, тобто брати участь у диханні організмів. Доказом дихального значення каротиноїдів в ембріогенезі риби є пряма залежність інтенсивності пігментації ікри від кисневого режиму. У лососевих, коропових та інших риби, ікра містить багато каротиноїдів і має жовто-червоні відтінки. При цьому, чим нижчий вміст кисню у воді (тобто, чим гірші умови для дихання ікри), тим яскравіше вона забарвлена. Каротиноїди в організмі риби, як і у всіх інших тварин, не синтезуються, а поступають разом з їжею. У яйцеклітині каротиноїди поступають з найрізноманітніших органів риби, але найбільше — з м'язів. Найменш пігментована ікра в пелагічних риби.

**За клейкістю ікра риби поділяється на такі групи:**

- клейку, що приклеюється до субстрату (осетрові, усі фітофіли, сигові та інші);
- слабкоклейку (лососеві);
- неклейку.

Для збереження чисельності виду багато риби мають високу плодючість.

**Плодючість риби** - це кількість ікринок, що знаходяться в яєчниках самки, яке коливається: від 2 до 900 тисяч [45].

Кількість ікри, відкладається різними видами, дуже сильно варіює - від кількох штук у полярної акули до 200 млн. у морської щуки і 300 млн. у риби-місяця.

Найбільш плідні риби, що відкладають пелагическую ікру; потім слідує риби, ікра яких розвивається приклеєною до рослин; у риб, що ховають або охороняють свою ікру, плодючість невелика.

Плодючість риб означає, в якій кількості і як часто народжують вони своїх малят. Плодючість характеризується **коефіцієнтом народжуваності**, тобто кількістю нащадків, які продукуються одиницею популяції (особиною, парою) за одиницю часу. Вона залежить від виду тварин, способу життя, способу розмноження, швидкості статевого дозрівання, тривалості репродуктивного періоду і тривалості життя, стану середовища [6, 13].

Найвища плодючість спостерігається у безхребетних тварин (найпростіших, червів), особливо у паразитних видів. Без високої плодючості вони перестали б існувати. Так, у кожному членику бичачого ціп'яка є по 175 тис. яєць. Щодня в середовище виділяється 6-8 і більше таких члеників кожною особиною. Живе цей паразит понад 10 років в організмі людини. Не нижчою є плодючість іншого внутрішнього паразита - людської аскариди, яка щодня виділяє до 200 тис. яєць, живе вона до 1 року.

Набагато більше шансів на виживання у тих тварин, яким властиве внутрішнє запліднення і турбота про потомство. В них плодючість значно менша. Турбота про потомство проявляється в дуже різноманітних формах. Відомо, що під час нересту річковий вугор, що живе в річках Європи, мігрує, долаючи до 6-7 тис. км, в Сарагасове море, де є корм для мальків [30, 41].

**Спостерігається зворотна залежність між індивідуальною плодитістю і розмірами ікринок:** у риб з великої ікрою вона менша, з дрібною - більше (у кети діаметр ікринок 7 - 8 мм, а плодючість 2 - 4 тис. шт., у тріски діаметр ікринок 1,1 - 1,7 мм, плодючість до 10 млн. шт.).

**Робоча плодючість** самок риб за оптимальними та допустимими нормами становить (тис. ікринок):

- білого амура та білого товстолобика – 350–400 та 150–1 200 відповідно;
- строкатого товстолобика – 500–600 та 200–1 500;
- коропу – 500, 400-600 тис. ікринок

Для деяких видів риб встановлено лише оптимальні норми **робочої плодючості**. Так, оптимальна робоча плодючість самок риб (тис. ікринок):

- веслоноса – 10,
- райдужної форелі – 2;
- щуки – 20–45,
- судака – 150–1 000,
- великоротого буфало – 300–500,
- європейського сома – 25–40,
- чорного амура – 300–400 [46].

**Оптимальна робоча плодючість** (тисяч ікринок) однієї самки:

- амурського сазана становить 250,
- ленського осетра – 60,

- а самки стерляді при першій хвилі дозрівання – 12,
- другій хвилі – 18, третій – 25.

Сильний вплив на плодючість надає забезпеченість риб їжею: за сприятливих умов харчування плодючість більше.

Плодючість залежить від розміру і віку риби. В однієї і тієї ж особи вона за інших рівних умов у міру зростання спочатку збільшується, потім до старості зменшується, незважаючи на постійний ріст.

**Статева зрілість** у різних видів риб настає в різному віці, причому в багатьох випадках самці дозрівають на рік раніше самок. Раніше дозрівають риби з коротким життєвим циклом (бички, каспійська кілька, хамса, снеток). Риби з тривалим життєвим циклом, наприклад осетрові, стають статевозрілими в 7 - 8 (севрюга), 12 - 13 (осетер) і навіть 18 - 20 (білуга і калуга) років.

У риб одного виду статевозрілість може наступити в різному віці. Це залежить від температури води і наявності їжі. Карп у помірному кліматі дозріває в 4 - 5 років, в південних районах країни - в 2 роки, а на Кубі - в 6 - 9 міс. [45].

**Співвідношення статей** у різних видів риб мінливе, але у більшості близько 1:1, крім тих, у яких спостерігається гіногенез.

По термінах ікрометання риб нашої фауни розділяють: на риб весняного нересту (оселедця, райдужна форель, щука, окунь, плотва, орфа), літнього нересту (сазан, карп, лин, краснопірка), осінньо-зимового нересту (багато лососі, сиви, минь, навага). Цей поділ певною мірою є умовним, оскільки один і той же вид у різних районах нереститься в різний час.

**Час нересту** сильно варіює протягом доби: лососі, минь, хамса зазвичай метають ікру вночі, анчоус - увечері, карп нереститься найчастіше на світанку.

Зміни статевих залоз риб протягом року (річні статеві цикли) проходять за однією схемою. Однак у різних видів є особливості у дозріванні і насамперед у тривалості різних стадій зрілості гонад [46].

#### 4. Міграції риб

Багато видів риб здійснюють регулярні **міграції**, частота яких варіюється від щоденних до щорічних, а відстань — від декількох метрів до тисяч кілометрів. Міграції зазвичай пов'язані з видобутком їжі або розмноженням, хоча в окремих випадках причини міграції досі не з'ясовано. Міграції риб за дієвим чинником поділяють на : кормові та генеративні [30].

##### **Класифікація мігруючих риб:**

**Діадроми** (дав.-гр. *δια-* — приставка зі значенням наскрізного руху) здійснюють міграції з солоних вод до прісних і навпаки. Розрізняють три типи діадромів:

**Анадроми** (дав.-гр. *ἀνα-* — вгору) живуть в морях, розмножуються у прісній воді.

**Катадроми** (дав.-гр. *κατα-* — вниз) живуть у прісних водах, розмножуються в морі [56].



**Амфідроми** (дав.-гр. *ἀμφι-* — обидва) переміщуються між прісними і солоними водами протягом життєвого циклу, але не з метою розмноження [42].

**Потамодроми** (дав.-гр. *ποταμός* — ріка) здійснюють міграції тільки у прісних водах. **Океанодроми** (дав.-гр. *ὠκεανός* — океан) мігрують лише в солоній воді [51, 60].

### **Найбільш відомі види мігруючих риб:**

Найвідомішими анадромами є п'ять видів тихоокеанського лосося. Вони вилуплюються з ікри в невеликих прісних ріках, мігрують вниз за течією і живуть в морі від двох до шести років (зазвичай 4 роки), потім повертаються в ті ж місця, звідки спочатку мігрували, метають ікру і незабаром вмирають. Лососеві здатні подолати сотні кілометрів проти течії. Також анадромами є деякі пструги, осетрові, оселедцеві. У родині коропових представниками анадромних видів є угаї.

Прикладом катадромів є прісноводний вугор родини вугрових, чії личинки можуть протягом декількох місяців і навіть років переміщатися у відкритому океані, перш ніж повернутися в рідну річку за сотні кілометрів.

До амфідромів відноситься такий вид, як акула-бик (мешкає в озері Нікарагуа в Центральній Америці і в африканській річці Замбезі). У першому випадку міграція відбувається в Атлантичний океан, у другому — в Індійський.

Також поширена **вертикальна міграція**: багато морських видів риб вночі годуються біля поверхні, а в денний час повертаються на глибину. Деякі великі морські риби, наприклад тунці, щорічно мігрують з півночі на південь і навпаки, слідуючи за змінами температури в океані. Міграції риб в прісній воді звичайно коротші: як правило, вони відбуваються з озера в річку і назад з метою розмноження [52].

## **Практичний блок**

### **Практичне заняття 2. Тема: Овогенез риб та методи його дослідження (2 год.)**

#### **План**

1. Поняття і періоди овогенезу риб.
2. Стадії зрілості гонад у самок риб та методи їх вивчення.
3. Будова яйцеклітини риб.
4. Мікроскопія ікри.

**Мета:** оволодіти практичними навичками дослідження овогенезу риб та рибоподібних.

**Завдання:** 1. Законспектувати з теоретичного блоку поняття, періоди овогенезу та стадії розвитку гонад риб .

2. Замалювати у робочий зошит схему овогенезу.

3. Зробити рисунок будови яйцеклітини риб, використовуючи теоретичний блок посібника.

5. Провести дослідження стадії зрілості гонад та мікроскопію ікри нативного зразку.

**Обладнання та матеріали:** Препараційний лоток, препаційна голка, скальпель, ножиці, пінцет, муляжі риб різних класів, плакати, таблиці, стенди.

**Результати роботи:** практичні навички дослідження стадій овогенезу та оцінки якості ікри риб.

**Методика досліджень ікри риб. Визначення розміру та маси ікринок** [46]. Для визначення середнього діаметру, висушені на фільтрувальному папері ікринки різних видів риб, розташовують у ряд на предметному склі для вимірювання. Для кожного виду риб беруть три окремі вибірки по десять ікринок. За даними вимірювання (вимірюють лінійний відрізок, які займають не менше 10 ікринок, розташованих поруч) визначають середнє значення діаметру ікринки у мм. Визначити діаметр ікринок можна і за допомогою окуляр-мікрометра бінокуляра.

**Масу ікринки** визначають за даними підрахунку кількості ікринок в 1 г ікри (звільненої від вологи на фільтрувальному папері). Для зручності, отримані дані дослідження морфологічних ознак ікри різних видів риб, подати у вигляді таблиці. Морфологічні ознаки та розмірновагові показники ікри різних видів риб.

### Хід роботи

1. Рибу розподілити за видами і пронумерувати кожен екземпляр.
2. Зважити та визначити абсолютну довжину.
4. Зробити розтин черевної порожнини для визначення статі особин і стадії зрілості статевих продуктів за шестибальною шкалою.

5. У самиць вийняти яєчники, зважити й відібрати пробу масою 1 г для підрахунку ікринок. Якщо ікринки досить великі, проба може бути 3-5 г.

У разі необхідності фіксації ікри її зав'язують у марлю з етикеткою і кладуть у банку з 2% формаліном.

6. Ікринки розділити препаційними голками і підрахувати у чашці Петрі з темним дном. Кількість ікринок у наважці записати, а у 20 вимірять діаметр. Для визначення сирової маси ікри 100 ікринок підсушити і зважити за допомогою торсійних терезів з точністю до 0,0005 г.

Для порційно-нерестуючих риб від першої наважки відділяють частину, а потім беруть з неї 1/2 – 1/5 частину для вимірів.

7. Під мікроскопом за допомогою окуляр-мікрометра вимірюють діаметр 200 ікринок, інші підраховують, але не більше ніж 500-1000 шт. Ікру, що залишилась після підрахунку 1000 шт., підсушують, зважують і підраховують ваговим методом (за середньою масою ікринок).

**СРС.2.** Визначити абсолютну й відносну плодючість кожної з досліджуваних самиць за такою методикою. Індивідуальна абсолютна

плодючість (ІАП) – кількість зрілих ікринок в яєчниках однієї риби. Розраховують за ваговим методом (1):

$$ІАП = g \cdot n, \quad (1)$$

де  $g$  – маса яєчника, г;  $n$  – кількість ікринок у 1 г проби.

Абсолютна плодючість (АП) – середня кількість ікринок у самок риб певної групи (розмірної, вікової) за нерестовий сезон.

Відносна плідність риб (ВП) – кількість ікринок з розрахунку на одиницю маси або на одиницю довжини тіла риб. Розраховують за формулою (2):

$$ВП = АП / m, \quad (2)$$

де АП – абсолютна плодючість;  $m$  – маса риби, г.

Робоча (фізіологічна) плодючість (РП) – кількість ікринок, які дійсно відкладені самкою за нерестовий сезон (в рибництві їх вимірюють кількістю ікри в 1 г або 1 см<sup>3</sup> наважки для конкретної самки). Інші показники плодючості є похідними від абсолютної.

Отримані дані занести до таблиці 3.

Таблиця 3

**Визначення плодючості риб**

№	Вид	Стать	Маса риби, г	Довжина, см	Маса яєчника, г	Кількість ікри в 1 г, шт.	Плодючість абсолютна, тис. шт.	Відносна плодючість, шт./г

### Контрольні питання

1. Надайте характеристику кожній стадії зрілості статевих продуктів риб.
2. Що таке абсолютна плодючість риб?
3. Що називається відносною плодючістю риб?
5. Як змінюється плодючість риб з віком?
6. З якими факторами можна пов'язати збільшення показників плодючості риб?

## Теоретичний блок

### Лекція № 3. Тема: Сперматогенез риб різних таксонів і його гормональна регуляція (2 год.)

#### План

- 1.Періодизація сперматогенезу у риб.
2. Морфофункціональна характеристика сім'яників риб.
3. Морфофункціональні особливості клітин Сертолі (фолікулярних) и кліток Лейдига.
4. Особливості сперматогенезу у рибоподібних, у хрящових і кісткових риб.
- 5.Оцінка якості сперми риб.
6. Гормональна регуляція сперматогенезу у риб.

#### 1. Періодизація сперматогенезу у риб.

Під час періоду статевого дозрівання диплоїдні клітини в насінних каналцях сім'яників діляться мітотично, в результаті чого утворюється безліч дрібніших клітин, які називаються сперматогоніями. Частина утворилися клітин може піддаватися повторним мітотичним контрольними позначками, в результаті чого утворюються такі ж клітини сперматогоніи. Інша частина припиняє ділитися і збільшується в розмірах, вступаючи в наступну фазу сперматогенезу - фазу зростання [57].

Сперматоцити 1-го порядку ( $2n4c$ ) вступають в перше (редукційне) поділ мейозу, після якого утворюються сперматоцити 2-го порядку ( $n2c$ ). Сперматоцити 2-го порядку вступають у другу (екваційне) поділ мейозу і утворюються округлі сперматиди ( $nc$ ). З одного сперматоцита 1-го порядку виникають чотири гаплоїдні сперматиди. Фаза формування характеризується тим, що первинно кулясті сперматиди піддаються ряду складних перетворень, в результаті яких утворюються сперматозоїди (рис. 10).



Рис.10. Схема сперматогенезу

#### 2. Морфофункціональна характеристика сім'яників у риб.

Цей парний орган складається з поздовжньої складки потовщеного епітелію з внутрішньою масою сполучної тканини і має назву статевих (генітальних) складок.

Потім статеві складки вдаються глибше в порожнину тіла, відокремлюються від стінки тіла і виявляються підвішеними на брижах

усередині порожнини тіла. Первинні статеві клітини, або гоноцити, відокремлюються у хребетних дуже рано. З диференціацією зародкових листків вони виявляються в складі ентодерми, але потім активно переміщуються і попадають у генітальні складки. Епітелій статевої залози, що містить у собі первинні статеві клітини, вростає потім у сполучнотканинну строму у вигляді багатоклітинних шнурів, що потім розбиваються на округлі комплекси клітин — фолікули.

Подальший розвиток статевої залози йде по-різному в особин різної статі.

У сім'яниках риб початкова будова така ж, що й у яєчниках, і не можна спочатку визначити, чи буде це чоловіча чи жіноча статеві залоза. Цікаво, що в статевих залозах на ранніх стадіях розвитку виявлені двоякого роду клітини: великі і дрібні. У ході розвитку, клітини епітелію сім'яника починають посилено розмножуватися, утворюють численні клітинні скупчення, у яких з'являється рідина, завдяки чому вони перетворюються в сім'яникові пухирці; клітини, що зміщені на периферію цих пухирців, дають, посилено ділячись, початок чоловічим статевим елементам — сім'яниковим тільцям, або сперматозоонам. Сім'яникові пухирці, зростаючись разом, дають початок сім'яниковим каналцям (*tubuli seminiferi*) [69].

**Сім'яник у самців рибоподібних** — непарна багаточасточкова залоза, що у статевозрілих особин займає майже всю черевну порожнину. Кожна часточка одягнена листком брижі, на якій вся залоза підвішена до дорсальної стінки черевної порожнини. Спеціальних статевих проток немає.

Статеві продукти в самок і самців через розриви стінок залози випадають у порожнину тіла, з якої через статеві пори попадають у сечостатевий синус, а звідти через отвір сечостатевого сосочка — назовні.

Сім'яник (*testis*) — білуватий, візуально нагадує жир. У міксин диференціація статі не відбувається, і їхній теж непарний статевий орган носить сліди гермафродитизму: задня частина статевої залози являє собою сім'яник, передня — яєчник, але розвивається то та, то інша частина залози не одночасно [71, 74].

**Сечостатева система хрящових риб** побудована подібно. У скатів вона практично відрізняється тільки меншою довжиною вивідних шляхів, у зв'язку з відносно коротшою черевною порожниною. Сім'яники хрящових риб парні неправильно подовженої форми, закруглені на кінцях. Вони лежать з боків від стравоходу, передньою половиною налягаючи на вентральну поверхню кардинальних синусів, і прикриті знизу і з боків печінкою. За допомогою брижі (*mesorchium*) сім'яники закріплені на спинній поверхні порожнини тіла. Внутрішньою поверхнею передньої частини сім'яники щільно зростаються з дорсальною поверхнею печінки.

**Сечостатева система костистих риб** відрізняється від такої нижчих риб відокремленням від травної системи (немає загальної клоаки) і повним відокремленням видільної системи (нирки, сечоводи) від статевої; остання має в самців і самок самостійні вивідні канали, що відкриваються назовні особливими отворами. Статеві залози (*gonas*) у самців парні, вони

розташовуються з боків і дещо вентрально від плавального міхура, до якого прикріплені брижами. **Вивідні протоки статевих залоз у костистих риб є новоутвореннями**, вони не зв'язані у своєму походженні ні з мюллеровою, ні з вольфовою протоками.

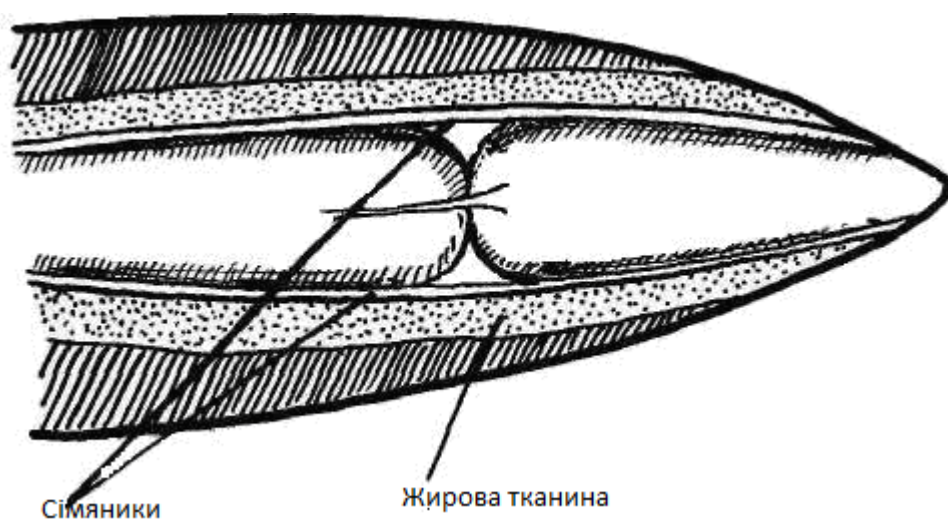
Сім'яники мають вигляд нешироких стрічок молочно-білого або ледь жовтуватого кольору. Передній кінець їх лежить на рівні плечового поясу у верхній частині черевної порожнини. Звідси сім'яники дещо опускаються вентрально і тягнуться вздовж середини черевної порожнини. Задній відділ доходить майже до заднього кінця плавального міхура. У цій частині сім'яники опускаються в нижню частину черевної порожнини.

Визначення статі у коропових риб зазвичай не викликає труднощів, так як гонади самців і самок морфологічно розрізняються. Сім'яники це два тонких і довгих тяжа, округлих в перерізі і лежать під кишечником з боків плавального міхура (рис.1), серед жирової тканини.

Значні труднощі викликає визначення статі, особливо у статевонезрілих риб. Нижче поданий опис гонад самців і самок у деяких видів риб [66].

### **I. Коропові.**

Визначення статі у коропових риб зазвичай не викликає труднощів, так як гонади самців і самок морфологічно розрізняються дуже чітко. Сім'яники коропових є два тонких і довгих тяжа, округлих в перерізі і лежать під кишечником з боків плавального міхура (рис.11), серед жирової тканини.



*Рис. 11. Сім'яники коропових риб.*

Яєчники коропових теж парні. Вони являють собою два досить широких тяжа, що лежать під кишечником з боків плавального міхура. Перетин гонад трикутний. По центру яєчників проходить добре виражена кровоносна судина. У розрізаній залози під мікроскопом добре видно овоцити з великим ядром.

### **II. Окунь.**

Сім'яники окуня - парні, являють собою два коротких округлих тіла, розташовані в задньому кінці черевної порожнини (рис. 13). Яєчник за

будовою досить схожий на сім'яник. Різниця полягає в тому, що це утворення непарне (рис. 12).

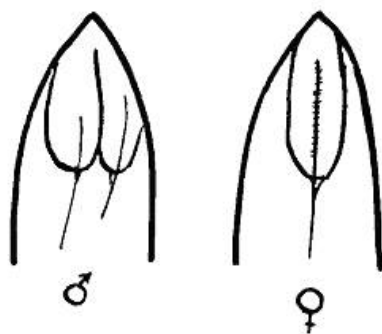


Рис. 12. Статеві залози окуня

### III. Судак.

Сім'яники судака - це (на ранніх стадіях) два дуже тонких і довгих тяжа, що проходять майже по середині плавального міхура. Яєчники судака теж парні. Однак, за розмірами вони набагато ширше сім'яників, причому до другої стадії зрілості яєчники значно коротшають по довжині. На другій стадії зрілості їх довжина дорівнює приблизно половині довжини черевної порожнини (рис. 13). У сумнівних випадках залозу слід затиснути між двома стеклами, забарвити метиленою синню і подивитися під мікроскопом. В яєчниках чітко видно овоцити, в сім'яниках - сім'яні бульбашки з каналами, де розвиваються сперматозоїди.

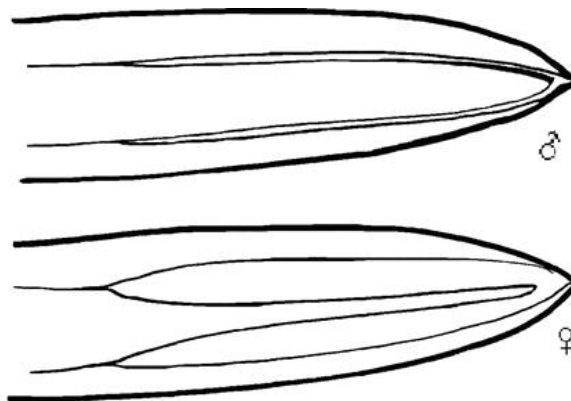


Рис. 13. Статеві залози судака.

### III. Минь.

За зовнішнім виглядом гонад стать у миня важко розрізнити аж до III стадії. Для визначення статі потрібно зробити три додаткових розрізи черевної порожнини (рис. 14): два - уздовж тіла за анальний отвір і один поперечно, перед анальним плавником.

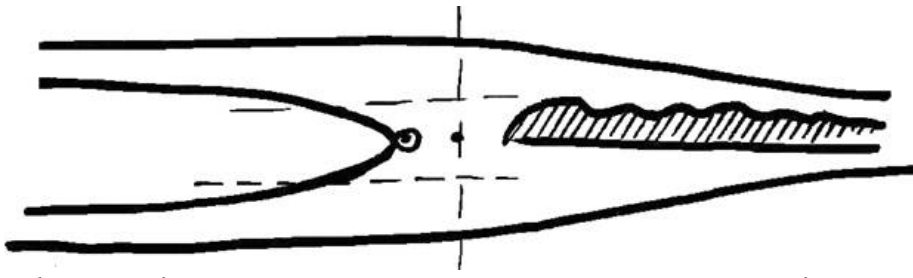
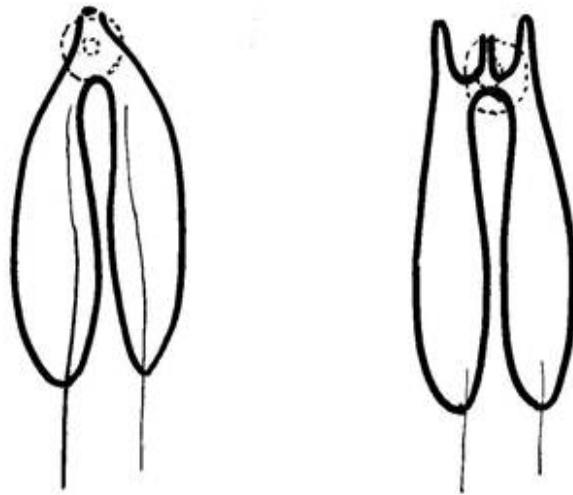


Рис. 14. Розрізи черевної порожнини у статевонезрілих мині

Після цієї операції стають видні кінці статевих залоз, які у миня лежать в задньому кінці черевної порожнини за анальним отвором. Їх будова різна у самців і самок. У самок кінці гонад зрослися (рис. 15) і мають загальний вивідний проток. У самців кінці гонад роз'єднані. Кожен сім'яник має окремий сім'яний каналу, що з'єднуються потім в загальний сім'явивідний проток. У сумнівних випадках завжди слід розглядати розчавлену залозу під мікроскопом.



Мал. 15. Статеві залози миня: ліворуч – яєчники, праворуч – сім'яники

### 3. Морфофункціональні особливості кліток Сертолі (фолікулярних) и кліток Лейдига.

Сім'яник хребетних складаються з двох відділів:

- сім'яних каналців і

- міжканальцевого простору, або сполучнотканинної строми. В останній знаходиться велика мережа кровоносних судин, **інтерстиціальні клітини або клітини Лейдига**, а також макрофаги, фібробласти, лімфоцити і тучні клітини [37].

Сім'яні каналці відокремлені від строми так званої обмежувальної мембрани, яка утворена сплещеними клітинами, розташованими в 2-3 шари. Вважають, що ці клітини можуть перетворюватися в клітки Лейдига (рис. 16).



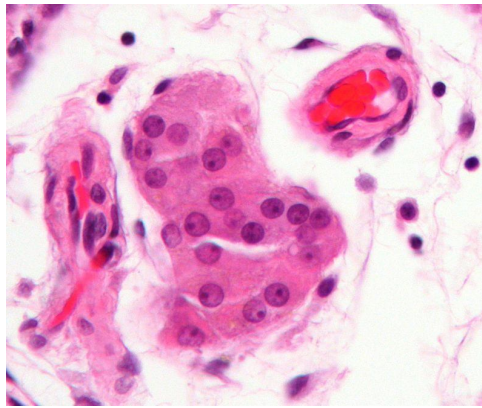


Рис. 16. Мікрофото знімок клітин Лейдіга (в центрі знімка), (фарбування г-е)

**Клітини Лейдіга** (лат. *endocryncytus interstitiales testis*), також відомі як **ендокриноцити** — клітини, що синтезують основний чоловічий статевий гормон — тестостерон. Клітини Лейдіга названі в честь німецького анатома та гістолога Франца Лейдіга, який знайшов їх в статевих залозах ссавців та описав у своїй праці «Про анатомію чоловічих статевих органів і анальних залоз ссавців» у 1850 році.

Клітини Лейдіга розташовуються невеликими, різними за розмірами, скупченнями у прошарках сполучної тканини між звивистими сім'яними каналцями яєчка. Вони мають круглу або полігональну форму, діаметр близько 15-20 мкм. Цитоплазма — оксифільна (добре забарвлюється кислими барвниками, такими як гематоксилін та еозин), в ній містяться включення глікогену та глікопротеїнів. Ядро велике, кругле, розташоване в центрі клітини. Незерниста ендоплазматична сітка добре розвинена. В мітохондріях містяться характерні трубчасті й везикулярні кристи [24].

**Функція ендокриноцитів** полягає у виробленні тестостерону та його похідних, яке відбувається під дією гормональних сигналів згідно механізму зворотного зв'язку між гіпоталамусом та гіпофізом. За синтез тестостерону відповідає лютеїнізуючий гормон (ЛГ), що виробляється в передній долі гіпофіза. Крім тестостерону, клітини Лейдіга продукують гормон активін (що разом з інгібіном відноситься до групи факторів росту). Він пригнічує синтез прогестерону та андрогенів і збільшує секрецію фолікулостимулюючого гормону (ФСГ) гіпофізу, впливає на ріст і диференціювання клітин в гіпофізі, нервовій тканині, паракринно діє на клітини статевих залоз.

Також ендокриноцити виділяють пептидний гормон — інсуліноподібний фактор-3, про дію якого поки мало що відомо. Однак, ця речовина є корисною у якості біомаркера: вимірювання її концентрації в крові дає оцінку про кількість і диференціацію клітин Лейдіга в сім'яниках.

Епітелій сім'яних каналців має складну будову і утворений клітинами двох типів: статевими (гоноцитами) і соматичними клітинами фолікулярного епітелію. Останні часто називають **клітинами Сертолі, або опорними клітинами**. Рідше їх називають **сустентоцитальні** (від лат. *Sustentas* - підтримує) [28].

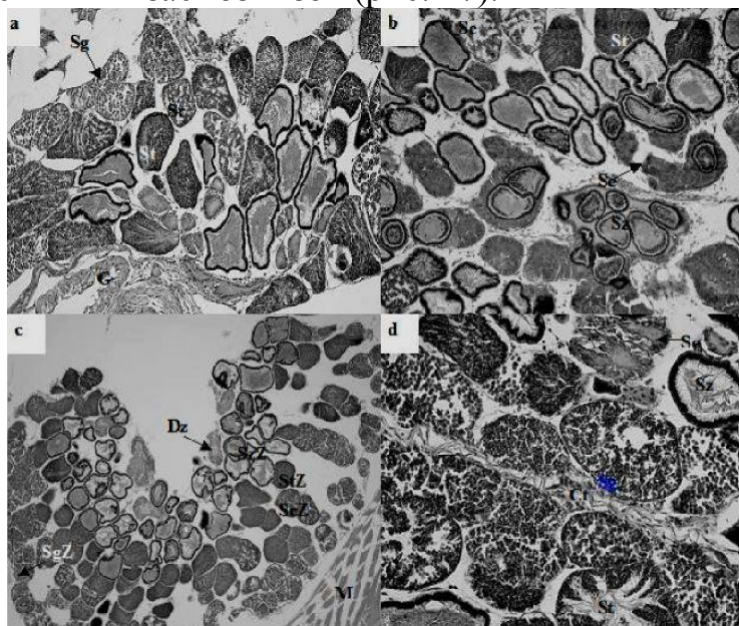
**Клітини Сертолі** (син. суспендоцити, підтримуючі клітини) - соматичні клітини, розташовані в звивистих каналцях сім'яників ссавців. Різновид інтерстиціальних клітин. Є частиною гемато-тестикулярного бар'єру розвиваються навколо чоловічих гамет [26].

Розвивається в більшості з целомічного епітелію мозкових тяжів, має світлу цитоплазму. Менша частина є похідною епітелію каналців первинної нирки і має темну цитоплазму. Кінцеву структуру набувають під дією тестостерону ближче до періоду статевого дозрівання. Клітини Сертолі продукують гормон інгібін, що пригнічує проліферацію сперматогоній, посилює синтез тестостерону і дозрівання сперматозоїдів з сперматогоній.

**Клітини Сертолі багатofункціональні.** Вони виконують такі функції:

1. забезпечують харчування диференціюються чоловічих статевих клітин;
2. сприяють створенню необхідної для нормального сперматогенезу концентрації андрогенів;
3. відіграють важливу роль в переміщенні статевих клітин з базального відділу каналця в навколоторожнинне;
4. беруть участь в створенні гематотестикулярного бар'єру, який оберігає статеві клітини від метаболітів і токсинів;
5. запобігають імунізації організму проти власних спермій;
6. завдяки строго скоординованого збирання та розбирання щільних контактів між клітинами Сертолі відбувається свого роду «шлюзування» сперматоцитів в порожнину каналця зі збереженням неперушного кордону між його частинами.

Між статевими і опорними клітинами протягом всього сперматогенезу зберігається постійний взаємозв'язок (рис. 17).



*Рис.17. Опис тестикулярних структур Roesilia reticulata: гематоксилін и еозин, товщина зрізівзов 250 мкм [61];*

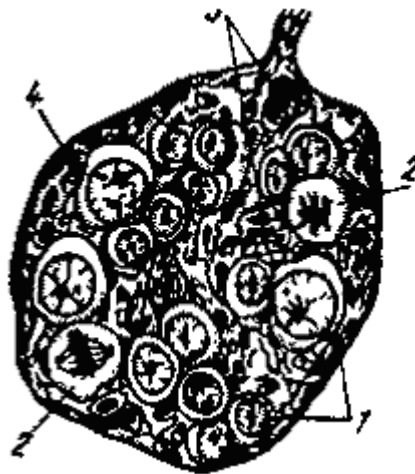
*Sg — сперматогонії, Sc — сперматоцити, St — сперматиди, Sz — пакети сперми, G — кишечник, Ct — сполучна тканина, Se — клітини Сертолі, M —*

*м'язи, SgZ — зона сперматогоній, ScZ — зона сперматоцитів, StZ — зона сперматид, SzZ — зона пакетов сперми*

#### **4. Особливості сперматогенезу у рибоподібних, хрящових і кісткових риб.**

Розвиток чоловічих статевих клітин (сперматогенез) - тривалий і складний процес. На основі універсальних шкал О. Ф. Сакума і Н. А. Буцький для визначення ходу дозрівання статевих продуктів у самок і самців, розроблена універсальна шкала зрілості статевих залоз для всіх промислових груп риб [65].

**I стадія** - нестатевозрілі молоді особини. Статеві клітини самців представлені сперматогоніями (рис. 18).



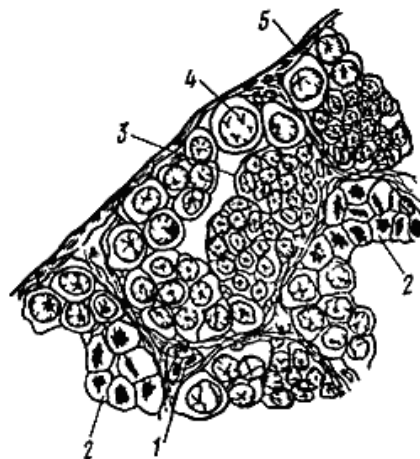
*Рис.18. Поперечний розріз сім'яника риб I стадії зрілості:*

*1 – сперматогонія, 2 – сперматогонія на стадії поділу, 3 – кровноносна судина з еритроцитами, 4 – оболонка сім'яника*

**Сперматогонії** - це первинні статеві клітини, які утворюються у самців риб з перитонеального епітелію. Вони є у самців в будь-який час року і на будь-якій стадії статевого циклу. Сперматогонії - найбільші статеві клітини в сім'яниках, округлої форми і з великим ядром, оточеним широким шаром цитоплазми.

**II стадія** характеризується тим, що сім'яники мають вигляд округлих тяжів або тонких стрічок сіруватого або біло-рожевого кольору. У деяких видів, наприклад у прохідних оселедців і лососів, завдяки хорошему розвитку кровноносних судин насінники набувають відтінки від рожевого до багряно-червоного. Статеві клітини у самців представлені сперматогоніями в стані розмноження. Сперматогонії кілька разів діляться, збільшуючись при цьому в числі і зменшуючись в розмірах. Внаслідок цього з кожної вихідної сперматогонії утворюється група більш дрібних сперматогоній, оточених загальною оболонкою. Такі групи статевих клітин зветься цист. В результаті

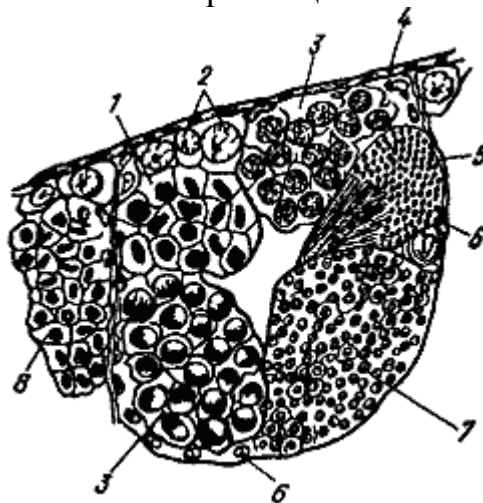
розмноження сперматогонії насінники збільшуються в розмірах, втрачають прозорість і стають каламутними (рис. 19).



*Рис. 19. Ділянка сім'яника II стадії зрілості:*

*1 – кровоносна судина з 2 –сперматогоніями на стадії ділення*

**III стадія** - статеві залози добре розвинені. Гонади на III стадії зрілості значно збільшуються в об'ємі, вони щільні і пружні. Колір насінників на початку цієї стадії - рожево-сірий, а в кінці - жовтувато-білий. Насінні каналці заповнені цистами зі статевими клітинами. Сперматогонії, пройшовши на II стадії зрілості сім'яників період розмноження, вступають в період росту і перетворюються в сперматоцити 1-го порядку (рис. 20).



*Рис. 20. Ділянка сім'яника III стадії зрілості:*

*1 – циста з сперматоцитами 1 порядку, на стадії ділення, 2 – сперматогонія, 3 - циста з сперматоцитами 1-го порядку, 4 – оболонка сім'яника, 5 – циста з зрілими сперматозоїдами, 6 – фолікулярний епітелій, 7 – циста із сперматидами, 8 – циста з сперматоцитами 2-го порядку на стадії ділення*

Ці клітини дещо збільшуються в розмірах і піддаються складним ядерним перетворенням, що грає важливу роль в спадковості. Потім чоловічі статеві клітини вступають в період дозрівання і двічі послідовно діляться. В результаті поділу з кожного сперматоцита 1-го порядку виникають спочатку

два сперматоцита 2-го порядку, а потім чотири сперматиди, що відрізняються від вихідних клітин меншими розмірами, відносно великим ядром, яке оточене дуже тонким шаром цитоплазми. В процесі двох поділів число хромосом в сперматиди зменшується вдвічі. Це явище пов'язане зі спадковістю. Сперматиди вступають в період формування і поступово перетворюються в зрілі сперматозоїди (рис. 21) [55].

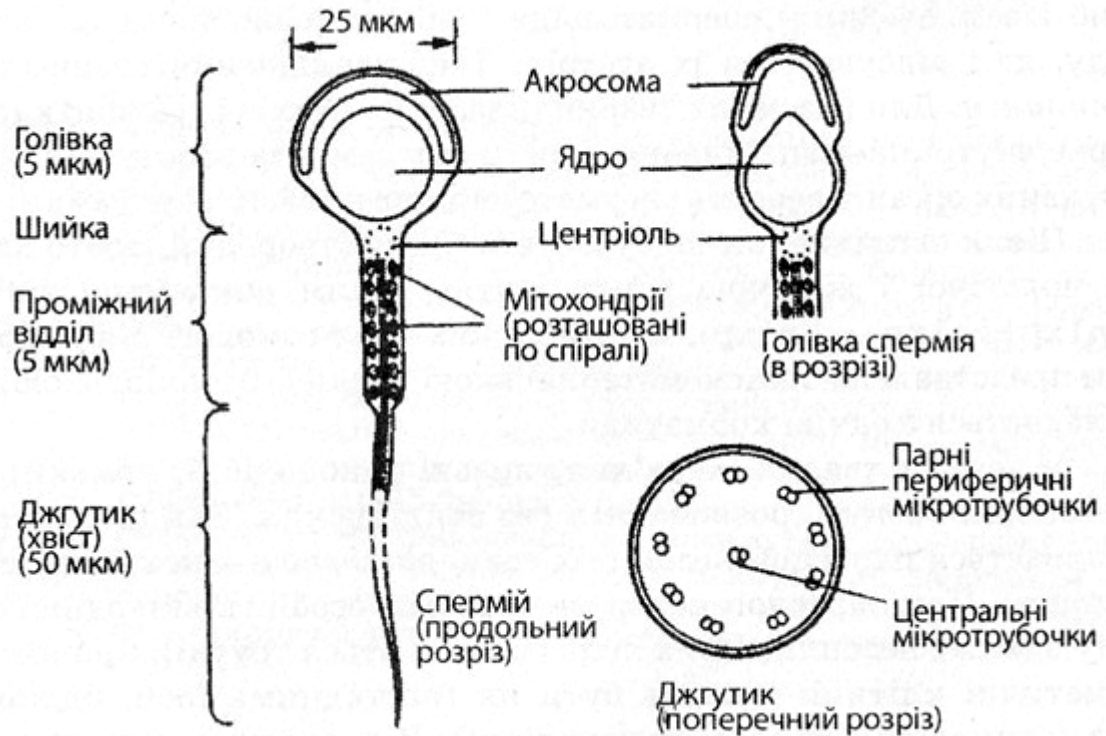


Рис. 21. Будова сперматозоїда

Головка у сперматозоїдів різних видів риb неоднакова за своєю формою. У одних видів риb форма головки куляста, яйцеподібна або желудеобразная (більшість костистих риb), у інших паличкоподібна (осетрові і деякі костисті риби) (рис. 22).

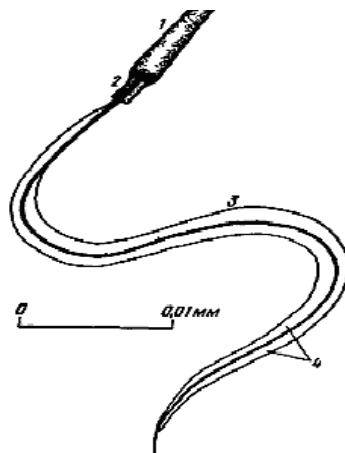


Рис. 22. Сперматозоїд осетра

1 – голівка, 2 – середня частина, 3 – хвісток, 4 – тонкі складчасті вирости хвістка

Основну масу голівки сперматозоїда становить ядро. На передній частині головки сперматозоїда осетрових риб знаходиться невелике тільце - акросома, що має форму шапочки, яка відсутня у більшості досліджених сперматозоїдів костистих риб. До задньої частини головки примикає середня частина сперматозоїда, в утворенні якої беруть участь клітинний центр та мітохондрії сперматиди. Середня частина переходить в хвіст, який утворений осьюовою ниткою, оточений шаром цитоплазми і покритий зовні поверхневою плазматичною мембраною. Хвісток здійснює рухові функції сперматозоїда. Після утворення в цистах сперматозоїдів оболонка цисти розривається, і вони вільно лежать в сім'яному каналці.

Сперматозоїди нерухомі в сперміальній рідині і набувають рухливості тільки в воді. Це найдрібніші клітини з усіх вихідних статевих клітин, що містяться в сім'яниках. Так, у сазана діаметр вихідних сперматогоний дорівнює 14 мкм, а діаметр голівки зрілого сперматозоїда - 1,5 мкм. Загальна довжина сперматозоїду у севрюги, білуги і осетра близько 50 мкм.

Таким чином, в сім'яниках III-ї стадії зрілості спочатку присутні сперматогонії, сперматоцити 1-го і 2-го порядків і сперматиди, а в кінці цієї стадії з'являються групи зрілих сперматозоїдів. Якщо розрізати сім'яник лезом бритви, то краї розрізу не обпливають, а залишаються загостреними. На початку III-ї стадії зрілості сім'яників лезо бритви залишається чистим, а в кінці її, в зв'язку з появою перших груп сперматозоїдів, на ньому містяться білуваті сліди сперми.

**Сім'яники на IV стадії зрілості** досягають найбільшої величини. Вони мають молочно-білий колір. При розрізуванні його краю обпливають, закругляються і на зрізі виступає крапля густої сперми. На цій стадії зрілості завершується сперматогенез.

У насінневих каналцях сім'яників містяться зрілі сперматозоїди, що вийшли з цист (рис. 23). Вони містять також і запасний фонд статевих клітин, представлених сперматогоніями. При натисканні на черевце риби, як і при розрізанні її, з сечо-статевого отвору з'являється крапля сперми, що має консистенцію густої сметани.

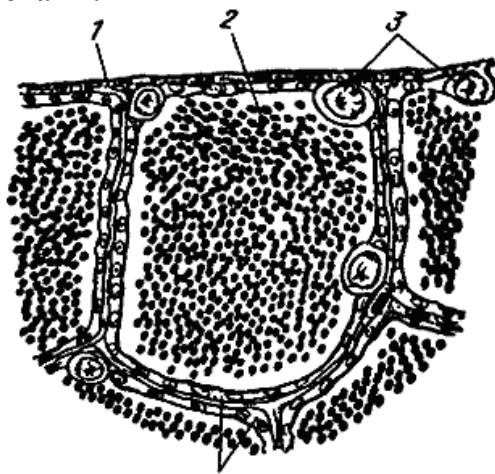
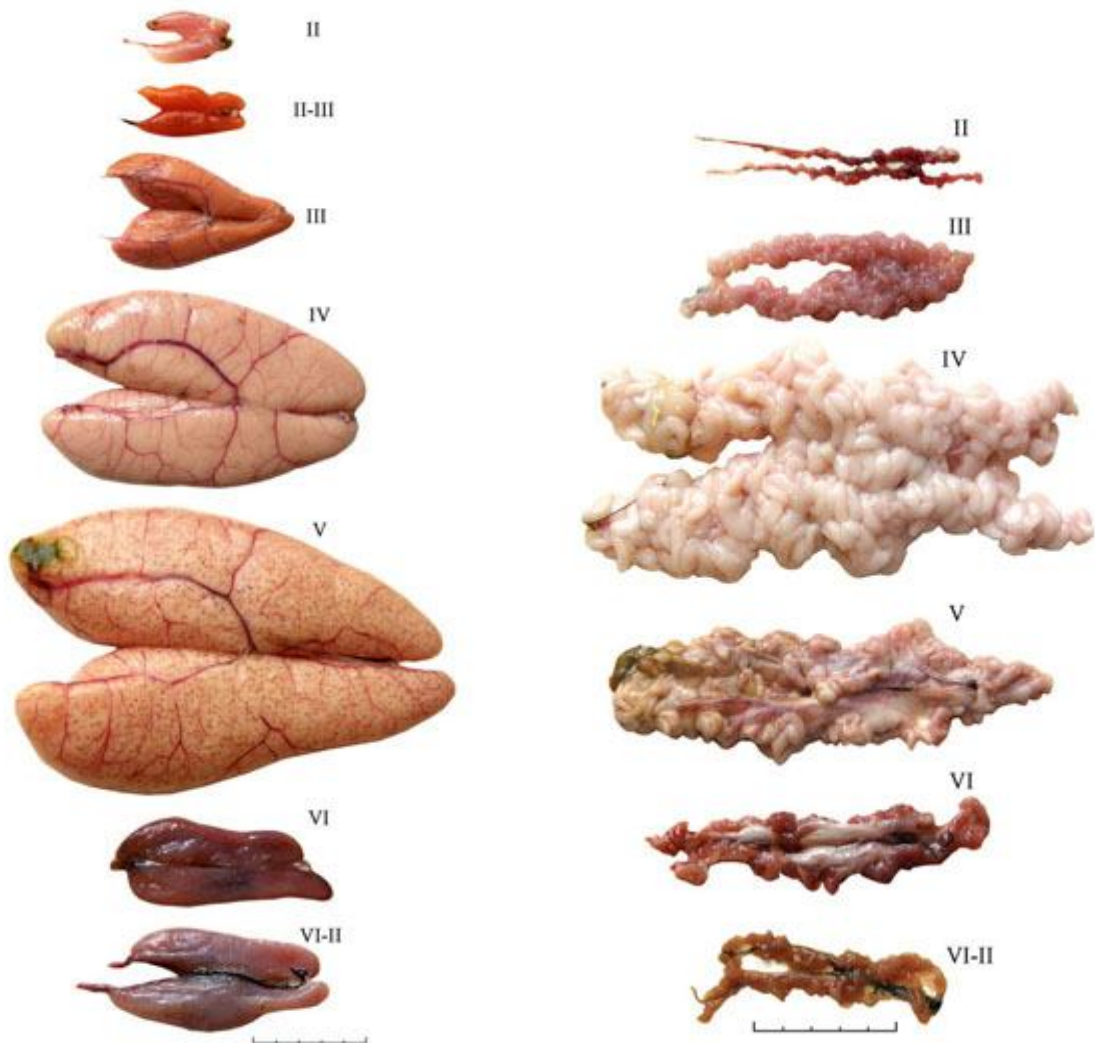


Рис. 23. Ділянка сім'яника IV стадії зрілості:  
1 – оболонка гонад, 2 – сперматозоїди, 3 – сперматогонія, 4 – фолікулярний епітелій

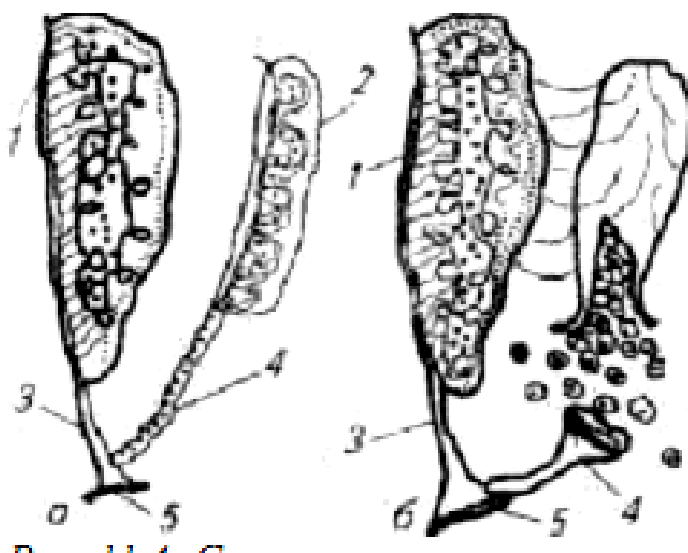
**V стадія** – текучі статеві продукти. При піднятті риб за голову або при легкому натисканні на їх черевце ікра і сперма вільно випливають з статевого отвору. На V стадії зрілості сім'яників утворюється насіннева рідина, яка сильно розріджує концентрацію сперматозоїдів і викликає їх витікання. Сперма має консистенцію молока або рідкої сметани. Гонади м'які на дотик. У міру витікання сперми розмір сім'яників поступово зменшується.

**VI стадія** – післянерестовий стан статевих залоз. Сім'яники зменшилися в розмірах, стиснулися і мають вигляд тонких в'ялих тяжів. Сперма відсутня в сім'яних каналцях. Кровоносні судини сім'яників розширені. Колір сім'яників – рожевий або бурий. При розрізуванні з'являється невелика кількість жовтуватою рідини. Після цієї стадії сім'яники риб переходять в II стадію зрілості, так як в них містяться сперматогонії, які вступають в період розмноження, і починається новий статевий цикл.

Анатомічні відмінності гонад оселедцевих на різних стадіях зрілості подані у рисунку 24 [44].



*Рис. 24. Анатомічні особливості (макроскопічно) гонад оселедцевих на різних стадіях зрілості (метай): яєчників – ліворуч, сіменників - праворуч*



**Рис.25. Схема сперматогенезу, овогенезу та овуляції у кісткових риб:**  
 а – самка; б- самець; 1-нирка; 2-гонади; 3 – сечоточник; 4 – сім'япровід и воронка яйцепроводу; 5 – клоака

### 5. Оцінка якості сперми риб.

Одночасно з процесом отримання ікри від самок ведуть роботу з самцями, відщипуючи сперму в абсолютно чистий та сухий посуд, щоб не відбулася активація спермійв і передчасна втрата їх запліднюючої здатності.

Сперма у риб виділяється назовні порціями. Об'єм одноразово продукованої порції служить одним із провідних якісних показників при оцінці продуктивності самців (табл. 4) і називається **еякулят** [45].

Таблиця 4

**Об'єм еякулята, що одноразово продукується самцями риб та концентрація сперматозоїдів в 1 мм<sup>3</sup> сперми**  
 (за Р. В. Козаковим та А. Н. Образцовим)

Вид риб	Кількість еякуляту, мл			Концентрація спермійв в 1 мм <sup>3</sup> сперми		
	Мінімальна	Максимальна	Середня	Мінімальна	Максимальна	Середня
Осетр російський	25,0	500,0	166,8	1,1	3,2	2,5
Лосось атлантичний	2,0	40,0	12,5	3,2	32,0	16,8
Кета	3,6	17,9	9,2	5,6	32,4	24,1
Горбуша	0,5	21,7	6,5	8,3	290	17,9
Райдужна форель	1,0	23,0	12,0	1,5	28,1	14,5
Сиг	0,6	2,2	0,8	3,7	13,2	7,6
Пелядь	0,2	3,2	1,6	4,4	12,2	7,6
Муксун	0,3	7,0	2,2	2,9	10,0	6,1



### **Якість сперми оцінюють:**

1. **За її об'ємом та концентрацією** (кількості сперматозоїдів в 1 мм рідини), яке встановлюють в рахунковій камері Горяєва під мікроскопом.
2. **За її активністю** (тривалості поступальних рухів сперматозоїдів у воді); спостереження краще проводити в камері Горяєва під мікроскопом.
3. **За її запліднюючою здатністю** (визначають за відсотком запліднення ікри)
4. **За зовнішнім виглядом.**

**Концентрацію спермій** в одиниці об'єму еякулята визначають двома способами: окомірним підрахунком в камері Горяєва та фотоелектрокалориметричним методом, який зручний при обробці великої кількості проб.

Спермії нерухомі доки знаходяться в спермійній рідині. У воді (після її доливання в посуд з ікрою, перемішаною із спермою), сперматозоїди відразу ж активуються і починають енергійно, але недовго рухатись. **Тривалість періоду активного руху спермій у воді є показником їх активності. У періоді активності спермій виділяють дві стадії:**

- енергійного поступального руху,
- коливального руху (поступово затухаючого).

Спермії різних видів риб при потраплянні у воду зберігають активність протягом різного часу - від декількох секунд до декількох годин, як в осетрових. У деяких риб, наприклад, лососевих, спермії стають активними не тільки у воді, але й у порожнинній рідині (табл. 5) [46].

*Таблиця 5*

### **Тривалість активності спермій риб в воді (за І.С. Мухачовим)**

Вид риб	Температура води, °С	Тривалість активності спермій:	
		загальна	поступального руху
Російський осетр	16,5	5-9,5 хв.	3,5-5,0 хв.
Стерлядь	3,4	-	60 с.
Атлантичний осетр	10-11	70-170 с.	50-55 с.
Горбуша	13,0	60-105 с.	20-56 с.
Райдужна форель	2,5-4,5	40-60 с.	237-90 с.
Муксун	2,5-4,5	-	27-65 с.
Пелядь	6-8	4 хв.	-
Щука	20,0	90-180 с.	70-84 с.
Короп	23,0	70 с.	40 с.
Білий амур	3,4	-	60 с.

**Існує залежність між тривалістю руху сперматозоїдів у воді й віком самців.** Так, сперматозоїди 3-5-річних самців форелі втрачають рухливість через 51-53 секунди, в 5-6-річних - через 62 - 65, а в 7-8-річних - через 45 секунд.

**Тривалість руху сперматозоїдів залежить і від температури води.** Так, сперматозоїди щуки, при температурі 5°C зберігають рухливість близько 2 хв., при температурі 10°C — 1,5 хв., а при температурі 15°C - 1 хв.

Таким чином, тривалість періоду збереження рухливості й запліднюючої здатності сперматозоїдів неоднакова в різних видів риб і залежить від умов зовнішнього середовища й індивідуальних особливостей плідників.

## **7. Гормональна регуляція сперматогенезу у риб.**

Функціональна активність гонад у хребетних багато в чому визначається гормональною регуляцією з боку гіпоталамо-гіпофізарної системи. Ініціація сперматогенезу обумовлена секрецією лютеїнізуючого гормону (ЛГ) і фоллікулстимулюючого гормону (ФСГ), які виробляються в передній долі гіпофіза. В каналцях мішенями ФСГ є клітини Сертолі, а в стромі - макрофаги. Дія ЛГ на сперматогенез опосередковано клітинами Лейдіга: під дією ЛГ в цих клітинах активується синтез чоловічого статевого гормону тестостерону, наявність якого є неодмінною умовою сперматогенезу. В обох випадках відбувається вироблення паракринних (тобто діючих поблизу від місця секреції) факторів, що підтримують активність клітин Лейдіга. ФСГ стимулює також акумуляцію тестостерону в клітинах Сертолі, створюючи передумову нормального сперматогенезу. Диференціація клітин Сертолі по часу збігається з експресією гена *Tsx*, що дає підставу припускати участь цього гена в здійсненні специфічної функції клітин Сертолі - забезпеченні сперматогенного циклу у тварин, які досягли статевої зрілості. Для підтримки цієї функції необхідні і білки, які продукують клітинами Лейдіга. Показано, що ці білки (*Gas 6*, *S*) служать лігандами, які сприймаються специфічними тірозинкіназними рецепторами клітин Сертолі.

Надходять ззовні сигнали ініціюють активність генетичних програм сперматогенезу. Методом іммуноблотинга було показано, що в період сперматогенезу в результаті експресії генів в статевих клітинах з'являється цілий ряд специфічних для цього періоду антигенів. Глобальна транскрипція припиняється за кілька днів до завершення сперміогенеза. У період сперміогенеза активується трансляція раніше синтезованих і-РНК. Зокрема, активується трансляція транскриптов протаміну. Завдяки динамічній модифікації хроматину і точної координації процесів транскрипції і процесингу м-РНК досягається експресія білків, специфічних для різних етапів сперміогенеза.

Вирішальну роль в активації генів, відповідальних за сперматогенез і експресуються в гаплоїдному геномі, грає цАМФ-залежний транскрипційний фактор CREM. Виявилось, що необхідним елементом для експресії генів в період сперматогенеза є активація аденілатциклазної системи чоловічих статевих клітин. Було показано, що гонадотропні гормони гіпофізу,

взаємодіючи з рецепторами мембран, активують G-білок і пов'язану з ним аденилатциклазу. Це вкриті-криті індукє накопичення ц-АМФ в клітинах Сертолі, що сприймають сигнал ФСГ, і в клітинах Лейдіга, що взаємодіють з ЛГ. Підвищення рівня цАМФ викликає дисоціацію неактивного комплексу протеїнкінази-А на дві субодиниці - регуляторну та каталітичну. Після дисоціації каталітична субодиниця фосфорилує ядерні транскрипційні фактори класу bZIP, які зв'язуються зі специфічною нуклеотидною послідовністю TGACGTCA в промоторах генів-мішеней. Цей локус називають CRE (від cAMP responsive element). Відповідно транскрипційні фактори, що зв'язуються з CRE, називаються CREB (CRE binding protein) і CREM (CRE modulator). Виявилося, що ці фактори відіграють важливу роль в сперматогенезі. У мишей статеве дозрівання супроводжується появою великої кількості фактора CREM. Ген *crem* експресується в сперматоцитах, починаючи зі стадії пахітени. Синтез ж відповідного білка відбувається тільки на стадії ранньої сперматиди. У сперматозоїдів білок CREM відсутній. Спостереження показали, що такі миші не мають видимих відхилень від норми за винятком зміни сім'яників, маса яких на 20-25% менше маси сім'яників. Гомозиготні самці *crem* на відміну від самок були стерильними: в спермі сперматозоїди були відсутні. При мікроскопічному дослідженні сім'яних каналців виявилося, що сперматогенез у тварин, позбавлених гена *crem*, не йшов далі стадії ранньої сперматиди. Сперміогенез був повністю пригнічений, хоча клітини Сертолі мали нормальний вигляд [49].

Наприклад, у окремих тварин під час сперміогенеза експресується специфічний для чоловічих статевих клітин ген *don juan*. Початок синтезу білка Don Juan доводиться на стадію подовженою сперматиди і триває протягом усього сперміогенеза. Цей білок молекулярною масою 29 кДа характеризується високим вмістом лізину. Як вважають, білок Don Juan бере участь в диференціації мітохондрій і забезпечує морфогенез джгутіка спермія.

Важливий момент в диференціації сперматид - експресія специфічних для сперматозоїдів трансмембранних білків, які забезпечують адгезію чоловічий гамети і ооцита. У ссавців цю функцію виконують  $\beta$ -1,4-галактози-трансфераза, зонадгезин і фертілін. Останній належить сімейству білків ADAM (a disintegrin and metalloprotease), одна з функцій яких полягає в процесинге рецепторів плазматичної мембрани [50].

**Сперматогенез** стимулює лютропін аденогіпофіза. Під впливом лютропіна інтерстиціальні клітини Лейдіга секретують чоловічий статевий гормон тестостерон. Гормон дифундує через базальну мембрану в сім'яні каналці, зв'язується зі специфічним білком, який секретується клітинами Сертолі, і, таким чином, накопичується в сперматогенному епітелії, стимулюючи сперматогенез. Концентрація тестостерону у внутрішньому середовищі сім'яних каналців в 100 разів вище, ніж в плазмі крові. Тестостерон, що утворюється в клітинах Лейдіга, надходить в клітини Сертолі і в них перетворюється в більш активний гормон -

дигідротестостерон, який транспортується в рідину каналців, і в присутності якого відбувається поділ сперматогоній.

**Тестостерон** стимулює формування метаботропних рецепторів фоллітропіна в клітинах Сертолі. **Фоллітропін** через ці рецептори активує клітини Сертолі, завдяки трофічній і бар'єрній функції яких здійснюються процеси мітотичних і мейотичних поділів, а також сперматогенез чоловічих статевих клітин. Гормон росту аденогіпофізу через метаботропічні рецептори мембрани клітин Сертолі стимулює їх метаболічну активність, а щодо сперматогоній - активує початок їх мітотичного поділу. Під впливом фоллітропіна в клітинах Сертолі тестостерон ароматизується в естрадіол-17 (який підтримує нормальний перебіг сперматогенезу чоловічих статевих клітин). Фоллітропін і тестостерон є синергістами стимуляції в клітинах Лейдіга синтезу білка, що транспортує естрогени і тестостерон від клітин Лейдіга в рідину, що заповнює насінневі канатики, в яких ці гормони активують сперматогенез.

**Лютропін** контролює метаболічну активність клітин Лейдіга, зв'язуючись, з мембранними рецепторами системи G-білків, які активують ензими аденілатциклазу і фосфоліпази-С. Вторинним посередником дії лютропіна на клітини Лейдіга є ц-АМФ. При цьому в клітинах Лейдіга в перші хвилини дії гормону виникає швидкий стероїдогенний ефект. Ефект проявляється в різкому збільшенні вмісту ц-АМФ і зростанні продукції тестостерону за рахунок активації переміщення холестерину з цитозолу клітин на внутрішню мембрану мітохондрій. лютропін надає метаботропне (трофічний) довготривалий ефект на структуру і функцію клітини Лейдіга. Тестостерон, який синтезується **в клітинах Лейдіга**, під впливом лютропіну дифундує через базальну мембрану в насінні канатики, де його нормальна концентрація необхідна для процесу сперматогенезу. Гормон аденогіпофізу пролактин і фактор росту інгібін, секретуються в клітинах Сертолі як модуляторів, підвищують стимулюючу дію лютропіну на функцію клітин Лейдіга.

**У клітинах Сертолі** секретуються так звані чинники росту інгібін і активін, які гальмують за механізмом негативного зворотного зв'язку секрецію гонадотропнів в аденогіпофізі, а отже, сперматогенез [2, 63].

### Практичний блок

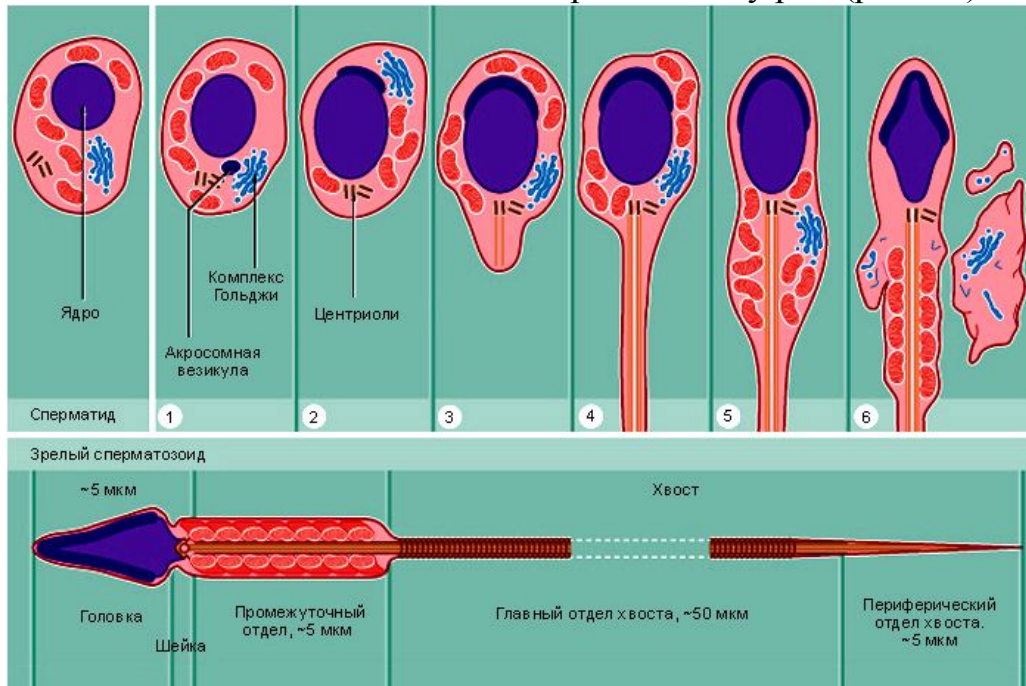
#### **Практичне заняття 3. Тема: «Сперматогенез риб»**

##### **План**

1. Сперматогенез риб.
2. Будова чоловічих статевих гамет риб.
3. Будова статевого апарату риб.
4. Стадії зрілості сім'яників риб.
5. Методики дослідження якості сперми риб.

**Мета:** надати теоретичні знання із сперматогенезу риб та практичні навички його дослідження.

**Завдання:** 1. Вивчити етапи сперматогенезу риби (рис. 26).



**Рис. 26. Формування та будова сперматозоїду риби [3]**

2. Проаналізувати гістологічну будову чоловічих статевих гамет риби.
3. Вивчити анатомічну будову статевих органів риби.
4. Дослідити стадії зрілості сім'яників риби та визначити на оглядовому матеріалі.
5. Оволодіти методиками дослідження якості сперми риби.

**Обладнання та матеріали:** Препараційний лоток, препаратна голка, скальпель, ножиці, пінцет, муляжі риби різних класів, плакати, таблиці, стенди, мікроскоп світловий учнівський та з термостоліком.

**Результати практичного дослідження:** Специфіка будови сім'яників риби, їх сперматозоїдів

### Хід роботи

1. За допомогою теоретичного блоку студенти вивчають та замальовують у робочий зошит схему сперматогенезу.
2. Студенти замальовують будову сперматид та зрілого сперматозоїда (рис. 26).
3. За рисунком вивчають особливості будови статевих органів самців риби різних таксонометричних груп (рис. 27).

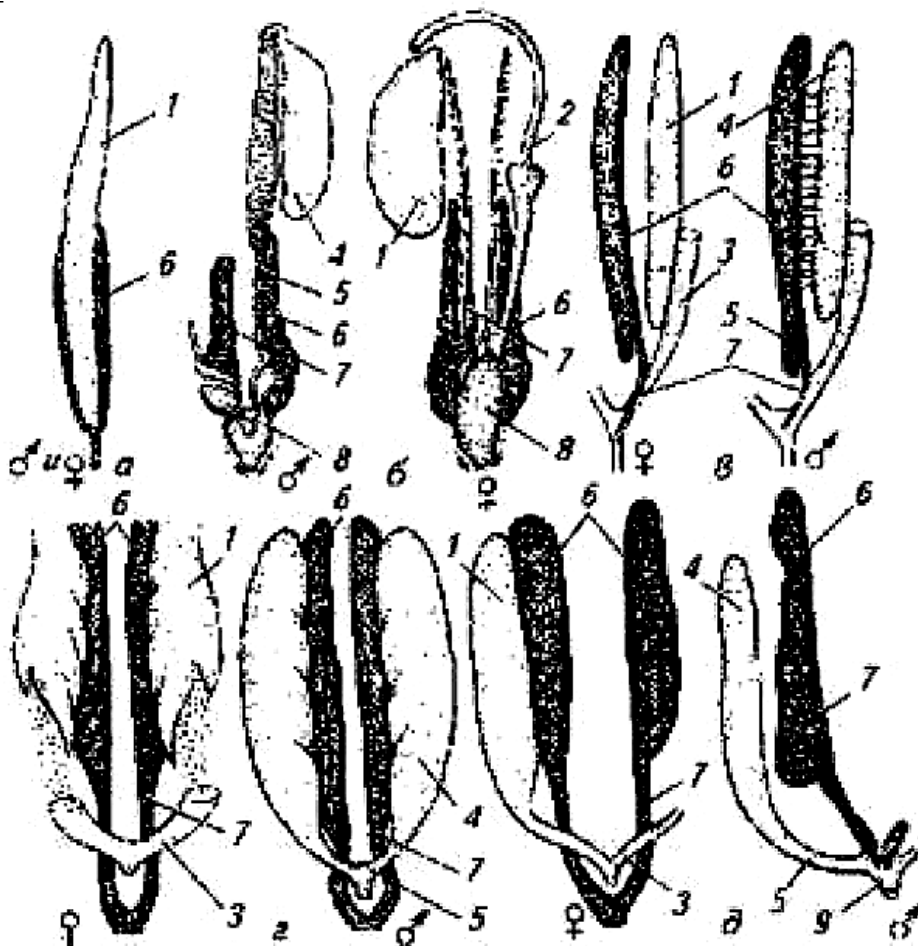


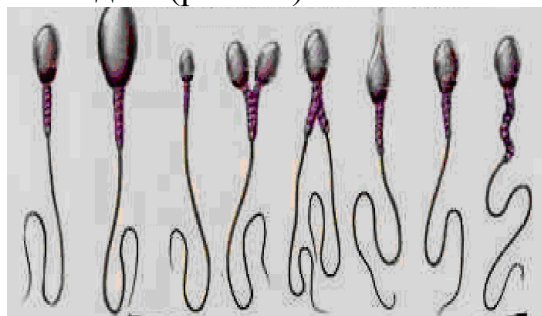
Рис.27. Будова статевої системи риб [33]:

*А-мінога; б- акула; в- осетр; г- лосось; д- короп; 1- яєчник; 2- яйцепровід; 3- вторинний яйцепровід; 4- сім'япровід; 5- сім'япровід; 6- нирка; 7- сечоточник; 8- клоака; 9- сечостатевої синус*

### Методики дослідження сперми риб [46].

#### Якість сперми оцінюють:

1. За її об'ємом та концентрацією (кількості сперматозоїдів в 1 мм рідини), яке встановлюють в рахунковій камері Горяєва під мікроскопом.
2. За її активністю (тривалості поступальних рухів сперматозоїдов у воді); спостереження краще проводити в камері Горяєва під мікроскопом. 30
3. За її запліднюючою здатністю (визначають за відсотком запліднення ікри)
4. За зовнішнім виглядом (рис. 28).



Норма

Патологія

Рис. 28. Форми сперматозоїдів

**Об'єм еякулята**, що одноразово продукується самцями риб та концентрація сперматозоїдів в  $1 \text{ мм}^3$  сперми (за Р. В. Козаковим та А. Н. Образцовим) значно розрізняється у різних риб. У більшості риб концентрація спермій в еякуляті досить висока — більше, ніж у тварин з внутрішнім заплідненням. За зовнішньою ознакою сперма осетрових риб має консистенцію молока, сперма костистих риб - лососевих, сигових, коропових - частіше схожа на вершки. Об'єм еякулята **вимірюють за допомогою мірного посуду з точністю до  $0,1 \text{ см}^3$** .

**Концентрацію спермій** в одиниці об'єму еякулята визначають **двома способами**:

- окомірним підрахунком в камері Горяєва (рис. 29),
- фотоелектрокалориметричним методом, який зручний при обробці великої кількості проб.

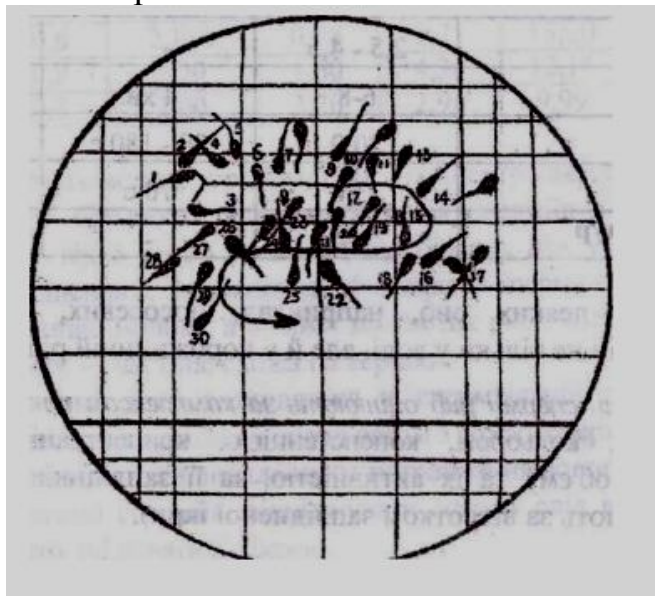


Рис. 29. Схема прорахунку спермій у полі зору мікроскопа

**Оцінка за рухомістю.** Спермії нерухомі доки знаходяться в спермійальній рідині. У воді (після її доливання в посуд з ікрою, перемішаною із спермою), сперматозоїди відразу ж активуються і починають енергійно, але недовго рухатись. **Тривалість періоду активного руху спермій у воді є показником їх активності.** У **періоді активності спермій виділяють дві стадії**:

- енергійного поступального руху,
- коливального руху (поступово затухаючого).

Спермії різних видів риб при потраплянні у воду зберігають активність протягом різного часу - від декількох секунд до декількох годин, як в осетрових. У деяких риб, наприклад, лососевих, спермії стають активними не тільки у воді, але й у порожнинній рідині.

**Оцінку ступеня рухливості сперматозоїдів** здійснюють за результатами мікроскопічних досліджень. Спостерігаючи в мікроскоп, препарувальною голкою сполучають краплину сперми з водою. Потрапивши

у воду, сперматозоїди набувають рухливості і швидко поширюються в краплині води. Чим менша їх активність, тим гірша їх якість.

**Візуальну оцінку за кольором і консистенцією** проводять безпосередньо під час відціджування сперми. При візуальній оцінці сперми виділяють три групи:

- сперма доброї якості має консистенцію рідкої сметани і злегка жовтуватого відтінку (в осетрових) чи чисто білого кольору;
- сперма середньої якості має консистенцію густого молока і білий колір;
- сперма незадовільної якості - рідка, має вид розбавленого молока з блакитним відтінком.

**За зовнішнім виглядом сперму риб поділяють на:**

- а) добра сперма - консистенція рідкої сметани і злегка жовтуватий відтінок (у осетрових) або чисто білий колір;
- б) середня за якістю сперма - консистенція вершків і білий колір;
- в) погана сперма - рідка, що має вигляд розведеного молока блакитнуватого відтінку.

**Орієнтовно якість сперми визначають за п'ятибальною шкалою**

**Г.М.Персова:**

**5 балів** - сперма відмінної якості (усі сперматозоїди рухомі і більшість з них рухається поступально);

**4 бали** - сперма доброї якості (поступальний рух сперматозоїдів яскраво виражений, але в полі зору зустрічаються сперматозоїди (10 - 15%) з зигзагоподібними і коливальними рухами);

**3 бали** - сперма задовільної якості (зигзагоподібний і коливальний рух відмічається у 50 - 60% сперматозоїдів, які переважають їх кількість із поступальним рухом (30-40%), є нерухомі сперматозоїди);

**2 бали** - поступальний рух мають поодинокі сперматозоїди, коливальний і зрідка зигзагоподібний рух - у 75%;

**1 бал** - усі сперматозоїди нерухомі.

Для штучного запліднення ікри використовують сперму, що оцінюється 5 і 4 балами, в окремих випадках - 3 балами. Решта варіантів для практики рибництва непридатна.

**СРС 3.** Самостійно провести визначення якості сперми нативного зразку. Результати записати в робочий зошит.

### **Контрольні питання**

1. Поняття сперматогенезу.
2. Особливості стадій сперматогенезу.
3. Анатомічні особливості сім'яників на різних стадіях сперматогенезу.
4. Як проводять аналіз сперми риб.



## РОЗДІЛ 2. ОСНОВИ ЕМБРІОЛОГІЇ РИБ

### Теоретичний блок

#### Лекція № 4. Тема: Запліднення, дроблення, утворення бластули, гастрюляція

(4 год.)

#### План

1. Поняття, види, умови та процес запліднення риб
2. Дроблення зародку риб.
3. Особливості дроблення у ембріогенезі рибоподібних, хрящових і кісткових риб
4. Етапи ембріонального розвитку риб різних таксонів.

#### 1. Поняття, види, умови та процес запліднення риб

В онтогенезі риб неодноразово змінюються їхні біологічні особливості та взаємини з середовищем. Деякі перетворення відбуваються дуже швидко (іноді за кілька годин) і при цьому всі системи органів змінюються майже одночасно. Між такими стрибкоподібними перетвореннями ріст і інші зміни риб відбуваються майже непомітно.

У риб виділяють 7 періодів онтогенезу :

**ембріональний** - від моменту запліднення до викльову, розвиток йде всередині ікринки;

**предличинковий** - з моменту викльову до переходу на змішане харчування;

**личинковий** - з початку змішаного харчування до повного переходу на зовнішнє харчування;

**мальковий** - до моменту, коли молодь набуває всі морфологічні характеристики дорослих особин;

**ювенальний** - до початку функціонування статевих залоз;

**зрілість** - відрізок часу, коли організм активно продукує статеві клітини;

**старість** - згасання статевої функції [38].

Загальноприйнятим є також поділ розвитку риб на ембріональний період розвитку і постембріональний період.

Деякі дослідники виділяють ще ранній постембріогенез, що є частиною поняття постембріогенез. Під раннім постембріогенезом вони розуміють період розвитку риб від початку активного харчування (личинка) до формування особин з характерними ознаками, властивими для виду (малька).

**Запліднення** (сингамія) — процес злиття чоловічої та жіночої статевих клітин (гамет) організмів, що лежить в основі статевого розмноження. Внаслідок запліднення утворюється зигота, яка дає початок новому організмові.

**Біологічне значення запліднення** полягає у тому, що внаслідок злиття клітин з різною спадковістю при статевому розмноженні утворюється більш життєздатне потомство, ніж при нестатевому розмноженні.

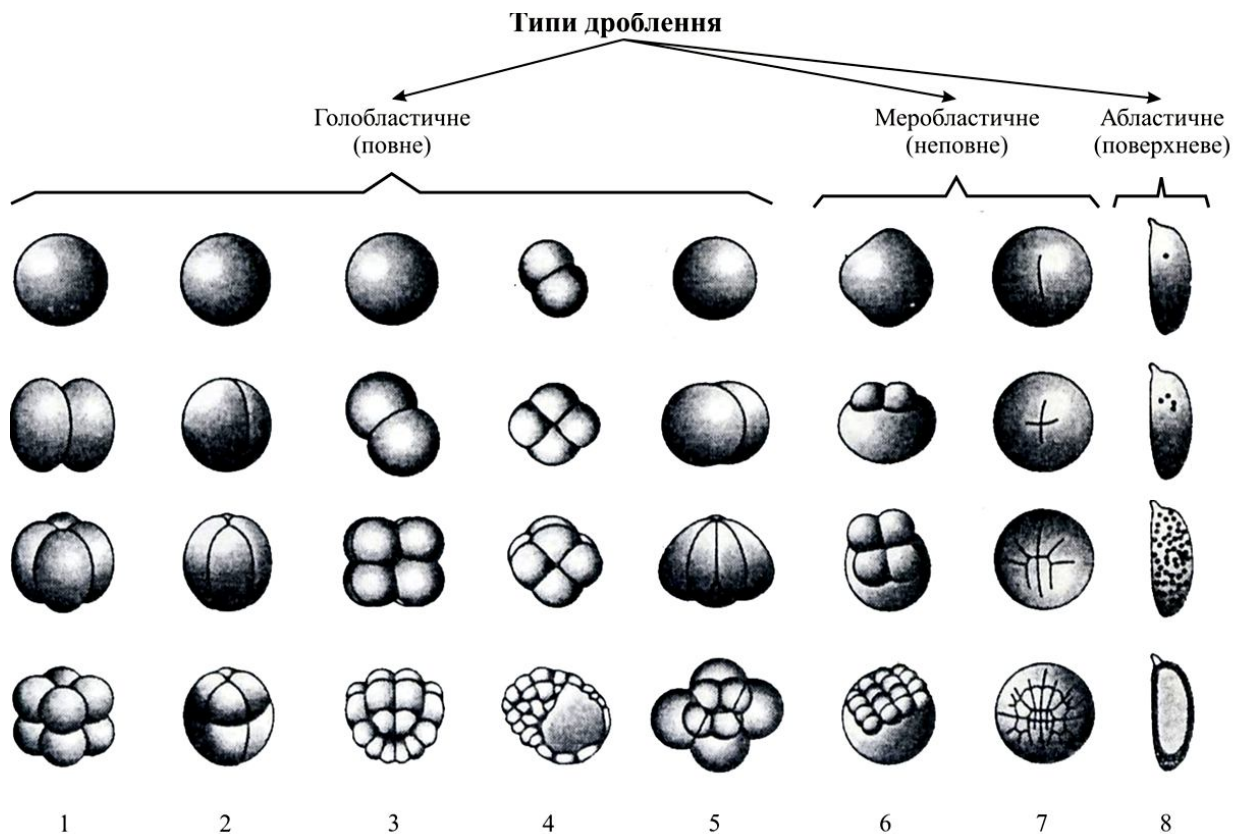
Розрізняють **зовнішнє запліднення**, при якому злиття гамет відбувається поза тілом самки, і **внутрішнє запліднення**, при якому гамети зливаються у тілі самки.

Зовнішнє запліднення спостерігається у багатьох безхребетних, риб, безхвостих земноводних, які відкладають статеві продукти у навколишнє середовище. Запліднення у цих тварин, а також розвиток зиготи залежить від умов середовища. У тварин із внутрішнім заплідненням (переважно наземних тварин) є спеціальні додаткові статеві органи для переносу сперми з тіла самців у тіло самок. Цей процес потребує узгодження дій самця і самки, і тому у тварин виробилися складні форми поведінки (статеві інстинкти), які забезпечують цю узгодженість.

**Запліднення відбувається** в результаті активного руху сперматозоїда до яйцеклітини, завдяки речовинам, що виділяються гаметами. При злитті чоловічої та жіночої статевих клітин, що мають одинарний набір хромосом, відновлюється диплоїдний набір хромосом, характерний для соматичних клітин організму [36].

**Утворення зиготи** - початок ембріонального розвитку. Воно починається з взаємодії спермія і яйцеклітини в період **запліднення** і завершується утворенням однієї нової клітини -**зиготи**.

Потім настає етап **дроблення** - це особливий вид мітотичного поділу, яке зазвичай слід одне за іншим, внаслідок чого дочірні клітини не можуть дорости до розміру материнської. У міру дроблення кількість клітин збільшується, а розмір їх зменшується. Тому зародок до відомого періоду майже не збільшується. Клітини, що утворюються в результаті дроблення, називають **бластомерами**. Завдяки дробленню одноклітинний організм перетворюється на якісно новий - багатоклітинний. Тип дроблення тісно пов'язаний з кількістю жовтка і з характером його розміщення в цитоплазмі яйцеклітини і зиготи ( рис. 30, додат. 3).



1 - повне рівномірне дроблення (глошкірі, бесчерепні); 2 - повне нерівномірне дроблення (амфібії, осетрові риби);  
 3 - повне білатеральне дроблення (асцидії); 4 - повне нерівномірне асинхронне дроблення (плацентарні ссавці);  
 5 - повне спіральне дроблення (більшість молюсків та червів); 6, 7 - неповне дискоїдальне дроблення  
 (6 - костисті риби, 7 - репилії, птахи); 8 - поверхнєве дроблення (комахи)

**Рис. 30. Класифікація типів дроблення**

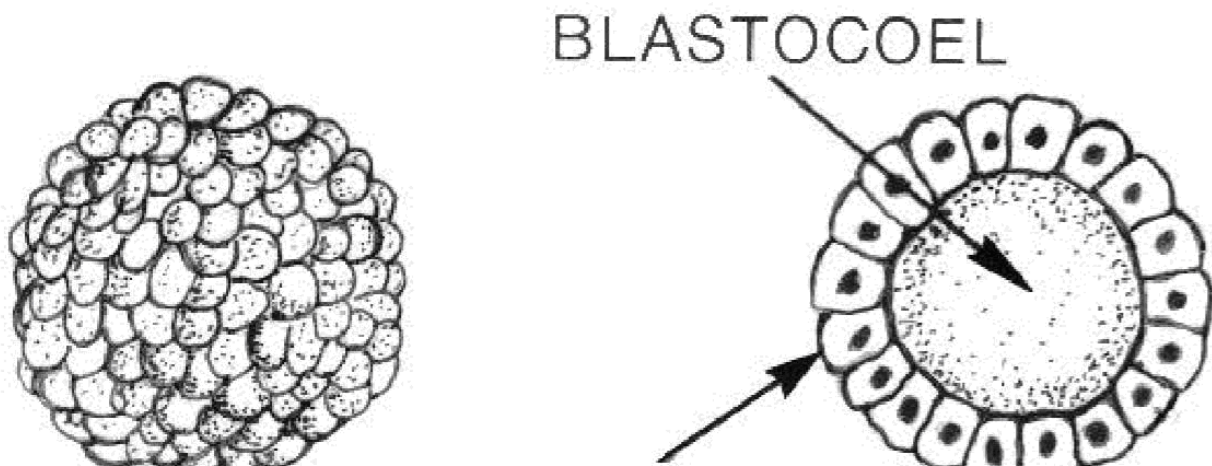
**У хордових зустрічаються типи дроблення [40]:**

- 1) повне і рівномірне;
- 2) повне, але нерівномірне і
- 3) дискоїдальне, або часткове.

В результаті дроблення виходить або морула, або бластула.

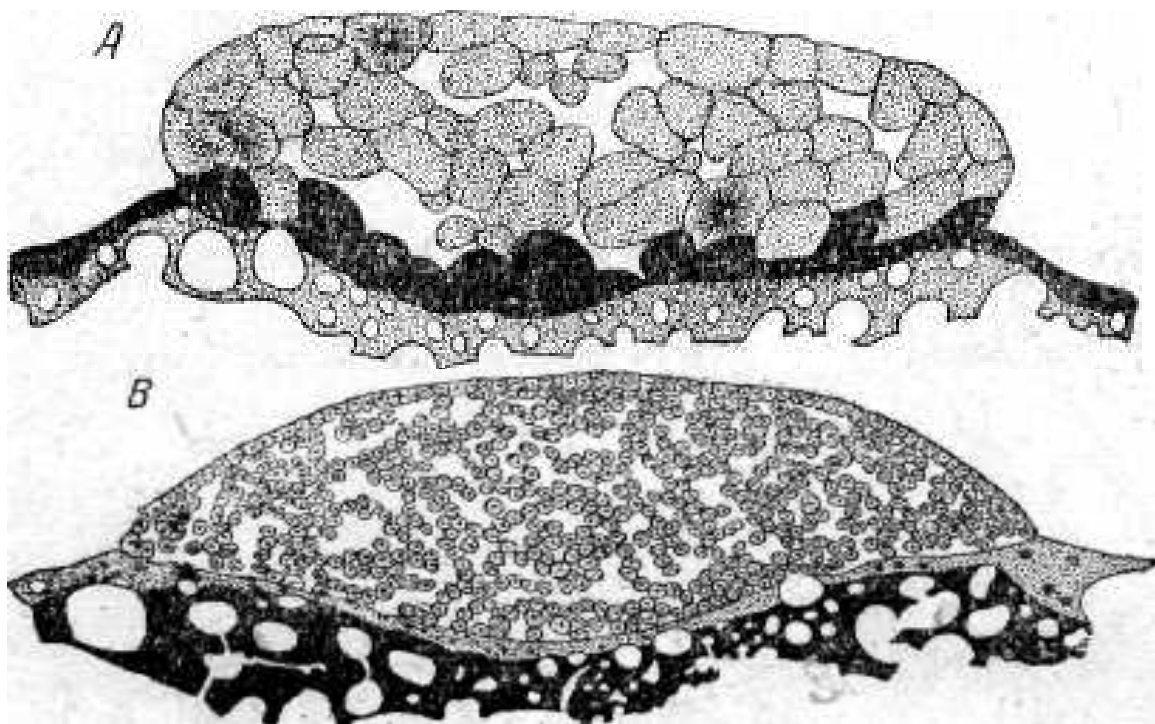
**Морула** має вигляд кулі, що складається з щільно прилеглих один до одного клітин. Вона утворюється в тому випадку, якщо при дробленні клітини не розходяться один від одного.

**Бластула** має вигляд бульбашки. Вона виникає тоді, коли в результаті дроблення клітини округлюються, і тому в центрі зародка з'являється невелика порожнина - бластоцель (рис. 31).



**Рис. 31. Морула і бластула багатоклітинних тварин:**  
*морула –ліворуч, бластула - праворуч*

Утворення тієї чи іншої форми у різних тварин, на думку П. П. Іванова, залежить від неоднакових властивостей цитоплазми бластомерів. Будова бластули обумовлюється типом дроблення (рис. 32) [7, 55].



**Рис. 32. Розрізи через бластули форелі:** *А — бластомірну (ранню); В — епітеліальну (пізню) (Іванов, 1945)*

**Розрізняють такі види бластули:**

- целобластула,
- амфібластула,
- стеріобластула,
- дискобластула і
- перібластула.

**Целобластула** розвивається при повному і рівномірному дробленні. Вона має великий бластоцель і рівномірно стовщену одношарову стінку, наприклад у ланцетника.

**Амфібластула** виникає при повному, але нерівномірному дробленні і складається з декількох рядів клітин, в апікальному краї тонше, ніж на вегетативному. Бластоцель зміщена до апікального полюсу, наприклад у земноводних.

**Дискобластула** утворюється при дискоїдальне дробленні. Порожнина дроблення у формі вузької щілини знаходиться між зародковим диском і жовтком. Дискобластулу мають костисті риби, плазуни і птиці.

**Стеріобластула і перібластула** фактично порожнини не мають. Вони характерні для деяких членистоногих і комах.

## 2. Дроблення зародку риб

Запліднення у кісткових риб зовнішнє, у воді. Відкладається велика кількість ікринок під час нересту, оскільки переважна більшість їх гине у зовнішньому середовищі. У хрящових риб запліднення внутрішнє (плавці видозмінені у копулятивний орган), переважна більшість видів розмножується шляхом відкладання невеликої кількості великих яєць у рогових капсулах, часто шляхом яйцеживородіння. Живородіння, характерне для деяких кісткових і хрящових риб зумовлене розвитком ікринок у розширеннях яйцеводів. Стінки яйцеводів можуть бути багатими на кровоносні судини і формувати щось на зразок “плаценти” (у скатів роду *Raja*). Яйцеклітини полі- та телолецитальні. Дроблення неповне, дискоїдальне. Ділиться лише невелика частина апікального полюсу яйцеклітини, формуючи дискобластулу. Бластодерма зверху потовщена і називається *бластодиском* (або *зародковим диском*). Він одношаровий, а згодом стає багатшаровим. Дно бластули утворене клітинами жовтка і називається *перібластом* [5].

## 3. Особливості дроблення у ембріогенезі рибоподібних, хрящових і кісткових риб.

Виходячи з особливостей ембріонального розвитку, все хордові поділяються на дві групи: анамнії і амніоти. **Анамнії** - це тварини, у яких в процесі ембріонального розвитку не утворюються такі зародкові оболонки, як амніон, або водяна оболонка, і аллантаїс. До анамнії відносять хордових, первинноводних, а також нижчих хордових, тісно пов'язаних з водним середовищем в період розмноження і ембріонального розвитку зародків - баланглосів, риб і земноводних. У зв'язку з ембріональним розвитком цих хордових у водному середовищі, у них відсутня водна оболонка і аллантаїс, так як функції дихання, виділення і харчування зародка забезпечує навколишнє його водне середовище. Відмінності ембріогенезу тварин цих двох груп подані у рис. 2 додатку 4 [11].

Хордових, що відносяться до анамнії за характером ембріонального розвитку можна поділити на три групи:

- 1) ланцетник, яйцеклітини якого містить мало жовтка;
- 2) деякі круглороті, риби (хрящові ганоїди) і земноводні, яйцеклітини яких містять середню кількість жовтка;
- 3) костисті риби, яйцеклітини містять багато жовтка.

### 3.1. Ембріогенез хордових (на прикладі ланцетника)

Після запліднення в яйцеклітині ланцетника починається перерозподіл жовтка, який концентрується в основному на одному боці яйцеклітини, відповідної вегетативному полюсу. Анімальний полюс яйцеклітини визначається по розташованому над ним другого полярного тільця. Дроблення яйцеклітини повне, рівномірне (рис. 33).

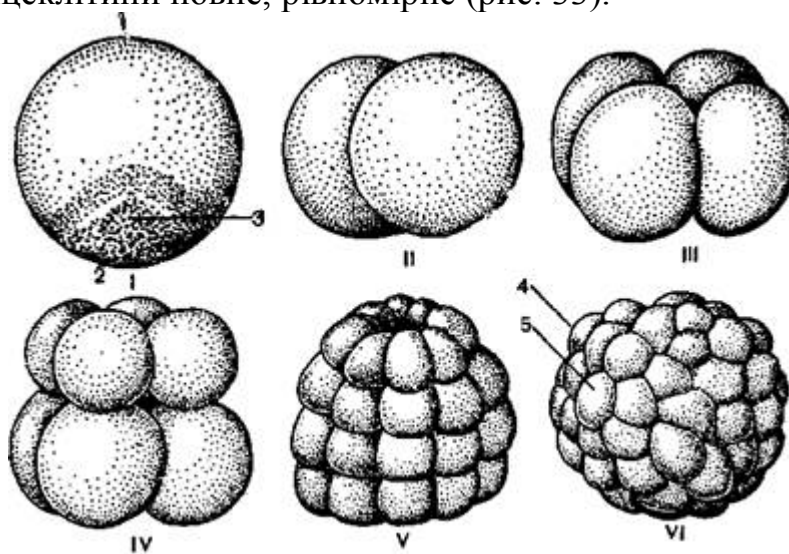
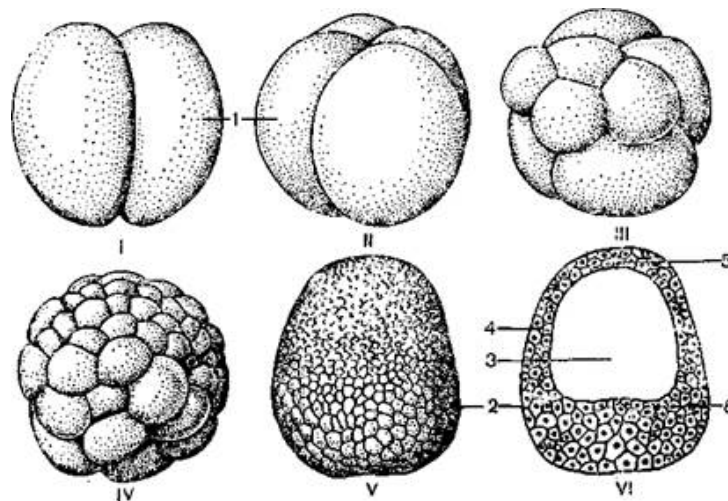


Рис. 33. Послідовність (I-VI) дроблення яйцеклітини ланцетника:  
1 - Анімальний полюс; 2 - вегетативний полюс; 3 - скупчення жовтка;  
4 - целобластула; 5 - клітини бластодерми [23]

Перші два дроблення йдуть меридіонально, третє - екваторіально. Подальше дроблення йде поперемінно то в одному, то в іншому напрямку, і кількість клітин збільшується в геометричній прогресії. Після утворення одношарового зародка - бластули стає помітним, що клітини анімального полюса більш дрібні, ніж клітини вегетативного полюса. У кулястої целобластули ланцетника розрізняють сплющену частину вегетативного полюса, звану дном бластули, а протилежну частину, відповідну анімальному полюсу, називають дахом бластули. Клітини, що утворюють дах бластули, будуть диференціюватися в клітини зовнішнього зародкового листка, або ектодерми, а клітини дна бластули - в ентодерму [32].

### 3.2. Ембріогенез міног і хрящових ганоїдів

Цим групам тварин властиві спільні риси дроблення, гастрюляції і нейруляції. Дроблення яйцеклітини повне, нерівномірне (рис. 34).



**Рис. 34. Послідовність (I-VI) дроблення яйцеклітини міноги:**  
 1 - бластомери; 2 - амфибластула; 3 - бластоцель; 4 - бластодерма; 5 - дах бластули; 6 - дно бластули [34].

Дві перші борозни дроблення йдуть меридіально, починаються з анімального полюса, а третя борозна проходить поблизу, але екваторіально. Бластомери анімального полюса дрібніше бластомерів вегетативного полюса. Дроблення анімальних і вегетативних бластомерів до сьомого дроблення проходить майже синхронно, потім обидві половини зародка починають дробитися асинхронно. Крім зазначених борозен дроблення, з'являються тангенціальні борозни, тому стінка утворюється бластули складається з декількох рядів клітин.

В результаті нерівномірного дроблення бластомери вегетативного полюса, що містять багато жовтка, утворюють стінку бластули - бластодерму. Бластоцель розташовується ближче до анімального полюсу. Новоутворена бластула називається амфибластула.

У амфибластули розрізняють дах, відповідну анімальному полюсу, складається з 1-3 рядів клітин, дно, відповідне вегетативному полюсу, налічує 11 - 13 рядів клітин, і екваторіальну зону, яка містить 3 - 5 рядів клітин.

### **3.3. Ембріогенез хрящових і костистих риб.**

Дроблення яйцеклітини часткове, нерівномірне, або дискоїдальне. Процес дроблення охоплює лише незначну частину анімального полюса і веде до утворення дискобластула. Бластодерма дискобластула у цих тварин називається бластодіска або зародковим диском, а дно бластули утворено поверхневим шаром недробящого жовтка - перібластом. Клітини бластодіска, розмножуючись, утворюють багат шаровий бластодиск, який з круглого стає овальним, і верхній шар його клітин набуває еліпсоподібну форму (рис. 36) [31].

Утворення двошарового зародка відбувається шляхом інвагінації. Гастрюляція починається з переміщення клітин до заднього краю бластодіска, який потовщується і починає підвертатися через власний край, утворюючи ентодерму і ектодерму. Край бластодіска, через який

здійснюється підвертання клітинного матеріалу, або інвагінація, називають **крайовою зарубкою**. Остання і є бластопором (рис. 35).

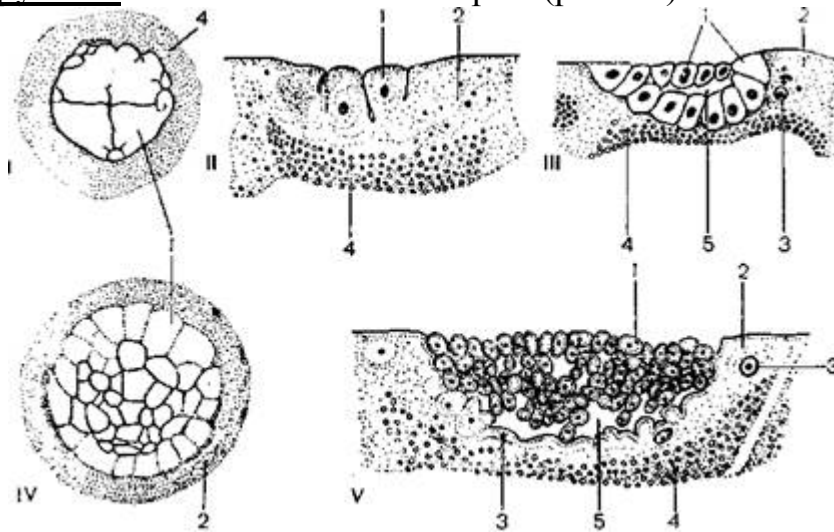


Рис. 35. Послідовність (I-V) дроблення зародка ската:  
 1 - бластомери; 2 - перібласт; 3 - мероцити; 4 - жовток; 5 -  
 бластоцель

#### 4. Етапи ембріонального розвитку риб різних таксонів

Основою раціонального проведення будь-яких робіт рибоводами є правильне розуміння біологічних особливостей об'єктів розведення в різні моменти їх життя. Це відноситься до всіх без виключення ланок біотехнічного процесу: стимуляції дозрівання плідників, отриманню статевих продуктів, заплідненню ікри і її інкубації, витримуванні вільних ембріонів, вирощуванню життєстійкої молоді і т.п. Потрібні глибокі знання закономірностей розвитку об'єктів рибництва, які можуть бути досягнуті лише на правильній методологічній основі.

Основоположником теорії етапності розвитку риб є В.В. Васнецов (1946, 1953). Він показав, що весь розвиток організму риби представляє послідовний ряд етапів, кожний з яких відрізняється особливостями будови, фізіології і екології риби [46].

*Етап* – це проміжок часу в розвитку риби, протягом якого відбуваються повільні поступові зміни кількісних показників, але не трапляється принципових перетворень в будові, фізіології, а ні в поведінці риби, що змінюють її відношення до середовища. На кожному етапі будова і спосіб життя знаходяться в нерозривній єдності. Особливу увагу надавав В.В. Васнецов переходу від етапу до етапу, вказував на стрибкоподібність цих переходів, а те, що відбувається протягом етапу, він називав інтервалом, протягом якого йдуть повільні, поступові, майже непомітні зміни. Пізніше С.Т. Крижанівський показав, що в кожний момент розвитку відбуваються і кількісні і якісні зміни, і тим самим всі передумови для переходу на новий етап розвитку створюються на попередньому етапі розвитку.

Тривалість етапів неоднакова – від декількох днів до трьох і більше років, залежно від умов середовища, в яких знаходиться організм ( $t^\circ$ , газовий режим, хімічні показники, наявність їжі і інші чинники).



Етапи об'єднуються в періоди. Увесь розвиток риби поділяється на ряд основних періодів: ембріональний; постембріональний; період нестатевозрілого організму; статевої зрілості і старості.

Ембріональний період багатьох, видів риб має деякі загальні риси.

**1-й етап ембріонального періоду** – запліднення. Уже з моменту проникнення сперматозоїда в яйцеклітину починається розвиток. На цьому етапі відбувається набухання ікринки. А у коропових, осетрових з'являється клейкість. Оболонка ікринки стає міцною.

**2-й етап** – дроблення. Починається з моменту появи першої борозни дроблення. Спочатку з'являються два бластомера, потім чотири і так далі. В кінці цього етапу утворюється багатоклітинна бластула.

**3-й етап** – гастрюляція, або процес обростання, в результаті якого клітини анімального полюса починають розростатися і заходять на вегетативний. На цьому етапі утворюється двошаровий зародок. Утворюється нейрула, закладається нервова трубка (з 13 по 18 стадію).

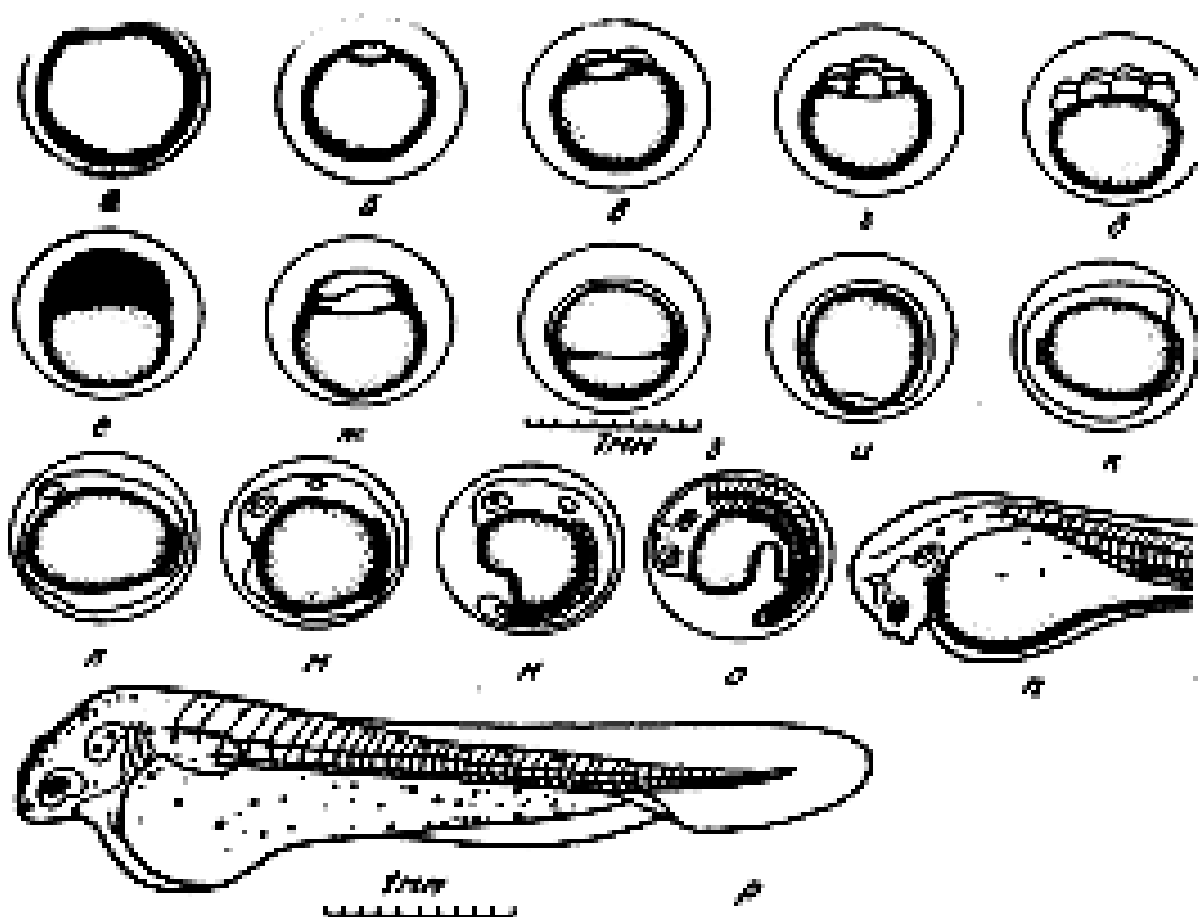
**4-й етап** – органогенез. Відбувається зміна форми тіла, відособлення хвостового відділу, формування відділів головного мозку. У осетрових, наприклад, цей етап відбувається «від кінця гастрюляції до початку пульсації серця» (з 19 по 28 стадію).

**5-й етап** – поява функціонуючого серця і кровообігу. З'являється рух. У осетрових риб відбувається «від початку пульсації серця до вилуплення». На цьому етапі починається виділення ферменту залозою вилуплення, який розчиняє оболонку і закінчується ембріональний період виходом ембріона назовні.

В.В. Васнецов визначив такі етапи розвитку ембріонів риб.

**Етап** - це проміжок часу в розвитку риби, протягом якого відбуваються повільні, поступові зміни кількісних показників, але не відбуваються принципових перетворень ні в будові, ні в фізіології, ні в поведінці риби, що змінюють її ставлення до середовища. **Тривалість етапів** не однакова - від декількох днів до 3-х і більше років, в залежності від умов середовища, в яких знаходиться риба. Перехід одного етапу в іншу відбувається стрибкоподібно.

**Групи етапів**, об'єднані загальним фактором пристосування організму риби, складають періоди розвитку її життя. Етапи в свою чергу складаються з окремих стадій - довільно вибраних моментів у розвитку, що мають свої якісні особливості (наприклад, стадія утворення 2-х або 4-х бластомерів) (рис. 36).



**Рис. 36. Етапи ембріонального розвитку коропа**

*а* - незапліднена ікра;  
*б* - набрякла ікра з утвореним зародковим диском (бластодиском); *в* - стадія 2-х бластомерів; *г* - стадія 4-х бластомерів;  
*д* - стадія 8-и бластомерів;  
*е* - стадія великої морули;  
*е* - стадія бластули; *ж* - бластодерма охоплює половину жовтка,  
*і* - стадія замикання жовткової пробки і появи зародкового валика;  
*к* - стадія утворення перших сомітів в тулубі;  
*л* - стадія утворення очних бульбашок;  
*м* - стадія формування слухових плакод;

*н* - стадія формування кристалика; жовтковий мішок набуває грушоподібної форми; *о* - стадія початку пігментації очей;  
*п* - стадія появи в крові формених елементів; *р* - передличинка

Ембріональний період розвитку коропа складається з семи етапів.

**Перший етап** - утворення перівіталінового простору і бластодіска. Активізація ікринок, викликана заплідненням, призводить до глибоких змін обміну речовин. Настає різке обводнення ікринок, відносний вміст сухих речовин знижується з 30 до 10-12% і приблизно в такій кількості залишається до викльовування ембріона. Вміст глікогену - основного джерела енергії в період утворення бластодіска зменшується у два рази, а величина АТФ знижується майже в три рази.

**Другий етап** - дроблення бластодіска від 2-х бластомерів до бластули. Бластула - це своєрідне багатоклітинне утворення. Процес дроблення супроводжується значними внутрішніми витратами. За період другого етапу АТФ знижується майже в два рази. У рибоводній практиці на стадіях 4-8 бластомерів другого етапу дають оцінку якості ікри по нормальному дробленню. На стадіях дроблення від 4-8 бластомерів до ранньої морули визначають відсоток запліднення.

**Третій етап** - обростання жовтка бластодермою, гастрюляція і формування зародка. З'являється зародковий валик, який на стадії замикання жовткової пробки дуже добре видно. У тіла зародка помітний розширений головний відділ. Утворюється три зародкові пласти: ектодерма, мезодерма, ентодерма. Процес гастрюляції найбільш вразливий до впливу факторів зовнішнього середовища. Гастрюляція завжди супроводжується підвищеною загибеллю ікри. Тому облік її відходу доцільно проводити після проходження цієї стадії, а не раніше.

**Четвертий етап** - диференціація головного та тулубного відділів зародка. Спостерігається потовщення головної і хвостової частини зародка. Починається сегментація тіла, відбувається утворення слухових і очних бульбашок.

**П'ятий етап** - відокремлюється хвостовий відділ і зародок починає рухатися. У результаті відокремлення хвостового відділу і росту в довжину зачатка кишкової трубки жовткової мішок набуває грушоподібної форми. Сегментація тіла майже закінчується, спостерігається сегментація хвостового відділу, в очах з'являється чорний пігмент, розрізняють відділи головного мозку, в слухових капсулах утворюються отоліти. Тіло ембріона здійснює слабкі рухи. Відбуваються зміни в обміні речовин: показник АТФ знову зростає до вихідної величини, але вміст білка і небілкового азоту невелика.

**Шостий етап** - у ембріона з'являються формені елементи крові (вік 2,5 доби). Число сомітів в тулубі 24, а у хвостовому відділі 16. Очі пігментовані. сформувалася шкірна зяброва кришка. Голова пригнута до жовткового мішка. На рилі перед очима з'явилися нюхові ямки, знизу утворилася ротова воронка. Позаду очей з'явилися чотири зяброві плакоти, а на рівні першого міотома - грудний плавничок. Ембріон активно обертається в оболонці. Ця стадія зародка коропа, як і інших риб, найбільш підходить для перевезення ікри в умовах ізотермічних ящиків, де можливо деяке охолодження, що сприяє уповільненню розвитку ембріона.

**Сьомий етап** - викльов ембріона. Найбільш він активний при температурі 19-22°C (вік з моменту запліднення - 3 доби). Ембріон має сильно пігментований жовтковий мішок грушоподібної форми і суцільну плавникову складку, розширену в хвостовій частині. Голова в нього випрямлена і відділена від хвоста, грудні плавці маленькі. Рот нерухомий у формі ямки, кишечник має пряму здавлену трубку без просвіту. Довжина від рила до кінця хорди - 4-5 мм. Ембріони харчуються тільки за рахунок жовткового мішка і малорухливі. Вони висять, прикріплюється до рослин, на яких була відкладена ікра. На світ вони реагують позитивно. Головним джерелом живлення предличінок є жир в жовтковому мішку [29, 53].

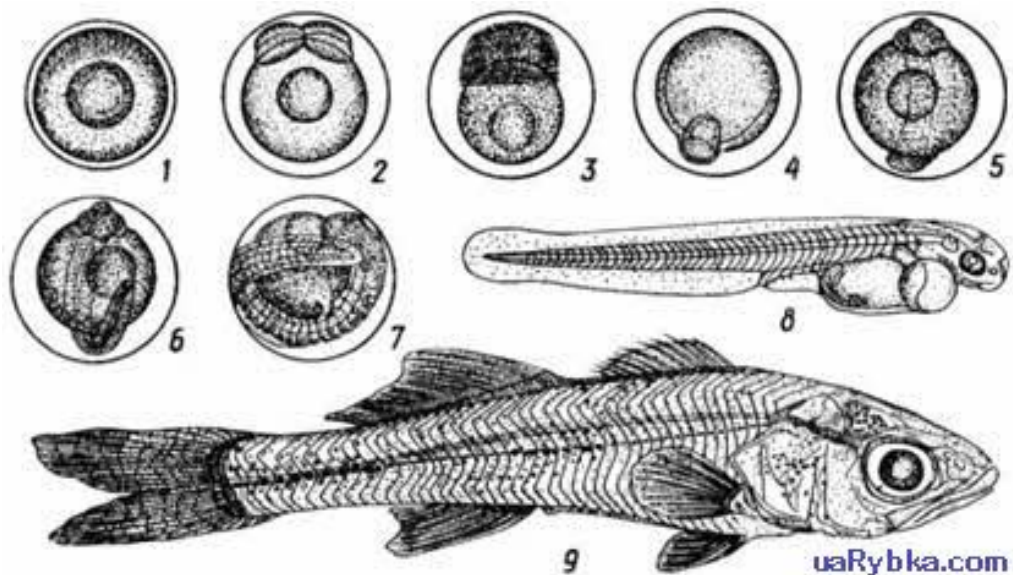
У рибоводній практиці необхідно звертати увагу **на критичні періоди** ембріонального розвитку, коли ікра дуже чутлива до різних абіотичних факторів [43].

Критичними періодами у розвитку ікри коропа, як у більшості весняного нересту риб є: від початку дроблення до утворення морули, дрібних клітин, гастрюляція, стадія передвикльову і періоду виходу зародка з оболонки. Слід пам'ятати, що після проходження критичного періоду загибель ембріонів спостерігається не відразу, а через деякий час, частіше перед настанням наступної стадії розвитку.

У момент критичних періодів необхідно особливо прагнути до створення оптимальних умов для розвитку ікри, підтримувати в інкубаційних апаратах збільшену витрату води, не допускати різних (більше 2°C) температурних перепадів, оберігати ікру від механічних впливів і т. д [21, 22].

Відклавши ікру, більшість риб на цьому припиняє турботу про потомство. В цей час у заплідненій ікринці розвивається зародок – ембріон. Через кілька днів, а в окремих риб навіть через кілька місяців після запліднення він починає рухати головою, хвостиком, а згодом намагається навіть вирівнятись. Внаслідок цього в певний час оболонка ікринки лопається і ембріон випадає з неї. Він надзвичайно маленький і не схожий на дорослу рибу. У нього часто відсутній рот, немає кишечника і плавців, крім їх зачатків. Розвиток ембріона продовжується і після виходу його з оболонки ікринки. Він перетворюється на личинку, а та – на дорослу рибу. Часто личинки так відрізняються зовнішнім виглядом і способом життя від дорослих риб, що деякі з них раніше розглядалися як окремі види.

На рисунку 37 подано етапи розвитку малька **судака** до того часу, як він стане схожим на своїх батьків.



**Рис. 37. Розвиток судака звичайного від ікринки до малька:**  
 1 - ікринка; 2 - 7 - розвиток зародка в ікринці; 8 - одnodобовий вільний ембріон довжиною 4,5 мм; 9 - 42-добовий мальок довжиною 21,0 мм.

Судак – житель прісноводних водойм. Основну масу кожної ікринки становить жовток, у якому є так звана жирова краплина. Вона легша за масу жовтка, тому завжди міститься у верхній частині ікринки. Завдяки цьому і ембріон, який розвивається в ікринці, займає строго визначене положення доти, поки в нього не відокремиться від жовтка хвостова частина. Після цього він може робити колові рухи всередині ікринки.

Ікринки в судака не дуже великі; їх діаметр 1,05-1,25 мм. Лише після запліднення ікринка набухає, внаслідок чого діаметр її збільшується до 1,20-1,75 мм. А жовток у такій ікринці має діаметр 0,95-1,25 мм. Його речовинами і живиться ембріон.

Потім ембріон прориває оболонку ікринки і випадає з неї. Він не схожий на дорослу рибу, у нього немає спинного, хвостового й анального плавців. На їх місці є суцільна плавцева складка. Черевних плавців зовсім немає, а грудні перебувають у зародковому стані. У зв'язку з цим рухи ембріона дуже одноманітні. Вони здійснюються лише внаслідок скорочень хвостової частини тулуба. При цьому перші два-три дні ембріон переміщується лише в похило-вертикальній площині, рухаючись по спіралі. Досягнувши певного рівня, він плавно опускається головою вниз, але, не досягши дна, знову піднімається вгору. Такі рухи весь час повторюються. В ембріонів є короткий період спокою, коли вони лежать нерухомо на дні або на рослинах. Відпочивши, ембріони знову починають повторювати ці рухи. Так їм вдається досягти верхніх шарів води, багатих на кисень.

При наявності течії ембріони заносяться далеко від місця свого народження [25].

Ембріон інтенсивно розвивається. Завдяки росту й розвитку грудних плавців і наявності жирової краплини, яка полегшує головну частину тіла, через два-три дні після вилуплення він починає рухатись уже в різних

напрямах. Ще більша рухливість спостерігається після заповнення плавального міхура повітрям. Воно проникає до нього через спеціальну протоку, яка сполучається із стравоходом. Через 10 діб після виходу з ікри ембріон досягає довжини понад 7 мм, у нього з'являється рот, у зв'язку з чим він переходить на живлення зоопланктоном. З цього часу в судака починається личинковий період життя. Він триває один-півтора місяця. За цей період закінчується розвиток зябер і всіх плавців, але тіло залишається ще прозорим, немає луски. Личинка тримається у товщі води й живиться зоопланктоном. Довжина її 25-30 мм. Ще через тиждень-два в личинки з'являється луска, чорні плями виникають на всьому тілі. Розвиток повністю закінчується, личинка перетворюється на малька, який має всі ознаки дорослої риби. З цього часу молодь починає вести хижий спосіб життя, поїдаючи молодь інших риб, опускається у придонні шари води. Це ж властиве й дорослим риbam [16].

Інакше розвивається ембріон у **ляща**. Він спочатку падає на дно, потім намагається судорожними рухами піднятися вгору, звідки знову падає вниз. Якщо на його шляху зустрінеться який-небудь предмет, наприклад листки або стебла рослин, ембріон прикріплюється до них липкою речовиною, яку виділяють залози, що містяться під очима (рис. 38). Завдяки цьому ембріон захищається від ворогів у придонних шарах води, а також перебуває в середовищі, багатому на кисень. У такому стані він може бути досить довго.

Досягнувши довжини 6-6,5 мм, ембріон перетворюється на личинку. У нього зникає жовтковий міхур, з'являється рот, спрямований уперед, суцільна плавцева облямівка розпадається на окремі плавці, плавальний міхур наповнюється повітрям. Такі личинки табунцями плавають у товщі води, а потрапивши під вплив течії, розселяються по водоймі. Згодом вони перетворюються на мальків, які за будовою й способом життя нагадують своїх батьків. Так само розвиваються й короп, плітка, густера та інші риби.



*Рис. 38. Вільні ембріони ляща, прикріплені до рослин*

Після виходу з ікринок ембріони й личинки ведуть неоднаковий спосіб життя. Наприклад, мерланг, або чорноморська пікша, нереститься на глибині 10-80 м, а ікринки зустрічаються на глибині до 100-150 м. За допомогою течій личинки виносяться у відкрите море й трапляються на відстані близько

40-60 км від берега, тобто значно далі, ніж відкладаються ікринки. Личинки трапляються на глибині 1000-2000 м, проте вони тримаються переважно на глибині до 60-65 м. Тут личинки перетворюються на мальків, які зовнішнім виглядом нагадують дорослих риб. У товщі води вони часто супроводять великих медуз. Під їх дзвонами та у внутрішніх порожнинах тримається 3-7 мальків завдовжки 2,5-10 см. Досягши довжини близько 7-8 см, мальки починають рухатись у прибережні ділянки й опускатися у придонну зону. Такий спосіб життя властивий і дорослим особинам цього виду. Так само розвивається й чорноморська барабуля [4].

У багатьох риб цей період життя ще зовсім мало вивчено. Проводячи певні дослідження у природі або в штучних умовах, наприклад в експериментальних ставках, акваріумах, дослідники намагаються вивчити життя й розвиток кожного виду.

Ембріональний період закінчується виходом ембріона з яйця, після чого починається *постембріональний період*. Він ділиться на декілька періодів: передличинковий, личинковий, мальковий.

## Лекція 5.

### Тема: Гастроуляція. Органогенез. Особливості ембріонального розвитку рибоподібних, хрящових та кісткових риб (2 год.)

#### План

1. Поняття гастроуляції.
2. Види гастроуляції.
3. Етапи органогенезу у риб.
4. Особливості гастроуляції та органогенезу рибоподібних, хрящових та кісткових риб у період гастроуляції та органогенезу.
5. Похідні зародкових листків риб.

#### 1. Поняття гастроуляції

**Гастроула** (лат. *gastrula*, від грец. — шлунок, черевце) — стадія зародкового розвитку багатоклітинних тваринних організмів, наступна після бластули. Зародок на стадії гастроули складається з трьох так званих зародкових листків (ектодерми, ентодерми, мезодерми) і має порожнину (гастроцель чи первинна кишка), яка сполучається з зовнішнім середовищем за допомогою отвору — бластопора. Перехід від бластули до гастроули у різних тварин відбувається неоднаково, що зумовлюється типом будови їхніх яйцеклітин та різним способом життя зародків. З кожного зародкового листка в подальшому виникають певні тканини й органи [6, 27].

#### 2. Види гастроуляції

**Гастроуляція** є складним біохімічним та морфогенетичним процесом в період ембріонального розвитку, який супроводжується розвитком клітин їх частковою детермінацією, а також спрямований закономірним пересуванням у наслідок чого утворюється три зародкові листки. Період гастроуляції слідує

за періодом дроблення, його заключною фазою — бластуляцією, а зародок у цей період називається гастролою.

У процесі гастрюляції (іноді пізніше) у всіх тварин, крім двошарових (губки та кишковопорожнинні), починає відокремлюватися третій зародкової листок — мезодерма, що розташовується між ектодермою і ентодермою.

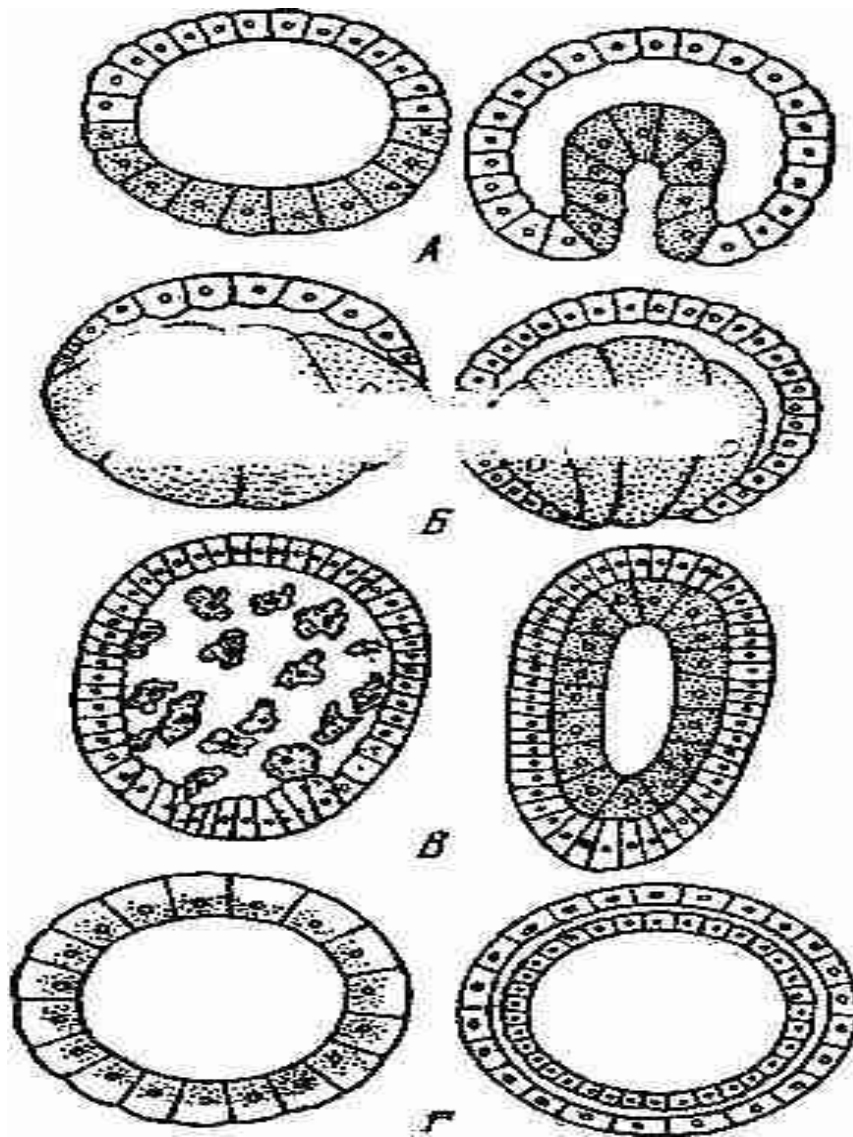
У процесі гастрюляції зародкові листки займають положення, відповідне плану будови дорослого організму, а у тварин з регуляційним типом розвитку здійснюється взаємодія між частинами зародка, необхідна для детермінації зачатку центральної нервової системи [47].

### Способи гастрюляції

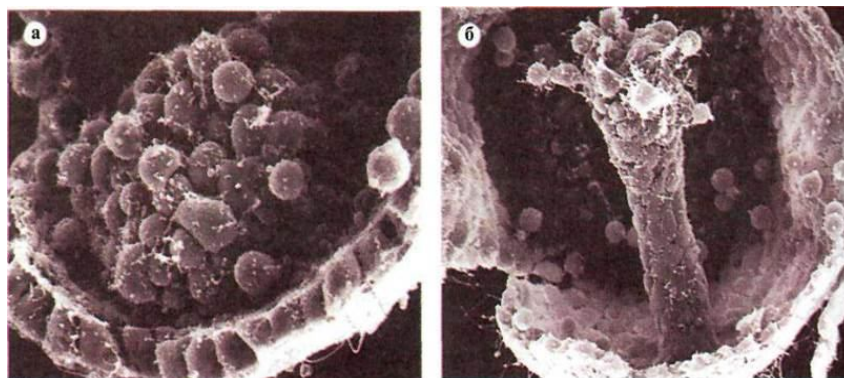
Майже у всіх тварин гастрюляція здійснюється за допомогою інтенсивних морфогенетичних рухів. Залежно від типу бластули і від того, який з морфогенетичних рухів переважає, розрізняють такі основні способи утворення двошарового зародка, або способи гастрюляції (рис. 39) [53]:

1. **інвагінація** — вгинання частини стінки бластули (бластодерми) всередину зародка, що призводить до утворення гастрюли з порожниною — гастроцілем, сполученою із зовнішнім середовищем отвором — бластопором.
2. **імміграція** — виселення окремих клітин бластодерми в бластоціль з одного місця (*уніполярна імміграція*) або з різних (*мультиполярна імміграція*), гастроціль при цьому не утворюється (рис. 40);
3. **епіболія** — обростання великих нерухомих клітин вегетативної півкулі зародка дрібнішими клітинами його анімальної області;
4. **деламінація, або розшарування** — ентодерма утворюється або шляхом ділення клітин паралельно поверхні (рідкісна форма гастрюляції), або шляхом диференціювання спочатку однорідних клітин морули (без їх розподілу) на екто-і ентодерму в залежності від положення клітин — на поверхні або в глибині зародка. Зазвичай гастрюляція здійснюється поєднанням різних способів.





*Рис. 39. Типи гастрляції:  
 А - інвагінація; Б - епіболія; В - міграція; Г - делямінація.*

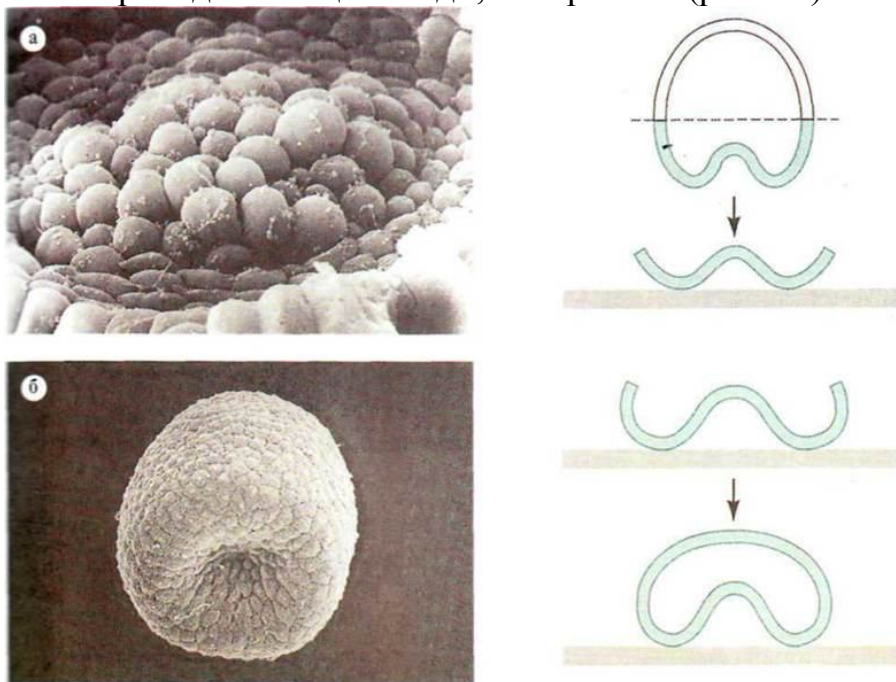


*Рис. 40. Скануюча електронна мікрофотографія утворення гастрюли шляхом імміграції: а - рання гастрюла; круглі клітини біля дна бластоцисти втрачають адгезивність до сусідніх клітин і рухаються всередину бластоцисти; б - пізня гастрюла*

**Утворення мезодерми.** Мезодерма утвориться або незалежно від первинних зародкових листків, або спочатку входить до складу одного з них і відділяється пізніше. У всіх безхребетних тварин, окрім голкошкірих, вона складається з двох або кількох вихідних клітин — телобластів (*телобластичний спосіб* утворення мезодерми). У голкошкірих і всіх хордових, окрім вищих хребетних, мезодерма виділяється з первинної ентодерми (*ентероцельний спосіб*). У ланцетника мезодерма відділяється з даху гастроцеля у вигляді двох карманоподібних виступів, між якими знаходиться матеріал хорди. У земноводних матеріал мезодерми і хорди займає спинну частину первинного кишечника або дах гастроцеля, дно якого утворено ентодермальними клітинами; в процесі гастрюляції клітини ентодерми починають підростати під дах гастроцеля, а клітини мезодерми вростати між ектодерми і ентодерми; закінчення відокремлення мезодерми від ентодерми відбувається пізніше, в період нейруляції. У плазунів, птахів і ссавців у процесі гастрюляції мезодерма мігрує через первинну смужку з епібласту (первинної ектодерми). Клітини майбутньої хорди інвагінують в область гензенівського вузлика [68].

### 3. Етапи органогенезу у риб у період гастрюляції та органогенезу

**Третій етап** розвитку ембріона риб - обростання жовтка бластодермою, гастрюляція і формування зародка. З'являється зародковий валик, який на стадії замикання жовткової пробки дуже добре видно. У тіла зародка помітний розширений головний відділ. Утворюється три зародкові пласти: ектодерма, мезодерма, ентодерма. Процес гастрюляції найбільш вразливий до впливу факторів зовнішнього середовища [20]. Гастрюляція завжди супроводжується підвищеною загибеллю ікри. Тому облік її відходу доцільно проводити після проходження цієї стадії, а не раніше (рис. 41).



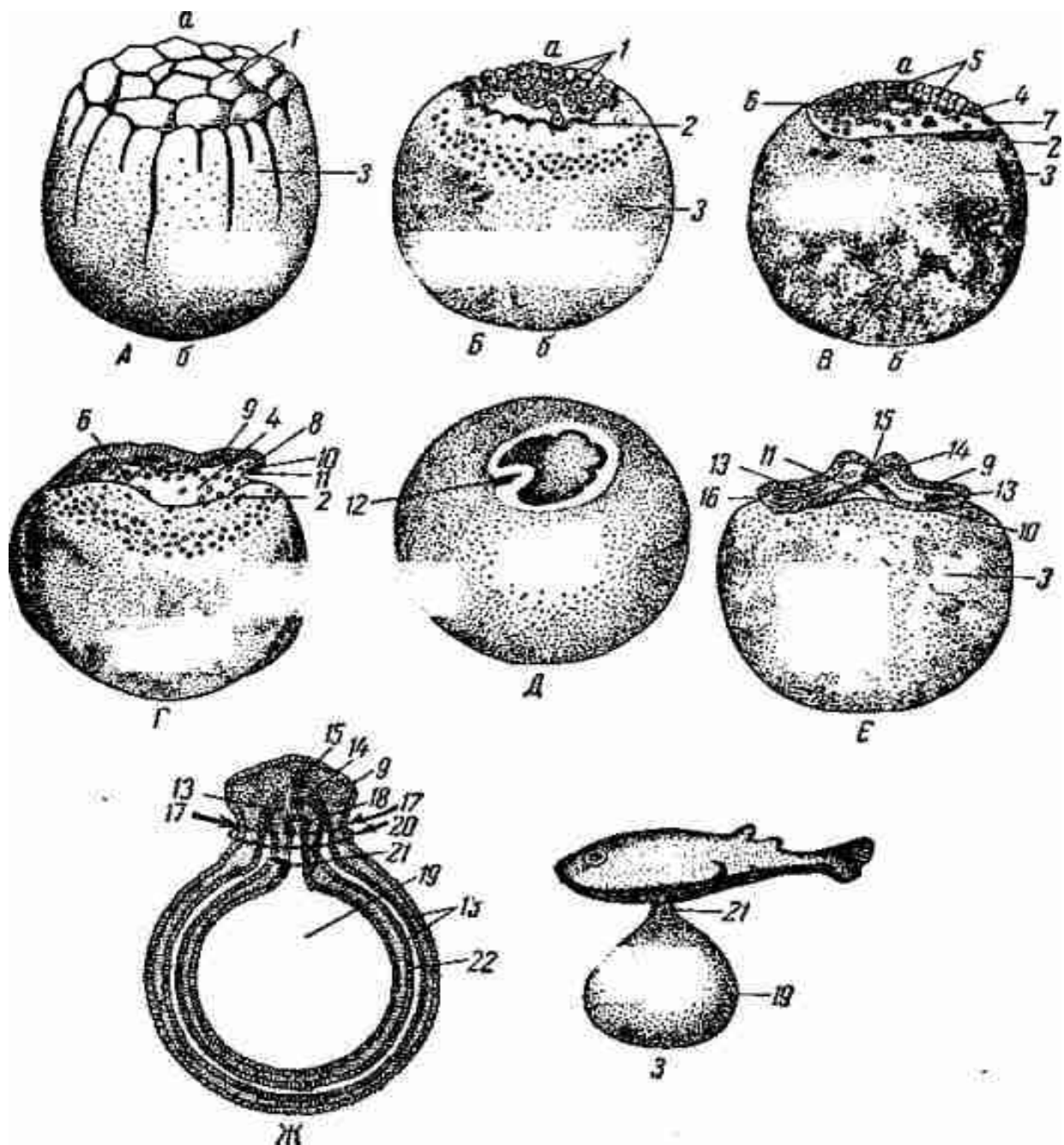
**Рис.41.** Скануюча електронна мікрофотографія утворення гастрюлі:  
а - вигляд зсередини; б - вигляд ззовні.

**Четвертий етап** - диференціація головного та тулубного відділів зародка. Спостерігається потовщення головної і хвостової частини зародка. Починається сегментація тіла, відбувається утворення слухових і очних бульбашок.

**П'ятий етап** - відокремлюється хвостовий відділ і зародок починає рухатися. У результаті відокремлення хвостового відділу і росту в довжину зачатка кишкової трубки жовтковий мішок набуває грушоподібної форми. Сегментація тіла майже закінчується, спостерігається сегментація хвостового відділу, в очах з'являється чорний пігмент, розрізняють відділи головного мозку, в слухових капсулах утворюються отоліти. Тіло ембріона здійснює слабкі рухи. Відбуваються зміни в обміні речовин: показник АТФ знову зростає до вихідної величини, але вміст білка і небілкового азоту невелика (рис. 42).

**Шостий етап** - у ембріона з'являються формені елементи крові (вік 2,5 доби). Число сомітів в тулубі 24, а у хвостовому відділі 16. Очі пігментовані. сформувалася шкірна зяброва кришка. Голова пригнута до жовткового мішка. На рилі перед очима з'явилися нюхові ямки, знизу утворилася ротова воронка. Позаду очей з'явилися чотири зяброві плакоти, а на рівні першого міотому - грудний плавничок. Ембріон активно обертається в оболонці. Ця стадія зародка коропа, як і інших риб, найбільш підходить для перевезення ікри в умовах ізотермічних ящиків, де можливо деяке охолодження, що сприяє уповільненню розвитку ембріона.

**Сьомий етап** - викльов ембріона. Найбільш він активний при температурі 19-22°C (вік з моменту запліднення - 3 доби). Ембріон має сильно пігментований жовтковий мішок грушоподібної форми і суцільну плавникову складку, розширену в хвостовій частині. Голова в нього випрямлена і відділена від хвоста, грудні плавці маленькі. Рот нерухомий у формі ямки, кишечник має пряму здавлену трубку без просвіту. Довжина від рила до кінця хорди - 4-5 мм. Ембріони харчуються тільки за рахунок жовткового мішка і мало-рухливі. Вони висять, прикріплюється до рослин, на яких була відкладена ікра. На світло вони реагують позитивно. Головним джерелом живлення предличинок є жир в жовтковому мішку [23].



**Рис. 42. Розвиток риб, що мають личинкову стадію розвитку:**

*А - часткове дискоїдальне дроблення; Б - зародок у стадії дроблення (поздовжній розріз); В - діськобластула (поздовжній розріз); Г - початок гастрюляції (поздовжній розріз); Д - початок гастрюляції (вид з боку анімального полюса); Е - вид зародка & а стадії закладки осьових органів (поперечний розріз); Ж - зародок на стадії відокремлення зародкових частин від везародишевих (поперечний розріз); 3 - личинка з жовтковим мішком: а - анімальний полюс; б - вегетативний полюс;*

*1 - Диск дроблення; 2 - перібласт; 3 - жовток; 4 - бластоцель; 5 - дах бластули; 6 - скупчення бластомерів у майбутнього краниального кінця зародка; 7 - майбутній каудальний кінець зародка; 8 - піднявшись край диска, відповідний верхній губі бластопора; 9 - ектодерма; 10 - ентодерми; 11 - гастрюцель; 12 - крайова зарубка, відповідна верхній губі бластопора; 13 - мезодерма; 14 - хорда; 15 - закладка нервової трубки; 16 - край обростання; 17 - туловищная складка; 18 - порожнина кишечника; 19 - жовтковий мішок; 20 - пупковий стеблинка (охоплений пунктиром); 21 - жовтковий протока; 22 - цілому.*

#### 4. Особливості гастрюляції та органогенезу рибоподібних, хрящових та кісткових риб.

##### 4.1. Гастрюляція і органогенез ланцетника.

Гастрюляція здійснюється шляхом інвагінації бластодерми вегетативного полюса всередину бластоцель. Вп'ячування триває до тих пір, поки клітини вегетативного полюса стикнуться з клітинами анімального полюса, в зв'язку з чим порожнина бластоцель звужується і зникає (рис. 43).

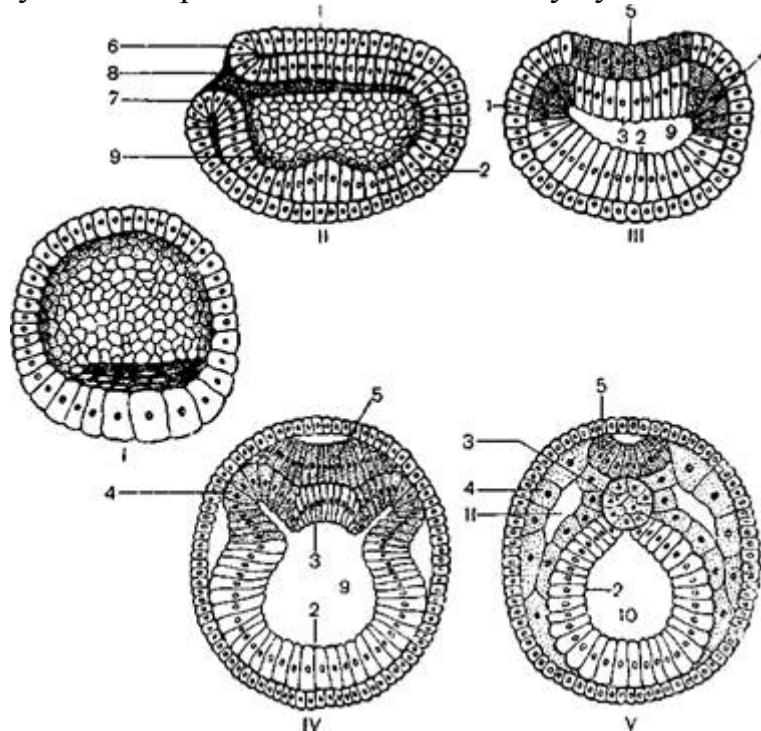


Рис. 43. Гастрюляція і органогенез ланцетника: I - целобластула; II - IV - гастрюляція; V - нейрули;

1 - ектодерма; 2 - ентодерми; 3 - хорда; 4 - мезодерма; 5 - нервова пластинка; 6 - верхня і 7 - нижня губа бластопора; 8 - бластопор; 9 - порожнина первинної кишки; 10 - порожнина вторинної кишки; 11 - целом [26]

Із завершенням першого етапу гастрюляції виникає двошаровий зародок, або гастрюла, що складається з клітин зовнішнього зародкового листка - ектодерми і внутрішнього зародкового листка - ентодерми. В результаті вп'ячування утворюється порожнина первинної кишки, вистелена клітинами ентодерми, яка сполучається з зовнішнім середовищем бластопором. Клітинний склад ентодерми неоднорідний, оскільки в неї входить також клітинний матеріал майбутньої хорди і мезодерми. З утворенням порожнини первинної кишки зародок починає швидко рости і подовжується, але найбільш інтенсивні формоутворюючі процеси здійснюються в області верхньої, або дорсальній, губи бластопору. Безпосередньо за верхньою губою бластопору, на спинній поверхні зародка, ектодерма потовщується і складається з високих призматичних клітин, які називаються **медулярної або нервової платівкою**. Ектодерма, навколишне нервову пластинку, представлена дрібними клітинами, які утворюють

шкірний покрив. Під нервової платівкою такі ж зміни зазнають клітини ентодерми, які представляють матеріал майбутньої хорди. Надалі нервова пластинка починає прогинатися, утворюючи нервовий жолобок, а клітини шкірного ектодерми інтенсивно наповзають на нього. Згодом нервовий жолобок заглиблюється, краї його змикаються, і він перетворюється в нервову трубку, порожнина якої називається **нервовим каналом**. Клітини шкірної ектодерми змикаються, і нервова трубка виявляється під ними. Одночасно клітини ентодерми, що примикають до нервової платівці, прогинаються в сторону останньої, скручуються і відокремлюються в щільний тяж - хорду, яка має вигляд суцільного циліндра. По боках від хордального зачатка ентодерми інвагінують в сторону ектодерми, утворюючи **мезодермальне** вип'ячування, або мезодермальні мішки, які згодом відшнуровуються від ентодерми і починають розростатися між ектодермою і ентодермою. Порожнина мезодермальних мішків, що виникає з гастродерми, перетворюється у вторинну порожнину тіла, або **целом**. Таким чином, в процесі гастрюляції виникає тришаровий зародок [9].

Після відокремлення хорди і відділення мезодермальних мішків краї ентодерми поступово зближуються в спинній частині зародка і, зближуючись, утворюють замкнену кишкову трубку. Слідом за гастрюляцією у зародка виникає **комплекс осьових органів**, характерний для представників типу хордових. Він складається з хорди, з боків якої розташовуються скупчення сегментованої мезодерми - **соміти**.

Закладка осьових органів відбувається **на стадії нейрули**. Нервова трубка ланцетника в передній і задній частинах зародка деякий час залишається відкритою. Надалі на задній частині тіла зародка ектодерма наростає на бластопор і закриває його так, що порожнина нервової трубки сполучається з кишковою порожниною нервово-кишковим каналом, який швидко заростає. Ротовий отвір у зародка ланцетника утворюється вразі на передньому кінці тіла внаслідок стоншування і прориву ектодерми.

Третій зародковий листок, або **мезодерма**, зародка ланцетника сегментована на всьому протязі. Мезодермальні сегменти надалі поділяються на спинну частину - **соміти** і черевну частину - **спланхнотомі**. Соміти залишаються сегментованими, а спланхнотомі на кожній стороні тіла втрачають первинну сегментацію, зливаються і утворюють, розщеплюючи на два листка, праву і ліву ціломічні порожнини. Останні об'єднуються під кишковою трубкою в загальну вторинну порожнину тіла. Коли у ланцетника починає формуватися хвіст, то нервово-кишковий канал зникає, а на задньому кінці зародка на місці бластопора внаслідок стоншування і прориву стінки тіла виникає анальний отвір. Пройшовши описані стадії розвитку, ланцетник стає вільно плаваючою личинкою. У період личинкового розвитку завершується органогенез і гістогенез і личинка перетворюється на дорослу тварину [18].

#### 4.2. Гастрюляція і органогенез міног та хрящових ганоїдів.

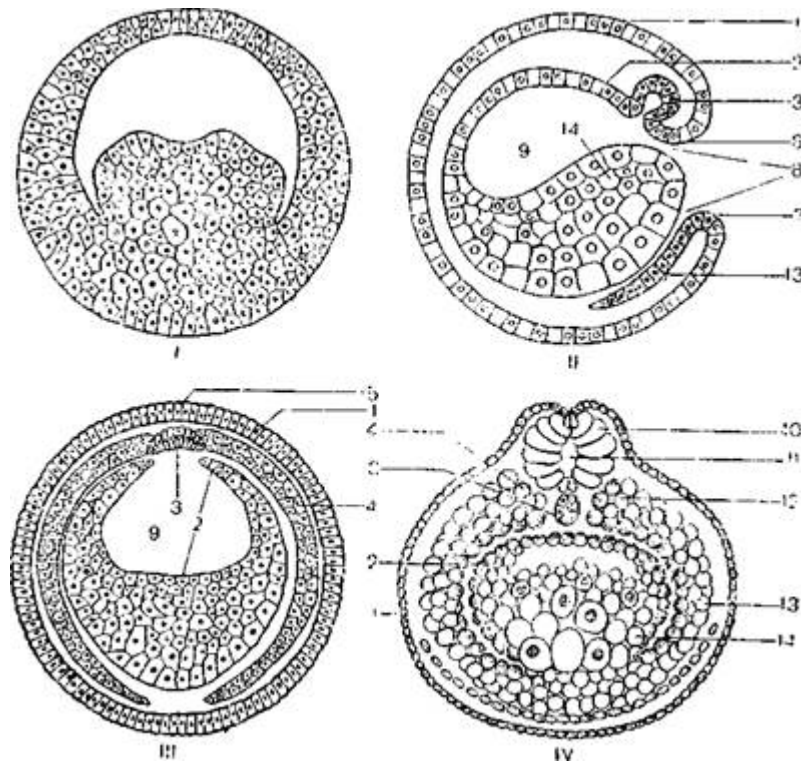
Цим групам тварин властиві спільні риси дроблення, гастрюляції і нейруляції [53].

Гастрюляція здійснюється шляхом інвагінації і епіболії. Починається інвагінація бластодерми в екваторіальній зоні, трохи нижче дна бластоцель. Вп'ячування настає після появи невеликого поглиблення серповидної форми, або серповидної борозенки, яке опуклістю направлено в сторону анімального полюса. Серповидна борозенка формує спинну губу бластопора. Клітини бластодерми анімального полюса, тобто майбутньої ектодерми, інтенсивно розмножуються і починають наповняти клітини вегетативного полюса, обростаючи їх з поверхні, за винятком клітин бластодерми в області серповидної борозенки і нижче останньої. Інтенсивне розмноження клітин бластодерми в області анімального полюса забезпечує також переміщення клітинного матеріалу з поверхні всередину зародка в процесі інвагінації.

Через дорсальну губу бластопора вп'ячується спочатку клітинний матеріал ентодерми і прехордальної пластинки, тобто матеріал, який розташовується перед клітинним матеріалом хордального зачатка.

Далі інвагінуює матеріал хорди і з боків ентодерми. Дно серповидної борозенки у вигляді подвійної складки вп'ячується в бластоцель в напрямку анімального полюса паралельно бластодермі. Порожнина первинної кишки, обмежена клітинами ентодерми, збільшується і різко звужує бластоцель. Бластоцель тонкою клітинною перегородкою внутрішнього зародкового листка спочатку відділений від гастроцеля, потім клітини ентодерми розходяться, і обидві порожнини з'єднуються в єдину порожнину первинної кишки.

У міру інвагінації клітинного матеріалу в бластоцель серповидна щілина збільшується і набуває підковоподібну форму, тобто утворюються бічні губи бластопора. Потім бластопор набуває кільцеподібної форми - виникає вентральна, або черевна, губа бластопора. Кільцеподібна форма бластопора обумовлена тим, що в його центральній частині розташовуються великі, багаті жовтком бластоміри вегетативного полюса бластули, які через свої розміри не можуть інвагінувати в бластоцель. Тому інвагінація матеріалу здійснюється лише по периферії їх, і бластопор має вигляд вузької кільцеподібної щілини. До моменту утворення вентральної губи бластопора майже вся ентодерма інвагінує і лише незначна її частина знаходиться на поверхні в центрі бластопора. Бластоміри, розташовані в центральній частині бластопора, дуже багаті жовтком, в зв'язку з чим вони отримали назву желточної пробки (рис. 44).



**Рис. 44. Гастрюляція і органогенез земноводних: I - амфібластула; II- III - гастрюляція; IV – нейрули:**

*1 - ектодерма; 2 - ентодерми; 3 - хорда; 4 - мезодерма; 5 - нервова пластинка;*

*6 - верхня і 7 - нижня губа бластопора; 8 - бластопор; 9 - гастроцель; 10 - нервова трубка; 11 - нервовий канал; 12 - сегментована мезодерма; 13 - несегментірована мезодерма; 14 - желточна ентодерма (желточна пробка) [53]*

Матеріал сегментованої мезодерми - сомітов інвагінують через бічні губи, а клітинний матеріал несегментірованої мезодерми - спланхнотомі - через нижню губу. Внаслідок інвагинації великої кількості клітинного матеріалу, клітини ектодерми змінюють своє початкове положення. Клітинний матеріал майбутньої нервової пластинки розтягується по всій анімальної поверхні зародка, а анімальний полюс виявляється на передньому кінці зародка – бластопора [75].

На ранніх стадіях інвагинації клітинний матеріал майбутньої хорди відокремлюється від ентодерми і хордальна пластинка відразу ж згортається в поздовжній тяж - хорду, яка відривається від первинної кишки, а остання на верхній стороні залишається деякий час незамкненою. Вільні краї кишкової ентодерми швидко відновлюються, розростаючись під хордою, і стінка первинної кишки стає суцільною.

З самого початку інвагинації клітини сегментованої мезодерми не входять до складу клітинного матеріалу первинної кишки, а вп'ячуються через бластопор самостійно, розташовуючись між ектодермою і стінкою первинної кишки. Сегментована мезодерма утворює з боків хорди скупчення клітин – соміти [53, 73]. Несегментована мезодерма також встроюється між



ектодермою і стінкою первинної кишки, утворюючи спланхнотами, які позбавлені сегментації. Зв'язок між сегментованою і несегментованою мезодермою здійснюється за допомогою сегментних ніжок, або **нефротома**. Несегментована мезодерма по обидва боки підростає під ентодерму первинної кишки, потім з'єднується, утворюючи загальну целомічну порожнину. Після цього зародок стає тришаровим.

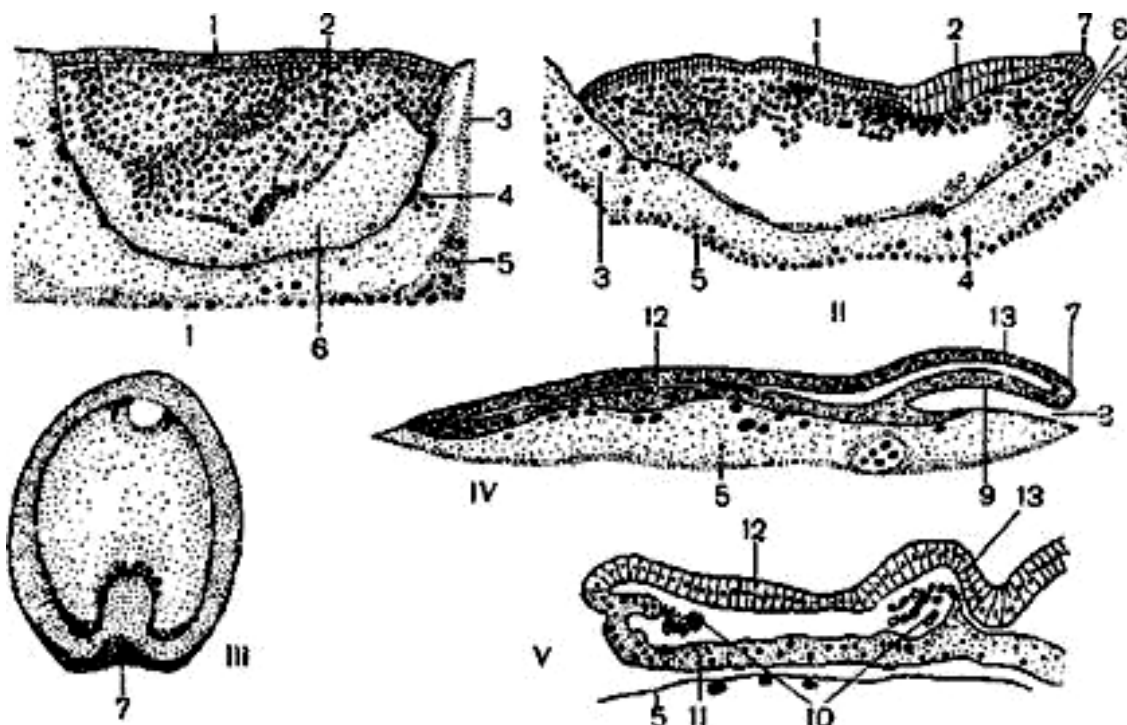
Утворення осьових органів у міног, хрящових ганоїдів і земноводних починається вже в кінці процесу гастрюляції з відокремлення матеріалу хорди. Одночасно з виникненням хорди ектодерма утворює нервову пластинку, по краях якої виникають потовщення у вигляді нервових валиків. Інша частина ектодерми - в шкірну ектодерму. Потім нервова утворює нервовий жолобок, а нервові валики піднімаються, зближуються і при утворенні нервової трубки зливаються в єдину непарну **гангліозну пластинку**. Нервова трубка і гангліозна пластинка занурюються всередину зародка, а зверху їх обростає шкірна ектодерма.

При відокремленні сомітів спочатку виникає третя пара сомітів, далі процес сегментації поширюється спереду назад, а перші дві пари сомітів виникають пізніше. Центральна частина сомита диференціюється в м'язову пластинку, або міотом, з якої згодом розвивається поперечносмугаста м'язова тканина скелетного типу. Частина сомита, прилегла до хорди і нервової трубки, диференціюється в кістковий листок, або склеротом, з якого розвивається осьовий скелет і скелет кінцівок. Верхня бокова частина сомита, яка прилягає до ектодерми, перетворюється в шкірну пластинку, або **дерматом**, який утворює основу шкіри.

Нефротоми беруть участь в утворенні каналців нирки, а спланхнотами, розщеплюючи на два листка - парієтальних і вісцеральний, утворюють білатеральні целомічні порожнини, які зливаються потім в загальну вторинну порожнину тіла. Вісцеральний листок спланхнотомата бере участь в утворенні стінки кишки, серця, він же утворює вісцеральний листок очеревини, плеври, серцевої сорочки, а парієтальний - пристінковий листок серозних оболонок зазначених порожнин тіла.

### **4.3. Гастрюляція і органогенез хрящових і костистих риб.**

В процесі інвагінації формується лише та частина ентодерми, яка згодом утворює кишкову трубку, точніше, її епітеліальне вистилання. Решта ентодерми, яка потім обростає жовток, виникає з глибоких шарів клітин бластодіска шляхом делямінації зовнішнього шару клітин бластодіска або з перібласта. Вона називається желточною ентодермою. У багатьох риб має місце один з перерахованих способів утворення ентодерми або комбінація їх. Надалі кишкова ентодерма з'єднується з желточною ентодермою в єдиний внутрішній зародковий листок [53, 76]. На цьому завершується гастрюляція (рис. 45).



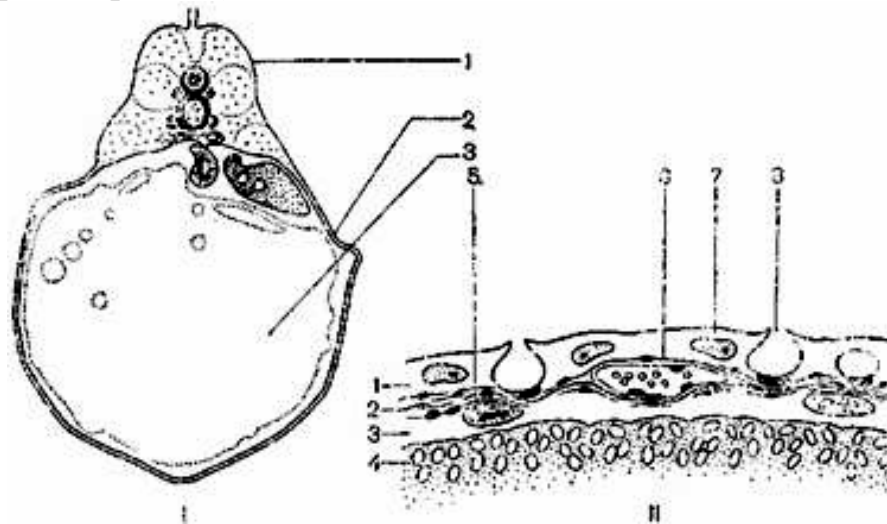
**Рис. 45. Ембріогенез хрящових риб:**

*I - дискобластула; II - початок інвагинації бластодерми; III - бластодиск; IV - гастрюла; V - освіту мезодерми; 1 - зовнішній шар клітин бластодіска; 2 - клітинний матеріал майбутньої желточної ентодерми; 3 - перібласт; 4 - мероцити; 5 - жовток; 6 - бластоцель; 7 - крайова зарубка; 8 - гастрोцель; 9 - клітинний матеріал хорди; 10 - мезодерма; 11 - кишкова ентодерми; 12 - ектодерма; 13 - клітинний матеріал нервової пластинки*

Закладка осевих органів відбувається приблизно так само, як і у земноводних, проте на відміну від останніх у риб формування кишкової трубки відбувається інакше в зв'язку з наявністю великих запасів жовтка в яйцеклітині. Зародок риб в процесі розвитку тривалий час розташовується на необроблений жовтку в розпластаному вигляді. На перших порах зародок не має черевної стінки. Змикання клітин ентодерми в трубку відбувається при обростанні усіма трьома зародковими листками резервного жовтка і освіті жовтковимішка. Інтенсивно розмножуючись, клітини трьох зародкових листків від тіла зародка починають поширюватися на периферію і насуваються на жовток. Цей процес носить назву процесу обростання жовтка. Найбільш інтенсивно він іде попереду і з боків зародка. У задній частині зародка, де йшло подворачивання матеріалу в процесі гастрюляції, обростання жовтка йде повільніше в зв'язку з інтенсивним зростанням хвостовій частині зародка. Далі бічні губи бластопора зближуються і зростаються, утворюючи тим самим черевну стінку тіла зародка, хвостова частина зародка відривається від жовтка, а сам зародок переміщається до центру зародкового диска. Після відокремлення хвостовій частині зародка від жовтка обростання жовтка починається також з задньої частини бластодіска, або зародкового диска [53, 67].

Між головою і тулубом зародка, з одного боку, і позазародковою ектодермою, мезодермою і ентодермою - з іншого, виникає звуження - перехоплення, званий тулубною складкою. Завдяки тулубній складці головний кінець зародка також відривається від жовтка. В останню чергу від жовтка відокремлюється тулуб зародка. Тулубна складка сприяє згортанню ентодерми в трубку і утворення черевної стінки зародка. Однак процес згортання ентодерми в трубку не охоплює всього кишечника і в середній частині тулуба кишкова трубка залишається незамкненою. У цьому місці порожнину кишечника протокою, що має назву **жовткового стебелька**, сполучується з порожниною жовткового мішка [70].

З утворенням жовткового стебелька ентодерми чітко поділяється на кишкову ентодерму і жовточну, або позазародкову, ентодерму. Позазародкова ектодерма, мезодерма і ентодерма, обростаючи повністю жовток, утворюють жовтковий мішок, який є тимчасовим, або провізорним, органом зародка (рис. 46).



**Рис. 46. Будова жовтковимішка костистих риб:**

*I - зародок риби з жовтковим мішком: 1 - тіло риби; 2 - жовтковий мішок, 3 - жовток; II - стінка жовтковимішка: 1 - Позазародкова ектодерма; 2 - Позазародкова мезодерма; 3 - Позазародкова (желточная) ентодерми; 4 - зерна жовтка; 5 - ядра клітин желточной ентодерми; 6 - кровоносні судини веззародишевой мезодерми; 7 - епітеліальні покривні і 8 - келихоподібних клітини веззародишевой ектодерми [53]*

Ентодерма жовткового мішка ферментує жовток і всмоктує поживні речовини. Мезодерма жовткового мішка завдяки добре розвиненій системі кровоносних судин транспортує поживні речовини до тіла зародка, а покриває її ектодерма виконує захисні функції. Крім трофічної функції, жовтковий мішок виконує дихальну і кровотворну функції. В кінці ембріонального розвитку, коли запаси жовтка виснажуються, жовтковий мішок або відпадає, або стає частиною стінки кишечника і черевної стінки організму [67].

## 5. Похідні зародкових листків та їх значення в органогенезі.

Подальша доля трьох зародкових листків різна.

### **З ектодерми розвиваються:**

- вся нервова тканина;
- зовнішні шари шкіри і її похідні (волосся, нігті, зубна емаль) і
- частково слизова ротової порожнини, порожнин носа і анального отвору.

### **Ентодерма дає початок:**

- вистиланні всього травного тракту - від ротової порожнини до анального отвору - і всім її похідних, тобто тимусу, щитовидній залозі, парашитовидних залоз,
- трахеї, легким, печінці та підшлунковій залозі.

### **З мезодерми утворюються:**

- всі види сполучної тканини,
- кісткова і хрящова тканини,
- кров і судинна система;
- всі типи м'язової тканини;
- видільна,
- репродуктивна системи,
- дермальний шар шкіри [53].

У дорослої тварини дуже мало таких органів ентодермального походження, які не містили б нервових клітин, що походять з ектодерми. У кожному важливому органі містяться і похідні мезодерми - кровonosні судини, кров, часто і м'язи, так що структурна відокремленість зародкових листків зберігається тільки на стадії їх утворення. Вже на самому початку свого розвитку всіх адміністративних органів набувають складну будову, і в них входять похідні всіх зародкових листків [38].

## **Практичний блок**

### **Практичне заняття 4. Тема: «Ембріогенез риб та рибоподібних» (2 год.)**

#### **План**

1. Загальна характеристика анамній.
2. Ембріогенез хордових (на прикладі ланцетника).
3. Ембріональний розвиток рибоподібних та ганоїдних риб.
4. Ембріогенез риб.
5. Методика визначення патології ембріонального розвитку риб.

**Мета:** Сформувані теоретичні знання та практичні навички досліджень ембріонального розвитку риб.

**Завдання:** 1. За теоретичним блоком посібника дослідити основні етапи та відмінності ембріогенезу анамній та амніот.

2. Замалювати у робочому зошиті схему ембріонального розвитку риб.
3. Оволодіти методикою дослідження патології ембріонального розвитку риб.

**Обладнання та матеріали:** Препараційний лоток, препараційна голка, скальпель, ножиці, пінцет, муляжі риб різних класів, плакати, таблиці, стенди, мікроскоп світловий учнівський.

**Результати практичного дослідження:** навички оцінки стану та дослідження будови ембріонів риб.

### Хід роботи

1. Для визначення патології ембріонів в партії інкубуючої ікри беруть три проби:

- наприкінці гастрюляції;
- на стадії формування серця;
- перед викльовом.

2. У перших двох пробах визначають кількість ікринок, що мають аномалії в розвитку ембріонів і при необхідності (великої кількості аномальних ембріонів) вносять корективи в норми завантаження ікри в інкубаційні апарати, витримування температурного режиму і т. д., а в деяких випадках замінюють ікру риб в інкубаційних апаратах більш якісною.

3. У третій пробі перед викльовом відбирають 300-500 штук ікринок і спостерігають за процесом викльову, відсаджуючи предличинку у міру виходу з оболонки. А що залишилися в оболонках ембріонів визначають причину відходу (аномалії в розвитку або ослабленість організму). Кількість аномалій в пробі обумовлено якістю ікри та умовами інкубації.

4. Проводять та записують в робочій зошит проміри ембріонів риб нативних зразків за рис. 47 та 48.

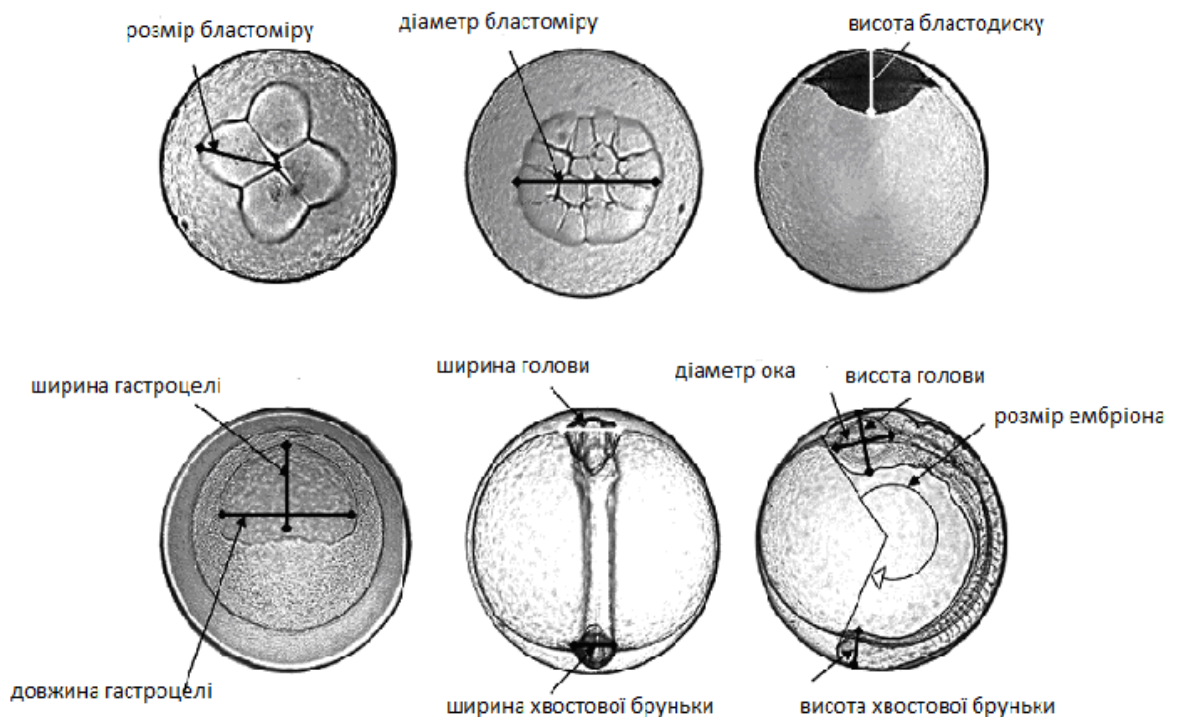


Рис.47. Схема основних ознак ембріонів риб [14]

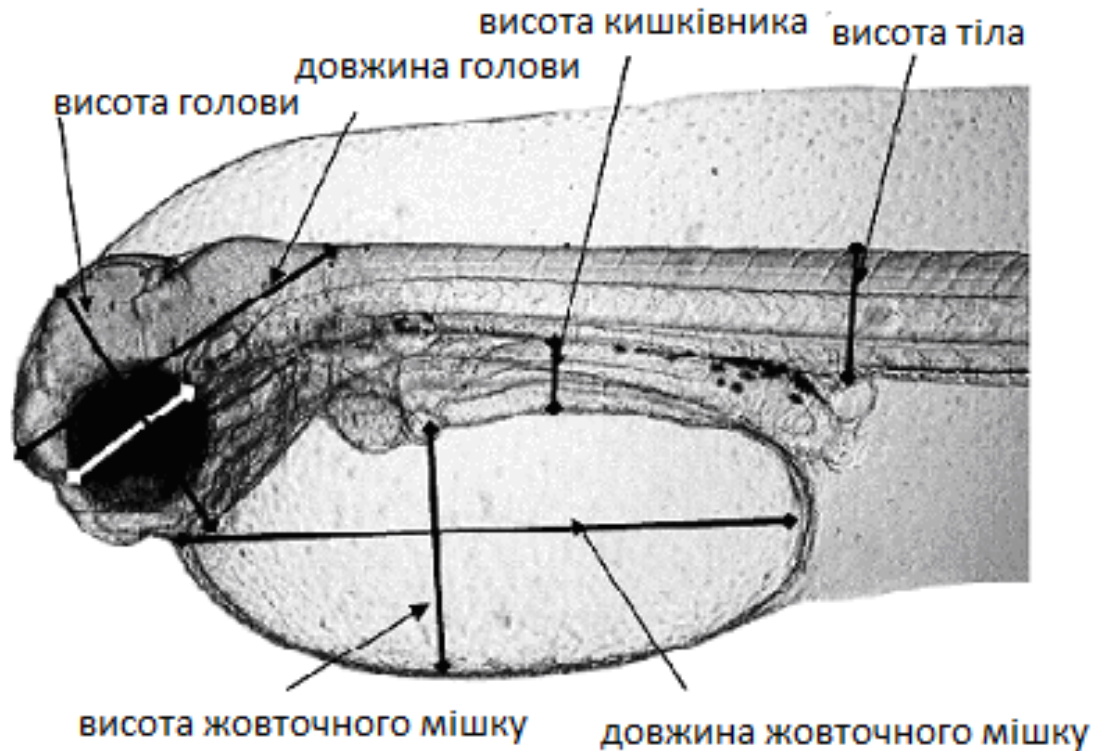


Рис.48. Схема вимірів основних показників перед личинок риб [14]

**СРС 4.** Зробити мікроскопію мікропрепаратів ембріонів риб різних видів. Визначити основні виміри ембріонів і порівняти з нормативними показниками. Результати занотувати в робочий зошит.

#### Контрольні питання

1. Що таке ембріогенез?
2. Дайте визначення етапів ембріогенезу.
3. Що таке критичні періоди ембріогенезу?
4. Які види дроблення ви знаєте?
5. Який вид дроблення притаманний амамніям?
6. Яке дроблення у тварин з оліголіцетальними та поліліцетальними клітинами?
7. Як визначити патологію ембріогенезу риб у партії ікри?

## РОЗДІЛ 3. ОСОБЛИВОСТІ ПОСТЕМБРІОГЕНЕЗУ РИБ

### Теоретичний блок

#### **Лекція № 6. Тема: Личинковий та мальковий періоди розвитку риб**

##### **План**

1. Положення теорії критичних періодів розвитку риб.
2. Періоди постембріонального розвитку риб.
3. Процес вилуплення.
4. Зміна форми і функцій тіла і окремих органів в постембріональному розвитку.
5. Вплив зовнішніх і внутрішніх чинників на життєві цикли риб.
6. Ембріональні і личинкові пристосування. Провізорні органи.
7. Ріст риб і способи його обчислення.

#### **1. Положення теорії критичних періодів розвитку риб.**

Еколого-фізіологічними методами досліджень встановлено, що інтенсивність газообміну, швидкість росту і інші показники життєдіяльності організму періодично змінюються в процесі розвитку риб. Періоди високої чутливості до зовнішніх дій, сповільненого зростання і високої інтенсивності дихання були названі критичними, а сама теорія отримала назву «*Теорії критичних періодів*». В 40-50-х роках минулого століття деякими дослідниками доводилося існування тривалих за часом періодів високої чутливості до зовнішнього середовища. В подальших дослідженнях наголошується, що критичні періоди розвитку знаходяться на межах, що відділяють одну від іншої морфологічно різні стадії розвитку. Вони не можуть бути тривалими за часом і характеризують стан організму під час переходу від одного етапу розвитку до іншого. Разом з критичними періодами розвитку встановлена *драбинчаста періодичність* онтогенезу, послідовна зміна форм обміну речовин, періодична перебудова інтеграційних механізмів, що настає як у всьому зародку, так і в окремих його частинах і органах.

Як відзначає З.С. Кауфман (1990), окрім зниження резистентності, критичні періоди розвитку риб характеризуються і деякими *фізіологічними особливостями* [65]:

- знижується темп зростання,
- послаблюється нуклеїновий обмін,
- зменшується регенеративна здатність,
- зменшується кількість реактивних білкових груп,
- інтенсивність фізіологічних процесів слабшає.

Проте, в період подолання критичних стадій розвитку, дихання посилюється. Періоди підвищеної чутливості співпадають з найважливішими етапами розвитку всього організму і його окремих зачатків, а перебудова в клітинах веде до видимих процесів диференціації.

Експериментально доведено, що дія різних чинників (підвищена або знижена температура, хімічні і механічні агенти та ін.) на яйцеклітину, що розвивається, далеко не завжди приводить до її пошкодження. Є стадії, коли

подібні чинники не мають помітного впливу на зародок. Проте дією цих же чинників, і в тих же дозах, але на інших стадіях, можна викликати значний відсоток потворності або загибелі яєць, що розвиваються.

Інші дослідники, не визнають теорію критичних періодів. Досліджуючи вплив різних температур на стадії розвитку зародків невського лосося, він отримав дані, які свідчать про те, що зародки вражаються не відразу. Між часом дії і часом прояву цієї дії проходить латентний період. Його тривалість залежить від віку зародка. На ранніх стадіях розвитку реалізація пошкодження настає більш повільніше, але, починаючи із стадії середньої бластули, зародки гинуть відразу після дії при мінімальному латентному періоді.

Т.А. Детлаф і О.С. Гінзбург (1954) своїми дослідженнями підтвердили наявність чутливих періодів у зародків осетрових риб; проте вони не були згодні, що ці періоди відрізнялися підвищеним диференціюванням і що можна говорити про чергування періодів зростання і диференціювання. Критичні періоди у личинок описали багато авторів. Вони їх розглядали як періодичні вікові зміни газообміну, які співпадали з критичними стадіями [20, 21, 22].

У *осетрових риб* період підвищеної чутливості починається відразу ж після запліднення, в кінці періоду дроблення чутливість знижується і підвищується перед початком гастрюляції. Гастрюляція йде при підвищеній чутливості. 18-а стадія – закриття бластопора – сама найвідчутніша. Підготовка ембріона до вилуплення є одним з критичних періодів ембріонального розвитку, коли зародок найбільш чутливий до зовнішніх дій. Підвищена чутливість пояснюється досягненням визначеного для даного виду рівня розвитку комплексу органів, інтенсифікацією ембріональної моторики, посиленням гальмуючого впливу яєчної оболонки на газообмін ембріона, накопиченням в залозах вилуплення ферменту, що розчинює яєчну оболонку. У лососевих чутливість ембріонів підвищується під час переходу з одного етапу розвитку на іншій. Особливу обережність потрібно проявляти на початку дроблення бластодиска, на початку гастрюляції і при переході до п'ятого етапу ембріогенеза [36].

Значення критичних періодів в розвитку риб дуже важливо для рибництва, оскільки в ці періоди необхідне дотримання певних вимог до об'єктів риборозведення.

## **2. Періоди постембріонального періоду риб.**

Ембріональний період закінчується виходом ембріона з яйця, після чого починається *постембріональний період*. Він ділиться на декілька періодів:

- передличинковий,
- личинковий,
- мальковий.

*Передличинковий період* включає етап ендогенного живлення (личинка з жовтковим мішком). З часу появи вільного ембріона з яйцеклітини йде відлік передличинкового періоду. Вилуплена передличинка якийсь час веде пасивний спосіб життя. Вона харчується за рахунок своїх внутрішніх резервів жовтка.



Поступово жовтковий мішок зменшується (відбувається його резорбція). Перехід передличинки до зовнішнього живлення – це початок личинкового періоду розвитку. У осетрових риб весь цей період триває від 37 до 45 стадії.

В цей час йде формування личинки. Якщо на 37-й стадії передличинка має довжину 10,5-11,5 мм, то на 45-й стадії вона досягає розміру 17-20 мм.

За весь період розвитку у передличинок:

- формується ротовий отвір,
- з'являються зяброві щілини і грудні плавці,
- іде розділення травної системи на два відділи: шлунковий і кишковий,
- з'являються зачатки черевних плавців,

- починає рухатися нижня щелепа. 45-а стадія називається стадією переходу личинок на активне (екзогенне) живлення. Після цієї стадії передличинок називають вже личинками, і починається личинковий період розвитку. У осетрових риб цей перехід здійснюється при резорбції жовткового мішка на 75%.

*Личинковий період* триває від початку зовнішнього живлення до зникнення личинкових ознак.

В цей період відбуваються такі зміни:

- закінчується резорбція жовткового мішка,
- личинка повністю переходить на екзогенне живлення.

Наприклад, у *осетрових риб* личинковий період ділиться на два етапи:

- на першому личинковому етапі личинки харчуються змішано. Цей етап триває 3 дні.

- на другому етапі жовтковий мішок зникає повністю. Тривалість етапу – 10 діб.

У деяких видів риб в період личинкового розвитку можуть з'являтися додаткові органи. Наприклад, у осетрових риб на 1-му личинковому етапі з'являються зуби, а на 2-му зникають. Необхідність в них при переході до малькового періоду розвитку зникає.

*Мальковий період* починається з моменту появи лускового покриву і закінчується оформленням ознак схожості з дорослими особинами даного виду.

Наприклад, у осетрових в цей період формуються ряди спинних, бічних і черевних жучок. Їх кількість така ж, як і у дорослих риб. Зяброві кришки починають повністю прикривати зябра. Мальки повністю переходять до живлення бентосом.

У багатьох видів кінець малькового періоду пов'язаний зі скочуванням в море. Наприклад, у лососевих риб в цей час змінюється забарвлення, і вони із строкатих перетворюються в срібних (сріблянки).

***Личинковий і мальковий періоди розвитку корона.*** В ранньому періоді з моменту вилуплення із оболонки короп проходить 9 етапів розвитку, які В.В.Васнецов позначив літерами: А, В, С1, С2, Д1, Д2, Е, F, G.

Етап А — передличинка відноситься до ембріонального періоду розвитку.

Етапи В, С1, С2, Д1, Д2, Е характеризують личинковий, F, G — мальковий періоди (рис. 49) [29].

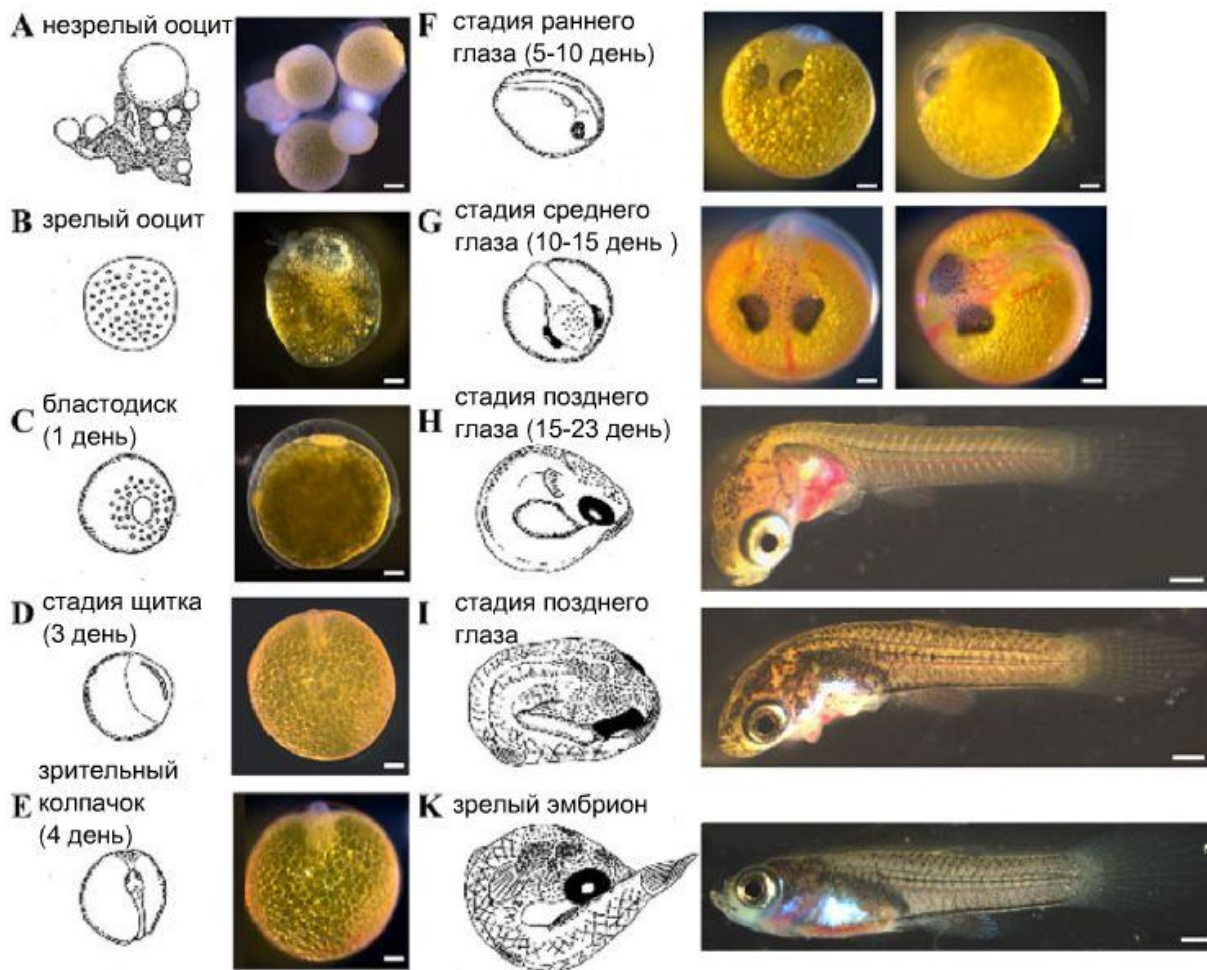


Рис. 49. Динаміка стадій ембріогенезу

В рибницькій практиці строки пересадки молоді в малькові або вирощувальні стави визначаються не віком, а етапом розвитку. Зарибнення малькових або вирощувальних ставів рекомендується здійснювати личинками на етапі змішаного живлення. При цьому тривалість підрощування в малькових ставах визначається часом, необхідним для завершення личинкового періоду розвитку і досягненні стадії малька.

Тривалість кожного етапу залежить від температури води, забезпеченості кормом, хімічного режиму і селекційних особливостей коропа.

### 3. Процес вилуплення у риб.

Момент виходу ембріона з яйця складає враження короточасного стрибка. Насправді вилуплення ембріона – дуже тривалий процес, що супроводжується накопиченням морфо-фізіологічних змін. Цей процес складається з:

- a. підготовки ембріона до вилуплення,
- b. самого моменту вилуплення і

с. змін, що забезпечують найголовніші процеси життєдіяльності організму, що виявився зовні яєчної оболонки.

**Залози вилуплення у кісткових і осетрових, їх розташування, будова, походження, функції.** Залози вилуплення – це світлі пластинки, які формуються в кінці ембріогенезу краніально від переднього відділу мозку (нюхових цибулин) і здатна генерувати ферменти, що розщеплює оболонку ікринки [33].

Наприклад, у білуги на стадії 24 - поява очних виростів і потовщення переднього кінця зачатків видільної системи. Шов в області злиття нервових валиків менш помітний. У задній частині переднього мозкового міхура утворилися очні вирости. З боків від заднього мозкового міхура виникли зачатки внутрішнього вуха. *Попереду головного мозку, примикаючи до нього, позначається світла пластинка - зачаток залози вилуплення.* У передній частині закладок видільної системи утворюються потовщення.

**Сформованість ембріонів до моменту вилуплення.** На сьомому етапі у зародка ембріон має такі характерні ознаки:

- закінчується сегментація хвостового відділу,
- починається розпрямлення голови, у зв'язку з її відокремленням від жовткового мішка,
- рот зародковий у вигляді ямки,
- з'являються формені елементи в крові,
- розвивається ембріональна судинна система, що несе дихальну функцію, у вигляді кювєрових проток на передній розширеній частині жовткового мішка і нижньою хвостової вени в анальному відділі загальної непарної плавникової складки,
- кров по мандибулярні дуг аорти з серця надходить в голову, а в тулуб - по спинній аорті, яка, загинаючись в хвості, переходить у хвостову вену, що спускається в анальний відділ загальної непарної плавникової складки,
- грудні плавники зачаткові.

Ця стадія зародка риби, як і інших риби, найбільш підходить для перевезення ікри в умовах ізотермічних ящиків, де можливе деяке охолодження, що сприяє уповільненню розвитку.

На восьмому етапі з оболонки вилуплюється ембріон. Голова остаточно розпрямляється і повністю відокремлюється від жовткового мішка. Спочатку етапу жовтковий мішок грушоподібний, до кінця його стає сигароподібним. Рот нижній, нерухомий, відкритий. В очах збільшується кількість малинового пігменту, вони стають чорними, до кінця етапу в них з'являється гуанін. В слухових пухирцях диференціюються напівкružні канали. Формуються зябрової-щелепний апарат, печінка, жовтковий і плавальний бульбашки. Кишечник має пряму здавлену трубку без просвіту (рис. 2, р). Кювєрови протоки коротшають. Судинна мережа нижньої хвостової вени досягає максимального розвитку. У загальній непарної плавникової складці формуються хвостова, спинна і анальна лопаті. Функціонують залози приклеювання. На тілі з'являється пігмент, в кров'яних тільцях - гемоглобін.

Предлічінки мають негативну реакцію на світ. Вони приклеюються до субстрату, Наприкінці етапу предлічінки починають час від часу спливати. Тривалість етапу 79 годин. Після виходу ембріона з оболонки істотні зміни відбуваються і в обміні речовин. Якщо глікоген є основним джерелом енергії зародка, то головним в ендогенному харчуванні предлічінки є жир. Його запаси в два рази вище (2-2,5%), ніж глікогену (0,7-1,2%). Змінюються й інші показники обміну. Вміст білка збільшується до 11-13%, сухих речовин - до 19-20%, фосфору - до 300-360% [53].

На дев'ятому етапі рот стає рухомим. Збільшуються слухові міхури і оттоліти. Набувають рухливості грудні плавці. Поряд з ембріональними органами дихання, функцію дихання виконують зябра. На початку етапу починається кровообіг у пелюстках зябрових дуг. До кінця етапу пелюстки подовжуються і стають розгалуженими. Кювьєрови протоки вже не функціонують як ембріональний орган дихання. Значно зменшується обсяг жовткового мішка. Предлічінки поступово втрачають негативну реакцію на світло. Вони починають спливати на поверхню води і захоплювати бульбашки повітря, наповнюючи їм плавальний міхур, а наповнивши, переходять до постійного плавання в товщі води. Етап триває 48 годин, личинка досягає 8,0 - 8,6 мм.

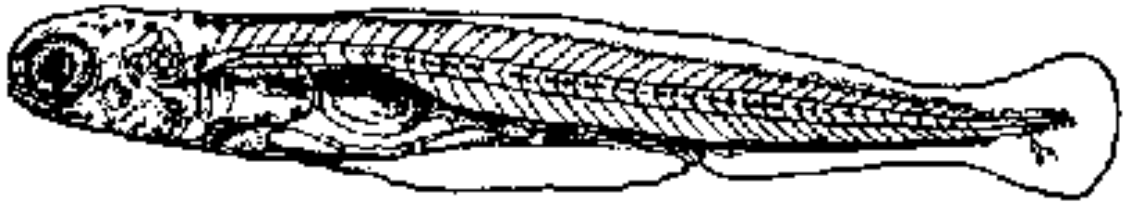
Необхідно звернути увагу на дуже важливу обставину, яке треба враховувати в рибогосподарській практиці і особливо в сучасному рибництві при широкому використанні заводського способу одержання личинок риби - ікра риби в процесі ембріонального розвитку проходить ряд критичних періодів, коли спостерігається підвищена чутливість ембріонів до різних абіотичних факторів середовища (температурі, газовому складу води, солоності, механічного впливу й ін.) Це пов'язано з тим, що в критичні періоди відбуваються значні зміни в перебудові обміну речовин розвивається зародка.

#### **4. Зміна форми і функцій тіла і окремих органів в постембріональному розвитку.**

Постембріональний розвиток включає личинковий і Малькової періоди. У ранньому періоді з моменту вилуплення з оболонки рибець проходить 7 етапів розвитку [34].

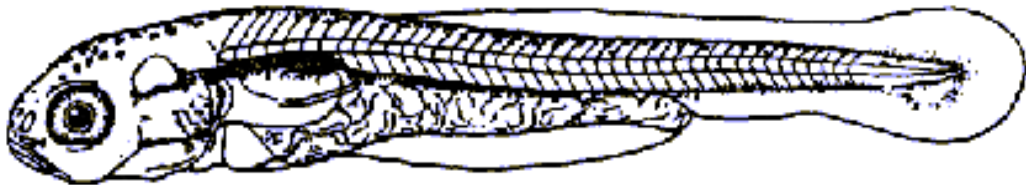
##### **Личинковий період.**

**Етап перший (В)** - личинка досягає довжини 8,6-9,3 мм, триває 2 доби. На цьому етапі для личинок характерний змішаний тип харчування: личинки захоплюють їжу ззовні (інфузорії, коловертки, одноклітинні водорості) і харчуються ще за рахунок вмісту жовткового мішка. Рот не зовсім кінцевий, не повністю закривається. Дихальна функція виконується головним чином зябрами. Роль ембріональних дихальних систем зменшується. Мережа сегментних судин в значній мірі редукується. Плавальний міхур однокамерний, заповнений повітрям. Жовтковим мішок має перетяжку. Дегенерують залози приклеювання. Протягом етапу формується до 4 лепідотріхій (рис. 50).



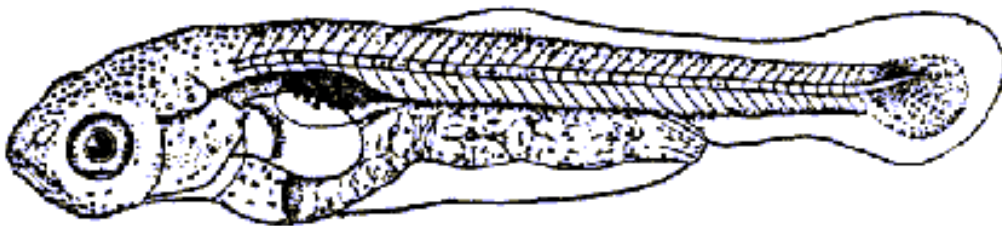
*Рис. 50. Етап В розвитку риби*

**Етап другий (C<sub>1</sub>)** -Личинка розміром 8,9-9,7 мм. Тривалість етапу 4 діб. Жовтковим мішок повністю розсмоктується і личинка переходить на екзогенне харчування. Рот кінцевий. Закладаються хрящові нижні дужки хребців, продовжується формування ліпідотріхій (рис. 51). Харчуються одноклітинними водоростями, Коловертки, інфузоріями, молоддю кладоцер і копепод.



*Рис. 51. Етап C<sub>1</sub> розвитку риби*

**Етап третій (C<sub>2</sub>)** - довжина личинки 9,3 - 11,7 мм. Тривалість етапу 8 діб. Рило значно подовжується. Зяброві кришки починають костеніти, але вони ще не досягають пояси грудних плавців. Зникають ембріональні дихальні системи. Редукуються вирости сегментних судин. Нижня хвостова вена частиною захована під міотомом. Плавальний міхур однокамерний, але з зачатком передньої камери. Кишечник у вигляді трубки. Кінець хорди загнутий під тупим кінцем вгору, під ним є розрослися гіпуралії і відходять від них косо вниз лепідотріхії (рис. 52). Протягом етапу формується повне число лепідотріхій (до 20). Харчуються одноклітинними водоростями і молоддю кладоцер і копепод. Довжина личинок 11,3-13,9 мм.



*Рис. 52. Етап C<sub>2</sub> розвитку риби*

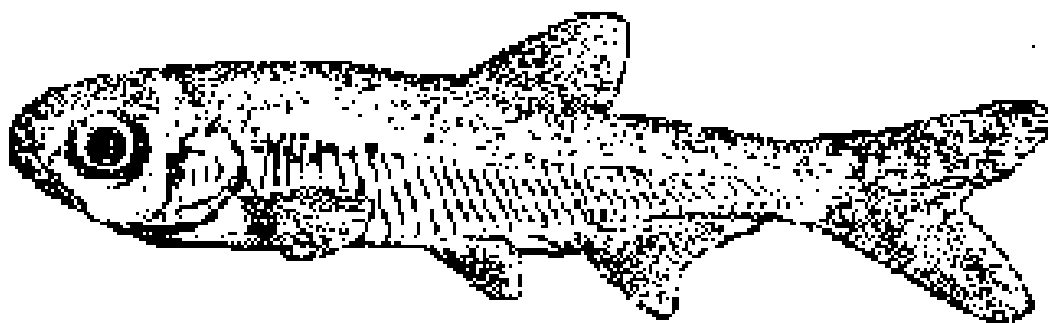
**Етап четвертий (D<sub>1</sub>)** - довжина личинок 11,3-13,9 мм. Тривалість етапу 6 діб. Плавальний міхур стає двох камерним. Передня камера його

наповнюється повітрям. У хвостовому плавці кісткові промені. У спинному і анальному плавцях мезенхімного промені (рис. 53). Харчуються, як і на попередньому етапі. Довжина личинок 12,3-15,7 мм.



*Рис. 54. Етап D<sub>1</sub> розвитку риби*

**Етап п'ятий (D<sub>2</sub>)** - довжина личинок 12,3-15,7 мм. Тривалість етапу 6 діб. Краї зябрових кришок заходять за пояс грудних плавців. Будова спинного, анального та хвостового плавців стає таким же, як у дорослих риб. У цих плавцях розвинені кісткові промені. Грудні й черевні плавці збільшуються, в них з'являються мезенхімного промені (рис. 55). В основному харчується дорослими формами кладоцер і копепод, личинками фітофільних хірономід.



*Рис. 53. Етап D<sub>2</sub> розвитку риби*

**Етап шостий (E)** - личинки завдовжки 15,7-18,8 мм. Тривалість 13 діб. Зяброві кришки повністю залякли. З'явилися перші дві петлі кишечника. У всіх парних і непарних плавцях добре розвинені кісткові промені. Зредуковані залишки плавникової складки позаду спинного і анального плавців. Черевні плавці виступають за краї преанальної складки. Спектр харчування той же, що і на п'ятому етапі. (рис. 54).

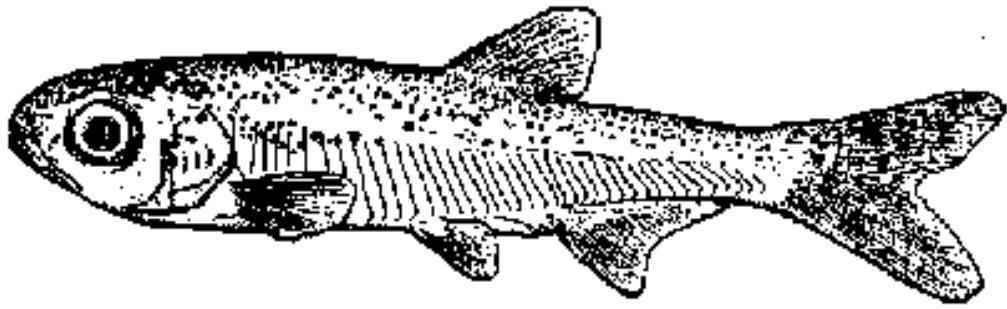


Рис. 54. Рибець на етапі Е

**Малькової період** – личинка досягає довжини 16,0-19,0 мм.

**Етап F** - личинка досягає довжини 16,0-19,0 мм. Тривалість етапу 6 діб. Рот переміщається в нижнє положення. Нюхове отвір повністю розділений перегородкою на два. М'які промені в непарних плавцях стають гіллястими. Залишки плавникової складки повністю редукуються. Закінчується формування хребців та ребер. Вентральні кінці міотома зникають по середній лінії. Зяброві кришки і боки набувають сріблясту забарвлення. Наприкінці етапу на тілі з'являється луска. Харчуються зоопланктоном і зообентосом (рис. 55).

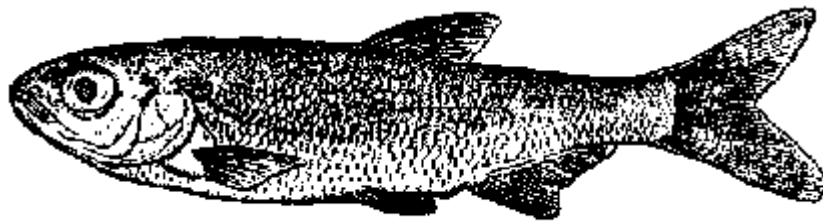


Рис. 55. Етап F розвитку рибця

### **5. Вплив зовнішніх і внутрішніх чинників на життєві цикли риб.**

Температура води є важливим чинником, що робить вплив на зростання і розвиток організму риб, на інтенсивність ферментативних процесів, на активність споживання їжі, характер обміну речовин. Температура визначає фізіологічну готовність організму до початку міграцій, нересту і зимівлі [21].

По відношенню до температури риби діляться на *еври-* і *стенотермних*. *Евритермні* – це види риб, що живуть у водоймищах, температура води в яких змінюється протягом року в широких межах. До них відносяться щука, лящ, сазан, осетрові, лососеві риби і т.п. *Стенотермні* – це в основному тропічні риби, які витримують коливання температури в досить вузькому температурному діапазоні (5-7°C).

Температурні умови, при яких життєві цикли проходять нормально, називаються оптимальними. Температурний діапазон закріплюється спадково на генетичному рівні. З підвищенням температури зменшуються окислювальні процеси. При цьому рибі потрібно більше кисню. Підвищення температури води сприяє розпаду оксигемоглобіна на гемоглобін і кисень, а

також інтенсивній віддачі кисню тканинам. У зв'язку з чим гемоглобін не зв'язується з киснем в органах дихання, що приводить до посилення процесу дихання у риб. Таким чином, при вирощуванні риб в умовах підвищених температур води необхідно покращувати умови газообміну.

Всі види риб умовно поділяють на: *теплолюбивих* (осетрові, карпові, окуневі) і *холодолюбивих* (лососеві, сигові). Теплолюбиві можуть жити у водоймищах з коливанням температури води від 0 до 30°C і навіть вище. Нерест у таких видів риб весняно-літній, при температурі води від 8 до 20°C, або при 17-25°C. Наприклад: білуга відкладає ікру при температурі води 8-15°C, стерлядь нереститься при температурі 8-10°C. Холодолюбиві риби нерестяться восени і на початку зими при температурі 10-14°C. Розвиток ікри відбувається при температурі води 0-14°C [37].

Нижньою летальною температурою для лососевих риб є 0°C, верхня межа залежить від видової приналежності. Верхня межа для горбуші дорівнює 24°C, для гольця – 25°C, для кумжі – 26,5°C, для атлантичного лосося – 32-34°C.

При поступовому підвищенні або зниженні температури, по відношенню до оптимальної, нормальний перебіг життєвих процесів у риб порушується.

Наприклад: для сазана оптимальною температурою води є 20-25°C. При температурі нижче 12-15°C сазан не розмножується і неохоче споживає корм. При 10°C інтенсивність живлення знижується ще більше, а при 2-4°C сазан припиняє харчуватися і рости, дихання сповільнюється і він впадає в анабіоз. Підвищення температури води до 27-30°C також веде до зниження активності риби та сповільнення росту.

Температура є сигнальним чинником для нерестових міграцій. Наприклад, ярові осетрові з лютого по травень йдуть в річку при температурі води від 7 до 15°C. Влітку, коли температура води підвищується до 18-24°C, йдуть озимі форми, а восени, коли температура падає до 4-6°C, хід припиняється.

Оптимальна температура води для живлення і росту молоді завжди вища, ніж в період ембріонально-личинкового розвитку. Між тією та іншою існує проміжна температура, оптимальна для життєдіяльності вільних ембріонів і личинок. Наприклад, для личинок прісноводного лосося вона дорівнює 9-12°C. Оптимальна температура для зростання молоді є оптимальною і для загального обміну, пов'язаного з раціональним використанням штучного корму. Риба харчується і при температурі води поза оптимальних меж. Але потенційні можливості зростання повністю не реалізуються. У міру підвищення температури прискорюється перетравлення їжі. При температурі вище оптимальної збільшується загальне і відносне споживання корму на одиницю приросту риби. При температурі нижче оптимальної, активність споживання корму і, отже, добовий раціон знижується, але разом з тим зростає ефективність його використання на пластичний обмін, оскільки основний обмін в цих умовах не значний [66].



**Вплив освітленості, рівня і течії води на риб.** Важливою умовою вирощування повноцінної молоді риб є рівень води, який в основному складає 0,3-0,5 м [65].

Велике значення для життя риб має освітленість. Цей чинник впливає на розвиток риб. Так, у багатьох видів ембріональний період розвитку порушується, якщо спостерігаються невластиві для них умови освітленості. Прикладом цього може бути реакція зародків і передличинок лососевих на світло, яка веде до збільшення потворності. В природних же умовах лососі відкладають ікру в нерестові горби, без доступу прямого світла. Тому ікру лососів інкубують в апаратах, щільно закритих від світла в темному цеху.

Освітленість спільно з рівнем води робить вплив на нерестові міграції. Напівпрохідні риби починають міграції весною, коли збільшується тривалість світлового дня, підвищується температура води і її рівень (повінь). Течія води є також стимулюючим чинником для дозрівання статевих продуктів під час нересту.

**Вплив гідрохімічного режиму на риб (сольовий та газовий склад, активна реакція середовища рН).** Гідрохімічний склад залежить від хімічних властивостей води, її здатності розчиняти рідкі, тверді і газоподібні речовини.

*Сольовий склад води.* Мінеральні солі розчиняються у воді. Морська вода різко відрізняється від прісної води за своїм сольовим складом.

В морській воді розчинені хлористі солі, а в прісній переважають вуглекислі і сірчаноокислі солі, від цього залежить жорсткість води. Сольовий склад води змінюється протягом року.

Сольовий склад впливає на всіх мешканців водоймищ, у тому числі і на риб. Від складу і кількості розчинених у воді мінеральних солей залежить розвиток одноклітинних водоростей – їжі для безхребетних тварин і риб. Риби безпосередньо з води можуть отримати фосфор, кальцій, магній, калій, сірку, залізо, мідь і інші елементи, необхідні для нормального зростання і розвитку організму. Проте, значний вміст у воді нітратів і нітриту є смертельним для риб. Розчинені у воді мінеральні солі підтримують у риб постійний осмотичний тиск, що забезпечує роботу всіх внутрішніх органів: всмоктування в кров через стінки кишечника, виділення продуктів обміну.

Для певного виду риб існує свій постійний сольовий склад, до якого він пристосувався в процесі еволюції. Одні риби здатні жити тільки в морській воді, інші тільки в прісній, а проміжна група пристосувалася жити як в прісній, так і в морській воді.

Риб, які витримують коливання солоності, називають *евригалинними*, а тих, які не переносять значні коливання солоності, називають *стеногалинними*.

Більшість риб, яких розводять в штучних умовах, є евригалинними.

Фізіологічно підготовлена до міграцій молодь лососів порівняно легко переходить від життя в прісній воді до життя в типово морській. Личинки і молодь осетрових риб володіють також евригалинністю. Вони здатні витримувати солоність води 5‰ без адаптації. Молодь осетрових у віці 50-60

діб при різкому переміщенні її з прісної води до солоної виживає при солоності 8-10‰, а під час поступової адаптації молодь виживає у воді з солоністю 13-16‰. Дорослі осетрові можуть жити у воді з солоністю вище 16‰. Напівпрохідні коропові (лящ, сазан, судак) на стадії ембріонального і раннього постембріонального розвитку здатні переносити солоність води в 5‰. Молодь цих риб витримує солоність до 12-14‰.

*Газовий склад.* Вміст у воді розчинного кисню змінюється залежно від температури води (з її пониженням підвищується розчинність кисню у воді).

Розчинний у воді кисень необхідний риbam для дихання. Вони асимілюють його з води, і через зяброві капіляри він поступає в кров, а вже в органах і тканинах відбуваються окислювально-відновні реакції.

По відношенню до вмісту кисню у воді всі риби діляться на 4 групи:.

1. Риби, що живуть у воді з високим вмістом кисню (лососеві – 6-8 мг/л);
2. Риби, що живуть при 6-7 мг/л, але здатні витримувати 5 мг/л (осетрові);
3. Риби, що здатні жити при невеликій кількості кисню – 4-5 мг/л (коропові);
4. Риби, що живуть у воді з незначним вмістом кисню – 0,5 мг/л (карась).

З підвищенням температури води риби споживають більше кисню. Проте існує температурний поріг. При подальшому підвищенні температури води споживання кисню падає. У лососевих риб це відбувається при температурі води 20-23 °С.

Відмічено, що концентрації кисню впливають на білковий і вуглеводний обмін.

У нерестових лососевих річках насичення води киснем звичайно в межах нормального режиму. Отже, якщо температурний оптимум для живлення і зростання молоді лососів знаходиться в межах 7-18°C, то оптимальна концентрація кисню при нормальному насиченні складає 9,5-12 мг/л. Не дивлячись на відносно високу оксифільність, лососі стійкі до дефіциту кисню, причому порогова концентрація кисню з віком знижується. Вільні ембріони стальноголового лосося і веселкової форелі гинули при вмісті кисню 2,2-2,7 мг/л, однілітки – 2-2,5 мг/л, а дволітки – 1,5-2 мг/л. Інтервал концентрації кисню у воді, при якому споживання його майже не змінюється, В.І. Привольнев назвав *кисневою зоною адаптації*. Ймовірно, при вирощуванні молоді лососів концентрація кисню в рибоводних басейнах не повинна зменшуватися до мінімального рівня, за яким настає зниження обміну.

*Активна реакція середовища* (водневий показник). Цей показник залежить від розчинених у воді різних хімічних речовин і визначається концентрацією в ній водневих іонів. Коливання рН у водоймищах бувають добові сезонні, річні. Великий вплив на рН має кисень. Дихання тварин і процеси гниття зменшують кількість кисню, що сприяє зниженню активної реакції середовища. При масовому розвитку у водоймищі фітопланктону рН знижується.

Найбільш сприятлива для життя риб при їх штучному розведенні, є нейтральна або слаболужна реакція середовища (рН – 7,0-7,5). При рН нижче 6,0 і вище 8,5-9,0 риби можуть загинути [78].

Води нерестових лососевих річок, як добре аерованих водоймищ, мають низькі концентрації CO<sub>2</sub>, їх супроводить нейтральна або близька до неї реакція середовища. Підвищення або пониження рівня CO<sub>2</sub> в прямій залежності пов'язано із змінами рН. Зменшення величини рН або її збільшення вище за граничний рівень ускладнює використання рибою кисню. Значення рН в межах 6-8 при вирощуванні лососів не викликає негативних явищ, хоча оптимальний рівень звичайно обмежують величиною 6,5-7,5. В більш кислому або лужному середовищі риба гірше використовує кисень.

**Вплив кормової бази на риб.** Якщо попередні чинники були абіотичними, то кормова база є біотичним чинником середовища [53, 76].

*Кормові ресурси водоймища* – це вся сукупність тваринних і рослинних організмів у водоймищі і їх продукти розпаду, незалежно від того, використовуються вони в даний час рибою чи ні.

*Кормова база* – це частина кормових ресурсів, яка використовується даними об'єктами рибництва.

Всі види риб по типу живлення діляться на 2 групи: тваринні і рослинні риби.

Ті риби, які харчуються різними безхребетними тваринами, називаються мирними, а ті, які харчуються іншими рибами – хижаками.

Рослинні риби харчуються водоростями, а також вищою м'якою і жорсткою рослинністю.

При доброму живленні риба швидко росте і досягає високої вгодованості. При мізерному живленні у риб відбувається низький темп зростання, поганий екстер'єр, у таких риб потомство нечисленне і менш життєстійке. Значну роль відіграє доступність корму та його поживна цінність. Чим доступніший корм, тим краще зростатиме риба, оскільки вона витратить менше енергії на відшукування своєї жертви. Чим вища поживна цінність кормових організмів, тим буде краще за кормовими якостями водоймище і, отже, тим благоприємніші умови для життя риби. Характеристика розвитку корошових у личинковий і мальковий періоди подані у додатку 5.

## **6. Ембріональні і личинкові пристосування. Провізорні органи.**

**Позазародкові органи (провізорні)** — тимчасові органи, які утворюються поза тілом зародка під час ембріогенезу та забезпечують ріст і розвиток самого зародка. У зв'язку з тим, що деякі з цих органів оточують зародок, поширена також назва зародкові оболонки. До П.о. належать хоріон, амніон, серозна оболонка, плацента, алантоїс, жовтковий мішок, пупковий канатик. У тварин, які відрізняються етапами онтогенезу, особливо на ранніх стадіях розвитку, можуть бути більш розвинуті ті чи інші провізорні органи, що зумовлено пристосуванням у процесі еволюції до певних умов життя. Жовтковий мішок починає розвиватися на стадії ранньої гастрული і особливе значення має за умов розвитку риб і тварин, що відкладають яйця. Жовтковий мішок виконує кровотворну і трофічну функцію, особливо у риб.

Наприклад, у людини жовтковий мішок бере активну участь у живленні і диханні ембріона дуже недовго: як кровотворний орган він функціонує до 7–8-го тижня, а потім піддається зворотному розвитку. У стінці жовткового мішка формуються первинні статеві клітини — гонобласти, які мігрують з нього з кров'ю до зачатків статевих залоз [73].

Амніон формує амніотичну оболонку, яка на ранніх етапах розвитку відокремлена від тіла зародка вузькою щілиною і пізніше перетворюється на заповнену рідиною амніотичну порожнину. Головна функція амніотичної оболонки полягає у виробленні амніотичної рідини, яка створює необхідне для розвитку зародка водне середовище, забезпечує плід поживними речовинами, виконує захисну функцію, амортизуючи можливі струси та удари, а також попереджуючи потрапляння до плода шкідливих агентів. Крізь амніотичну рідину до організму плода можуть потрапляти деякі ЛП, напр. ампіцилін та оксацилін, які за здатність накопичуватися в амніотичній рідині використовують для лікування внутрішньоутробних інфекцій плода [32].

Алантаїс є провізорним органом газообміну та екскреції: за його допомогою постачається кисень, а також у ньому накопичуються продукти виділення у тварин, що розмножуються за допомогою відкладання яєць. У людини алантаїс не досягає значного розвитку, але його значення в забезпеченні дихання і живлення зародка на перших етапах розвитку досить велике (по ньому ростуть судини), хоча на 2-му місяці ембріогенезу алантаїс редукується [53].

Хоріон, або ворсинкова оболонка, розвиваючись із трофобласта і позазародкової мезодерми, проникає в слизову оболонку матки і разом з нею утворює плаценту. За рахунок основної відпадаючої оболонки утворюється материнська частина плаценти, а за рахунок гілкового хоріона — її плідна частина. Гілковий хоріон до 3-го місяця набуває типової для сформованої плаценти дискоїдальної форми. Плацентування у людини здійснюється протягом 3–6-го тижня внутрішньоутробного розвитку і збігається з періодом формування зачатків органів. Цей період після імплантації є другим критичним періодом в ембріогенезі людини, тому що різноманітні патогенні впливи в цей час найчастіше можуть спричинити порушення [6].

*Плацента* (лат. *placenta*, грец. *plakus* — корж, син. дитяче місце) — орган, що утворюється під час вагітності й забезпечує зв'язок між організмом матері і плодом. Плацента виконує трофічну, депонуючу, дихальну, екскреторну (для плода), ендокринну (продукує хоріональний гонадотропін, прогестерон, плацентарний лактоген, естрогени та ін.), захисну (включаючи імунний захист) функції. Через плаценту з крові матері до плоду проходять амінокислоти, глюкоза, ліпіди, електроліти, вітаміни, гормони, імуноглобуліни, вода, кисень, а з ембріона у кров матері виділяються продукти метаболізму та вуглекислий газ. Кров матері та плод в нормі ніколи не змішуються завдяки наявності *гематоплацентарного бар'єра*. Однією з найважливіших функцій цього бар'єра є забезпечення імунологічного гомеостазу в системі мати — плід [23]. Сформована плацента забезпечує

остаточне диференціювання і бурхливий ріст зачатків органів плода. До важливих провізорних органів людини належить також пупковий канатик, який забезпечує ембріон поживними речовинами та киснем, перешкоджає проникненню шкідливих агентів з плаценти до ембріона, виконуючи таким чином захисну функцію. Знання про особливості будови та функцій провізорних органів є дуже важливими.

У риб, як типових ананій провізорними органами, що зникають наприкінці ембріогенезу є жовточний мішок і залоза викльову.

## **6. Ріст риб і способи його обчислення.**

Оцінка за даними вимірювання більш точно характеризує екстер'єр (статуру) об'єкту. Вимірювання риб здійснюють за допомогою мірної дошки, оснащеної спеціальним бонітувальним трикутником для вимірювання товщини тіла [45].

При вимірюванні риба повинна лежати на правому боці, щільно прилягаючи до бічної стінки, а кінець риби повинний упиратися в передню частину дошки. Рот при визначенні довжини повинен бути закритим. Вимірювання проводять з точністю + 0,5 см.

Найбільш важливими вимірами, які слугують для оцінки росту та екстер'єру риб є:

**Загальна довжина тіла (зоологічна) (L)** - від початку риби до вертикалі кінця найбільш довгої лопасті хвостового плавця.

**Мала довжина (стандартна, промислова) (I)** - від початку риби до кінця лускатого покриву (без хвостового плавця).

**Довжина голови (C)** - від початку риби до заднього краю зябрової кришки.

**Висота тіла найбільша (H)** - відстань від найвищої ділянки спини (перед спинним плавцем) до нижньої ділянки черевця (плавці і кісткові щитки у вимір не входять).

**Обхват тіла (O)** - вимірюється сантиметровою стрічкою в місці найбільшої висоти тіла (біля першого променя спинного плавця).

**Найбільша товщина тіла** - найбільша відстань між боками вимірюється за допомогою мірної дошки і спеціального бонітувального косинця з поділками.

Масу тіла у плідників визначають з точністю + 50 г.

За даними зважування і вимірювань розраховують індекси будови тіла риб, що характеризують екстер'єр риби, її господарську цінність (табл. 6).

**Індексом** називають співвідношення 2-х чи більше взаємозалежних між собою промірів, виражених у відсотках.

**Основні індекси промірів тіла риб**

<b>Індекс промірів тіла риб</b>	<b>Формула для обрахунку</b>	<b>Норматив (для корошових)</b>
Великоголовості	$(\text{Довжина тіла/мала довжина тіла}) \times 100$	27-31
Високоспинності (висоти тіла)	Мала довжина тіла / висота тіла	2,3-3,0
Компактності (обхват тіла)	$(\text{Обхват тіла / мала довжина тіла}) \times 100$	70-90
Широкоспинності	$(\text{Найбільша товщина тіла / мала довжина тіла}) \times 100$	17-28
Вгодованності	$\text{Маса риби / мала довжина тіла}^3) \times 100$	2,3-3,5

Оптимальний вік плідників коропа - 5-11 років. Коропів старше 11 років замінюють молодими особинами з ремонту. За індексами роблять висновок про особливості даного плідника.

**Практичний блок****Практичне заняття 5. Тема: «Методики дослідження молоді риб у ранньому постембріогенезі» (2 год.)****План**

1. Основні етапи постембріогенезу риб та стадії розвитку.
2. Етапи пост ембріогенезу корошових.
3. Методики дослідження молоді риб у ранньому пост ембріогенезі.

**Мета:** оволодіти практичними навичками дослідження стадій постембріонального розвитку риб різних аксонометричних груп.

**Завдання:** 1. За теоретичним блоком посібника законспектувати та схематично відобразити в зошиті етапи постембріонального розвитку риб та, власне, корошових.

2. Оволодіти методиками дослідження стадій постембріонального розвитку риб різних аксонометричних груп.

**Матеріали та обладнання:** Мікроскоп світловий з окуляр-мікрометром, піпетки, чашки петрі, колби, нативні зразки.

**Результати практичної роботи:** набуття практичних навичок дослідження стадій постембріонального розвитку риб різних аксонометричних груп.

## Хід роботи

Для детального дослідження розвитку молоді, головним чином зародкового періоду, найкраще отримувати матеріал шляхом штучного запліднення, так як датований матеріал в природних умовах отримати, як правило, неможливо.

Дослідження розвитку слід проводити паралельно на фіксованому та живому матеріалі, відзначаючи всі зміни в будові і поведінці, а також час до їх настання, що минув з моменту запліднення, а після вилуплення з оболонки також з моменту вилуплення.

Для характеристики будови молоді на різних етапах розвитку об'єкти детально описуються і замальовують. Замальовувати молодь можна як фіксовану у формаліні, так і живу, обездвиживая її слабким водним розчином уретану (приблизно 0,5%), хлоретоном, трікаїнметансульфонатом або гідрохлорид-2-метил-4-вінілоксіхіноліна. Бажано поряд з малюнком використовувати макрофотографії, особливо для живого матеріалу.

**Забарвлення молоді.** Для виявлення на фіксованому матеріалі деяких особливостей будови молоді, зокрема: меж міотомов, згущені мезенхіми в плавникової складці, закладок променів і луски, форми і розміру рота і т. д. застосовується забарвлення водним розчином метиленової сині. Для підфарбовування об'єкти опускають на кілька секунд в неміцний розчин метиленової сині, потім їх переносять в чисту воду. Також можна поверхню тіла личинок підфарбовувати пензликом, змоченою в розчині метиленової сині. Концентрацію розчину і час фарбування встановлюють дослідним шляхом, так як для різних видів і для личинок різного віку вони різні. Як правило, личинки на більш пізніх етапах розвитку фарбуються довше, ніж на ранніх. Об'єкти необхідно розглядати під мікроскопом відразу ж після фарбування, так як вони швидко розфарбовуються, стають рівномірно блакитними і деталі будови знову зникають.

Для виявлення окостенінь осьового скелета, скелета плавників, щелепного апарату і т. д. вживають червоний алізарин, який забарвлює кісткову тканину в червоний колір. В насичений в 96% -ному спирті розчин червоного алізарину додають по краплях крижану оцтову кислоту до слабого запаху оцту і зміни кольору розчину. На 1 частину цього розчину беруть 9 частин 70% -ного спирту. Забарвлювані об'єкти поміщають на 24 години в отриманий розчин, потім їх переносять в 96%-ний спирт до припинення віддачі фарби. Зберігають в 75% -ному спирті або в 4%-ному формаліні. Перед фарбуванням личинок, фіксованих формаліном, чи не відмивають, великі екземпляри споліскують водою [46].

**Аналіз періодів розвитку молоді.** На підставі особливостей будови і поведінки молоді риб в їх розвитку до настання статевої зрілості виділені зародковий, личинковий і Малькова періоди, кожен з яких складається з ряду етапів.

Зародковий період триває з моменту запліднення до початку зовнішнього живлення. Останні зародкові етапи можуть проходити, наприклад, у коропових і окуневих, поза оболонки. Спостереження за

ембріональним розвитком, особливо на ранніх етапах, потрібно проводити на живому матеріалі, при цьому слід відзначати початок набрякання ікри, освіту перівітеллінового простору, дроблення, утворення бластули, обростання бластодермою жовтковишкою, початок сегментації тіла, закладки органів (очей, слухових пухирців і отолитів в них, хвостовий нирки і т. д.), початок кровообігу і серцебиття, його частоту, поява еритроцитів, виникнення протоплазматическої моторики і руху зародка, розвиток залоз вилуплення і приклеювання, їх розташування, стадію, на якій зародок вилупився, і коісаніє довжини тільки що вилупилася молоді. Частоту ударів серця п число рухів зародок підраховують з секундоміром протягом 1 хв. Підрахунок повторюють не менш трьох разів і беруть середню.

Личинковий період триває від початку зовнішнього живлення до зникнення личинкових ознак і початку розвитку чешуйного покриву, після чого молодь переходить у малькова період, який триває до настання статевої зрілості. У деяких видів бичків личинковий період розвитку фактично відсутня, відповідні цього періоду етапи проходять у них в оболонці ікринки.

При описі розвитку молоді після вилуплення на останніх зародкових і личинкових етапах розвитку слід відзначати: розміри молоді на кожному етапі розвитку, особливо при переході з етапу на етап і довжину тіла, на деяких етапах розвитку розміри личинок риб можуть служити одним з ознак для їх визначення); наявність або відсутність органів проклеювання, їх розташування; форму жовткового мішку (грушоподібна, сигарообразная, яйцеподібна); наявність жирових крапель, їх кількість (одна велика або багато дрібних); колір жовтка і жирових крапель; кількість тулубових і хвостових миотомов; форму і ширину плавникової складки; величину і розташування грудних плавників; розташування і величину закладки непарних плавців (в спинному, хвостовому і анальному відділах плавникової складки згущення мезенхіми зовні мають вигляд ущільнених ділянок тканини); розвиток променів в непарних і парних плавцях; кількість променів в спинному і анальному плавниках; закладення і раз-іітіє черевних плавників; наповнення плавального міхура повітрям; пігментацію очей і тіла (кількість, розташування і форма пігментних клітин використовуються як ознака при визначенні личинок); форму, розмір і положення рота; розвиток щелепних зубів; для коропових - розвиток глоткових зубів, їх число, розташування і форма; величину зябрової кришки (закриває чи ні зяброві дужки); поява зябрових пелюсток і зябрових тичинок; освіту перегородок в нюхових ямках; початок розвитку шлунка і петель кишечника; початок закладки луски.

Після переходу на Малькова період розвитку у молоді слід відзначати форму плавників, їх розташування, число променів в непарних плавцях, розвиток луски, розвиток клапана в нюхових ямках, замикання каналу бічної лінії, розвиток шлунка і петель кишечника, будова щелепних і глоткових зубів; число, величину і форму зябрових тичинок; форму, розмір і положення рота [45].



Для розуміння морфоекологічних особливостей окремих видів риб на зародкових і ранніх личинкових етапах велике значення має будова кровоносної системи, так як на цих етапах вона несе функцію органу дихання і в зв'язку з цим має специфічні морфологічні особливості. Вивчати будова кровоносної системи можна тільки на живому матеріалі. При дослідженні слід відзначати, крім початку серцебиття, будова і розвиток судинної системи жовтківимішка, мережа кровоносних судин в плавникової складці, особливо в спинному і анальному її відділах, розвиток тулуба сегментального судин, зябрових судин, псевдобранхії і т. д.

Довжина молоді та пропорції її тіла. Вимірювати можна живий або фіксований в формаліні матеріал. Необхідно вказувати, вимірювалася жива чи фіксована молодь, так як при фіксації формаліном розмір молоді зменшується, причому на ранніх етапах він зменшується сильніше, ніж на більш пізніх. Вимірювати фіксовану молодь слід не раніше, ніж через добу після фіксації, так як зменшення її розміру відбувається протягом першої доби. Молодь довжиною до 18 мм вимірюється за допомогою окуляр-мікрометра з точністю до 0,1 мм; понад 18 мм - кронциркулем під бінокуляром; більша молодь (понад 30 мм) - штанген-циркулем.

Щоб простежити зміни пропорцій тіла протягом розвитку і встановити межі етапів, на яких відбуваються ці зміни, підбирається по довжині послідовний ряд молоді: до 10 мм довжиною - з інтервалом 0,1-0,2 мм, від 10 до 20 мм довжини - з інтервалом 0,25-0,5 мм, від 20 до 30 мм довжини - з інтервалом 0,5-1,0 мм. При невеликій варіабельності пропорцій тіла на кожному етапі розвитку і чітко видних зміни пропорцій тіла при переході з етапу на етап можна обмежитися виміром одного примірника кожного розміру. При значній варіабельності слід брати по 5-10 екз. кожного розміру в залежності від кількості матеріалу і розмаху варіабельності.

Тривалість етапів розвитку в лабораторних умовах встановлюється прямим наглядом. У природних умовах обчислюється за часом, який пройшов від появи в уловах перших примірників молоді на даному етапі до появи їх на наступному і до появи масової кількості молоді на даному і наступному етапах. Для цього необхідні щоденні лови молоді, бажано на одних і тих же місцях. Тривалість періодів розвитку встановлюється аналогічно тривалості етапів.

У природних умовах встановлюється також час, протягом якого в водоймі зустрічається молодь на кожному етапі розвитку, і різноманітність солоді одночасно зустрічається в водоймі не тільки за етапами розвитку, але заі розмірними категоріями [76].

**Швидкість росту.** Для встановлення швидкості зростання молоді та коливань її розмірів на кожному етапі необхідно проміряти, якщо в пробі менше 50 особин, то вимірюють всю пробу, якщо більше - 50 екз. При розведенні в штучних умовах, оскільки матеріал зазвичай буває більш однорідним, для вимірювання при щоденній фіксації можна брати 10-20 екз. в залежності від кількості матеріалу і його однорідності. Для встановлення вагового росту молоді зважується на вагах. На ранніх личинкових етапах

зважується одночасно по 10-20 екз. одного розміру, а потім обчислюється середня вага для даного розміру.

**Поведінка молоді.** При спостереженні за молоддю слід відзначати: поведінка її після вилуплення (підвішується до рослин, лежить на дні, ховається під камені, робить «свічки» і т. д.), місця її проживання та поведінку на різних етапах розвитку, реакцію на світло, протягом, тактильні подразнення, коливання води, стук по стінці судини. Для прохідних і напівпрохідних риб - початок скочування, розміри молоді, етап, на якому вона скочується, поведінку під час скочування, утворення зграй.

**Дослідження харчування молоді.** Для визначення харчування личинок риб їх розтинають під мікроскопом за допомогою препарувальних голочок, виділяють кишковий тракт, який також розкривають. Харчові організми визначають, по можливості, до виду, підраховують число примірників кожного виду і за допомогою окуляр-мікромметра вимірюють їх розмір. Вимірювання харчових організмів необхідно для визначення граничного розміру їжі, яку здатна захоплювати личинка того чи іншого етапу розвитку. Крім того, розмір харчових організмів необхідний для того, щоб розрахувати вагу харчової грудки.

Для встановлення характеру харчування рекомендується розкрити не менше 20-25 личинок кожного етапу. У невеликих личинок харчові організми підраховують у всій харчовій грудці, з ростом личинок можна аналізувати 1/2 або 1/4 його частину. Для полегшення визначення залишків організмів в їжі і встановлення виборчої здатності молоді раз на п'ять діб на місцях її лову беруться проби планктону. У пробу планктону додають на око 40% -ний формалін.

При аналізі харчування молоді слід відзначати початок активного харчування, кормові об'єкти на всіх етапах розвитку, їх видовий і кількісний склад, абсолютний і відносний розмір, індекси споживання [46].

**СРС. 5.** Провести дослідження молоді коропа за поданою вище методикою. Визначити основні ознаки росту риб.

### **Контрольні питання**

1. Опишіть основні правила фіксації і зберігання матеріалу.
2. Які існують загальні правила дослідження розвитку молоді риб?
3. Яку роль відіграє забарвлення молоді риб для дослідження етапів розвитку?
4. Які періоди розвитку молоді риб ви знаєте? Чим вони відрізняються?
5. Опишіть основні характеристики кожного періоду.
6. Охарактеризуйте тривалість етапів розвитку молоді риб. Які основні характеристики використовуються для розподілу на етапи?
7. Якими способами можна досліджувати і оцінити харчування молоді риб?

## Теоретичний блок

### Лекція № 7. Тема: Розвиток риб у період дозрівання та репродуктивного стану (2 год.)

#### План

1. Поняття розвитку, статевого дозрівання та диморфізму риб.
2. Залежність віку статевого дозрівання риб від різних чинників.
3. Визначення статі у риб
4. Шкали зрілості стадії зрілості статевих залоз риб.
5. Коефіцієнти та індекси зрілості у риб.

#### 1. Поняття розвитку, статевого дозрівання та дозрівання риб.

**Розвиток** – це незворотня, спрямована, закономірна зміна матеріальних і ідеальних об'єктів. Тільки одночасна наявність всіх трьох зазначених властивостей виділяє процеси розвитку серед інших змін.

У результаті розвитку виникає новий якісний стан об'єкта, що виступає як зміна його складу або структури (тобто виникнення, трансформація або зникнення його елементів або зв'язків).

**Статеве дозрівання** - процес досягнення організмом такого анатомічного та фізіологічного розвитку, що робить його здатним до розмноження. Основною біологічною ознакою статевого дозрівання є вироблення дозрілих статевих клітин.

**Фізіологічна зрілість** - вік або стадія життя, коли організм має здатність до розмноження. Інколи цей термін розглядається як синонім дорослого організму, хоча ці слова мають різні значення.

Більшість багатоклітинних організмів не здатні до статевого відтворення одразу після народження, і залежно від виду, до того часу як вони отримують цю можливість проходить від кількох годин до більш ніж десятиліття. Також, перехід до статевої зрілості може вимагати певних *сигналів*. Вони можуть бути як зовнішніми, такими як посуха, або внутрішніми, як відсоток жиру в тілі (такі внутрішні сигнали не слід плутати з гормонами, які безпосередньо викликають статева зрілість).

Для статевої зрілості необхідне визрівання органів розмноження і виробництво статевих клітин. Ці зміни також можуть супроводжуватися:

- швидким ростом,
- іншими фізіологічними змінами, які відрізняють незрілий організм від його дорослої форми.

Ці ознаки відомі як *вторинні статеві ознаки*, і часто характеризують статевої диморфізм [58].

Після досягнення статевої зрілості деякі організми можуть втратити здатність до відтворення або навіть змінити стать. Хоча в багатьох організмах статева зрілість пов'язана з віком, вона залежить і від інших факторів, а вторинні статеві ознаки інколи можуть проявлятися і без досягнення статевої зрілості. З іншого боку, інколи зовнішньо «незрілі» форми також можуть відтворюватися (наприклад, під час прогенезу).

**Статевий диморфізм** (від лат. *di* — два, *morphe* — форма) - анатомічні відмінності між самцями і самицями одного і того ж біологічного виду, не враховуючи статевих органів [33]. Статевий диморфізм може проявлятися в різних фізичних ознаках, наприклад:

- *Розмір.*
- *Забарвлення.*
- *Шкіра.*
- *Наявність, орма, кількість та розміри зубів.*

Деякі тварини, перш за все риби, демонструють статевий диморфізм тільки під час спарювання. Згідно з однією з теорій, статевий диморфізм виражений тим більше, чим більш різняться внески обох статей у догляд за потомством. Також він є показником рівня полігамії.

**Статевий диморфізм** - загальнобіологічне явище, досить поширене серед різностатевих тварин. В деяких випадках статевий диморфізм проявляється у розвитку морфо-функціональних ознак виду. Такі, наприклад, прикраси і яскраве забарвлення самців у багатьох птахів, довге хвостове пір'я самця райського птаха, лірохвоста, що заважають при польоті. Гучні крики і спів, різкі запахи самців або самиць також можуть привернути увагу хижаків і ставлять їх в небезпечне становище. Розвиток таких ознак здавався нез'ясовним з позицій природного відбору. Для їх пояснення у 1871 р. Дарвіном була запропонована теорія статевого відбору. Вона викликала суперечки ще в часи Дарвіна. Неодноразово висловлювалася думка, що це найслабше місце дарвінівського вчення. Слабкість Дарвінівської теорії, що трактує статевий диморфізм як наслідок статевого відбору, є результатом методологічної помилки: широке явище не можна трактувати як наслідок вузького механізму. Теорія завжди повинна бути ширшою за трактоване явище.

З погляду еволюційної теорії статі статевий диморфізм розглядається як наслідок асинхронної еволюції статі. Отже, статевий диморфізм виникає тільки по еволюціонуючих ознаках. Це еволюційна «дистанція» між статями, яка з'являється з початком еволюції ознаки і зникає з її кінцем. Відповідно, статевий диморфізм може бути наслідком будь-якого виду відбору, а не тільки статевого, як вважав Дарвін [17, 53].

**Репродуктивний** - це постійний диморфізм первинних і вторинних статевих ознак, різних у чоловічої і жіночої статей, і, що має пряме відношення до розмноження. Це фундаментальні видові ознаки, гени яких повинні бути загальними для двох статей. А оскільки по загальних генах не може бути генотипного статевого диморфізму, то репродуктивний статевий диморфізм - гормональний, тобто фенотипічний. Його призначення - задати програми двох статей.

**Модифікаційний** – тимчасовий диморфізм, що проявляється у межах онтогенезу. Він виникає в результаті змін жіночої статі, що має ширшу норму реакції. Він передує еволюції будь-якої ознаки, і чим ширша норма реакції ознаки, тим більше може бути статевий диморфізм по ньому.

Призначення модифікаційного статевого диморфізму - захист жіночої статі від дії відбору, поки не з'являться нові гени, перевірені в чоловічому геномі.

**Еволюційний** – генотипів диморфізм, який виникає при еволюції будь-якої ознаки, в результаті випереджаючої зміни чоловічого геному. Вектор еволюційного статевого диморфізму збігається з напрямом еволюції ознаки - від жіночої форми до чоловічої [6].

### **Статевий диморфізм і репродуктивна структура популяції.**

Статевий диморфізм повинен бути пов'язаний з репродуктивною структурою популяції: у строгих моногамів він мінімальний, оскільки моногами використовують спеціалізацію статей тільки на рівні організму, але не популяції, а у панміктних видів і полігамів, що повніше використовують переваги диференції, він зростає зі зростанням ступеня полігамії.

**Явище реверсії статевого диморфізму при поліандрії.** Поліандрія, при якій самиця злучається з декількома самцями, тобто має ширший «перетин каналу» передачі генетичної інформації потомству, ніж самець, зустрічається у безхребетних, риб, птахів, ссавців. При цьому часто спостерігається реверсія статевого диморфізму (самиці більші за самців, яскравіше забарвлені, самці будують гніздо, насиджують яйця і піклуються про виводок, відсутня боротьба за самицю) [53].

Риби більшості видів роздільностатеві. Гермафродитизм спостерігається у багатьох представників сімейств Sparidae (морські карасі) і Serranidae (морські кам'яні окуні), але різний час дозрівання чоловічих і жіночих статевих продуктів усуває можливість самоzapліднення.

Статевий диморфізм у риб виражений по-різному ступені у різних видів. Найчастіше він проявляється в тому, що самці і самки одного віку відрізняються за розмірами, тому при зовнішньому огляді статевої диморфізм помітити важко. У більшості оселедцевих, коропових самки більші за самців. Самці далеких видів лососів і багатьох видів, які охороняють ікру (бички-Рота, бички-підкамінники, тіляпія, псевдопічкур), мають розміри більше, ніж самки.

Статевий диморфізм більш помітний у тих видів риб, для яких характерне внутрішнє запліднення. У самців акул, скатів, у суцільноголових внутрішні промені черевного плавника перетворюються в копулятивні органи - *птеригоподії*. Анальний плавник самця живородячих коропозубів перетворюється в *гоноподий*, у самців морського окуня, деяких бичків-підкамінників розвивається генітальний сосочок.

У самців лина сильно потовщені зовнішні промені черевного плавника - це має важливе значення при зовнішньому заплідненні ікри. Багато самці костистих риб відрізняються від самок розмірами плавців. Грудні і анальні плавники крупніше у самців мойви, деяких гольців. Спинний плавець сильно збільшується у морських мишей (р. *Callionymus*), харіусов [10, 33].

Винятковий інтерес представляє статевий диморфізм у глибоководних риб - вудильників (сем. *Ceratiidae*). Карликові самці цих видів на стадії вільної личинки захоплюють своїми величезними щелепами ділянку шкіри на тілі самки, прирастають до нього і надалі існують за рахунок тіла самки,

але вони мають добре розвинене серце і зябра, так що дихають абсолютно самостійно. Цей прояв статевого диморфізму є необхідним пристосуванням, що забезпечує життя виду при значному розосередженні популяції на глибинах в зв'язку з недостатністю кормових ресурсів (рис. 56).

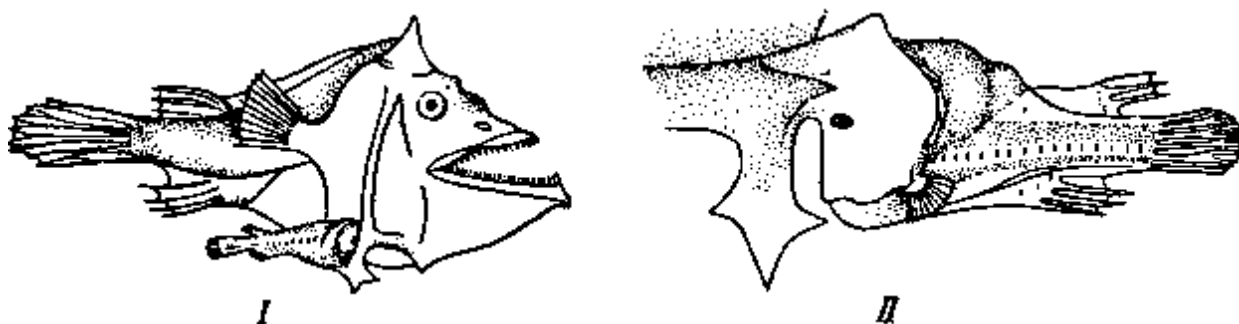


Рис. 56. Риба-рибалка *Edriolichrus schmidti* (по Солдатову). I - самка з карликовим самцем, який приріс до її зябрової кришці; II -самець в збільшеному вигляді

**Статева диференціація у риб** - явище унікальне. Риби мають дуже пластичною системою репродукції, яка дозволила їм зайняти практично всі існуючі на Землі водойми [4, 46].

Відповідно до біологічної необхідності риби можуть змінювати стать окремих особин. У риб немає однакової хромосомної системи статевого детермінізму, як, наприклад, у людини (XX-, XY-хромосоми), тобто системи статевих гетерохромосом. Вона зустрічається в класі риб, наприклад у рибця. Самки рибця в диплоїдному наборі мають дві однакові статеві хромосоми (XX), самці рибця мають дві різні статеві хромосоми (XY).

В інших видів, наприклад японського вугра, картина прямо протилежна: у самця є пара однакових статевих хромосом (ZZ), а у самки -дві різні статеві хромосоми (WZ).

Крім того, є види, у яких в одного з батьків статева хромосома непарна. Так, наприклад, самка фундулюса має парні статеві хромосоми (XX), а самець - непарну статеву хромосому (XO). У Лабіринтові риби Колізії тільки самець несе статеву хромосому, та й ту непарну.

У основних об'єктів аквакультури - коропових, лососевих, представників осетрових риб - статевих хромосом немає. У цих риб статевий детермінізм має поліхромосомную основу, тобто гени, що кодують первинні і вторинні статеві ознаки, розосереджені по інших соматичним хромосомами. Такі різкі відмінності статевого генно-хромосомного детермінізму у риб пов'язані з філогенезом, так як вони зустрічаються в межах одного сімейства і навіть у межах одного виду (останнє характерно для різних популяцій вугрів і пецилії).

Невизначеність із статеву приналежністю залишається і в онтогенезі. Найчастіше у молоді немає статевих відмінностей до моменту статевого дозрівання. При цьому навіть гістологічні дослідження гонад не проясняє

ситуації з статевою приналежністю. У риб первинні статеві клітини здатні розвиватися як по жіночому, так і по чоловічому шляху.

Багатьом видам риб властивий *ювенальний гермафродитизм*, тобто паралельний розвиток і чоловічих, і жіночих гонад і відповідно статевих клітин, одні з яких згодом відмирають.

У риб відомо явище *проандрії і прототенії*, коли на ранньому етапі онтогенезу риби розвиваються чоловічі гонади, а на наступних - жіночі. Як нормальне фізіологічне явище у риб зустрічається кілька типів *функціонального гермафродитизму*. Особливо багато прикладів цього явища у окуневих риб. Є види окунів, які першу половину репродуктивного періоду є самками, а другу-самцями. При цьому риби мають і первинні, і вторинні статеві ознаки з нормальним ово- або сперматогенезом і відповідаючою статі нерестовою поведінкою [12].

І вже зовсім незвично виглядає справжній *добовий транссексуалізм* у морських окунів. Протягом доби одна і та ж особина багаторазово змінює свою статевою приналежність, викидає або ікру, або молоки. Самозапліднення тут малоймовірне, але можливе.

Важливою статевою ознакою може служити *статева поведінка риб* перед нерестом. Це може бути переслідування самцем самки (короп, щука й ін.) Або більш складна поведінка - облаштування гнізда (лабіринтові), охорона території.

Після нересту у багатьох видів риб спостерігаються *елементи батьківської поведінки*: вентиляція ікри, інкубація ікри в ротовій порожнині, охорона молоді.

Звичайно, якими б складними формами поведінки риби не володіли в період розмноження, всі вони є результатом *вроджених стереотипових поведінкових актів*. Статева поведінка проявляється при зміні гормонального статусу риб у відповідь на дію зовнішнього середовища.

Статева домінанта формується під впливом посилення функції гіпоталамо-гіпофізарно-гонадо-адреналової системи. Тому управління статевим детермінізмом при штучному розведенні риб має велике практичне значення.

Особливо корисним цей прийом може бути при розведенні цінних риб - осетрових, лососевих. Тут бажано мати велике поголів'я самок і обмежену кількість самців, однак статеві ознаки у цих видів проявляються досить пізно, коли вже витрачено багато коштів і часу.

Регулювати стать в штучних умовах вирощування вдається за допомогою *стероїдних гормонів*. Андрогени і естрогени не руйнуються в шлунково-кишковому тракті. Тому вони додаються до корму. Включення метилтестостерона в раціон личинок тиліапи в кількості 30-50 мг/кг призводить до того, що в стадії статевозрілих риб самці складають 95-100%. При додаванні в раціон форелі цього ж гормону (3 мг/кг) всі особини перетворювалися на самців [77].

При додаванні в раціон гормону естрадіолу (20 мг/кг корму) у лососів формувалося повністю (на 100%) жіноче гомосексуальне стадо. Такий же

"феміністичний" ефект отримували у тиліапіи за допомогою етинілестрадіолу в кількості 50 мг/кг корму.

Таким чином, гормональна регуляція статі у риб за допомогою синтетичних або природних стероїдів може претендувати на самостійний технологічний прийом у рибництві.

## **2. Залежність віку статевого дозрівання риб від різних чинників:**

- від певних розмірів тіла – чим більші розміри риб, тим більший вік статевого дозрівання;
- від швидкості росту тіла риб – чим швидше риба росте, тим раніше настає статева зрілість;
- від статі одного покоління - мінливість віку дозрівання особин одного покоління: спочатку самки, потім самці (у роздільностатевих риб), у гермафродитних – в залежності від виду гермафродитизму.

На настання статевої зрілості впливає комплекс типових та атипових чинників. Так, для коропа, карася, лина найбільш придатні місця — прибережна зона глибиною 0,5-1,5 м, яку добре прогріває сонце. Оптимальна температура для нересту коропа становить 17-18 °С для лина — 20-22 °С. Плодючість самки коропа в середньому 180 тис. ікринок на 1 кг живої маси, карася — 200-300, лина — 300-400 тис. ікринок від однієї самки. Ікра дрібна й клейка, тому прилипає до рослин, де розвивається у коропа — 4-6, карася і лина — 5-7 днів. Статева зрілість настає у коропа на 3-4-й, карася і лина на 2-3-й рік життя [46].

**Білий амур, білий і пістрявий товстолобик** на відміну від коропа ікру в природних умовах не відкладають, а тому статеві продукти від них одержують штучно й інкубують їх у спеціальних апаратах. Статева зрілість у цих риб настає на 5-6-му році життя. Кількість ікри, яку одержують від них, становить 500-800 тис. штук. Ікра розвивається 28-32 год. Живляться ці риби зоо- і фітопланктоном, а білий амур — вищою водною рослинністю. Жива маса риб на першому році життя становить 20 г, на другому — 500-1200, на третьому 2000-3000 г.

**Щука і судак** — хижаки, їх доцільно вирощувати у великих ставах і водоймах, де є багато смітної риби. Статева зрілість цих риб настає на 3-4-му році життя, нерест відбувається у березні - квітні при температурі 3-8 °С і 9-15 °С, кількість ікринок від 100 тис. до 1 млн. штук у щуки і 300-400 тис. штук у судака. Розвиток ікри триває 10-20 днів залежно від температури. Маса щуки на першому році життя становить 150-800 г, на другому — 400-1500 і на третьому — 800-3000 г, судака — відповідно 5-35, 100-500 і до 1000г.

**Райдужна форель** — холодноводна риба, успішно росте у спеціальних ставах і басейнах. Статева зрілість настає на 3-4-му році життя, ікру одержують штучно й інкубують в апаратах. Плодючість— 1,5-6 тис. ікринок, розвивається ікра 30-35 днів. Живиться у ставах водними комахами, жабами і пуголовками, дрібною рибою. Маса на першому році життя становить до 20, другому — до 280 і на третьому — до 600 г [45].



### 3. Методи визначення статі у риб.

Стать риби визначають за *вторинними статевими ознаками*. Так, самці:

- лососевих мають вигнуту нижню щелепу;
- самці лина - потовщений перший промінь черевного плавця;
- самці форелі - більш яскраве забарвлення, чим самки;
- у самців корошових (сазан, короп, лящ та ін.) у період нересту з'являється шорстка поверхня у ділянці грудних плавців, голови і спини,
- самців товстолобів, білого амура відрізняють від самок за шорсткуватою поверхнею грудного плавця.

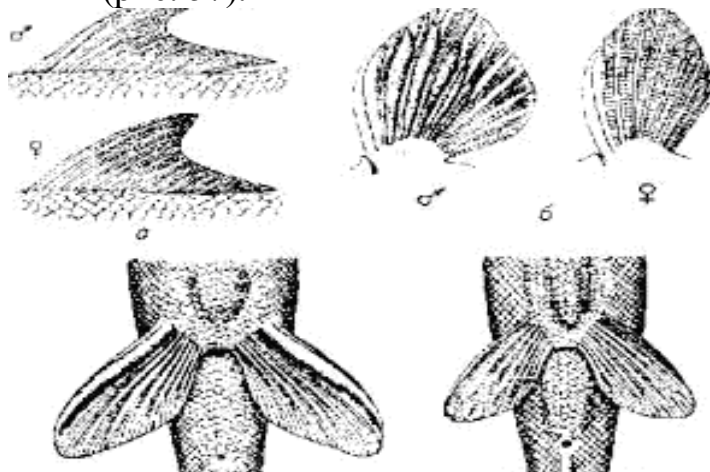
Вторинні статеві ознаки риб, які особливо яскраво проявляються в період нересту, мають важливе практичне значення в рибництві при сортуванні риб за статевою ознакою.

Наприклад, у лососів ознакою самців є більш яскраве забарвлення і зміни опорно-рухового апарату - викривлення щелеп, поява горба.

У самця колюшки перед нерестом черевце забарвлюється в червоний колір. Самці багатьох морських бичків перед нерестом стають абсолютно чорними. У корошових (вобла, язь) на голові та тілі самців в преднерестовий період з'являється "перлова висипка" - рогові утворення білого кольору. Поява шлюбного вбрання у риб визначається гормональними перебудовами в цей період життя. Значення його фахівці трактують по-різному. Шлюбне забарвлення в нерестовий період може виконувати захисну роль.

У лососевих шлюбний наряд маскує риб, робить їх менш помітними на ґрунті в прозорій воді. В інших випадках нерестове забарвлення має сигнальне значення (горбуша, кета).

Стать одних риб можна визначити за формою анального отвору, інших - за формою плавників (рис. 57).



**Рис. 57. Вторинні статеві ознаки риб:**

*а - спинні плавники Labeo deero, б - грудні плавці тибетського гольца, в - черевні плавці лина*

Самці живородних риб (наприклад, прісноводна рибка гамбузія й ін.) мають зовнішній статевий орган, що являє собою подовжений сечостатевий

сосочок із внутрішнім каналом чи у вигляді частково видозміненого анального плавця. Наприклад, у живородячих піциллід статевий диморфізм досить рано проявляється в особливій будові анального плавника самців, що виконує роль копулюючого органу. У акул таку ж роль виконує придаток черевного плавця.

Особливу увагу при оцінці плідників у переднерестовий період звертають на чіткість прояву вторинних статевих ознак. У елітних самців коропа має бути добре виражене парувальне вбрання (шорстка поверхня у ділянці грудних плавців, голови і спини), еластичне, пружне, черевце, з якого при легкому натисканні може виділятися сперма консистенції вершків.

У період нересту в самок черевна частина роздута, статевий отвір червоний, припухлий. До елітних самок відносять особин, які поряд із хорошими екстер'єрними даними мають розвинене, м'яке, широке та округле черевце, ніжну і гладеньку поверхню тіла [6, 44].

#### **4. Шкали стадій зрілості статевих залоз риб**

Ступінь зрілості статевих продуктів у окремих видів риб визначають по-різному. Існують численні схеми визначення ступеня статевої зрілості. Але одноманітності в схемах навіть по відношенню до одного і того ж виду риб поки немає [46].

Для риб, що одноразово нерестяться застосовують такі шкали:

##### **Схема визначення зрілості гонад за К.А. Киселевичем.**

*Стадія I.* Статеві залози нерозвинені, щільно прилягають до внутрішньої сторони стінок тіла (з боків і нижче плавального міхура) і представлені довгими вузькими шнурами і стрічками, за якими не можна оком визначити стать.

*Стадія II.* Статеві залози почали розвиватися. На шнурах гонад утворюються затемнення і потовщення, в яких вже впізнаються яєчники і сім'яники. Ікринки настільки дрібні, що не видно неозброєним оком. Яєчники від сім'яників (молоків) відрізняються тим, що уздовж перших по стороні, оберненій до середини тіла, проходять досить товстий і відразу кидається в очі кровonosні судини. На сім'яниках таких великих судин немає. Статеві залози малі і не заповнюють порожнини тіла.

*Стадія III.* Яєчники значно збільшилися в розмірах заповнюють від 1/3 до 1/2 всієї черевної порожнини і наповнені дрібними непрозорими, білими ікринками, помітними неозброєним оком. Якщо розрізати яєчник і поскоблити кінцем ножиць по оголених ікринках, то вони ледь відриваються від внутрішніх перегородок органу або утворюють грудки по кілька штук разом.

Сім'яники мають більш розширену передню частину і звужуються до задньої частини тіла риби. Поверхня їх рожева, а у деяких риб - червона від великої кількості дрібних розгалужуються кровonosних судин. При натисканні з сім'яників можна виділити рідку сперму. При поперечному розрізі краї сім'яники округлюються і залишаються гострими. У цій стадії

риба знаходиться довго: багато видів (сазан, лящ, вобла та ін.) - з осені до весни наступного року.

*Стадія IV.* В цій стадії перебувають особини, у яких статеві органи досягли майже максимального розвитку. Яєчники дуже великі і заповнюють до 2/3 всієї черевної порожнини. Ікринки великі, прозорі і при натисканні випадають. При розрізі яєчника і соскобі ножицями ікринки зіскоблюються поодиноці. Сім'яники білого кольору і наповнені рідкою спермою, яка легко виливається при натисканні на черевце. При поперечному розрізі сім'яники краю його негайно округлюються, і розріз заливається рідким вмістом. Ця стадія у деяких риб нетривала і швидко переходить в наступну.

*Стадія V.* Текучих статевих продуктів. Ікра і сперма настільки зрілі, що вільно витікають ні краплями, а струменем при самому легкому натисканні. Якщо тримати рибу в вертикальному положенні за голову, то ікра або сперма вільно випливають.

*Стадія VI.* Статеві продукти вимічені повністю. Порожнина тіла не заповнюється внутрішніми органами. Яєчники і сім'яники дуже малі, в'ялі, запалені, темно-червоного кольору. В яєчнику залишається невелика кількість дрібних ікринок, які зазнають жирове переродження і розсмоктуються. Через кілька днів запалення проходить, і статеві залози переходять в стадію II-III.

Якщо статеві продукти знаходяться на проміжній стадії між будь-якими двома з шести описаних стадій, або частина продуктів розвинена більше, частина менше, або коли спостерігач не може точно позначити стадію зрілості, то вона позначається двома цифрами, з'єднаними знаком тире, але при цьому та стадія, до якої ближче стоять за своїм розвитком статеві продукти, ставиться попереду. Наприклад: III- IV; IV-III; VI-II і т. Д. Основи цієї схеми містяться в схемах всіх наступних авторів [15].

### **Шкала зрілості вобли і ляща (по В. А. Мейену і С. І. Кулаєву).**

Самки вобли і ляща (Ця шкала не може бути застосована для ляща з порційним нерестом) [46].

*Стадія I (ювенальна).* Статеві залози мають вигляд тонких прозоро-склоподібних тяжів. На поверхні кровоносні судини або зовсім відсутні або дуже погано помітні. У розщепленої залозі при слабкому збільшенні під мікроскопом видно окремі яйцеклітини. Ця стадія зустрічається в молодих особин у віці близько 1 року.

*Стадія II.* Яєчники мають вигляд прозоро-склоподібних тяжів жовтуватого-зеленуватого кольору. Уздовж яєчника проходить тонкі кровоносні судини з дуже дрібними відгалуженнями. Ікринки розрізняються неозброєним оком або за допомогою лупи. Вони щільно прилягають один до одного і мають форму неправильного багатогранника з округлими кутами. Відсоток маси яєчників від ваги всієї риби становить в середньому у вобли 0,77, у ляща-1,21%.

*Стадія III.* Яєчник має округлу форму, трохи розширюється в головній частині. Протягом всього яєчника неозброєним оком видно ікринки неоднакової величини, багатогранної форми (як у стадії II).

Кровоносні судини, розташовані уздовж яєчника, добре розвинені і мають численні відгалуження. Відносна маса яєчника від ваги всього тіла риби в середньому становить у вобли 3,26, у ляща -4,1%.

*Стадія III* у риб зустрічається з кінця серпня до початку жовтня.

*Стадія IV.* Яєчник сильно збільшується в обсязі, і займає більшу частину черевної порожнини. Ікринки мають неправильну багатогранну округлу форму і тісно прилягають один до одного.

При руйнуванні оболонки яєчника ікринки приймають кулясту форму, тому що не піддаються більше тиску всередині яєчника. Ікринки щільно тріймаються в тканинах яєчника. В кінці IV стадії (навесні) в середині ікринки видно неозброєним оком ядро у вигляді невеликого плями. Яєчник має щільну оболонкою і відрізняється пружністю. Сильно розвинені кровоносні судини з численними відгалуженнями.

*Стадія IV* починається з кінця вересня або середини жовтня і триває до квітня-травня, тобто до нересту. Відносна маса яєчника від ваги тіла всієї риби восени у вобли в середньому 8,3, навесні - 20,9, у ляща - 11,6%.

Перехід до *стадії V (стадії повної зрілості)* характеризується появою спочатку окремих прозорих ікринок, а потім невеликих груп зрілих, прозорих ікринок. Потім зрілими ікринками заповнюються цілі ділянки яєчника. Перша поява прозорих ікринок в яєчнику показує, що повна зрілість настане найближчим часом. Цей стан яєчника позначається як IV-V. Перехідна стадія IV - V є короткочасною.

*Стадія V.* Яєчник досягає повної зрілості і наповнений ікрою, що виділяється при самому легкому натисканні черевця і навіть при опусканні риби хвостом вниз. Ікринки прозорі і мають правильну кулясту форму. На самому початку стадії V ікра хоча і прозора, але з працею виділяється при натисканні. Потім настає повна зрілість.

*Стадія V* у вобли і ляща зустрічається в квітні - травні або на початку червня.

*Стадія VI.* Яєчник сильно зменшився в розмірі і має в'ялий вигляд, м'який на дотик, багряно-червоного кольору. Оболонка щільна міцна. В яєчнику зустрічаються рідкісні ікринки, часто білуватого кольору. Відносна маса яєчника від маси тіла риби становить в середньому у вобли і ляща 1,3%.

Перехід *стадії VI в VII* відбувається поступово протягом 1-1,5 місяця. У міру зникнення порожніх фолікулів і залишилися після нересту ікринок яєчник поступово з багряно-червоного стає спершу рожевим, потім рожево-склоподібним та набуває жовтувато-зеленуватий колір.

У поліциклічних риб після VI стадії настає не II, а III стадія.

**Самці вобли і ляща. Стадія I.** Така ж сама, що і у самок.

*Стадія II.* Сім'яники представляють собою два тонких округлих тяжі майже такої ж довжини, як у зрілих сім'яників. Вони каламутні, блідо-

рожевого або сіруватого кольору. Кровоносні судини погано помітні. Маса сім'яників дуже мала і становить у вобли в середньому 0,34% від маси риби, а у ляща 0,25%.

*Стадія II* зустрічається в кінці липня і в серпні.

*Стадія III.* На початку стадії III (зазвичай вересень) сім'яники трохи кругліше, ніж на попередній стадії, рожево-сірі, пружні. В середньому вони становлять 0,9% від маси тіла у вобли і 0,7% у ляща.

У жовтні-листопаді сім'яники матово-жовті, розміри їх значно зростають, а маса сім'яників у вобли становить вже 2,25% і у ляща 1,5% маси тіла. У лютому - березні сім'яники досягають максимального розміру, стають пружними і набувають рожевий або білий колір. Сперма ще не виділяються при натисканні на черевце. Навіть при розрізанні гонади вона не виступає і не залишається на скальпелі слідів. Краї розрізу опливають і залишаються загостреними. Відносна маса залози досягає свого максимуму і становить в середньому 7% від маси тіла для вобли і 2,5% для ляща. Ця стадія триває майже чотири місяці, потім колір, розміри, і маса залози різко змінюються.

*Стадія IV.* Сім'яник вступає в період дозрівання. Макроскопічно заліза майже така ж, як на попередній стадії, але дріб'язково-білого кольору, і не так пружна. Протока ще не заповнена спермою. При натисканні на залозу або на черевце риби виступає густа крапля сперми. При розрізуванні сім'яника краї розрізу опливають і виділяється густа сперма. Маса залози така ж або трохи менша, ніж на попередній стадії.

*Стадія IV* зустрічається в квітні.

*Стадія V.* Насінники в стані повної зрілості являють собою два набряклих еластичних м'яких тіла, однорідного білого, з кремовим відтінком, кольору. На черевній стороні тонка переривчаста черевна ниточка кровоносних судин. У міру виділення сперми залози стають значно тонше, м'якше, в'ялі. Ця зміна особливо різко позначається в хвостовому відділі, де сім'яники буро-рожевого кольору. На початку стадії дуже різко виступає проток, який до кінця стадії стає в'ялим і рожевим, але залишається добре помітним. На початку стадії сперма самі не виділяється, а в кінці - ще виділяється при натисканні. Відносна маса залози на початку стадії у вобли близько 7%, у ляща 2,5%, в кінці стадії - у вобли 3,4% і у ляща 1%.

*Стадія V* у вобли і ляща зустрічається в квітні-червні.

*Стадія VI (вибой).* Сім'яники абсолютно звільнилися від сперми і представляють собою два тонких вялих тяжі. У поперечному перерізі вони незграбні, рожевого або бурого кольору. Кровоносні судини видно погано. Відносна маса залози різко знижується і складає всього 0,5% маси тіла у вобли і 0,4% у ляща.

*Стадія VI* у ляща зустрічається в липні [45].

## **Шкала зрілості окуня (за Мейеном і Кулаєвим)**

### **Самки окуня**

*Стадія I (ювенальна).* Яєчник одиночний і являє собою невелике прозоре подовжене тіло, в якому не можна розрізнити неозброєним оком

окремі ікринки. Він блідо-жовтого кольору із зеленуватим відтінком, скловидно-прозорий. По поверхні проходять невеликі кровоносні судини з дрібними розгалуженнями. Ювенальна стадія триває до середини другого літа життя окуня.

*Стадія II.* Яєчник скловидно-прозорий. Ікринки дуже дрібні, помітні неозброєним оком, іноді за допомогою лупи. Колір блідо-жовтий із зеленуватим відтінком. Стадія II настає у статевонезрілих особин в середині другого року життя і триває до середини наступного року. У статевозрілих особин вона настає після закінчення VI стадії і триває до серпня, у таких особин її слід позначати як II-III.

Відносна маса яєчника від маси всього тіла риби дорівнює в середньому 2,1%.

*Стадія III.* Яєчник втрачає прозорість. Ясно видно окремі круглі ікринки, тісно включені в тканини яєчника. Колір блідо-жовтий. Стадія III у окуня починається в серпні і триває до жовтня. Відносна маса яєчника від маси всього тіла риби дорівнює в середньому 3,5%.

*Стадія IV.* Яєчник займає більшу частину черевної порожнини. Ікринки неправильної багатогранної форми (при руйнуванні оболонки яєчника стають кулястими), щільно пов'язані з тканинами яєчника. Колір жовтий. Стадія IV у окуня починається з жовтня і триває до середини березня або початку квітня. Відносна маса яєчника від маси всієї риби в жовтні в середньому 8,8%, в лютому 13%, в березні-квітні-26,4%.

*Стадія V.* Ікра текуча і викидається в один прийом. Стадія V настає в кінці березня або в квітні.

*Стадія VI.* Яєчник сильно стиснувся внаслідок спадання стінок. М'який на дотик. Червоно-сірого кольору. Оболонка яєчника сильно стиснулася і потовщена. При розрізі яєчника неозброєним оком видно поперечні несучі пластинки. У незначній кількості зустрічаються невимічені ікринки. Відносна маса яєчника від маси всієї риби - 2,7%. Стадія VI у окуня триває в середньому протягом одного місяця після ікрометання.

**Самці окуня. Стадія I (ювенальна).** Статева заліза у вигляді двох дуже тоненьких і коротких склоподібних блідо-рожевих смужок.

*Стадія II.* Сім'яники мають вигляд двох тонких округлих тяжів, мутного блідо-рожевого кольору. Довжина їх дорівнює 1/3 розвиненого сім'яника. Маса залоз дуже мала і в середньому становить 0,2% загальної маси тіла риби. Стадія II у риб зустрічається в червні.

*Стадія III.* Сім'яники пружні рожево-сірого кольору, збільшені в обсязі і займають половину порожнини тіла. На початку стадії III (липень) відносна маса їх становить 0,35% загальної маси риби, а пізніше (до початку серпня) -0,7%, до кінця стадії (до грудня) - 2%. До цього часу сім'яники майже досягають довжини зрілої залози і мають вигляд пружних, досить товстих тяжів блідо-жовтого і навіть майже білого кольору. Сперма ще не виділяється. При розрізі краю не опливають і залишаються загостреними. На скальпелі не залишається мазка сперми. Відносна маса в середньому становить 2% ваги риби.

*Стадія IV (дозрівання).* Сім'яники дуже великі, майже досягають нормального розміру зрілої залози і мають молочно-білий колір. Займають всю порожнину тіла. При розрізі на скальпелі залишаються мазки сперми, а іноді (на дещо пізнішій стадії) при натисканні виступає густа крапля. Відносна маса сім'яників від 6 до 8% маси тіла риби.

*Стадія IV* у окуня зустрічається з грудня до початку квітня.

*Стадія V.* Сім'яники в стані повної зрілості, досягають максимального розміру, дуже набряклі з гладкою, напруженою, еластичною поверхнею, білого кольору. При натисканні на черевце риби рясно виступають рідкі краплі сперми. Відносна маса залози досягає максимуму і становить 9% маси риби.

У міру викидання сімені гонади помітно спадають, за обсягом становлять приблизно 1/4 їх об'єму в стадії зрілості; стають в'ялими, зморшкуватими, рожевого кольору, а в хвостовому відділі навіть червоного кольору. При натисканні ще виступає сперма. Відносна маса залози різко падає і досягає в середньому 1,6% маси риби.

*Стадія V* у окуня зустрічається в квітні - травні.

*Стадія VI (вибой).* Насінники абсолютно вільні від молочка і являють собою два тонких і млявих тяжа. Сильно коротшають і наближаються за розміром і формою до стадії II, мають бурий колір. Маса теж наближається до стадії II і становить в середньому 0,6% маси риби.

*Стадія VI* у самців окуня зустрічається в кінці травня.

Ступінь статевої зрілості риб раніше визначали неозброєним оком. По суті це найбільш легкий, швидкий і практичний спосіб, але він не дає ясної картини повного циклу розвитку гонад. Тому стали з'являтися роботи, де ступінь зрілості яєчників і сім'яників риб описується на підставі мікроскопічного дослідження. Мікроскопічний елемент внесений в схему Мейена для окуня, вобли, ляща та ін. Ще більше значення має гістологічне обґрунтування шкал для визначення статевої зрілості риб. Подібна шкала запропонована В. З. Трусовим (1949) для судака. У ній досить докладно перераховані ознаки, помічені неозброєним оком, ознаки, які помітні під лупою, і гістологічні.

І. І. Лапицький (1949) запропонував вперше шкалу зрілості статевих продуктів для сигів, з урахуванням макроскопічних і мікроскопічних ознак. Шкала Лапицького написана дуже ясно і цілком придатна при польових роботах. Автор свою шкалу називає «промисловою».

### **Шкала зрілості статевих продуктів сига (за І.І. Лапицьким зі скороченнями)**

*Стадія I (ювенальна).* Яєчники у вигляді двох валиків довжиною 1 - 1,5 см, що продовжуються ниткоподібними тяжами з боків плавального міхура. Статеві продукти неозброєним оком не помітні. Але під лупою або при малому збільшенні мікроскопа видно ікринки. Від сім'яників яєчники відрізняються наявністю великої кровоносної судини і пластинчастим будовою. Гонади

блідо-рожевого кольору. Ця стадія триває до середини другого року життя сига (1+).

*Стадія II.* Яєчник у вигляді двох довгастих тяжів довжиною 3-5 см, заокруглених в головній частині і сильно звужуються в хвостовій. Колір світло-рожевий або слабо-помаранчевий. Кровоносна судина, що йде уздовж залози, має численні дрібні відгалуження. Ікринки помітні неозброєним оком. Описані ознаки II стадії характерні для особин, які ще не досягли статевої зрілості, тобто жодного разу не брали участь у нересті і триває ця стадія до четвертого року життя (3+). У самок, які досягли статевої зрілості і вже брали участь у нересту, після вибоя ікри настає II стадія, яка макроскопічно не відмінна від описаної (гістологічно відрізнити).

*Стадія III.* Яєчники займають від 0,50 до 0,75 довжини порожнини тіла. Ікринки добре помітні неозброєним оком. Великі ікринки яскраво-оранжевого, дрібні - світло-оранжевого або білуватого кольору. Яйцenesучі пластинки яєчника легко відокремлюються одна від одної і на кожній платівці видно кровоносні судини.

Тривалість стадії: з початку лютого до початку - середини жовтня.

*Стадія IV.* Яєчники займають всю порожнину тіла. Ікринки великі, але серед великих видно дрібні ікринки. Тривалість стадії не більше 15-20 днів (середина жовтня-перші числа листопада).

*Стадія V.* Період текучого стану статевих продуктів.

*Стадія VI.* Яєчник у вигляді двох в'ялих, зморщених пластинок багряно-червоного кольору. Багато дрібних ікринок, зрідка зустрічаються ікринки. Тривалість стадії: 1,5-2 місяці (перша половина листопада-грудень).

### **Риби, які порційно нерестяться**

Багатьма дослідниками було помічено, що у деяких риб період нересту займає тривалий час, і що у самок під час нересту розміри ікринок різні. Але такі факти раніше приймалися то за підхід окремих стад одного і того ж виду, то більш дрібні ікринки зовсім не зараховувалися в кількість. Потім було встановлено, що є риби з одноразовим ікрометанням і риби з ікрометанням порційним. На думку П. А. Дрягина, є види риб і з перехідними ознаками в характері нересту (Дрягин, 1949).

К. А. Киселевич була встановлена порціонність ікрометання для каспійських оселедців і в зв'язку з цим запропонована наступна схема визначення стадій зрілості їх гонад (Киселевич, 19236).

### **Стадії зрілості гонад у каспійських оселедців (за К.А. Киселевичем)**

К. А. Киселевич вказує, що ікрометання у каспійських оселедців відбувається не відразу, а в три прийоми. Спочатку виметується одна порція ікри, а інша ікра в стадії III, недозрілій, залишається в яєчнику і поступово дозріває протягом одного - півтора тижні, проходячи стадії IV і V. Коли і друга порція виметана, то в яєчнику залишається остання, третя порція в



стадії III, яка дозріває в такий же термін. Тільки після цього знову настає повна стадія VI.

Для позначення того, що перша порція ікри вже виметана, попереду позначення зрілості ікри другої порції пишеться в дужках римське VI; наприклад: (VI) - IV означає, що перша порція ікри виметана, а друга знаходиться в стадії IV. Якщо вже виметані дві перші порції, то в дужках ставляться дві шістки. Наприклад, (VI-VI) -III, або (VI-VI) -V: перше означає, що рибою вимітати дві порції ікри, а третя знаходиться в стадії III; друге позначає, що вимітають дві порції, а третя в стадії текучості. Таким чином, весь період розвитку статевих продуктів і икротетания у оселедців буде:

- 1) статевонезрілі (juvenales), стадія I;
- 2) перша порція ікри, стадії: II, III, IV, V, VI-III;
- 3) друга порція ікри, стадії: (VI) -III, (VI) -IV, (VI) -V, (VI) -VI-III;
- 4) третя порція ікри, стадії: (VI, VI) -III, (VI, VI) -IV, (VI, VI) -V, (VI, VI) або просто VI, потім знову йде стадія III і т. д.

Розпізнавання першої, другої і третьої порцій досить важке і вдається тільки після деякого досвіду. Для полегшення дані наступні вказівки:

а) Перша порція ікри завжди заповнює всю порожнину тіла і розпирає черевце; сім'яники великих розмірів і виповнені. У стадії IV серед зрілих прозорих ікринок ясно видно дрібні, непрозорі, світліші незрілі ікринки. Іноді серед ікринок вдається неозброєним оком розглянути дві групи: більші й менші. Під лупою ці відмінності видно дуже добре.

б) Друга порція ікри навіть в період повної зрілості вже не заповнює всієї порожнини тіла, в якій помічається порожнеча. Черевце не розпирається так сильно; яєчники при тій же довжині, що і в перший раз, вже не такі товсті і об'ємисті. У стадії IV серед зрілих ікринок видно і дрібні, але їх помітно менше, і всі вони однакових розмірів.

в) Третя порція ще менше заповнює порожнину тіла. Черевце не роздує, яєчники довгі, але порівняно тонкі. У стадії IV і V серед зрілих ікринок вже зовсім не помічається дрібних, недозрілих.

У самців окремі періоди нересту виражені ще менш різко, і розрізнити їх набагато важче. Єдиним зазначенням може служити ступінь випорожнення сім'яників:

а) в перший період весь сім'яник майже однакової ширини на всьому своєму протязі;

б) на другий період задня третина сім'яника вже спорожніла, передні ж частини ще широкі і м'ясисті;

в) в третій період тільки передній кінець залози м'ясистий і широкий, задня ж частина випорожнена і має вигляд трубки.

Взагалі у самців загальна картина зрілості сім'яників сильно маскується тим, що при різному ступені їх зрілості можна видавити хоча б одну краплю сперми. У період нересту сперма видавлюється більше, в проміжок між двома нерестами – менше (додаток б).

Повна шкала зрілості статевих продуктів у оселедців, викладена в інструкції, опублікованій В. А. Мейеном (1939). Розрізняються шість стадій зрілості: I-юнацька, II-стадія спокою (статеві залози досягли нормальних для статевозрілих особин розмірів, але статеві продукти ще не розвинені), III-стадія розвинених статевих продуктів, IV-стадія дозрівання, V - статеві продукти цілком дозріли і VI - стадія вибою.

П. А. Дрягин (1939) розробив схему позначення стадій статевої зрілості для коропових риб, що мають порційне ікрометання. Схема П. А. Дрягина для уклей така:

Перша порція ікри	I <sub>1</sub> II <sub>1</sub>	III <sub>1</sub>	IV <sub>1</sub>	V <sub>1</sub>	VI <sub>1</sub> – III <sub>2</sub>
Друга порція		III <sub>2</sub>	IV <sub>2</sub>	V <sub>2</sub>	VI <sub>2</sub> -III <sub>3</sub>
Третя порція		III <sub>3</sub>	IV <sub>3</sub>	V <sub>3</sub>	VI <sub>3</sub> -III <sub>4</sub>
Четверта порція		III <sub>4</sub>	IV <sub>4</sub>	V <sub>4</sub>	VI <sub>4</sub> -III <sub>5</sub>
П'ята порція		III <sub>5</sub>	IV <sub>5</sub>	V <sub>5</sub>	VI <sub>5</sub> -III <sub>1</sub>
Генерація наступного року		III <sub>1</sub>	IV <sub>1</sub>	V <sub>1</sub>	VI <sub>1</sub> -III <sub>2</sub>

Римськими цифрами позначені стадії зрілості ікри за загальноприйнятою шестибальною схемою, арабськими зазначений порядок порцій (вибою).

В. А. Мейен (1940) рекомендує і макроскопічне дослідження яєчників за такими ознаками: відношення маси статевих залоз до маси тіла всієї риби, ступінь прозорості всього яєчника і окремих ікринок, видимість ікринок неозброєним оком, видимість неозброєним оком ядра в ікринки, ступінь легкості виділення статевих продуктів і загальна форма статевих залоз. Крім того, потрібно вказувати колір статевих залоз, відмінні риси їх оболонки, пружність статевих залоз і ступінь розвитку кровоносних судин.

Дуже багато корисних відомостей по статевим циклам риб дано в роботах проф. П. А. Дрягина (1949, 1952 і ін.). Наведені шкали визначення статевої зрілості риб (крім цих шкал існують і інші) нечітко характеризують дійсний стан статевих продуктів окремих видів (або інших таксонів) риб в окремих промислових районах.

Багато шкал важко застосовувати в таких випадках, коли потрібно швидко і на великому матеріалі з'ясувати ступінь зрілості (наприклад, для прогнозу термінів підходу риб до нерестовищ і термінів самого нересту).

Тому необхідно розробити більш-менш універсальну шкалу, якою можна було б користуватися і іхтіологу в польових умовах і виробнику. Такою шкалою є шкала, розроблена проф. Г. В. Нікольським (1944, 1963) (таблиця):

*I стадія.* Молоді, статево незрілі особи;

*II стадія.* Статеві залози дуже малого розміру, ікра неозброєним оком майже непомітна;

*III стадія.* Дозрівання, ікра помітна неозброєним оком, спостерігається надзвичайно швидке збільшення маси статевих залоз, сім'яники з прозорих стають блідо-рожевими;

*IV стадія.* Зрілість. Ікра і сперма дозрівають (не можна вважати ікру та сперму в цій стадії дозрілими), статеві залози досягають максимальної маси, але при легкому натисканні статеві продукти ще не витікають;

*V стадія.* Розмноження. Статеві продукти випливають вже при найлегшому доторканні черевця, маса гонад від початку ікрометання до його кінця швидко зменшується;

*VI стадія.* Вибою. Статеві продукти вимітати, і статевий отвір запалене, статеві залози у вигляді опалих мішків, зазвичай у самок в яєчниках залишаються поодинокі ікринки, а у самців - з рештками сперми.

При спостереженні завжди, треба вказувати, яка зі схем зрілості застосовувалася спостерігачем (табл. 7).

Таблиця 7

**Стадії зрілості гонад за Нікольським**

Стадії зрілості гонад	Самки	Самці
I	Визначити стать важко	Визначити стать важко
II	Прозорі тяжі з кровоносною судиною	Тяжі розу вато-кремові
III	Ікринки ромбовидні, непрозорі, щільно прилягають одна до одної	Сім'яники щільні, при поперечному розрізі краї гострі (скальпель чистий)
IV	Яйцеклітини дозрілі, округлі, прозорі, відокремлюються одна від одної. Займають 1/2 або 2/3 черевної порожнини	Сім'яники м'які, білуватого кольору, при розрізі краї гострі (на скальпелі частка молок)
V	Статеві продукти вільно виходять	Статеві продукти вільно виходять
VI	В ястиках залишаються частки гонад, черевце округле, анальний отвір запалений	В сім'яниках залишаються частки гонад, черевце округле, анальний отвір запалений

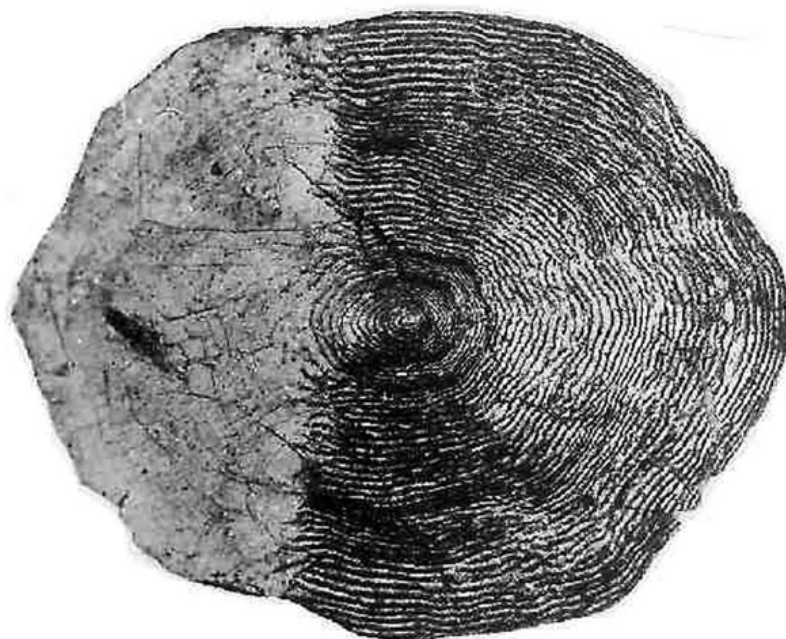
Визначення зрілості риб потрібно і для систематики, тому що деякі морфологічні ознаки риб змінюються в залежності від зрілості яєчників і сім'яників (розміри щелеп у лососів, найбільша висота тіла, величина плавців). Макроскопічні та гістологічні особливості стадії зрілості гонад оветрових подані у додатку 5 [1, 43, 46, 53].

## **5. Коефіцієнти та індекси росту і розвитку у риб**

*Вік визначають у більшості риб за лускою.* У корокових і лососевих риб для визначення віку беруть луску під основою першого спинного плавця (біля бічної лінії). Потім луску промивають у слабкому розчині оцту, аміаку

(нашатиного спирту) чи простій воді, поміщають її між двома предметними скельцями і далі дивляться під лупою чи мікроскопом (у залежності від розмірів). На лусці видні кільця (склерити). Кільця можуть бути світлими чи темними. Кільця із широкими склеритами формуються влітку, а з вузькими (темними) - восени й узимку (рис.60-61).

Відлік річних кілець ведуть від центра луски. Повні роки відзначають цифрами 1, 2, 3, 4 і т.д., неповний рік (виллов восени) - цифрами 1+, 2+, 3+, і т.д [46].

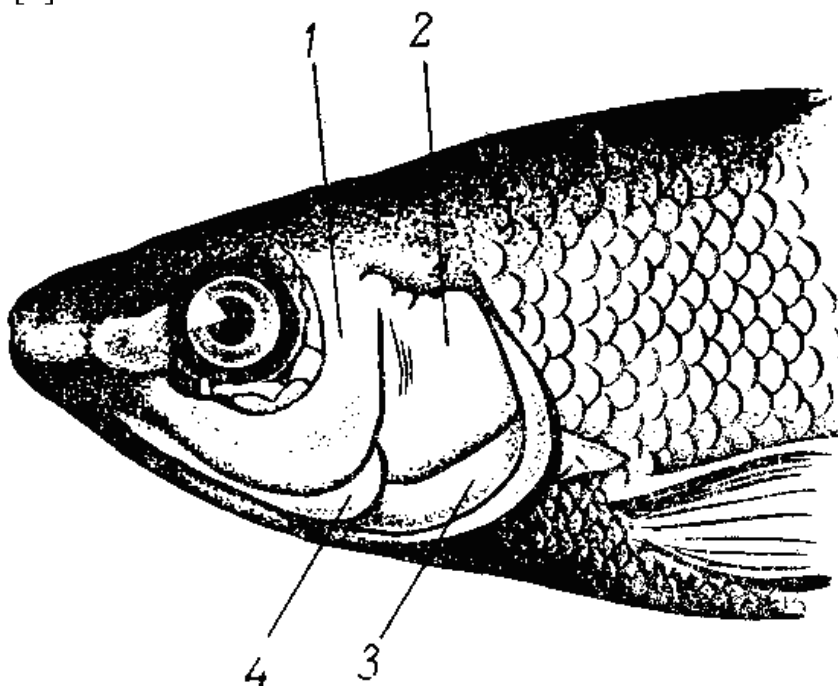


*Рис. 58 Луска атлантичного лосося (довжина тіла риби 50 см)*

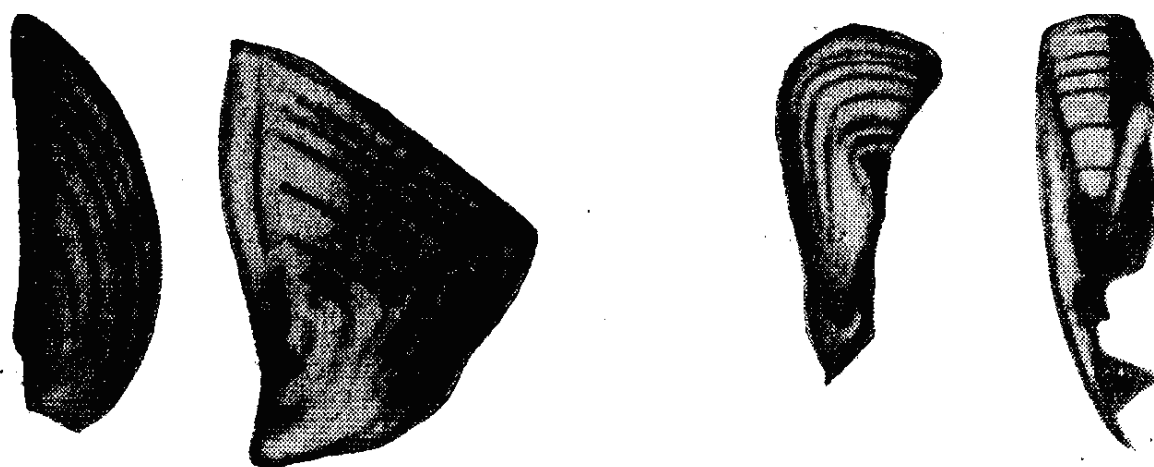


*Рис. 59. Луска атлантичного лосося (довжина тіла риби 81 см)*

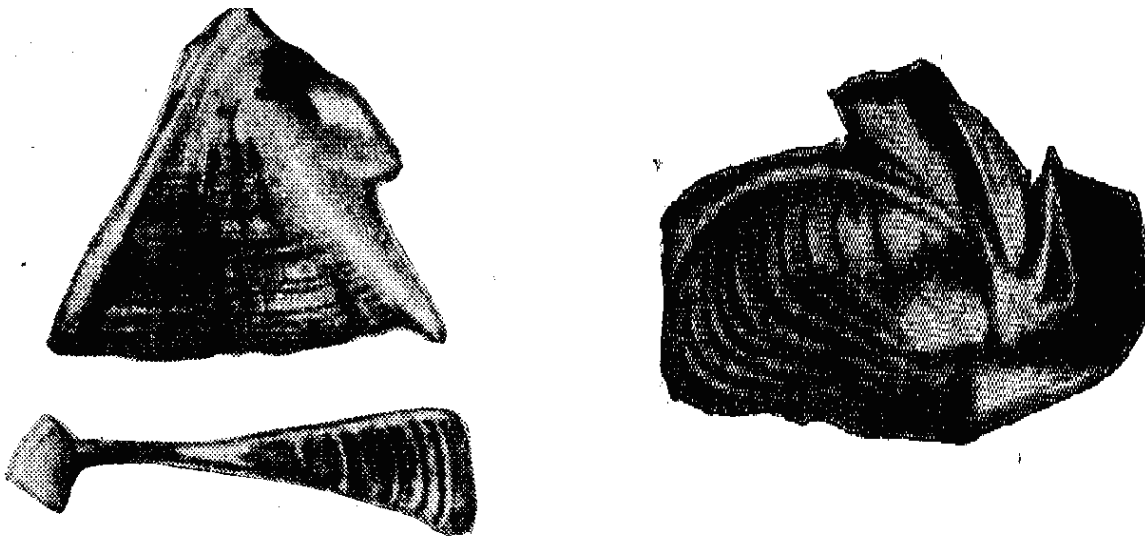
У риб, що не маю чи луску мають дрібну луску, чи луску на який нечітко виражені річні кільця (*окуневі, лин*) вік визначають за кістками зябрової кришки, щелеп, плечового пояса і черепа, їх висушують. На знежирених (прозорих) кістах рельєфно виступають шари, за якими визначають вік риб (рис. 60, 61) [4].



*Рис. 60. Кістки зябрової кришки (за Правдіним, 1939)*  
 1 - передкришкова (*praeoperculum*), 2 - кришкова (*operculum*), 3 - підкришкова (*suboperculum*), 4 - міжкришкова (*interoperculum*)

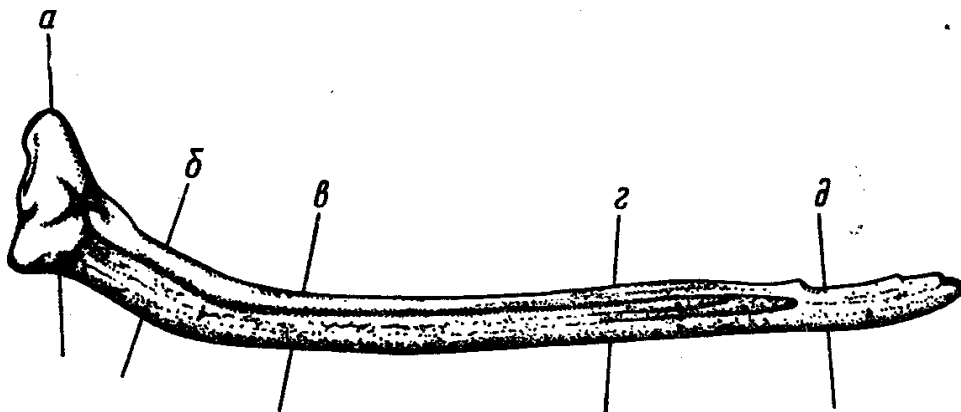


*Рис. 61. Підкришкова та кришкова восьмирічної плотви (за Арнольдом, 1911)*



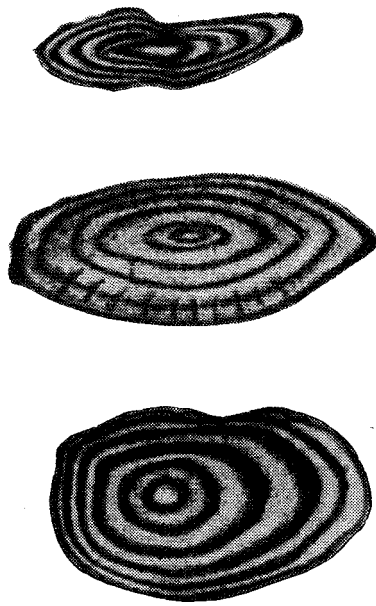
**Рис. 62 . Кришкова та верхньощелепна кістка чотирандцятірічного окуня (за Арнольдом, 1911) – ліворуч, кістка плечового поясу 12-річного ляща (за Арнольдом, 1911) – праворуч**

В осетрових, сома, а також у акул вік визначають за променями плавця. Для цього роблять поперечний зріз у виді тонкої пластинки, що шліфують до прозорості. Потім приклеюють до предметного скла канадським бальзамом і в такому виді дивляться під мікроскопом і за річними відмітинами визначають вік.



**Рис. 63. Перший промінь грудного плавця стерляді (по Клеру, 1916) (Розпили променя за лініями а, б, в дали вірні дані віку)**

У тріскових, камбал, в'юна й інших риб вік визначають по отолітах - слухових кісточках. Отоліти попередньо знежирюють і шліфують. Кістки зябрових кришок занурюють в окріп на 3-5 хвилин промивають у розведеному спирті чи бензині, потім протирають їх щіточкою (рис. 64).



**Рис. 64. Отоліти (зверху вниз): відшліфований отоліт 5-річного наліма; отоліт 6-річного наліма; отоліт 6-річної камбали**

**Комплексе біологічних показників оцінки об'єктів вирощування:**

1. *Сезонна динаміка біологічних показників* - це відображення як процесів, що відбуваються в організмі, так і змін навколишнього середовища (умов вирощування) впродовж річного циклу.

2. *Продуктивність об'єктів вирощування* (а також будь-якої популяції) визначається взаємодією процесів росту, дозрівання, розмноження тощо.

3. *Рівень (інтенсивність)* цих процесів можна визначити, використовуючи набір кількісних біологічних показників, таких як:

- темп лінійного росту,
- наростання маси,
- коефіцієнт вгодованості,
- жирності,
- зрілості та інші.

Зміни величин біологічних показників та темп їх формування протягом річного циклу розглядається як сезонна динаміка зазначених показників.

4. *Швидкість (темп) лінійного росту риби* - це приріст її довжини за певний проміжок часу.

5. *Швидкість наростання маси (темп росту маси) риби* - це приріст маси за певний проміжок часу.

Розрахунки приростів (лінійних та маси) як різниці довжин чи маси за певний проміжок часу найкраще віддзеркалює реально існуючий ріст. Швидкість росту легко визначити за даними систематичних промірів та зважувань. Цей показник можна наводити в абсолютних та відносних величинах. Із збільшенням віку (до певної межі) відносна швидкість росту поступово знижується, а величина абсолютного приросту збільшується. Найвищий середньодобовий (абсолютний) приріст маси у коропа відмічається у віці 3-5 років, а відносна швидкість - на стадії личинки [6, 16].

6. *Коефіцієнт вгодованості* - показник, що характеризує вгодованість риби. Поряд з показником наростання маси, він дозволяє відмічати коливання у забезпеченості кормом. У рибництві його використовують для визначення готовності риб, як правило, цьогорічок, до зимівлі. Коефіцієнт вгодованості визначається на основі індивідуального вимірювання та зважування за формулою: за Т. Фультоном та Ф. Кларком (3):

$$Q = \frac{w \cdot 100}{l^3}, \quad (3)$$

де Q — коефіцієнт вгодованості;  
w — вага риби, г;  
l — довжина риби від початку рила риби рила до кінця лускового покриву, см.

Використовуючи формулу, не враховують масу гонад та корму, що міститься в кишковому тракту, але при видаленні нутрощів одночасно видалається і жир. Тому, при визначенні вгодованості риб бажано паралельно використовувати обидві формули.

Коефіцієнт вгодованості для цьогорічок - 1,6-1,7, для риби старших вікових груп - 2,3-3,5 [31].

7. *Коефіцієнт жирності* - це відсоткове відношення маси внутрішнього жиру до маси риби без нутрощів. При підрахунку коефіцієнту жирності необхідно враховувати разом з порожнинним жиром і жир, який відкладається у сполучній тканині оболонки статевих залоз, що часто спостерігається у коропових. М. Л. Прозоровським розроблена наступна *п'ятибальна шкала* для визначення жирності вобли, яка може бути використана і при роботах з іншими рибами (за Нікольським, 1963):

**Бал 0.** Жиру на кишечнику немає. Іноді кишечник покритий тонкою білою сполучною плівкою. Між петлями кишечника видно ниткоподібні залишки цієї плівки.

**Бал 1.** Тонка смужка жиру розташована між другим і третім відділами кишечника. Іноді по верхньому краю другого відділу проходить дуже вузька смужка жиру.

**Бал 2.** Неширока смужка досить щільного жиру між другим і третім відділами кишечника. По верхньому краю другого відділу йде вузька безперервна смужка жиру. По нижньому краю третього відділу подекуди видно жир окремими невеликими ділянками.

**Бал 3.** Широка смужка жиру в середині тіла риби, між другим і третім відділами кишечника вона розширюється. По верхньому краю другого відділу і нижньому краю третього відділів кишечника йдуть широкі жирові смуги. Біля першого вигину кишечника, якщо рахувати від голови, є жировий виріст у вигляді трикутника. Анальний кінець кишечника в переважній більшості випадків залитий тонким шаром жиру.



**Бал 4.** Кишечник майже цілком покритий жиром за винятком маленьких отворів, де видно окремі пілоричні вирости. Ці просвіти зазвичай бувають на другій петлі і на третьому відділі кишечника; іноді можна зустріти такі просвіти і на другому відділі. Жирові вирости на обох петлях потужні.

**Бал 5.** Весь кишечник залитий товстим шаром жиру. Немає ніяких просвітів. Потужні жирові вирости помітні на обох петлях [46].

8. *Індекс печінки.* Печінка відіграє важливу роль у травленні, обміні речовин, детоксикації організму, накопиченні запасних речовин. Її функціонування залежить від низки умов (живлення, температурного режиму, наявності токсикантів тощо). Зміна маси печінки має сезонну циклічність. Для визначення цього індексу, печінка ретельно відділяється від петель кишки, зважується та розраховується відсоткове відношення її маси до маси риби без нутрошів.

Для *тріскових та акулкових риб* маса печінки виражена у відсотках від маси тіла є добрим показником коефіцієнту жирності.

***Залежно від ступеня зрілості статевих продуктів самок розділяють на три групи:***

1 - особини з чітко вираженим, м'яким черевцем, для яких не обов'язкова перевірка щупом, оскільки вони мають ооцити високого ступеня зрілості;

2 - самки, що мають досить тверде черевце, але в пробі, відібраній щупом, ядра в ікринках лежать біля оболонки, ікра таких самок також виявляє високий ступінь зрілості;

3 - особини з твердим черевцем і незрілими ооцитами.

Краще всього запліднюються і розвиваються ікринки, що легко виходять з яєчника. Ушкоджена, травмована та «перезріла» ікра не придатна для запліднення, оскільки дає великий відсоток вироджених ембріонів.

### **Практичний блок (2 год.)**

#### **Практичне заняття 6. Тема: «Дослідження стадій зрілості гонад риб»**

##### **План**

1. Стадії зрілості статевих залоз риб та шкали зрілості гонад.
2. Методи визначення стадії зрілості гонад.
3. Індокси зрілості гонад риб.
4. Визначення віку риби за різними методиками.

**Мета:** Оволодіти теоретичними знаннями та набути практичні навички визначення стадії зрілості гонад та віку риб.

**Завдання:** 1. Вивчити основні стадії зрілості статевих залоз риб.

2. Ознайомитися із різними шкалами зрілості гонад.

3. Оволодіти методами визначення стадії зрілості гонад риб на нативному зразку.

4. Обрахувати індокси зрілості гонад риб.

**Обладнання і матеріали:** мікроскоп, ваги, чашки Петрі, скальпелі, ножиці, пінцети, репараційні голки.

**Результати роботи:** практичні навички дослідження стадії зрілості гонад риб, оцінка якості статевих продуктів.

### **Хід роботи**

1. За теоретичним блоком посібника ознайомитися із шкалами зрілості гонад різних видів риб.

2. Вивчити топографію гонад у самок і самців риб різних видів на нативних зразках.

3. Використовуючи посібник, визначити стадію зрілості гонад різних видів риб на нативних зразках.

### **Методи визначення стадії зрілості гонад**

Сучасні методи визначення готовності до нересту плідників (самок) разом з *візуальною оцінкою пункції ооцитів* включає і *біофізичні методи* (мікрорентген, ультразвук, галографія, інтерферометрія та ін.), а також експрес-методи фізіолого-біохімічної діагностики, коли за допомогою приладів визначають інтенсивність енергообміну, вміст білка та його фракцій, вміст вільних амінокислот, ліпідів і гемоглобіну в крові.

*Експрес-метод визначення зрілості ікри осетрових риб М.Ф. Вернидубом* запропоновано простий метод визначення якості ікри осетрових, який заснований на здатності ікринок різного ступеня зрілості знебарвлювати розчин метиленового синього протягом різного часу. Для цього готують свіжий розчин метиленового синього (одна краплина 0,05%-ного розчину метиленового синього на 10 мл профільтрованої річкової води) і наповнюють ним доверху пробірку. Потім в бюкс поміщають 1 см<sup>3</sup> ікри і доливають 5 мл отриманого розчину метиленового синього, щільно закривають і струшують:

- ікра незріла - розчин метиленового синього не знебарвлюється;
- зріла доброякісна ікра - розчин знебарвлюється через 30 - 60 хв;
- ікра перезріла - розчин знебарвлюється через 10-15 хв;
- ікра значно перезріла, не придатна до запліднення - розчин знебарвлюється через 1-2 хв. [45]

Нагадуємо, що згідно *універсальної шкали стадій зрілості статевих залоз* риб (за К. А. Киселевичем, В. А. Мейеном, С. І. Кулаєвим) розрізняють риб у таких стадіях [59]:

**I стадія - ювенальна.** Статевонезрілі особини, у них статеві залози розвинені дуже слабо, мають вигляд тонких прозорих тяжів, стать не можна визначити неозброєним оком.

**II - дозрівальні особини або особи,** в яких розвиваються статеві продукти після нересту. Статеві залози ще малі, ікринки настільки малі, що не помітні, проте стать відрізнити можна. Уздовж яєчників проходить досить товсті кровоносні судини. Молоки прозорі.

**III - статеві залози порівняно добре розвинені.** Яєчники займають від 1/3 до 1/2 об'єму черевної порожнини і заповнені дрібними непрозорими ікринками різних відтінків. Ікринки насилу відділяються від внутрішніх

перегородок. Сім'яники щільні і пружні, поверхня їх рожева. При розрізі їх краї не обпливають, а залишаються загостреними.

**IV - стадія зрілості.** Ікра і сперма майже досягли повного розвитку. Ікринки досить великі і легко відокремлюються одна від одної. Колір яєчників у риб неоднаковий. Сім'яники молочно-білого кольору, при натисканні легко виділяється сперма.

**V - текучі продукти.** Ікра і сперма настільки дозріли, що при легкому натисканні на черевце вони вільно виділяються з генітального отвору.

**VI - стадія вибою.** Особини після нересту. Статеві залози у них невеликого розміру, в'ялі, запалені і переповнені кров'ю. Ікринки, які залишилися в залозах розсмоктуються.

### **3. Індекс зрілості гонад**

**Коефіцієнт зрілості гонад (4):**

$$q = g_1 \times 100 / g, \quad (4)$$

где  $q$  — коефіцієнт зрілості;

$g_1$  — маса гонад, г;

$g$  — маса риби, г.

**СРС 6.** За допомогою шкал зрілості гонад визначити стадію їх зрілості у риб різних таксонометричних груп. Встановити коефіцієнт зрілості статевих залоз. Встановити вік риби за лускою. Результати занести у робочий зошит.

### **Контрольні питання**

1. Яка топографія статевих залоз риб різної статі та виду.
2. Які шкали статевої зрілості гонад самок і самців риб вам відомі.
3. Що покладено в основу шкал стадій зрілості гонад риб.
4. Яка практична цінність гонад та визначення їх стадій зрілості.
5. Які коефіцієнти зрілості гонад існують і як їх розрахувати.

## Теоретичний блок

### **Лекція 8. Тема: Ознаки старіння риб. Видові особливості закінчення життєвого циклу риб (2 год.)**

#### **План**

1. Пострепродуктивний період розвитку риб.
2. Поняття і суть старіння.
3. Ознаки старіння риб.
4. Механізми старіння.
5. Причини старіння.
6. Мінливість тривалості життя риб різних систематичних груп.

#### **1. Пострепродуктивний період розвитку риб**

П. А. Дрягін в життєвому циклі риб відзначає **наступні фази** їх індивідуального розвитку:

**ембріональна** - з моменту запліднення яйця до вилуплення личинки,

**личинкова** - з моменту вилуплення личинки до початку утворення непарних плавців,

**малькова** - з моменту початку утворення непарних плавців, до повного покриття тіла лускою,

**статевонезрілі особини або ювенальна** – від моменту повного покриття тіла лускою до настання III стадії зрілості,

**фаза дозрівання** - від початку III стадії зрілості до настання V стадії зрілості у вперше нерестуючих особин,

**статевої зрілості** - від початку першого нересту і триває впродовж прояву вторинних статевих циклів,

**старості (пострепродуктивний період розвитку риб)** - уповільнення, можливо і припинення росту, ожиріння, зниження плодючості і статевій активності і **смерть** [53, 66].

#### **2. Поняття і суть старіння.**

**Старіння** — процес поступового руйнування і втрати важливих функцій організму або його частин, зокрема здатності до розмноження і регенерації. Внаслідок цього організм стає менш пристосованим до умов навколишнього середовища, зменшує свою здатність боротися із хижаками та хворобами.

Явище старіння у тій чи іншій мірі спостерігається практично у всіх живих організмів. Термін «старіння» також може використовуватися і для опису руйнування неживих систем. Наука, що вивчає старіння, називається геронтологією; її галузь, що має справу з біологічними ефектами старіння – **біогеронтологією** [72].

**Фактори, що мають вплив на тривалість життя.** Тривалість життя дуже сильно різниться між видами тварин. Кілька факторів мають свій вплив на неї. У більшості випадків тривалість життя залежить від плодючості тварини: чим більше потомства вона дає, тим менше живе. Крім того, тривалість життя залежить від розміру тварини, розміру її мозку та

метаболічної активності. Наприклад, менші за розміром тварини мають меншу, а більші за розміром - більшу тривалість життя.

### 3. Ознаки старіння

Серед всіх організмів найкраще вивчені зміни, що відбуваються в організмах ссавців, перш за все через спорідненість цих організмів до людини, але також і через те, що симптоми старіння найчіткіше виражені серед них.

*Загальні зміни під час старіння* включають:

- зниження основної маси тіла (живих клітин та кісткової тканини) при зростанні повної маси за рахунок зростання кількості жирових відкладень та вмісту води,
- основний обмін, тобто мінімальний рівень метаболічної активності, знижується у всіх тканинах, як і рівень добровільної активності, але остання сильно залежить від виду тварини та фізичної навантаженості протягом попереднього життя;
- через формування перехресних зв'язків між молекулами колагену, основного структурного міжклітинного білка організму ссавців, та кальцифікацію гладких м'язів та стінок судин, збільшується жорсткість сполучної тканини;
- одночасно проходить декальцифікація скелетних кісток, в результаті чого кістки стають тонкіші, менш щільними і менш міцними;
- через потоншення хребців зменшується ріст тіла;
- у більшості тканин відбувається атрофія клітин і навіть цілих структур, особливо це помітно в деяких тканинах, що не відновлюються, перш за все центральної нервовій системі [53].

Також для багатьох тканин характерні відкладення інертних та потенційно шкідливих речовин. Наприклад, пігмент ліпофусцин, відсутній в молодості, в старості становить до 3 % маси серцевого м'язу. Дуже відомі відкладення і у кровоносних судинах - атеросклероз.

Також помітні зміни в ендокринній системі, яка уповільнює відповідь на зміни зовнішнього середовища, в результаті організм стає уразливішим до будь-яких несприятливих факторів.

Через старіння імунної системи збільшується ймовірність автоімунних реакцій при загальному зниженні активності системи.

На клітинному рівні старіння проявляється в уповільненні поділу клітин. Частково цей ефект є результатом так званої **межі Гейфліка** поділу соматичних клітин. Ця межа пов'язана із відсутністю активної теломери, в результаті чого кінцеві ділянки хромосом, теломери, скорочуються при кожному поділі. Хоча межа Гейфліка і вважається основною причиною зменшення рівня клітинного поділу, навіть стовбурові клітини, у яких ця межа відсутня, стають менш активними, уповільнюють свій поділ і не так часто перетворюються на соматичні клітини.

### **Морфологічні ознаки старіння риб:**

- зниження живої маси,
- ожиріння або, навпаки, схуднення,
- дегенерація гонад,
- накопичення пігментів у покривах тіл,
- повне або часткове окостеніння скелета та ін.

### **Фізіологічні ознаки старіння риб:**

- зниження репродукції або повне її припинення,
- зниження активності,
- зниження обміну речовин,
- зниження функцій ендокринної системи,
- зниження рефлекторності, подразливості та збудливості нервової системи,
- зниження чутливості рецепторів та інші.

### **Старіння та розмноження**

Розмноження є істотною функцією життя організмів: усі інші життєві процеси, зокрема старіння і смерть, адаптовані до його потреб. Для розуміння процесу старіння важливо підкреслити відмінність між **одноплідними** та **багатоплідними** стратегіями розмноження. Одноплідні організми розмножуються за допомогою єдиного акту розмноження протягом життя організму. Більшість одноплідних організмів - однорічні та дворічні, зокрема рожевий лосось та вугор. Багатоплідні організми, з іншого боку, розмножуються періодично протягом діапазону статевої зрілості, який зазвичай складає велику частину життя. У одноплідних форм розмноження має місце під кінець життєвого періоду, після якого організм проходить через стадію дуже швидкого старіння, яке приводить до смерті організму. Така картина старіння спостерігається і в деяких тварин, які вирізняються двома чіткими стратегіями **адаптивного забарвлення**: **захисне забарвлення**, за допомогою якого маскуються від потенційних хижаків, та **відлякуюче (сигнальне) забарвлення**, яке зазвичай вказує на отруйність. Ці два приклади адаптації мають різні оптимальні стратегії виживання видів: тварини з захисним забарвленням вмирають щонайшвидше після завершення розмноження, тим самим скорочуючи можливість для хижаків навчитися розпізнавати їх, тоді як тварини з відлякуючим забарвленням живуть дуже довго після розмноження, збільшуючи можливість хижаків запам'ятати їх.

В одноплідних форм, яким притаманна сила і функціональність фактично до кінця життя, старіння проходить дуже швидко і пов'язане зі завершенням процесу розмноження. Такі специфічні генетично контрольовані процеси старіння є зразком запрограмованого закінчення життя, які проявляються, коли старіючи особини надають молоді вижити. Проте в інших випадках швидке старіння одноплідних організмів є результатом виснаження організмів, більше не потрібних після розмноження [52].

Зазвичай термін життя цих риб обмежується 15 роками. Але іноді серед них трапляються справжні довгожителі. Наприклад, був виявлений таймень, який прожив понад 50 років і на момент вилову важив 105 кілограмів!

**Багатоплідні форми** включають більшість хребтних тварин, комах, ракоподібних і павуків, головоногих та червононогих моллюсків, та довголітні рослини. На відміну від одноплідних форм, багатоплідним організмам не потрібно виживати до кінця їхньої відтворної фази (фази розмноження) для того, щоб розмноження пройшло успішно, і середня тривалість життя відносно періоду розмноження дуже змінюється у різних особин та залежно від виду: маленькі гризуни і дикі птахи виживають в середньому тільки від 10 до 20 відсотків їхнього потенційного періоду розмноження, тоді як кити, слони, мавпи та інші великі ссавці в природних умовах виживають більш ніж 50 відсотків своїх періодів розмноження, і часто переживають його.

У багатоплідних організмів **старіння має поступовий характер**: без очевидних специфічних системних або екологічних механізмів, які б ініціювали цей процес. Старіння перш за все проявляється як зниження можливостей організму до розмноження.

У видів, які досягають фіксованого розміру тіла, зниження можливостей до розмноження починається досить рано - і прискорюється із віком. У великих риб, які досягають статевої зрілості маючи невеликий розмір і продовжують рости протягом довгого відтворного періоду, число ікринок збільшується з віком протягом досить довгого періоду, але потім зрівнюється і поступово знижується.

Ще однією особливістю багатоплідних організмів є залежність швидкості процесу старіння від здатності розмножуватися та від можливостей виживання потомства. Найплодовитіші організми старіють набагато швидше, ніж менш плодовиті. Така залежність дозволяє виживати тваринам з малою тривалістю життя за рахунок значного потомства, а малоплідним тваринам - за рахунок більшого числа можливостей для розмноження [36].

Для математичного опису старіння багатоплідних організмів інколи використовується так званий **закон смертності Гомпертца-Мейкгама** (або просто Гомпертца), згідно з яким ймовірність смерті експоненційно зростає з віком (5):

$$r = a e^{bx} \quad (5)$$

де  $x$  — вік риб, років,

$r$  — відносна ймовірність смерті за певний проміжок часу, %;

$a$  і  $b$  — сталі коефіцієнти.

Цей закон емпіричний. Він має місце не для всіх тварин і не на всіх проміжках часу, але він найлегший для порівняння старіння різних організмів, і тому коефіцієнт  $b$  часто використовується в якості показника швидкості старіння.

Слід відзначити, що закон Гомпертца-Мейкгама є лише наближенням і є вірним у середньому віковому діапазоні. В області малого віку спостерігається значно вища смертність, ніж передбачається цим законом.

Наприклад, північна тріска під час нересту може відкласти до 6 мільйонів ікринок, але лише невелика кількість з них виживає до моменту статевої зрілості. Ця смертність є переважно результатом нездатності молоді уникати хижаків, боротися із хворобами, та також може бути результатом вроджених дефектів, і не є результатом старіння (природній відхід).

В області пізнього віку, навпаки, спостерігається зменшення смертності порівняно із законом Гомпертца, точніше вихід ймовірності смерті за одиницю часу на сталі показники (плато смертності). І хоча одним з можливих пояснень цього явища могла би бути гетерогенність популяції, сучасні дані чітко вказують на зв'язок виходу смертності на плато із уповільненням процесу старіння [26].

Для багатоплідних організмів очевидний вплив факторів **популяційної динаміки** на еволюцію реплікативного (відтворного) та соматичного (тілесного) старіння. Пропорційний внесок індивідуума в швидкість збільшення розміру багатоплідної популяції зменшується з віком у міру зменшення здатності розмножатися. Ці факти пропонують наявність оптимального розміру потомства від одної особини. Наскільки це може направляти еволюцію специфічного старіння або методів захисту проти старіння, викликаного іншими чинниками — усе ще залишається відкритим питанням.

## **4. Механізми старіння**

**4.1. Молекулярні механізми.** Існують свідчення кількох найважливіших механізмів пошкодження макромолекул, які звичайно діють паралельно один одному або залежать один від одного. Здається, будь-який з цих механізмів може займати домінуючу роль за певними обставинами.

У багатьох з цих процесів важливу роль приймають **активні форми кисню** (зокрема **вільні радикали**), свідчення про їхній вплив був отриманий досить давно і зараз відомий під назвою **«вільно-радикальної теорії старіння»** [27, 53].

**Теорія соматичних мутацій.** Багато робіт показали збільшення з віком числа соматичних **мутацій** та інших форм пошкодження ДНК, пропонуючи репарацію (ремонт) ДНК в якості важливого фактора підтримання довголіття клітин. Пошкодження ДНК типові в клітинах, та викликаються такими факторами як жорстка радіація та активні форми кисню, і тому цілісність ДНК може підтримуватися тільки за рахунок механізмів репарації (подвоєння, відтворення, синтез ДНК). Дійсно, існує залежність між довголіттям та репарацією ДНК, як це було продемонстровано на прикладі ферменту полі-АДФ-рибоза-полімераза-1 (PARP-1), важливого ферменту в клітинній відповіді на викликане стресом пошкодження ДНК. Вищі рівні PARP-1 асоціюються з більшою тривалістю життя.

**Теорія накопичення сміття і змінених білків.** Важливим для виживання клітини є кругообіг білків, для якого критичне усунення пошкоджених та зайвих білків. Окислені та карбонільовані білки є типовим



результатом впливу активних форм кисню, що утворюються в результаті багатьох метаболічних процесів клітини та часто перешкоджають коректній роботі білка. Проте, механізми репарації не завжди можуть розпізнати пошкоджені білки та стають менш ефективними з віком за рахунок зниження активності **протеасом**. У деяких випадках, білки є частиною статичних структур, таких як клітинна стінка, які не можуть бути легко зруйновані. Кругообіг білків залежить також і від білків-шаперонів, які допомагають білкам отримувати належну конформацію. Проте, з віком спостерігається зниження їхньої активності, хоча це зниження може бути результатом перевантаження шаперонів (та протеазом) пошкодженими білками.

**Мітохондріальна теорія.** Важливий зв'язок між молекулярним стресом та старінням був запропонований, засновуючись на накопиченні мутацій в мітохондріальній ДНК (м-ДНК). Ці дані були підкріплені спостереженням зростання з віком числа клітин, що бракують цитохром-с-оксидази (СОХ), асоційованих з мутаціями м-ДНК. Такі клітини часто мають порушення у виробництві АТФ та клітинному енергетичному балансі [23].

#### 4.2. Системні та мережеві механізми старіння

На перших етапах дослідження старіння, численні теорії розглядалися як конкуруючі в поясненні ефекту старіння. Проте, зараз здається, що багато механізмів пошкодження клітин діють паралельно, і клітини також повинні витратити ресурси на боротьбу з багатьма механізмами. Для дослідження взаємодії між всіма механізмами боротьби та пошкодження був запропонований системний підхід до старіння, який намагається одночасно прийняти до уваги багато таких механізмів. Більш того, цей підхід здатний чітко розрізнити механізми, що діють на різних стадіях життя організму. Наприклад, поступове накопичення мутацій у мітохондріальній ДНК з часом приводить до накопичення активних форм кисню та зниження виробництва енергії, що у свою чергу приводить до збільшення швидкості пошкодження ДНК та білків клітини.

Інший аспект, який робить системний підхід привабливим, це розуміння різниць між різними типами клітин та тканин організму. Наприклад, клітини, що активно діляться, ймовірніше постраждають від накопичення мутацій та втрати тіломерів, ніж диференційовані клітини. Проте, диференційовані клітини ймовірніше постраждають від пошкодження білків, які швидко розбавляються новими білками в клітинах, що швидко діляться. Навіть якщо клітина втрачає здатність до проліферації за рахунок процесів старіння, баланс механізмів пошкодження в ній зсувається [11].

#### 4.3. Популяційний механізм старіння

Іншим підходом до вивчення старіння є дослідження **популяційної динаміки старіння**. Першим законом старіння є закон Гомпертца, що пропонує просту кількісну модель старіння. Цей закон надає можливість відокремити два типа параметрів процесу старіння. Дослідження відхилення закону старіння від кривої Гомпертца можуть надати додаткову інформацію

щодо конкретних механізмів старіння даного організму. Найвідоміший ефект такого відхилення - вихід смертності на плато у пізньому віці замість експоненціального зростання, спостережений у багатьох організмах. Для пояснення цього ефекту було запропоновано кілька моделей, серед яких варіаційні моделі Стрелера-Мілдвана та теорії надійності є найпрогресивнішими.

Системні моделі загалом розглядають багато окремих факторів, подій і явищ, що безпосередньо впливають на виживання організмів і породження потомства. Ці моделі загалом розглядають старіння як баланс і перерозподіл ресурсів як в фізіологічному (впродовж життя одного організму), так і в еволюційному аспектах. Зазвичай, особливо в останньому випадку, мова йде про розподіл ресурсів між безпосередніми витратами на народження потомства і витратами на виживання батьків [72].

#### **4.4. Цитологічний механізм, як клітинна відповідь на старіння**

Важливим питанням старіння на рівні клітин та тканин є клітинна відповідь на пошкодження. Через стохастичну природу пошкоджень, окремі клітини старіють, наприклад через досягнення межі Гейфліка, швидше за решту клітин. Такі клітин потенційно можуть загрожувати здоров'ю всієї тканини. У найбільшій мірі така загроза проявляється серед стовбурових клітин та клітин, що проходять через швидкий поділ, таких як клітини кісткового мозку або епітелію кишечника, через великий потенціал таких тканин до створення мутантних, можливо ракових, клітин. Відомо, що саме клітини цих тканин швидко відповідають на пошкодження ініціацією програми апоптозу (самознищення). Наприклад, навіть низькі дози радіації (0,1 Gy) викликають апоптоз в клітинах епітелію кишечника, а навіть слабкий хімічний стрес викликає апоптоз стовбурових клітин старих тварин [19].

Як правило, в таких тканинах масовий апоптоз є ознакою зростання числа пошкоджень клітин. Проте, в інших тканинах відповіддю на зростання рівню пошкоджень можуть блокуватися клітини на певній стадії клітинного циклу для припинення поділу. Баланс між апоптозом та блокуванням пошкоджених клітин найважливіший як компроміс між старінням та раком. Тобто, або організм повинен вбити пошкожені клітини, або дати їм можливість існувати, збільшуючи ризик виникнення раку. Таким чином, фермент блокування клітинного циклу p-53 і скорочення тіломерів, важливі фактори у викликанні апоптозу клітин. Вони можуть розглядатися як приклад антагоністичної плейотропії.

У підсумку, згідно з сучасними поглядами, клітина старіє через накопичення пошкоджень. Швидкість цього накопичення визначається, у першу чергу, генетично визначеними витратами на ремонт та підтримку клітинних структур, які у свою чергу визначаються організмом для задоволення своїх екологічних потреб. Довгоживучі організми мають більші витрати (інколи повільніший метаболізм), що приводить до повільнішого накопичення пошкоджень. Для боротьби з ризиком, який

створюють пошкоджені клітини, організм має систему механізмів для боротьби з ними.

## **5. Причини виникнення старіння**

Перші спроби наукового пояснення старіння почалися наприкінці 19 століття. У одній з перших робіт А. Вейсман запропонував **теорію походження старіння як риси живого організму**, що виникла в результаті еволюції. Згідно з ним, «старіючі організми не тільки не є корисними, вони шкідливі, тому що займають місце молодих», що, згідно з автором, повинно було привести еволюцію до виникнення старіння [19].

Важливим кроком у дослідженні старіння була доповідь професора Пітера Медавара перед Лондонським королівським товариством в 1951 році під назвою «Нерозв'язана проблема біології». У цій лекції він підкреслив, що тварини в природі рідко доживають до віку, коли старіння стає помітним, таким чином еволюція не могла впливати на процес розвитку старіння. Ця робота поклала початок цілої серії нових досліджень.

Протягом наступних 25 років дослідження мали переважно описовий характер. Проте, починаючи з кінця 70-х років, виникає велика кількість теорій, які намагалися пояснити старіння. Наприклад, у відомому огляді, опублікованому Каледом Фінчем в 1990 році, нараховувалося біля 4 тисяч посилань. Тільки у кінці 1990-х років ситуація почала прояснятися, і більшість авторів почали приходити до спільних висновків.

**Всі теорії старіння** можливо умовно поділити на дві великі групи:

- еволюційні теорії,
- теорії, засновані на випадкових пошкодженнях клітин.

Перші пропонують, що старіння є не необхідною рисою живих організмів, а запрограмованим процесом. Згідно з ними, старіння розвинулося в результаті еволюції через деякі переваги, які воно надає цілій популяції [53].

На відміну від них, теорії пошкодження пропонують, що старіння є результатом природного процесу накопичення пошкоджень з часом, з якою організм намагається боротися, а відмінності старіння між організмами є результатом різної ефективності цієї боротьби. Зараз останній підхід вважається встановленим в біології старіння. Проте, деякі дослідники все ще захищають еволюційний підхід, а деякі інші зовсім відкидають поділ на еволюційні теорії та теорії пошкоджень. Останнє ствердження є частково результатом зміни термінології: у деяких роботах останнього часу термін «еволюційні теорії» посилається не на теорії «запрограмованого старіння», що пропонують еволюційне виникнення старіння як корисного явища, а на підхід, що описує чому організми повинні старіти у протилежність питанню про біохімічні та фізіологічні основи старіння.

### **Еволюційно-генетичний підхід до виникнення старіння**

Перша ідея, що лягла в основу генетичного підходу, була запропонована Пітером Медавара в 1952 році і відома зараз як **«теорія накопичення**

**мутацій»** (англ. *Mutations accumulation theory*). Медавар відмітив, що тварини в природі дуже рідко доживають до віку, коли старіння стає помітним. Згідно з його ідеєю, алелі, що проявляються протягом пізніх періодів життя і що виникають в результаті мутацій зародкових клітин, піддаються досить слабкому еволюційному тиску проти себе, навіть якщо в результаті них страждають такі риси, як виживання та розмноження. Таким чином, ці мутації можуть накопичуватися в геномі протягом багатьох поколінь. Проте, будь-яка особина, що зуміла уникнути смерті протягом довгого часу, випробує на собі їхню дію, що проявляється як старіння. Те ж саме вірно і для тварин у захищених умовах.

На додаток, у 1957 році Д. Вільямс запропонував існування **плейотропних** генів, які мають різний ефект на виживання організмів протягом різних періодів життя, тобто корисні у молодому віці, коли ефект природного відбору сильний, та шкідливі пізніше, коли ефект природного відбору слабкий. Ця ідея зараз відома як **«антагоністична плейотропія»** (англ. *Antagonistic pleiotropy*).

Разом ці дві теорії складають основу сучасних уявлень про генетику старіння. Проте, ідентифікація відповідних генів мала лише обмежений успіх. Свідчення про накопичення мутацій залишаються протирічливими, тоді як свідчення наявності плейотропічних генів сильніші, але й вони потребують уточнення. Прикладами плейотропних генів можна назвати теломеразу у еукаріотів та сігма-фактор  $\sigma^{70}$  у бактерій. Проте, відомо багато генів, що впливають на тривалість життя різних організмів, інших чітких прикладів плейотропних генів все ще немає [52].

### **Еволюційно-фізіологічний підхід до виникнення старіння**

Хоча і відомо кілька специфічних генів, запропонованих теоріями накопичення мутацій та антагоністичної плейотропії, безпосереднього зв'язку із старінням показано не було, тим більш не було доказано, що ефект цих генів типовий для всіх організмів та відповідає за всі аспекти старіння. Тобто ці гени можуть розглядатися лише як кандидати на роль генів, передбачених теорією. З іншого боку, ряд фізіологічних ефектів, передбачених в роботі Вільямса 1957 року про антагоністичну плейотропію, показані без визначення генів, що відповідають за них. Часто ми можемо розмовляти про компроміси, аналогічні передбаченим цією теорією, без чіткого визначення генів, від яких вони залежать. Фізіологічна основа таких компромісів закладена у так званій **«теорії одноразової соми»** (англ. *Disposable soma theory*). Ця теорія задається питанням, як організм має розпорядитися своїми ресурсами (у першому варіанті теорії мова йшла тільки про енергію) між підтримкою та ремонтом тіла та іншими функціями, необхідними для виживання. Необхідність компромісу виникає через обмеженість ресурсів та необхідність вибору найкращого шляху їхнього використання.

Підтримка соми повинна виконуватися лише настільки, наскільки це необхідно протягом звичайного часу виживання у природі. Наприклад, оскільки 90 % диких мишей вмирає протягом першого року життя,

переважно від холоду, інвестиції ресурсів у виживання протягом довшого часу будуть стосуватися лише 10 % популяції. Таким чином, 3-річна тривалість життя мишей повністю достатня для всіх потреб у природі, а з точки зору еволюції, ресурси слід витратити, наприклад, на покращення збереження тепла або розмноження, замість боротьби із старістю. Таким чином, тривалість життя миші найкраще відповідає екологічним умовам її життя.

Теорія одноразової соми робить кілька передбачень щодо фізіології процесу старіння. Згідно з цією теорією, старіння виникає в результаті неідеальних функцій ремонту і підтримки соматичних клітин, що адаптовані для задоволення екологічних потреб. Пошкодження, у свою чергу, є результатом стохастичних процесів, пов'язаних з життєдіяльністю клітин. Довголіття контролюється за рахунок контролю генів, що відповідають за ці функції, а безсмертя генеративних клітин, на відміну від соми, є результатом більших витрат ресурсів та, можливо, відсутності деяких джерел пошкоджень [72].

## **6. Мінливість тривалості життя риб різних систематичних груп**

Ефект старіння тварин зазвичай спостерігається тільки в захищених середовищах (наприклад, лабораторіях та зоопарках). У природних умовах домінуючою причиною смерті є хижаки, хвороби або нестача їжі, тому старіння проявляється дуже рідко. Зазвичай, природна тривалість життя тварини лише ненабагато перевищує час досягнення статевої зрілості, а максимальна тривалість життя до смерті від старості є в кілька разів більшою (проте, існують кілька виключень з цього правила).

Лише одиниці риб досягають у природі своєї вікової межі. Більшість помирає швидше. Вивчення тривалості життя риби практикується спеціалістами вже сотні років. Ще у 18 ст. було доведено, що на риб'ячій лусці, так, як на дереві, можна побачити кільця років. Відомо, що в 1716 році було вперше визначено вік риби за виглядом її луски: тривалість життя коропа довжиною 108 см була обчислена як 40 років .

Сьогодні науково-дослідні інститути вивчають слухові органи риб, щоб отримати надійніші дані. Такі визначення віку тепер звичайні для дослідників риб. Але вони практично не використовуються для обчислення найбільшої тривалості життя риб, а переважно для того, щоб визначити, чи досягла риба відповідних її вікові розмірів. Знання про те, як відповідно до віку утворюється склад риб і як швидко вони ростуть, дозволяє зробити висновки про можливе перенаселення. І звідси можна також дізнатися, чи відповідними є умови харчування у водоймі [62].

Риба росте не так рівномірно, як наші домашні тварини, її ріст і розвиток залежить від зовнішніх умов, тобто водойми, якості харчування, температури, щільності складу риб і т.д. Найвідомішим прикладом є вугри, які за сприятливих умов в прісній воді вже за перший рік виростають на 25 см, а в "голодних" водоймах ледве досягають 10 см.

Що стосується найбільшого віку, то ходять казкові розповіді про велетенських сомів і старих, оброслих мохом короїв. У багатьох книгах згадується щука, яку, згідно хроніки, 5 жовтня 1230 року позначив і відпустив кайзер Фрідріх Другий. Приблизно в 1497 році, тобто через 267 років, цю рибу знову зловили, вона була тоді 6 м завдовжки і важила 350 фунтів. Про іншу щуку розповідається, що вона - позначена кільцем - була спіймана в 1610 році на річці Маас. Судячи з дати на кільці, цій рибі було 162 роки. Те, наскільки правдивими є ці дані, можна піддавати сумніву. Справжні докази про досягнутий рибою вік важко знайти. Для цього потрібно було б вирощувати риб у ставках або акваріумах, але все одно виникали б сумніви, чи такий спосіб життя риб можна порівняти з природнім.

Але у дикій природі своєї природної вікової межі досягають лише деякі риби. В більшості ж їх або виловлюють, або, що стосується дрібної риби, їх з'їдають птахи або хижі риби. Тоді вони просто безслідно зникають.

Найдрібніші види риб від природи не мають великої тривалості життя. Інші види, як, наприклад, тихоокеанські лососі, помирають одразу після нересту. Найдовшу тривалість життя мають щука, короп і сом, а також вугор, якщо він живе у закритій водоймі.

**Максимальна тривалість життя риб.** Цифри були визначені на основі досліджень окремих риб у закритих водоймах або луски найбільших виловлених рибин. Далі подаються окремі енциклопедичні данні щодо максимальної тривалості життя риб [46]:

- Амур – 18 років,
- Атлантичний осетер - до 60 років,
- Бичок – 6 років,
- Вугор - 10-15 років,
- Вугор, закрыта водойма - до 55 років,
- Головень - до 22 років,
- Йорж - до 11 років,
- Карась - до 30 років,
- Колюшка - 2-4 років,
- Краснопірка - до 19 років,
- Лин - до 30 років,
- Лосось - 6-10 років,
- Лящ - до 20 років,
- Марена - 10-20 років,
- Морська форель - до 15 років,
- Окунь - до 15 років,
- Підуста - до 20 років,
- Плітка - до 12 років,
- Райдужна форель - 7-11 років,
- Сом до – 100 років,
- Ставкова форель – 30 років,
- Стерлядь - 46 років,
- Судак - 14 років,

- Таймень - 15-20 років,
- Щука - 70-80 років,
- Ялець – 16 років.

Далі наводяться приклади довгожителів серед представників надкалу риби. Атлантичний большеголов (рис. ) або як його ще називають атлантичний слизнеголов, ісландська берікс — крупна морська риба глибоководного проживання. Мешкає ця риба в холодній воді, температура якої приблизно від 3 до 9°C. Глибина існування від 180 до 1800 метрів в Атлантичному, Тихому й Індійському океанах. Максимальна зафіксована тривалість життя - 149 років (рис. 65).



Рис. 65. Атлантичний великоголов (ліворуч), білуга (праворуч)

Незважаючи на те, що морський окунь (*Sebastes aleutianus*) вважається довгожителем серед морських істот, у цьому списку він займає лише де'яте місце. Зазвичай вони мешкають на глибині в 170 – 670 метрів під водою в Тихому океані. Уздовж нижнього краю ока у них може бути до десяти шипів. Ця риба росте дуже повільно, стає статевозрілою дуже пізно і може дожити до 200 років, причому найстаршому знайденому зразку було 205 років (рис. 66).



Рис.66. Морський окунь (Rougheye Rockfish)

Середній вік коропа кої не перевищує 50 років, що само по собі непогано. Але цього навіть поруч недостатньо, щоб потрапити в цей список. Однак короп по імені Ханако, який помер в 1977 році, був більш поважного

віку 226 років, тобто він народився ще в 1751 році. Його вік був визначений шляхом підрахунку кілець на його лусці (рис. 67).



*Рис. 67. Карпи кой (Koi Fish)*

Легені цієї невеликої риби - її головна зброя, що робить її безсмертною. Вони дозволяють їй переживати дуже тривалі періоди посухи, що тривають до року. Ця риба може бути живцем вкопана у бруд і впасти в сплячку на ціле літо, легко переживши період засухи без будь-яких поживних речовин. Цікавий експеримент було випадково проведено з рибою Ланг - під час транспортування металевий куб з брудом, куди вона була поміщена, був загублений. Його знайшли тільки через 6 місяців, при цьому бруд перетворився в сухий моноліт. Його трохи розбавили водою, і риба продовжувала дихати пів року анабіозу (рис.68).



*Рис. 68. Риба Ланг*

## **7. Смерть та смертність у риб**

**Смертність** відображає динаміку загибелі особин в популяції. В певній мірі це поняття є антитезою поняттю народжуваності. Подібно народжуваності смертність можна виразити числом особин, загиблих за даний період (число смертей в одиницю часу) або у виді питомої смертності для всієї популяції чи її частин [36].

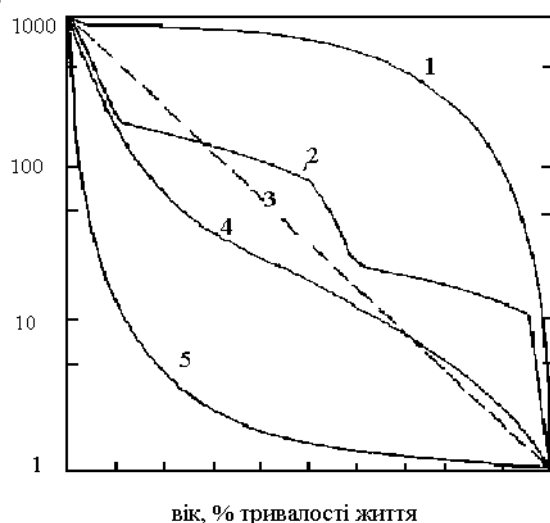


**Екологічна смертність** - загибель особин в конкретних умовах середовища. Ця величина, як і екологічна народжуваність, мінлива і змінюється у залежності від умов середовища і стану популяції.

Теоретична **мінімальна смертність** - величина постійна для популяції, вона являє собою загибель особин в ідеальних умовах, при яких популяція не наражається на лімітуючий вплив. Але навіть в найкращих умовах особини будуть помирати від старості. Цей вік визначається фізіологічною тривалістю життя, що часто перевищує середню екологічну тривалість.

Як народжуваність, так і смертність у вищих організмів широко змінюється з віком. В зв'язку з цим велике значення має визначення **питомої смертності** для можливо більшого числа вікових груп або стадій розвитку, оскільки це дозволяє екологам з'ясувати механізми, що визначають загальну смертність у популяції.

Повна картина смертності у популяції описується **статистичними таблицями виживання**, на основі цих таблиць будується дуже інформативна крива виживання (рис. 69). При побудові кривої виживання горизонтальна координата відповідає інтервалу часу, а вертикальна – числу організмів, що вижили. Така крива будується, зазвичай, у напівлогарифмічному масштабі, при чому інтервал часу по осі абсцис відкладається, як відсоток середньої тривалості життя або як відсоток загальної тривалості життя, що дозволяє порівнювати види з дуже різною тривалістю життя [72].



*Рис. 69. Різноманітні типи кривої виживання (за Одумом, 1986)*

Криві виживання поділяються на ряд загальних типів. **Сильно випукла крива** (1) характерна для видів, у популяції яких смертність майже до кінця життя залишається низькою. Цей тип кривої виживання існує у багатьох великих видів.

Інший крайній тип кривої виживання - **сильно вигнута крива** (5) вона виникає, якщо смертність висока на ранніх стадіях. Смертність дуже висока, як у личинок, що вільно плавають, але як тільки особина починає жити в умовах, що її задовольняють, очікувана тривалість життя сильно збільшується.

До проміжного типу відносяться крива виживання для тих видів, у яких питома виживання для кожної вікової групи відносно однакова, так що у **напівлогарифмічному масштабі крива наближаються до діагоналі** (3,4).

**Східчастий тип кривої** виживання характерний для видів, у яких виживання може сильно змінюватися на послідовних стадіях життєвого циклу, як це часто буває, наприклад, у комах з повним перетворенням або у ракоподібних з їх періодичними линьками. На кривій 2 круті ділянки відповідають стадії яйця, і коротко проживаючим імаго, пологі ділянки відповідають стадіям личинки і лялечки, у яких смертність нижче. В природі не існує популяцій, у яких виживання постійне протягом всього життєвого циклу.

Форма кривої виживання пов'язана з мірою турботи про потомство і іншими засобами захисту молоді. Так криві виживання у риб, що піклуються про своє потомство, значно менше вігнуті, ніж у риб, що про своє потомство не піклуються. У останніх видів ця обставина без сумніву компенсується значно більшою плодючістю.

Форма кривої виживання дуже часто варіює в залежності від щільності популяції.

Віковий склад популяції може змінюватися і без модифікації чисельності. По наявним даним для кожної популяції притаманний нормальний або стабільний віковий розподіл, до якого направлені модифікації реального розподілу. Спрощено в популяції можна виділити три екологічні вікові групи:

- **передрепродуктивну** (молоді особини, що ще не розмножуються),
- **репродуктивну** (особини, що розмножуються) і
- **пострепродуктивну** (старі особини, що вже не розмножуються).

Тривалість цих вікових груп, по відношенню до загальної тривалості життя, сильно варіює у різних організмів. Для багатьох тварин характерний дуже довгий передрепродуктивний період. За чисельністю особин в різних вікових групах популяції формують так звану «вікову піраміду» .

Розрізняють три **типи пірамід віку**:

- піраміда з **широкою основою**, і високим відсотком молодняку, характерна для популяцій з швидким зростанням (наприклад, риб з коротким онтогенезом),
- **середній тип** – піраміда з помірним відсотком молодняку характерна для стабільних популяцій,
- піраміда з **вузькою основою** і числовим домінуванням старих особин над молодими, характерна для популяцій, що мають тенденцію до скорочення чисельності (наприклад, риби з тривалим онтогенезом).

Важливим фактором, що впливає на модифікації чисельності популяції тварин є **співвідношення у неї статті**. Воно рідко дорівнює одиниці, зазвичай одна стать чисельно переважає над іншою. Але, незважаючи, на це можна відзначити наступні **закономірності**:

- у стабільних популяціях співвідношення самців і самиць в передрепродуктивному і, особливо в репродуктивному блоку близько 1: 1,
- якщо в цих блоках переважають самці, то, навіть, при піраміді з широкою основою, що вказує на тенденцію до збільшення чисельності популяції, в реальних умовах чисельність популяції буде знижуватися,
- навпаки, якщо в передрепродуктивному і репродуктивному періоді будуть домінувати самиці, то, навіть, у випадку піраміді з вузькою основою, в такій популяції будуть закладені потенційні можливості до збільшення чисельності [53].

### Практичний блок

#### **Практичне заняття 7. Тема: «Вивчення ознак росту, розвитку та старіння риб» (2 год.)**

##### **План**

1. Визначення ознак росту та розвитку риб.
2. Дослідження ознак старіння риб.

**Мета:** засвоєння теоретичного матеріалу та набуття практичних навичок вивчення ознак росту, розвитку та старіння риб.

**Завдання:** 1. Вивчити ознаки росту та розвитку риби.

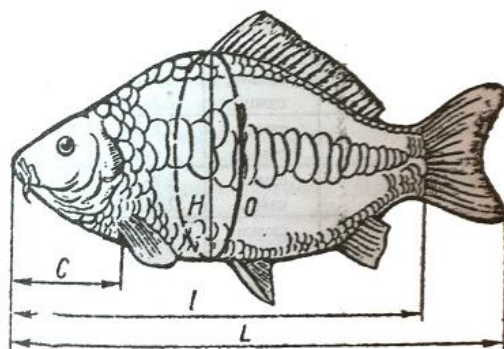
2. Дослідити ознаки старіння риби на нативному матеріалі.

**Обладнання та матеріали:** нативні зразки (риби різних видів), препаративні лотки, мірні стрічки, мірна дошка, лінійка, вага, препаративний інструментарій, лупа.

**Результати роботи:** набуття практичних навичок вивчення ознак росту, розвитку та старіння риб.

##### **Хід роботи**

1. Проводять контрольний вилов риби різних таксонометричних груп.
2. Риб вимірюють за допомогою схеми, використовують спеціальні прилади, наприклад, мірний двогранний угольник (рис. 70) [46].



- L - загальна довжина
- l - мала довжина
- C - довжина голови
- H - висота тіла
- O - обхват тіла

**Схема вимірювання коропа**

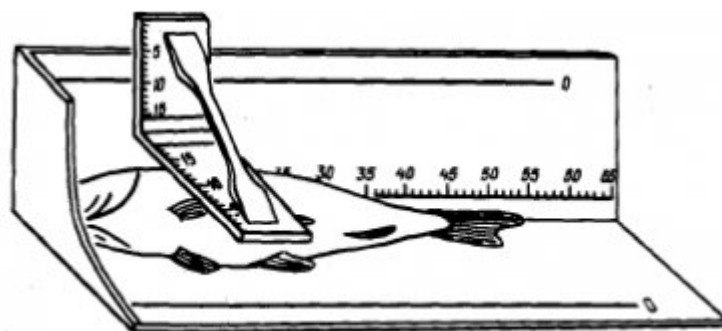


Рис. 70. Двогранный мірний угольник для вимірювання риб

3. За допомогою поданих нижче індексів визначають індекси тілобудови риб. Порівнюють одержані данні з нормативними (табл. 8):

Індекс прогонистості (5):

$$I_v = l / h, \quad (5)$$

де  $l$  – довжина тіла, см,  $h$  – висота тіла риби, см.

Індекс відносної ширини (6):

$$I_{вш} = B / l, \quad (6)$$

де  $B$  – товщина тіла риби, см

Індекс відносного обхвату (7):

$$I_{во} = O / l, \quad (7)$$

$O$  – обхват тіла риби, см

Коефіцієнт вгодованості (8):

$$K_v = P \times 100 / l_3, \quad (8)$$

де  $P$  – жива маса риби, г

Таблиця 8

Середнє значення ознак росту та розвитку короїв різного походження

Походження короїв	Стать	Середнє значення ознак			
		$l/h$	$O/l$	$B/l$	$K_v$
Українські породи короїв	Самки	2,2-2,7	86-90	-	3,1-3,6
	Самці	2,3-2,8	82-85	-	3,0-3,5
Сарбонський короп	Самки	2,5-2,8	75-85	22-28	2,5-3,0
	Самці	2,3-2,8	70-80	21-26	2,3-2,8
Парський короп	Самки	2,8-3,0	85-90	-	3,0-3,1
	Самці	3,0-3,2	75-80	-	2,8-2,9
Ропшинський короп	Самки	2,8-3,2	-	18-20	2,6-2,9
	Самці	2,5-2,7	-	17-19	2,5-2,7
Гібридні групи з наявністю спадковості амірського сазана	Самки	2,8-3,4	80-85	16-20	2,4-2,9



Сезонна динаміка біологічних показників - це відображення як процесів, що відбуваються в організмі, так і змін навколишнього середовища (умов вирощування) впродовж річного циклу.

*Продуктивність об'єктів вирощування* (а також будь-якої популяції) визначається взаємодією процесів росту, дозрівання, розмноження тощо.

*Рівень (інтенсивність)* цих процесів можна визначити, використовуючи набір кількісних біологічних показників, таких як:

- темп лінійного росту,
- динаміка живої маси,
- коефіцієнт вгодованості,
- коефіцієнт жирності,
- коефіцієнт зрілості гонад.

Зміни величин біологічних показників та темп їх формування протягом річного циклу розглядається як сезонна динаміка зазначених показників.

*Швидкість (темп) лінійного росту риби* - це приріст її довжини за певний проміжок часу.

*Швидкість наростання маси (темп росту маси) риби* - це приріст маси за певний проміжок часу.

Розрахунки приростів (лінійних та маси) як різниці довжин чи маси за певний проміжок часу найкраще віддзеркалює реальний ріст риби. Швидкість росту легко визначити за даними систематичних промірів та зважувань. Цей показник можна наводити в абсолютних та відносних величинах. Із збільшенням віку (до певної межі) відносна швидкість росту поступово знижується, а величина абсолютного приросту збільшується. Найвищий середньодобовий (абсолютний) приріст маси у коропа відмічається у віці 3-5 років, а відносна швидкість - на стадії личинки.

**СРС. 7.** Визначити комплекс біологічних показників оцінки об'єктів вирощування та занести у таблицю 9.

Таблиця 9

**Біологічні показники об'єктів вирощування**

Ознаки	№ зразку			Середнє значення
Зоологічна довжина тіла, см				
Промислова довжина тіла, см				
Висота тіла, см				
Обхват тіла, см				
Довжина голови, см				
Меристичні ознаки:				
l.l				
D				
A				
P				
V				
C				

Коефіцієнти тіло будови:				
-прогонності				
- відносної ширини				
- відносного обхвату				
-вгодованності				
-жирності				
- печінки				

### **Контрольні питання**

1. Які ознаки визначають комплекс біологічних параметрів росту та розвитку риб?
2. Що таке меристичні ознаки риб?
3. Які індекси тіло будови риб використовують для дослідження росту та розвитку?
4. Які ознаки старіння риб ви знаєте?

## ПИТАННЯ РУБІЖНОГО КОНТРОЛЮ

1. Предмет, об'єкт та методи дослідження в дисципліні «Онтогенез риб».
2. Поняття онтогенезу та його атрибути.
3. Стадії, види і типи онтогенезу в тваринному світі.
4. Поняття і суть ембріогенезу риб.
5. Види розмноження риб.
6. Типи ікри риб за клейкістю та значення такого поділу.
7. Двостатеве розмноження риб.
8. Бластуляція в ембріогенезі риб.
9. Будова статевих клітин риб.
10. Вивчення стадій готовності гонад у риб.
11. Анатомічні особливості в тілі риб.
12. Ознаки старіння риб.
13. Постембріогенез у риб та його стадії.
14. Статева зрілість риб та її ознаки.
15. Статевий диморфізм риб.
16. Ознаки статевого диморфізму у риб.
17. Овогенез та його стадії.
18. Визначення віку у риб.
19. Особливості розмноження у риб.
20. Будова яйцеклітин риб.
21. Періоди і стадії онтогенезу риб.
22. Поняття, суть та періодизація ембріогенезу риб.
23. Класифікація яйцеклітин у риб за кількістю жовтка.
24. Аналіз сперми риб та його значення.
25. Стадії постембріогенезу риб.
26. Види дроблення зиготи риб.
27. Оболонки яйцеклітини та їх значення в ембріогенезі риб.
28. Види ікри риб за розміром.
29. Гастрюляції у ембріогенезі риб.
30. Будова статевої системи самиць риб.
31. Аналіз ікри на запліднення та аномальний розвиток.
32. Екологічні групи риб та особливості їх онтогенезу.
33. Стадії розвитку риб різних таксонів.
34. Вивчення якості статевих продуктів риб.
35. Види риб за ікрометанням.
36. Особливості ембріогенезу риб різних таксонометричних груп.
37. Значення жовткового мішку у риб в онтогенезі.
38. Органи ектодермального походження в тілі риб.
39. Пристосування в тілі риб до водного способу життя.
40. Ознаки старіння риб.
41. Мальковий період риб.
42. Сперматогенез риб та його основні стадії.
43. Класифікація риб за періодом нересту.



44. Розвиток ембріону риб.
45. Час нересту основних промислових риб України.
46. Види риб за способом розмноження.
47. Типи ікри за розміром, забарвленням та формою.
48. Ознаки статевого диморфізму корошових, сомоподібних та оку неподібних.
49. Вік настання статевої зрілості риб та залежність від ряду чинників.
50. Анатомічна характеристика представників надкласу Риби.
51. Ознаки статевого диморфізму риб.
52. Особливості пострепродуктивного періоду у риб.
53. Будова тіла риб та вторинні статеві ознаки.
54. Розвиток личинки риб та його характерні риси.
55. Методики визначення віку риб.
56. Поняття та фізіологія старіння. Ознаки старіння у риб.
57. Тривалість життя риб окремих таксонометричних одиниць.
58. Репродуктивний період риб та його характеристики.
59. Ознаки пострепродуктивного періоду риб.
60. Пристосування риб до водного способу життя.
61. Ювенальний період у риб та його характерні ознаки.
62. Показники росту риб.
63. Період статевого дозрівання риб та його особливості.
64. Предличинковий період розвитку риб.
65. Личинка риб (утворення, розвиток, особливості для різних видів риб).
66. Процеси життєдіяльності риб у личинковий період.
67. Поняття і значення гастрюляції.
68. Види гастрюляції.
69. Гастрюляція в органогенез у риб.
70. Поняття, види, умови та процес запліднення риб.
71. Дроблення зародку риб.
72. Етапи ембріонального розвитку риб та його критичні періоди.
73. Особливості сперматогенезу у рибоподібних, у хрящових і кісткових риб.
74. Оцінка якості статевих продуктів риб.
75. Визначення стадій статевої зрілості сіменників у риб. Періодизація сперматогенезу у риб.
76. Морфофункціональна характеристика сіменників у риб.
77. Морфофункціональні особливості кліток Сертолі (фолікулярних) и кліток Лейдига.
78. Міграції риб та специфіка онтогенезу.
79. Поняття, суть і значення гермафродитизму у риб.
80. Види гермафродитизму риб.
81. Поняття гаметогенезу. Процес оогенезу.
82. Характеристика жіночих статевих клітин риб.
83. Розмноження риб та їх класифікація за характером ікрометання
84. Морфо-функціональні яєчників риб у різні стадії дозрівання.

85. Поняття і механізми нересту.
86. Вчення про онтогенез. Історія розвитку дисципліни та її значення.
87. Шкали зрілості гонад та їх значення.
88. Визначення стадій зрілості гонад у самиць риб.
89. Шкали зрілості гонад самців риб.
90. Методика дослідження якості сперми риб.
91. Методика визначення стадії зрілості яєчників та сім'яників риб з порціфним та одноразовим неростом.
92. Методика визначення атипичних та запліднених ембріонів риб.
93. Проміри личинки риб та методика їх визначення.
94. Стадії емріогенезу коропа.
95. Стадії онтогенезу коропа.
96. Стадії емріогенезу осетрових.
97. Означення росту риб та методи їх дослідження.
98. Меристичні ознаки риб.
99. Основні проміри тіла риб та методика їх визначення.
100. Теорії, види та типи старіння та вікових пірамід риб.

## ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ З ДИСЦИПЛІНИ «ОНТОГЕНЕЗ РИБ»

1. Синонім індивідуального розвитку
  - a. ембріогенез.
  - b. онтогенез.
  - c. симбіоз.
  - d. філогенез.
  
2. Онтогенез – це...
  - a. симбіоз.
  - b. індивідуальний розвиток.
  - c. філогенез.
  - d. постембріональний розвиток.
  
3. Періоди онтогенезу:
  - a. ембріональний, постембріональний.
  - b. предембріональний, ембріональний, постембріональний.
  - c. предембріональний, постембріональний.
  - d. еволюційний, ембріональний, постембріональний.
  
4. Існують такі види онтогенезу:
  - a. личинковий, повний, внутрішньоутробний.
  - b. личинковий, яйцекладний, внутрішньоутробний.
  - c. мальковий, яйцекладний, повний.
  - d. предличинковий, личинковий, мальковий.
  
5. Онтогенез риб відноситься до такого типу:
  - a. личинкового.
  - b. малькового.
  - c. яйцекладного.
  - d. внутрішньоутробного.
  
6. В результаті оогенезу утворюється:
  - a. одна диплоїдна клітина.
  - b. один ооцит.
  - c. одна яйцеклітина та 3 направляючих тільця.
  - d. одне направляюче тільце та 3 яйцеклітини.
  
7. Які типи оогенезу Вам відомі?
  - a. дифузний і місцевий.
  - b. дифузний і аліментарний.
  - c. дифузний і ротаційний.
  - d. дифузний і локальний.
  
8. Дифузний оогенез характеризується утворенням жіночих гамет у:

- a. матці.
  - b. піхві.
  - c. соматичних клітинах.
  - d. яєчниках.
9. Локальний оогенез характеризується утворенням жіночих гамет у...:
- a. матці.
  - b. піхві.
  - c. соматичних клітинах.
  - d. яєчниках.
10. При якому типі оогенезу ооцит може розвиватися й без участі допоміжних клітин, що постачають йому поживні речовини?
- a. дифузному.
  - b. локальному.
  - c. солітарному.
  - d. аліментарному.
11. При якому типі оогенезу розвиток ооциту відбувається за участі допоміжних трофічних клітин?
- a. дифузному.
  - b. локальному.
  - c. солітарному.
  - d. аліментарному.
12. При якому типі оогенезу ооцит оточений трофоцитами (харчуючими клітинами), які зв'язані з ним цитоплазматическими містками?
- a. дифузному.
  - b. локальному.
  - c. солітарному.
  - d. нутріментарному.
13. При якому типі оогенезу ооцит оточений фолікулярними клітинами соматичного походження, які утворюють з ним функціональну структуру — фолікул?
- a. дифузному.
  - b. локальному.
  - c. солітарному.
  - d. фолікулярному.
14. Який тип оогенезу характерний для риб?
- a. дифузний.
  - b. локальний.
  - c. солітарний.
  - d. фолікулярний.

15. Яку оболонку яйцеклітини утворює її мембрана?
- первинну.
  - вторинну.
  - третинну.
  - четвертинну.
16. Фолікулярні клітини соматичного походження утворюють таку оболонку яйцеклітини:
- первинну.
  - вторинну.
  - третинну.
  - четвертинну.
17. Якої оболонки немає яйцеклітина кісткових риб?
- первинної.
  - вторинної.
  - третинної.
  - пеллікули
18. Яку оболонку втрачає яйцеклітина риб під час овуляції?
- первинну.
  - вторинну.
  - третинну.
  - четвертинну.
19. Які типи розмноження характерні для риб ?:
- двостатеве, гермафродитне та партеногенетичне.
  - статеве і безстатеве.
  - повне і неповне.
  - з метаморфозом та без метаморфозу.
20. Який вид розмноження характерний для риб?:
- статевий.
  - безстатевий.
  - статевий і безстатевий.
  - повний і неповний.
21. При якому способі репродукції риб статі всередині виду є чітко відокремленими?
- гермафродитному.
  - партеногенетичному.
  - двостатевому.
  - безстатевому.
22. Двостатевий спосіб розмноження риб може включати в себе такі види:
- моногамію.

- b. полігамію.
  - c. проміскуїтет.
  - d. моногамію, полігамію, проміскуїтет.
23. Моногамія риб – це явище, при якому у розмноженні приймає участь...
- a. один самець і декілька самок.
  - b. одна самка і декілька самців.
  - c. декілька самок і самців.
  - d. лише пара різностатевих особин виду.
24. Полігамія риб – це явище, при якому у розмноженні приймає участь...
- a. один самець і декілька самок.
  - b. декілька самок і самців.
  - c. лише пара різностатевих особин виду.
  - d. лише представники однієї статті.
25. Спосіб розмноження риб, який включає зміну статей особами одного виду, коли риби можуть функціонувати то як чоловіча, то як жіноча особина називається
- a. моногамія.
  - b. полігамія.
  - c. проміскуїтет.
  - d. гермафродитизм.
26. Особини, що на початку свого життя є самцями, а пізніше зазнають кардинальних перебудов статевої системи і стають повністю функціональними самками, називаються...
- a. протогенічними гермафродитами.
  - b. протоандричними гермафродитами.
  - c. протогенетичними гермафродитами.
  - d. прогенетичними гермафродитами.
27. Гермафродити, які можуть продукувати як яйцеклітини, так і сперматозоїди, називаються...
- a. протогеничними.
  - b. протоандричними.
  - c. випадковими.
  - d. прогенетичними.
28. До самозапліднюючих гермафродитів риб належать:
- a. протогеничних гермафродитів.
  - b. протоандричних гермафродитів.
  - c. прогенетичних гермафродитів.
  - d. випадкових гермафродитів.

29. Розвиток риб із незапліднених яйцеклітин називається:
- моногамією.
  - полігамією.
  - ембріонією.
  - партеногенезом.
30. В середині кожного типу розмноження риб існують такі форми:
- овіпороз.
  - ововіпороз.
  - вівопороз.
  - овіпороз, ововіпороз, вівопороз.
31. Овіпороз риб полягає у ...  
вивільненні як чоловічих, так і жіночих гамет у воду, де проходить запліднення.
- вивільнення бластули у навколишнє середовище.
  - виділення гастрული у воду.
  - живородінні.
32. При ововіпорозі риб відбувається...  
вивільненні як чоловічих, так і жіночих гамет у воду, де проходить запліднення.
- вивільнення бластули у навколишнє середовище.
  - виділення гастрული у воду.
  - внутрішнє запліднення та розвиток зародку без контакту кіл кровообігу.
33. Розмноження в формі вівопорозу передбачає:  
вивільненні як чоловічих, так і жіночих гамет у воду, де проходить запліднення.
- вивільнення бластули у навколишнє середовище.
  - виділення гастрული у воду.
  - внутрішнє запліднення та розвиток зародку з утворенням контакту кіл кровообігу між материнським організмом та зародком.
34. Нерестом риб називають...
- соціальне явище виду.
  - міграцією риб.
  - проявом безумовного рефлексу розмноження.
  - інстинктом виживання.
35. Нерест окуня починається при температурі:
- +7°C .
  - 8°C .
  - 9°C .

- d. 10°C.
36. Нерест щуки починається при температурі:  
a. 7°C .  
b. 18°C .  
c. 29°C .  
d. 10°C.
37. Нерест в'юна починається при температурі:  
a. 17°C .  
b. 8°C .  
c. 29°C .  
d. 10°C.
38. Нерест плітки починається при температурі:  
a. 17°C .  
b. +8°C .  
c. 29°C .  
d. 10°C.
39. Нерест форелі починається при температурі:  
a. 17°C .  
b. 8°C .  
c. 29°C .  
d. 10°C.
40. Нерест йоржа починається при температурі:  
a. 17°C .  
b. 28°C .  
c. 9°C .  
d. 10°C.
41. Нерест пічкура починається при температурі:  
a. 17°C .  
b. 28°C .  
c. 9°C .  
d. 10°C.
42. Нерест ляща починається при температурі:  
a. 7°C .  
b. 8°C .  
c. 9°C .  
d. 12°C.



43. Нерест стерляді починається при температурі:
- 7°C .
  - 8°C .
  - 9°C .
  - 12°C.
44. Нерест стерляді починається при температурі:
- 7°C .
  - 8°C .
  - 9°C .
  - 12°C.
45. Нерест карася починається при температурі:
- 7°C .
  - 8°C .
  - 9°C .
  - 14°C.
46. Нерест верховодки починається при температурі:
- 7°C .
  - 8°C .
  - 9°C .
  - 15°C.
47. Нерест краснопірки починається при температурі:
- 7°C .
  - 8°C .
  - 9°C .
  - 16°C.
49. Нерест коропа і сазана починається при температурі:
- 7°C .
  - 8°C .
  - 9°C .
  - 18°C.
50. Нерест лина починається при температурі:
- 7°C .
  - 8°C .
  - 9°C .
  - 19°C.
51. Нерест сома починається при температурі:
- 17°C .
  - 38°C .

- c. 9°C .
- d. 20°C.

52. Нерест товстолоба починається при температурі:

- a. 7°C .
- b. 8°C .
- c. 9°C .
- d. 20°C.

53. Ікрометання у риб буває таких видів:

- a. порційне.
- b. одноразове.
- c. спонтанне.
- d. порційне та одноразове.

54. Ікрометання, при якому риба метає ікру впродовж декількох хвилин (щука, окунь, плітка і інші), називається:

- a. порційне.
- b. одноразове.
- c. спонтанне.
- d. порційне та одноразове.

e. 55. Ікрометання, при якому риби метають ікру окремими порціями з інтервалами від декількох днів до 2-3 тижнів (лин, густера, карась і інші), називається:

- f. порційне.
- g. одноразове.
- h. спонтанне.
- i. порційне та одноразове.

56. Залежно місця ікрометання риби діляться на наступні групи:

- a. порційні та одноразові.
- b. самодовільні і примусові.
- c. літофільна, фітофільна, псамофільна, остракофільна.
- d. літофільна та літофільна.

57. Який тип ікрометання у риб, що поміщають свою ікру на камені (осетрові, лосось)?

- a. літофільний.
- b. фітофільний.
- c. псамофільний.
- d. остракофільний.

58. Який тип ікрометання у риб, що поміщають липку ікру на рослини? літофільний.

- a. фітофільний.
  - b. псамофільний.
  - c. остракофільний.
59. Який тип ікрометання у риб, що поміщають ікру на пісок, іноді на коріння рослин?
- a. літофільний.
  - b. фітофільний.
  - c. псамофільний.
  - d. остракофільний.
60. Який тип ікрометання у риб, що поміщають ікру в пісок, іноді на коріння рослин?
- a. літофільний.
  - b. фітофільний.
  - c. псамофільний.
  - d. остракофільний.
61. Який тип ікрометання у риб, що поміщають ікру в порожнину мантиї двостулкових молюск?
- a. літофільний.
  - b. фітофільний.
  - c. псамофільний.
  - d. остракофільний.
62. Плодючість риб – це...
- a. кількість яйцеклітин за овуляцію.
  - b. кількість яйцеклітин у яєчниках перед нерестом.
  - c. кількість виділених під час нересту.
  - d. кількість запліднених ікринок.
63. У яких риб реєструється найбільша плодючість?
- a. пелагічних риб.
  - b. придонних риб.
  - c. напівпровідних риб.
  - d. тих, що відкладають пелагічну ікру.
64. Яка залежність спостерігається між індивідуальною плодючістю і розмірами ікринок?
- a. пряма
  - b. зворотна.
  - c. прямо пропорційна.
  - d. немає залежності.
65. Оптимальна робоча плодючість самок веслоноса становить (тис. ікринок):

- a. 10.
- b. 20.
- c. 2.
- d. 400.

66. Оптимальна робоча плодючість самок райдужної форелі становить (тис. ікринок):

- a. 10.
- b. 20.
- c. 2.
- d. 400.

67. Оптимальна робоча плодючість самок щуки становить (тис. ікринок):

- a. 10-20.
- b. 20-45.
- c. 2-5.
- d. 300-500.

68. Оптимальна робоча плодючість самок судака становить (тис. ікринок):

- a. 10-20.
- b. 20-45.
- c. 2-5.
- d. 150-1000.

69. Оптимальна робоча плодючість самок європейського сома становить (тис. ікринок):

- a. 10-20.
- b. 20-45.
- c. 2-5.
- d. 150-1000.

70. Оптимальна робоча плодючість самок білого амура становить (тис. ікринок):

- a. 10-20.
- b. 20-45.
- c. 2-5.
- d. 350-400.

71. Оптимальна робоча плодючість самок товстолоба становить (тис. ікринок):

- a. 10-20.
- b. 20-45.
- c. 2-5.
- d. 150–1 200.

72. Оптимальна робоча плодючість самок коропа становить (тис. ікринок):
- 10-20.
  - 20-45.
  - 2-5.
  - 300-500.
73. Період набуття рибою здатності до розмноження називається:
- старіння.
  - пренатальний.
  - господарська зрілість.
  - статева зрілість.
74. Яка залежність між тривалістю життя та настанням статевої зрілості у риб?
- пряма.
  - зворотна.
  - чим коротше тривалість життя, тим раніше настає статевая зрілість.
  - чим довше тривалість життя, тим раніше настає статевая зрілість.
75. Статева зрілість у севрюги починається у віці, років:
- 7 – 8.
  - 8-10.
  - 10-12.
  - 15-20.
76. Статева зрілість у осетра починається у віці, років:
- 7 – 8.
  - 8-10.
  - 12-13.
  - 15-20.
77. Статева зрілість у білуги починається у віці, років:
- 7 – 8.
  - 8-10.
  - 12-13.
  - 15-20.
78. Які види міграції риб ви знаєте?
- кормові.
  - статеві.
  - кормові і сезонні.
  - кормові і статеві.
79. Риби, що здійснюють міграції з солоних вод до прісних і навпаки називаються:

- a. прохідні.
  - b. діадроми.
  - c. напівпровідні.
  - d. потамодроми.
80. Діадроми поділяють на такі типи риб за видом міграцій:
- a. анадроми та катадроми.
  - b. анадроми та амфідроми.
  - c. анадроми, катадроми та амфідроми.
  - d. потамодроми.
81. Риби, які живуть в морях, розмножуються у прісній воді називаються:
- a. анадроми.
  - b. амфідроми.
  - c. катадроми.
  - d. потамодроми.
82. Риби, які живуть у прісних водах, розмножуються в морі називаються:
- a. анадроми.
  - b. амфідроми.
  - c. катадроми.
  - d. потамодроми.
83. Риби, які переміщаються між прісними і солоними водами протягом життєвого циклу, але не з метою розмноження називаються:
- a. анадроми.
  - b. амфідроми.
  - c. катадроми.
  - d. потамодроми.
84. Риби, які здійснюють міграції тільки у прісних водах називаються:
- a. анадроми.
  - b. амфідроми.
  - c. катадроми.
  - d. потамодроми.
85. Риби, які мігрують лише в солоній воді називаються:
- a. анадроми.
  - b. амфідроми.
  - c. катадроми
  - d. океандроми.
86. У риб ембріональний період поділяється на такі підперіоди:
- a. зародок і личинка.
  - b. ікринка та передличинка.

- c. ембріон та личинка.
  - d. ікринка і мальок.
87. Постембріональний період риб починається із:
- a. виходу із ікринки.
  - b. утворення вільного ембріону.
  - c. виходу із яйця.
  - d. завершення ембріонального періоду.
88. У риб постембріональний період включає такі підперіоди:
- a. личинковий, мальковий, напівдорослого організму.
  - b. зародкового, мальковий, напівдорослого чи статевонезрілого організму, дорослого чи статевозрілого організму.
  - c. личинковий, мальковий, напівдорослого чи статевонезрілого організму, дорослого чи статевозрілого організму, старість.
  - d. мальковий, напівдорослого чи статевонезрілого організму, дорослого чи статевозрілого організму, старість.
89. Гаметогенез — це:
- a. формування статевих гонад.
  - b. утворення яйцеклітин.
  - c. процес формування і утворення статевих клітин.
  - d. вище партеногенезу.
90. Гаметою називається
- a. статеві клітина з гаплоїдним набором хромосом.
  - b. статеві клітина з диплоїдним набором хромосом.
  - c. соматична клітина з диплоїдним набором хромосом.
  - d. статеві клітина з тетраплоїдним набором хромосом.
91. Існують такі два види гаметогенезу:
- a. оогенез та овопороз.
  - b. ововіпороз та сперматогенез.
  - c. оогенез та сперматогенез.
  - d. вівопороз та оогенез.
92. Оогенезом називають:
- a. утворення гамет.
  - b. утворення сперматозоїдів.
  - c. утворення зигот.
  - d. утворення яйцеклітин.
93. Оогенез поділяють на такі етапи або періоди:
- a. розмноження, росту і розвитку.
  - b. росту і розвитку.

- c. розмноження, росту, дозрівання.
  - d. розмноження, розвитку і дозрівання.
94. Оогоніями називаються:
- a. зрілі статеві клітини.
  - b. незрілі яйцеклітини в період розмноження.
  - c. зрілі яйцеклітини .
  - d. яйцеклітини в період дозрівання.
95. У період росту яйцеклітини риб знаходяться у стадії:
- a. профази мітозу.
  - b. профази і мейозу.
  - c. анафази мітозу.
  - d. телофази.
96. Ізолецитальні яйцеклітини
- a. містять мало жовтка, який розподілений рівномірно.
  - b. містять мало жовтка.
  - c. містять багато жовтка.
  - d. містить жовток, розташований в центрі яйцеклітини.
97. Яйцеклітини риб відносяться до
- a. ізолецитальним.
  - b. телолецитальним.
  - c. центролецитальним.
  - d. алецитальним.
98. Телолецитальні яйцеклітини містять...
- a. мало жовтка .
  - b. багато жовтка, розподіленого нерівномірно.
  - c. багато жовтка багато, розташованого в центрі.
  - d. мало жовтка, розподіленого нерівномірно.
99. Центролецитальні яйцеклітини містять
- a. багато жовтка.
  - b. мало жовтка.
  - c. жовток, розподілений рівномірно.
  - d. багато жовтка, який локалізований в центрі.
100. Назва другого етапу онтогенезу риб називається
- a. гаметогенез.
  - b. сперматогенез.
  - c. ембріональний.
  - d. постембріональний.



101. Ембріональний період розвитку
- починається з моменту запліднення.
  - закінчується смертю організму.
  - починається з моменту запліднення і закінчується виходом.
  - організму з ембріональних оболонок починається з моменту запліднення і складається з двох етапів.
102. Третій етап онтогенезу риб називається
- гаметогенез.
  - овогенез.
  - ембріональний.
  - постембріональний.
103. Стадії ембріонального розвитку риб
- дроблення, гистогенез.
  - дроблення, органогенез.
  - дроблення, гастрюляція, гисто- і органогенез.
  - гистогенез, органогенез.
104. Процес, що лежить в основі дроблення зародку риб?
- мітоз.
  - амітоз.
  - мейоз.
  - шизогонія.
105. Одношаровий кулястий зародок риб з порожниною всередині називається
- гаструлою.
  - бластулой.
  - нейрулой.
  - еластомером.
106. У процесі дроблення зиготи риб утворюється
- двошаровий зародок.
  - ектодерма і ентодерми.
  - багатоклітинний зародок.
  - три зародкових листка (шару).
107. Порожнина всередині бластули риб називається
- цілом.
  - бластоцель.
  - гастроцель.
  - первинна порожнина.
108. Двошарова будова зародка риб характерно для

- a. зиготи.
- b. бластули.
- c. гастрюли.
- d. нейрули.

109. До ембріональному періоду розвитку риб не відноситься

- a. гаметогенез.
- b. морфогенез.
- c. метаморфоз.
- d. гастрюляція.

110. Гастрюла – це

- a. багатоклітинний зародок.
- b. багатосаровий зародок.
- c. багатосаровий зародок, що має порожнину – гастроцель.
- d. багатосаровий зародок, що складається з мезодерми.

111. Зародкові листки у зародка риб називаються:

- a. бластодерма, ендодерма, мезодерма.
- b. ектодерма, ентодерми, мезодерма.
- c. ектодерма, мезодерма, епідерміс.
- d. ектодерма, ентодерми, перидерма.

112. Гастрюляція у ланцетника здійснюється шляхом

- a. інвагінації.
- b. епіболії.
- c. імплантації.
- d. делямінації.

113. Ектодерма – це

- a. зовнішній зародковий листок.
- b. внутрішній зародковий листок.
- c. односаровий зародок.
- d. середній зародковий листок.

114. Ентодерма – це

- a. двосаровий зародок.
- b. односаровий зародок.
- c. середній зародковий листок.
- d. внутрішній зародковий листок.

115. Мезодерма – це

- a. односаровий зародок.
- b. внутрішній зародковий листок.

- c. середній зародковий листок.
  - d. двошаровий зародок.
116. Способи утворення мезодерми.
- a. телобластичний і імміграційний.
  - b. голобластическому і ентероцельний.
  - c. ентероцельний і деямінаційний.
  - d. ентероцельний і телобластичний
117. Органогенез риб - це процес формування в онтогенезі
- a. зародкових листків.
  - b. зачатків органів і тканин.
  - c. бластули.
  - d. гастрюли.
118. Результатом органогенезу у риб є утворення
- a. зародкових листків.
  - b. тришарового зародка.
  - c. двошарового зародка.
  - d. систем органів зародка.
119. Нейрули – це
- a. багатоклітинний зародок.
  - b. багатшаровий зародок.
  - c. зародок з комплексом осьових органів.
  - d. зародок, що складається з екто- і ентодерми.
120. У процесі органогенезу з ектодерми розвиваються
- a. скелет, органи чуття.
  - b. мускулатура, вистилання переднього і заднього відділів кишечника.
  - c. епідерміс, нервова система, органи чуття.
  - d. нервова і травна системи.
121. З ектодерми утворюються
- a. м'язи.
  - b. легкі.
  - c. скелет і шкіра.
  - d. серце.
122. Нервова система риб утворюється з
- a. ектодерми.
  - b. ентодерми.
  - c. мезодерми.
  - d. епідермісу.

123. З ентодерми у риб утворюються
- органи дихання.
  - м'язи.
  - скелет і шкіра.
  - серце і судини.
124. Мезодерма диференціюється на:
- соміти, миотом.
  - соміти, спланхнотом.
  - спланхнотом, склеротом.
  - соміти, ніжки сомітов, спланхнотом
125. Похідними сомітов є
- нефротом, миотом.
  - склеротом, гонотом.
  - склеротом, миотом, дерматом, мезенхіма.
  - дерматом, мезенхіма.
126. Похідними ніжок сомітов є
- сполучна і нервова тканини.
  - нефротом, миотом.
  - гонотом, нефротом.
  - склеротом, нефротом.
127. Похідним спланхнотома є
- судинна система.
  - зачаток статевої системи.
  - зачаток м'язової тканини.
  - цілом.
128. Комплекс осьових органів риб включає
- нервову трубку, хорду.
  - хорду, травну трубку.
  - нервову і травну трубку.
  - нервову трубку, хорду, хребет.
129. У процесі органогенезу з мезодерми розвиваються
- статева і видільна системи, сполучна тканина, скелет.
  - дихальна система, органи чуття.
  - нервова система, хорда, травні залози.
  - хорда, епітелій середнього відділу кишечника, органи чуття.
130. Постембріональний розвиток риб може бути
- прямий.
  - непрямий.

- c. внутрішньоутробний.
  - d. прямий і непрямий.
131. Синонім прямого розвитку
- a. нелечинковий.
  - b. з метаморфозом.
  - c. внутрішньоутробне.
  - d. пренатальне.
132. Непрямий тип ембріонального розвитку характерний для
- a. людини.
  - b. риби.
  - c. кролика.
  - d. горобця.
133. Метаморфоз – це
- a. прямий розвиток.
  - b. певне зростання.
  - c. непрямий розвиток.
  - d. невизначений зростання.
134. У процесі органогенезу з ентодерми розвиваються
- a. органи чуття.
  - b. нервова система і органи дихання.
  - c. органи дихання.
  - d. статева система, мускулатура.
135. Мезодерма утворюється на стадії
- a. бластули.
  - b. морули.
  - c. гастрюли.
  - d. нейрули.
136. Послідовність стадій ембріонального розвитку:
- a. запліднення, дроблення, гастрюляція.
  - b. дроблення, гастрюляція, гисто- і органогенез.
  - c. гистогенез, гастрюляція, органогенез.
  - d. гастрюляція, гисто- і органогенез.
137. Бластула ланцетника складається з...
- a. порожнини і одного шару клітин.
  - b. порожнини і епітеліальної тканини.
  - c. порожнини і двох шарів клітин.
  - d. порожнини і сполучної тканини.

138. Період розвитку у риб після виходу з ембріональних оболонок називається...
- зародковим.
  - фізіологічним.
  - еволюційним.
  - постембріональним.
139. Якщо овуляція захоплює частину овоцитів, що дозрівають, то:
- риба здатна до одноразового нересту.
  - риба здатна до багаторазового порційного нересту.
  - пізніше відбудеться перехід від порційного до одночасного нересту.
140. Величина нормативної робочої плодючості самки коропа під час заводського метода відтворення становить у межах (тис. ікр.):
- 80–120.
  - 350–500.
  - 200–250.
  - 800–1000.
141. Під час контакту сперми риб із водою:
- рухливість сперматозоїдів спочатку зростає, а з часом уповільнюється.
  - рухливість сперматозоїдів спочатку уповільнюється, а з часом зростає.
  - спермії відразу гинуть.
142. Максимальний вміст гонадотропного гормону в гіпофізі риб спостерігається у:
- переднерестовий період.
  - нерестовий період.
  - післянерестовий період.
143. Рибам-фітофілам до умов нересту притаманне пристосування:
- наявність яйцеводу у вигляді довгої трубки.
  - подовжений період ембріогенезу.
  - прискорений період ембріогенезу.
  - клейкість оболонки ікринки.
144. Стадія, на якій відбувається трофоплазматичний ріст овоцитів:
- 1.
  - 2.
  - 3.
  - 4.
145. Ікринки, які потрапили у воду, втрачають здатність до запліднення через:
- 2–3 хвилини.

- b. 5–6 хвилин.
  - c. 20–30 секунд.
  - d. 20–30 хвилин.
146. Отвір, через який сперматозоїд проникає в яйцеклітину, має назву:
- a. пора.
  - b. мікропіле.
  - c. раділія.
  - d. хромосома.
147. Індивідуальний розвиток організму від утворення зиготи і до смерті має назву:
- a. філогенез.
  - b. овогенез.
  - c. гаметогенез.
  - d. онтогенез.
148. Послідовність подій еволюційного розвитку виду або таксономічної групи організмів має назву:
- a. філогенез;
  - b. гіногенез;
  - c. овогенез;
  - d. гаметогенез.
149. З віком у риб пластичний обмін:
- a. знижується;
  - b. підвищується;
  - c. залишається без змін;
  - d. знижується тільки у теплі пори роки.
150. Екологічна група риб, у яких ікра забарвлена найменш інтенсивно:
- a. літофіти;
  - b. фітофіли;
  - c. пелагофіли;
  - d. псамофіли.
151. Із настанням статевої зрілості темп росту у риб:
- a. прискорюється;
  - b. залишається без змін;
  - c. уповільнюється;
  - d. зупиняється.
152. Чинники, що впливають на процеси розвитку ікри у природних умовах: природна кормова база водойм;
- a. температура;

- b. наявність біологічно подібних видів;
- c. насичення киснем, течія, температура.

153. За вторинними статевими ознаками визначають:  
якість годівлі;

- a. стать, елітність плідників;
- b. умови вирощування;
- c. елітність плідників.

154. Здібність організмів передавати вроджені ознаки:  
відбір;

- a. спадковість;
- b. мінливість;
- c. пристосування.

155. Отримання потомства від родинних плідників називають:

- a. інбридинг;
- b. аутобридинг;
- c. гібридизація.

156. Отримання потомства від неродинних плідників називається:

- a. гібридизація;
- b. аутобридинг;
- c. інбридинг.

156. Отримання мутацій за допомогою фізичних і хімічних факторів називають:

- a. мутагенезом;
- b. гіногенезом;
- c. андрогенезом.

157. Період, який починається з утворення зиготи і закінчується смертю, називається:

- a. онтогенезом;
- b. ембріональним;
- c. постембріональним;
- d. прямим розвитком

158. Довжина тіла, яку вимірюють від початку рила до вертикалі кінця найбільш довгої лопаті хвостового плавця, називається...

- a. зоологічна довжина.
- b. мала довжина.
- c. абсолютна довжина.
- d. стандартна довжина.



159. Довжина тіла, яку вимірюють від початку ри́ла до кінця лускатого покриву (без хвостового плавця), називається:

- a. зоологічна довжина.
- b. мала довжина.
- c. абсолютна довжина.
- d. стандартна довжина.

160. Довжину голови риби (С) відмірюють...

- a. від початку ри́ла до переднього краю зябрової кришки.
- b. від початку ри́ла до заднього краю зябрової кришки.
- c. від початку ри́ла до рівня очей.
- d. від кінця ри́ла до заднього краю зябрової кришки.

161. Найбільша висота тіла (Н) – це

- a. відстань від найнижчої ділянки спини (перед спинним плавцем) до нижньої ділянки черевця (плавці і кісткові щитки у вимір не входять).
- b. відстань від найвищої ділянки спини (перед спинним плавцем) до вищої ділянки черевця (плавці і кісткові щитки у вимір не входять).
- c. відстань від найвищої ділянки ри́ла (перед спинним плавцем) до нижньої ділянки черевця (плавці і кісткові щитки у вимір не входять).
- d. відстань від найвищої ділянки спини (перед спинним плавцем) до нижньої ділянки черевця (плавці і кісткові щитки у вимір не входять).

162. Обхват тіла риб (О) вимірюється так:

- a. циркулем в місці найбільшої висоти тіла (біля першого променя спинного плавця).
- b. сантиметровою стрічкою в місці найбільшої висоти тіла (біля першого променя спинного плавця).
- c. сантиметровою лінійкою в місці найбільшої висоти тіла (біля першого променя спинного плавця).
- d. сантиметровою стрічкою в місці найменшої висоти тіла (біля першого променя спинного плавця).

163. Найбільша товщина тіла риби – це...

- a. найменша відстань між боками, яка вимірюється за допомогою мірної дошки і спеціального бонітувального косинця з поділками.
- b. найменша відстань між боками, яка вимірюється за допомогою мірної дошки і спеціального бонітувального косинця з поділками.
- c. найбільша відстань між боками, яка вимірюється за допомогою мірної дошки і лінійки.
- d. найбільша відстань між боками вимірюється за допомогою мірної дошки і спеціального бонітувального косинця з поділками.

164. В якому місці відбирається луска у коропових і лососевих риб для визначення віку?

- a. перед основою першого спинного плавця.
- b. перед грудним плавцем.
- c. під основою першого спинного плавця (біля бічної лінії).
- d. в основі хвоста.

165. Звідки починається відлік склеритів на лусці риб під час визначення по них віку?

- a. з периферії.
- b. від центру.
- c. від першого склериту.
- d. від темного склериту.

166. Швидкість (темп) лінійного росту риби – це...

- a. приріст відносної маси риби за одиницю часу.
- b. приріст маси за певний проміжок часу.
- c. приріст її довжини за певний проміжок часу.
- d. приріст малої довжини тіла риб.

167. Швидкість наростання маси (темп росту маси) риби - це

- a. приріст відносної маси риби за одиницю часу.
- b. приріст маси за певний проміжок часу.
- c. приріст її довжини за певний проміжок часу.
- d. приріст малої довжини тіла риб.

168. Із збільшенням віку (до певної межі) відносна швидкість росту...

- a. поступово знижується.
- b. поступово підвищується.
- c. сильно знижується.
- d. залишається незмінною.

169. Із збільшенням віку (до певної межі) величина абсолютного приросту...

- a. поступово знижується.
- b. поступово підвищується.
- c. сильно знижується.
- d. збільшується.

a. 170. Найвищий середньодобовий (абсолютний) приріст маси у коропа відмічається у віці:

- b. 1-2 роки.
- c. 2-3 роки.
- d. 3-5 років.
- e. на стадії личинки.

171. Найвища швидкість приросту маси у коропа відмічається у віці

- a. 1-2 роки.

- b. 2-3 роки.
- c. 3-5 років.
- d. на стадії личинки

172. Коефіцієнт жирності - це ...

- a. відсоткове відношення маси вісцерального жиру до маси риби без нутрощів.
- b. відсоткове відношення маси порожнинного жиру до маси риби з нутрощами.
- c. відсоткове відношення маси підшкірного жиру до маси риби без нутрощів.
- d. відсоткове відношення маси порожнинного жиру до маси риби без нутрощів.

173. Зміна ваги печінки риб ...

- a. не має будь якої циклічності.
- b. має річну циклічність.
- c. має сезонну циклічність.
- d. має добову циклічність.

174. За розміром ікру риб поділяють на такі групи:

- a. велику і малу.
- b. велику та середню.
- c. середню і малу.
- d. велику, середню і малу.

175. Велика ікра риб має діаметр:

- a. 5,0-6,5 мм .
- b. 2,5-5,0 мм.
- c. менший за 2,5 мм.
- d. більше 5 мм.

176. Форель і лосось має ікру розміром:

- a. 5,0-6,5 мм .
- b. 2,5-5,0 мм.
- c. менший за 2,5 мм.
- d. більше 5 мм.

177. Осетрові мають ікру розміром:

- a. 5,0-6,5 мм .
- b. 2,5-5.0 мм.
- c. менший за 2,5 мм.
- d. більше 5 мм.

178. Короп, судак, тараня ікру розміром:

- a. 5,0-6,5 мм .
- b. 2,5-5.0 мм.
- c. менший за 2,5 мм.
- d. більше 5 мм.

179. Діаметр ікри коропа становить:

- a. 1,0-1,2.
- b. 1,2-1,3.
- c. 1,3-1,5.
- d. 1,5-1,8.

180. Діаметр ікри сазана становить:

- a. 1,0-1,2.
- b. 1,2-1,3.
- c. 1,3-1,5.
- d. 1,5-2,0.

181. Діаметр ікри осетра становить:

- a. 1,0-1,2.
- b. 1,2-1,3.
- c. 1,3-1,5.
- d. 2,8-3,0.

182. Діаметр ікри лосося становить:

- a. 1,0-1,2.
- b. 1,2-1,3.
- c. 1,3-1,5.
- d. 5,0 - 7,0.

183. Яка оболонка є у ікринок усіх видів риб?

- a. первинна.
- b. вторинна.
- c. третинна.
- d. четвертинна.

184. У риб, яйця яких володіють клейкістю, ікра має такі оболонки:

- a. первинну.
- b. первинну і вторинну.
- c. первинну, вторинну і третинну.
- d. первинну, вторинну, третинну та четвертинну.

185. Третинна оболонка властива яйцям таких риб:

- a. всім видам риб.
- b. кістковим риbam.
- c. кистеперим риbam.

- d. хрящовим та двоциліндрним рибама.
186. Вторинна оболонка ікринок володіє клейкістю і призначена для...
- прикріплення ікринок до субстрату.
  - склеювання ікринок між собою.
  - приклеювання ікринок до тіла самиці.
  - склеювання із первинною оболонкою.
187. Клейкість обумовлена наявністю в оболонці такої речовини
- білка.
  - тригліцериду.
  - муцину.
  - мукополісахариду.
188. За клейкістю ікра риб поділяється на:
- слабо клейку і клейку.
  - слабо клейку, середньо клейку.
  - клейку, слабо клейку та неклейку.
189. Під раннім постембріогенезом розуміють період розвитку риб від...
- початку активного харчування (личинка) до формування особин з характерними ознаками, властивими для виду (малька).
  - початку активного харчування (личинка) до формування статевозрілих особин.
  - початку активного харчування (личинка) до біологічної смерті.
  - початку формування особин з характерними ознаками, властивими для виду (малька) до смерті.
190. Перший етап ембріонального розвитку риб називається
- утворення перівітальнінового простору і бластодиска.
  - дроблення бластодиска від 2-х бластомерів до бластули обростання жовтка бластодермою, гастрюляція і формування зародка.
  - диференціація головного та тулубного відділів зародка.
  - відокремлюється хвостовий відділ і зародок починає рухатися.
191. Критичними періодами у розвитку ікри коропа, як у більшості весняно-нересту риб є:
- від початку дроблення до утворення морули.
  - дрібних клітин.
  - гастрюляція.
  - від початку дроблення до утворення морули, дрібних клітин, гастрюляція, стадія передвикльову і періоду виходу зародка з оболонки.
192. У рибоводній практиці на стадіях 4-8 бластомерів другого етапу дають оцінку якості ікри за ...

- a. за кількістю бластомірів.
  - b. за формою бластомірів.
  - c. за рівномірністю дроблення.
  - d. нормальним дробленням.
193. На стадіях дроблення від 4-8 бластомерів до ранньої морули визначають...
- a. рівень запліднення.
  - b. відсоток відходу.
  - c. відсоток запліднення.
  - d. нормальним дробленням.
194. Другий етап розвитку коропа називається:
- a. утворення перівіталінового простору і бластодиска.
  - b. дроблення бластодиска від 2-х бластомерів до бластули.
  - c. дроблення бластодиска від 4-х бластомерів до бластули.
  - d. обростання жовтка бластодермою, гастрюляція і формування зародка.
195. Перший етап розвитку коропа називається:
- a. утворення перівіталінового простору і бластодиска.
  - b. дроблення бластодиска від 2-х бластомерів до бластули.
  - c. дроблення бластодиска від 4-х бластомерів до бластули.
  - d. обростання жовтка бластодермою, гастрюляція і формування зародка.
196. Третій етап розвитку коропа називається:
- a. утворення перівіталінового простору і бластодиска.
  - b. дроблення бластодиска від 2-х бластомерів до бластули.
  - c. дроблення бластодиска від 4-х бластомерів до бластули.
  - d. обростання жовтка бластодермою, гастрюляція і формування зародка.
197. На якій стадії у коропа з'являється зародковий валик, який на стадії замикання жовткової пробки дуже добре видно?
- a. утворення перівіталінового простору і бластодиска.
  - b. дроблення бластодиска від 2-х бластомерів до бластули.
  - c. дроблення бластодиска від 4-х бластомерів до бластули.
  - d. обростання жовтка бластодермою, гастрюляція і формування зародка.
198. Яка стадія розвитку коропа супроводжується підвищеною загибеллю ікри?
- a. утворення перівіталінового простору і бластодиска.
  - b. дроблення бластодиска від 2-х бластомерів до бластули.
  - c. дроблення бластодиска від 4-х бластомерів до бластули.
  - d. обростання жовтка бластодермою, гастрюляція і формування зародка.
199. На якій стадії розвитку у коропа проводять облік відходу ікри?

- a. утворення перівіталінового простору і бластодиска.
- b. дроблення бластодіска від 2-х бластомерів до бластули.
- c. дроблення бластодиска від 4-х бластомерів до бластули.
- d. обростання жовтка бластодермою, гастрюляція і формування зародка.

200. Четвертий етап розвитку коропа характеризується?

- a. утворення перівіталінового простору і бластодиска.
- b. дроблення бластодиска від 2-х бластомерів до бластули.
- c. обростання жовтка бластодермою, гастрюляція і формування зародка.
- d. диференціація головного та тулубного відділів зародка.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Айзенштадт Т.Б. Цитология оогенеза / Т. Б. Айзенштадт. – М.: Наука, 1984. – 247 с.
2. Баклашова Т. А. Ихтиология / Т. А. Баклашова. – М.: Пищевая промышленность, 1980. – 324 с.
3. Белоусов Л.В. Основы общей эмбриологии / Л. В. Белоусов. – М.: МГУ, Наука. 2005. – 368 с.
4. Белоусов Л.В. Параметрические модели онтогенетических разнообразий / Л. В. Белоусов // Онтогенез. – 2010. – Т. 41. – № 5. – С. 325-331.
5. Биков В. Л. Цитология та загальна гістологія / В. Л. Биков. - СПб.: "Сотис". – 2000. – 360 с.
6. Биология: учебное пособие: в 2 т. / под ред. В. Н. Ярыгина. - 2011. - Т. 1. - 736 с.
7. Болтенгаген А.А. Определение пола у рыб [электронный ресурс]. Режим доступа: [http://www.cellbiol.ru/book/genetika/opredelenie\\_pola\\_u\\_ryb](http://www.cellbiol.ru/book/genetika/opredelenie_pola_u_ryb).
8. Бурлаков А.Б. Дистантные взаимодействия разновозрастных эмбрионов выюна / А. Б. Бурлаков, О. В. Бурлакова, В. А. Голиченков // Докл. РАН, 1999. – Т. 368. – № 4. – С.562-564.
9. Бурлаков А.Б. Дистантные волновые взаимодействия в раннем эмбриогенезе выюна *Misgurnus fossilis* L./ А. Б. Бурлаков, О. В. Бурлакова, В. А. Голиченков. // Онтогенез. – 2000. – Т. 31. – № 5. – С.343-349.
10. Буслов А.В., Сергеева Н.П. Эмбриогенез и раннее постэмбриональное развитие тресковых рыб дальневосточных морей / А. В. Буслов, Н. П. Сергеева // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2013. - Вып. 29. – С. 5-69.
11. Буцкая Н.А. Анализ производительности сперматогенеза в разные периоды полового цикла у ерша *Gymnocephalus cernuus* (L.Percidae) / Н.А.Буцкая // Вопр. ихтиологии. –1985. –Т. 25. – Вып. 4. – С. 631-637.
12. Васнецов В.В. Этапы развития костистых рыб / В. В. Васнецов // Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М. : Л., 1953. – С. 207-217.
13. Введение в ихтиологию: учебное пособие. Ильмаст Н.В. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. – 2005. – 148 с.
14. Владимирський І.Б. Гормональна інверсія статі у риби / І.Б.Владимирський // Рибогосподарська наука України. – 2009. – № 3. – С.88-90.
15. Голиченков В.А. Эмбриология / В. А. Голиченков, Е. А. Иванов, Городилов Ю. Н. Исследования временных и пространственных характеристик сомитогенеза у зародышей рыб / Ю. Н. Городилов // Онтогенез. – 2004. – Т. 35. –№ 2. – С. 124-139.
16. Гуцол А.В., Дмитрук І.В. Біологічні основи рибного господарства. Програма навчальної дисципліни для підготовки студентів напряму підготовки 6.090201 «Водні біоресурси та аквакультура» / А.В. Гуцол, І.В. Дмитрук І.В. – Вінниця, ВНАУ, 2017. – 22 с.



17. Гуцол А.В., Дмитрук І.В. Рибальство. Програма навчальної дисципліни для підготовки бакалаврів напряму підготовки 6.090201 “Водні біоресурси та аквакультура” у вищих навчальних закладах III - IV рівнів акредитації / А.В. Гуцол, І.В. Дмитрук. – Вінниця: ВНАУ, 2016. – 13 с.
18. Гуцол А.В., Непорочна О.Т., Мушит С.О. Аквакультура водойм України: програма навчальної дисципліни для підготовки фахівців за ступенем магістра 207 «Водні біоресурси та аквакультура» у вищих навчальних закладах III-IV рівнів акредитації / А.В. Гуцол, О.Т. Непорочна, С.О. Мушит. – Вінниця: ВНАУ, 2016. – 13 с.
19. Дондуа А. К. Биология развития. Клеточные и молекулярные аспекты индивидуального развития / А. К. Дондуа. – СПб., 2005. – Т. 2. – 239 с.
20. Дроздов А.Л. Морфология гамет животных. Значение для систематики и филогенетики / А. Л. Дроздов, В. Н. Иванков. – М.: Круглый год, 2000. – 460с.
21. Етапи індивідуального розвитку (онтогенезу) організмів [електронний ресурс]. Режим доступу : <http://ua.textreferat.com/referat-3176-1.html>.
22. Ефективність вирощування рибопосадкового матеріалу корошових риб у ТОВ «рибне господарство «Меркурій» Вінницького району Вінницької області / Б. О. Грішин, В. М. Гуменюк, С. О. Мушит // Збірник наукових праць Вінницького національного аграрного університету. - Серія: Сільськогосподарські науки. - 2011. – Вип. 8 (48). – С.124-127.
23. Ефремова Е.В. Особенности дифференцировки пол и формирования фонда половых клеток в раннем онтогенезе муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) / Е. В. Ефремова, А. Г. Селюков, Л. А. Шуман. // Вестник ТюмГУ. – 2011. – № 6. – С. 15 – 28.
24. Жизненный цикл рыб [электронный ресурс]. Режим доступа: [http://www.erudition.ru/referat/ref/id.35472\\_1.html](http://www.erudition.ru/referat/ref/id.35472_1.html).
25. Життєвий цикл риб. Розмноження і розвиток [електронний ресурс]. Режим доступу: <http://referat.gb7.ru/index.php/estestvennye/biologiya>.
26. Журенко Ю. І., Похвалюк С. Г. Розведення риби в інкубаційних апаратах замкнутого циклу із стабілізацією температурних режимів води / Ю. І. Журенко, С. Г. Похвалюк // Збірник наукових праць Вінницького національного аграрного університету. - Серія: Сільськогосподарські науки. - 2013. – Вип. 3(73). – С.78-83.
27. Зотько М.О. Осетрівництво. Методичні вказівки для лабораторних робіт студентів бакалаврів денної форми навчання напряму підготовки 6.090201 “Водні біоресурси та аквакультура” / М.О. Зотько. – Вінниця: ВНАУ, 2015. – 30 с.
28. Зотько М.О., Гуцол А.В. Біотехнологія рибництва у внутрішніх водоймах. Програма навчальної дисципліни для підготовки магістрів, галузь знань 20 «Аграрні науки і продовольство», Спеціальність 207 “Водні біоресурси та аквакультура” / М.О. Зотько, А.В. Гуцол. – Вінниця: ВНАУ, 2017. – 16 с.

29. Зотько М.О., Гуцол А.В. Генетика риб. Програма навчальної дисципліни для підготовки бакалаврів напряму 6.090201 “Водні біоресурси та аквакультура” / М.О. Зотько, А.В. Гуцол. – Вінниця: ВНАУ, 2016. – 16 с.
30. Зотько М.О., Гуцол А.В. Технологія нетрадиційних об’єктів рибництва. Програма навчальної дисципліни для підготовки магістрів, галузь знань 20 «Аграрні науки і продовольство», Спеціальність 207 “Водні біоресурси та аквакультура” / М.О. Зотько, А.В. Гуцол А.В. – Вінниця: ВНАУ, 2017. – 16 с.
31. Зотько М.О., Сироватко К.М., Марценюк Н.О. Стан іхтіофауни Сандракського водосховища / М.О. Зотько, К.М. Сироватко, Н.О. Марценюк // Аграрна наука та харчові технології: Збірник наукових праць Вінницького національного аграрного університету. - Вінниця .-2016. -Вип.2 (92).-С.197-203.
32. Иванов А. А. Физиология рыб / А.А. Иванов. – М.: Мир, 2003. - 284 с.
33. Игнатьева Г. М. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий / Г. М. Игнатьева. – М.: Наука, 1979. – 425 с.
34. Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. – 291 с.
35. Использование эндоскопа для определения пола и зрелости яичников Русского осетра. - Режим доступа: <http://aquavitro.org/2016/05/21/ispolzovanie-endoskopa-dlya-opredeleniya-pola-i-zrelosti-yaichnikov-russkogo-osetra/>.
36. Індивідуальний розвиток організмів [електронний ресурс]. Режим доступу: <http://chervone.com/forum/47-644-1>.
37. Кауфман З.С. Эмбриология рыб / З. С. Кауфман. – М.: Наука, 1990. – 271 с.
38. Козлов Н. А. Загальна гістологія / Н. А. Козлов // - Санкт Петербург-Москва-Краснодар. «Лань». – 2004. – 235 с.
39. Константинов В. М. Сравнительная анатомия позвоночных животных / В. М. Константинов, С. П. Шаталова. – М.: Академия. - 2005. - 304с.
40. Кузьмина В.В. Физиология питания рыб. Влияние внешних и внутренних факторов / В. В. Кузьмина. – Боровск, 2008. – 275 с.
41. Лекції з дисципліни «Онтогенез риб». Режим доступу: [https://nubip.edu.ua/sites/default/files/u104/Лекции\\_онтогенез\\_риб.pdf](https://nubip.edu.ua/sites/default/files/u104/Лекции_онтогенез_риб.pdf).
42. Мазуренко М.О., Гуцол А.В., Гуцол Н.В. Сучасні методи досліджень у тваринництві. Методичні вказівки до практичних занять для магістрів за спеціальністю 8.09010201 - «Технології виробництва і переробки продукції тваринництва» / М.О. Мазуренко, А.В. Гуцол, Н.В. Гуцол. – Вінниця: ВНАУ, 2015. – 20 с.
43. Макеева А.П. Эмбриология рыб / А. П. Макеева. – М.: МГУ. – 1992. – 216 с.
44. Методическое пособие: «Шкала стадий зрелости гонад минтая», подготовленное сотрудниками лаборатории морских промысловых рыб / Сергеевой Н.П., Варкентиним А.И., Бусловым А.В. - ФГУП «КамчатНИРО», 2014. – 15 с.

45. Методичні вказівки для виконання лабораторних робіт навчальної дисципліни «Методика наукових досліджень у рибництві» для підготовки фахівців ОКР «бакалавр» 6.090201 «Водні біоресурси та аквакультура» у вищих навчальних закладах III – I / [С.О. Мушит, О.Т. Непорочна, В.А. Коберська, А.П. Гончарук]. - Вінниця, ВНАУ, 2016. – 44 с.
46. Методичні вказівки до виконання лабораторних робіт з «Біологічних основ рибного господарства». – К.: НУБіП, 2016. - 22 с.
47. Методичні вказівки до виконання лабораторних робіт з дисципліни «Розведення та селекція риб» для студентів ОКР «Бакалавр» напряму 6.090201 «Водні біоресурси та аквакультура» / Свириденко Н.П. – К.: НУБіП, 2014. – 57 с.
48. Мизрукова Е.Б. Теория зародышевой плазмы Вейсмана: новый методологический подход к проблемам современности / Е. Б. Мизрукова // Журнал общей биологии. – 1996. – № 6. – С 115 – 123.
49. Микодина Е. В. Биологические основы и методы управления функциями в раннем онтогенезе рыб / Е. В. Микодина // Биологические основы мариккультуры, под ред. Л. А. Душкиной. – М.: ВНИРО, 1998. – С. 178-205.
50. Моисеев П. А., Азизова Н. А., Куранова И. И. Ихтиология. — М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1981. — 384 с.
51. Мушит С.О. Гістологія і ембріологія водних тварин. Методичні вказівки до лабораторних робіт для студентів II курсу напрямку 6.090201 «Водні біоресурси та аквакультура» освітньо-кваліфікаційний рівень – бакалавр форма навчання – денна / С.О. Мушит. – Вінниця: ВНАУ, 2014. – 20 с.
52. Мушит С.О., Бондаренко В.В. Селекція об'єктів рибництва. Методичні вказівки для лабораторних робіт для магістрів денної форми навчання за спеціальністю 8.090201 "Водні біоресурси та аквакультура" / С.О. Мушит, В.В. Бондаренко. – Вінниця, ВНАУ, 2017. – 60 с.
53. Мушит С.О., Данчевський С.О. Еколого-фізіологічне відтворення плідників білого амура, одержаних в круглих басейнах / С. О. Мушит, О. В. Данчевський // Збірник наукових праць Вінницького національного аграрного університету. - Серія: Сільськогосподарські науки. - 2010. – Вип. 4 (44). – С.130-132.
54. Мушит С.О., Непорочна О.Т., Коберська В.А. Технологія виробництва продукції аквакультури методичні вказівки до виконання лабораторних робіт для студентів денної форми навчання спеціальності 6.090102 «Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва». – Вінниця: ВНАУ, 2016. – 72 с.
55. Мушит С.О., Панько В.В. Гідрохімічний та гідробіологічний склад, біомаса та чисельність основних груп гідро біонтів / С. О. Мушит, В. В. Панько // Збірник наукових праць Вінницького національного аграрного університету. - Серія: Сільськогосподарські науки. - 2010. – Вип. 4 (44). – С.133-138.
56. Мушит С.О., Храновська Ю.Ю. Якісні показники молок білого амура при різних способах відтворення / С. О. Мушит, Ю. Ю. Храновська // Збірник

наукових праць Вінницького національного аграрного університету. - Серія: Сільськогосподарські науки. - 2013. – Вип. 2 (72). – С.120-124.

57. Никольский Г.В. Избранные труды: Теория динамики стада рыб / Г.В.Никольский. – М.: ВНИРО, 2012. – 464 с.

58. Основы общей эмбриологии: учебное пособие по дисциплине «Гистология, эмбриология, цитология» / сост. Н.П. Яськова, В.И. Нарбутовичюс, Е.Е. Пищенко. – Тирасполь, 2016. – 39 с.

59. Павлов Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д. А. Павлов. – М.:Геос, 2007. – 263 с.

60. Павлов Д. С. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб / Д.С.Павлов, А. И. Лупандин, В. В. Костин. – М.: Наука, 2007. – 212 с.

61. Паладійчук О.Р. Анатомія риб. Методичні вказівки з проведення лабораторно-практичних занять студентами денної форми навчання напряму 6.130 300 "Водні біоресурси". - Вінниця: ВНАУ, 2012. - 40с.

62. Паладійчук О.Р. Анатомія риб. Тлумачний словник іхтіологічних термінів студентам напряму 6.090 201 "Водні біоресурси". - Вінниця: ВНАУ, 2013. – 24 с.

63. Персов Г.М. Процесс анатомической и цитологической дифференцировки пола у лососевых рыб рода *Salmo* / Г. М. Персов // Учен. зап. Ленингр. ун-та. Сер. биол. наук. – 1962. – Вып. 48. – № 311. – С. 74-92.

64. Петлина А.П. Определение плодовитости и стадий зрелости рыб: Учебное пособие. - Томок: Иад-во Том.ун-та, 1987. – 106 с.

65. Петров К.М. Биogeография океана/ К. М. Петров. – М.: Академический проект: Альма Матер, 2008. – 328 с.

66. Получение односамцовой популяции гуппи при помощи экстракта Трибулуса terrestris. – Режим доступа: <http://aquavitro.org/2014/06/12/poluchenie-odnosamcovoj-populyacii-guppi-pri-pomoshhi-ekstrakta-tribulusa-terrestris/>.

67. Правдин И.Ф.Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) / И.Ф. Правдин, П.А. Дрягина, В.В. Покровского, - 4-е изд. Перераб. и доп. – М.: Пищевая промышленность, 1966 г. – 258 с.

68. Пристосування риб до життя у воді [електронний ресурс]. Режим доступу: <http://ru.osvita.ua/vnz/reports/biolog/27343/>.

69. Рекомендации для определения зрелых производителей. – Режим доступа: <http://www.activestudy.info/poluchenie-zrelyx-proizvoditelej-osetrovyx-ryb/>.

70. Розвиток риб [електронний ресурс]. Режим доступу: <http://uarybka.com/rozvytok-ryb.html>.

71. Розмноження, статева зрілість і дозрівання риб [електронний ресурс]. Режим доступу: <http://lektsiopedia.org/ukr/lek-7784.html>

72. Розмноження. Онтогенез. – Режим доступу: <http://www.medcollege.te.ua/sayt1/Lecturs/Lekcia%20biologia/Biologia%20UKR/2.%20Rozmnogenia.htm>.

73. Селюков А.Г. Цитоморфологические преобразования первичных половых клеток в эмбриогенезе муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) /

- А.Г.Селюков, Е. В. Ефремова, Г. Н. Бондаренко // Вестник ТюмГУ. – 2010. – №3. – С. 45-51.
74. Тривалість життя тваринних і рослинних організмів. Періоди індивідуального розвитку тваринних і рослинних організмів (онтогенез) [електронний ресурс]. Режим доступу: <http://ukrreferat.com/index>.
75. Турдаков А.Ф. Воспроизводительная система самцов рыб / А.Ф.Турдаков. – Фрунзе, 1972. – 280 с.
76. Федоненко О.В. Методичні вказівки до виконання лабораторних робіт з курсу «Загальної та спеціальної іхтіології» [Текст]: навчальний посібник / Федоненко О.В., Маренков О.М. – Д.: ДНУ, 2012. – 40 с.
77. Цитологія, загальна гістологія та ембріологія: Практикум: Навч. посібник/ В. К. Напханюк, В. А. Кузьменко, С. П. Заярна, О. А. Ульянцева; За ред. В. К. Напханюка. — Одеса: Одес. держ. мед. ун-т, 2002. — 218 с.
78. Черданцев В.Г. Морфогенез и эволюция / В. Г. Черданцев. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003. – 360 с.
79. Черняев Ж.А. Факторы и возможные механизмы, вызывающие изменения темпов эмбрионального развития костистых рыб (на примере сиговых Coregonidae) / Ж. А. Черняев // Вопросы ихтиологии. – 2007. – Т. 47. – № 4. – С. 475-485.
80. Черфас Н.Б. Рекомендации по применению индуцированного гипогенеза в селекции рыб / Н. Б. Черфас. – М., 1984. – 29 с.
81. Чмилевский Д.А. Влияние экстремальных воздействий на оогенез рыб (итоги и перспективы исследований) / Д. А. Чмилевский // Труды Биол. НИИ СПбГУ «Проблемы надежности функционирования воспроизводительной системы у рыб». – 1997. – Вып. 44. – С 49-64.

## **ДОДАТКИ**

**Теми рефератів для виконання індивідуальної роботи студентів з дисципліни «Онтогенез риб»**

1. Періодизація оогенезу у риб.
2. Морфологія ооцитів ранньої профази мейозу.
3. Морфологія превітелогенних і вітелогенних ооцитів у риб різних систематичних груп.
4. Механізми регуляції оогенезу у рибоподібних і риб.
5. Періодизація сперматогенезу у риб.
6. Морфо-функціональна характеристика сімників у риб.
7. Особливості розмноження самців риб: формування еякуляту, його характеристики у риб з різною екологією розмноження.
8. Гормональна регуляція сперматогенезу у риб.
9. Нейрогормональний контроль розмноження у риб.
10. Запліднення у риб; способи відновлення плодючості.
11. Період дроблення: синхронні ділення дроблення і бластуляція.
12. Безрозмірні критерії тривалості розвитку.
13. Гастрюляція, її типи.
14. Ембріональний розвиток міноги.
15. Ембріональний розвиток хрящових риб.
16. Ембріональний розвиток осетрових риб.
17. Особливості ембріонального розвитку кісткових риб.
18. Формування похідних ектодерми під час ембріонального розвитку риб.
19. Формування похідних ентодерми.
20. Формування похідних мезодерми.
21. Теорія етапності розвитку риб Васнецова.
22. Теорія екологічних груп риб Крижанівського.
23. Положення теорії критичних періодів розвитку риб.
24. Ембріональні адаптації у риб.
25. Ранній онтогенез риб.
26. Оогенез у хрящових і кісткових риб.
27. Сперматогенез у хрящових і кісткових риб.
28. Історія ембріологічних досліджень риб.
29. Суть теорії зародкової плазми Вейсмана.
30. Живлення, швидкість розвитку і вгодованість риб.
31. Вікові особливості живлення риб.
32. Кількісні характеристики живлення риб.
33. Інтенсивність живлення і швидкість лінійного і вагового росту риб.
34. Взаємозв'язок між лінійним і ваговим ростом риб.
35. Особливості живлення риби упродовж доби і сезону.
36. Виконання розрахункових завдань з визначення добового раціону риб за формулою з урахуванням середнього індексу наповнення кишечника і швидкості перетравлювання корму.
37. Виконання розрахункових завдань з визначення вгодованості риб за формулою з урахуванням параметрів маси і довжини тіла.

38. Класифікація видів риби на 4 групи за вмістом жиру в їх м'язах.
39. Ріст і вікова мінливість риби.
40. Міграції риби і методи їх визначення.
41. Критичні періоди в розвитку риби.
42. Значення досліджень чутливих і критичних періодів для розробки і вдосконалення біотехніки розведення риби.
43. Життєвий цикл коропа.
44. Особливості завершення життєвого циклу у лососевих риби.
45. Півперіоди ембріонального періоду розвитку риби.
46. Особливості нересту риби різних систематичних груп.
47. Особливості живлення личинок у перший період розвитку.
48. Вплив паратипових чинників на плодючість риби.
49. Будова сперматозоїдів риби, швидкість і характер їх руху.
50. Життєвий цикл райдужної форелі.
51. Поняття про популяції риби та їх динаміку.
52. Тривалість життєвого циклу риби залежно від їх адаптаційної здатності.



## Перелік питань для самостійної роботи

№ п/п	Назва теми	К-сть годин
<b>Атестація 1</b>		
1	Зв'язок теоретичних досліджень в області ембріології риб з практичними завданнями і проблемами рибництва.	4
2	Вміст води, жирів, білків і вуглеводів в яйцях риб залежно від таксономії і екології.	4
3	Дроблення зиготи. Механізм цього процесу у кісткових і осетрових риб.	4
4	Зміна властивостей яєчних оболонок на різних стадіях утворення перивителлинового простору	4
5	Особливості морфо генетичних рухів в період гастрюляції у осетрових, двоякодихаючих, кісткових ганоїдів, пластино зябрових, кісткових риб.	4
6	Відмінності процесу гастрюляції у кісткових риб з великою і малою кількістю жовтка в яйці.	4
7	Поведінка мезодермальних зачатків у кісткових риб. Відособлення мезодермальних смужок і їх подальша диференціація на міотом і спланхнотом.	6
<b>Атестація 2</b>		
8	Відмінності статевонезрілого і статевозрілого періодів розвитку риб.	6
9	Динаміка плодючості риб від настання статевої зрілості і до старіння. Чинники, що впливають на інтенсивність старіння риб.	6
10	Екологічні групи риби залежно від особливостей розмноження.	6
11	Тривалість життя у риб за природних та штучно створених умов існування.	4
Всього		52



Рис. 1. Топографія органів кисткової кистеперої риби (окунь)

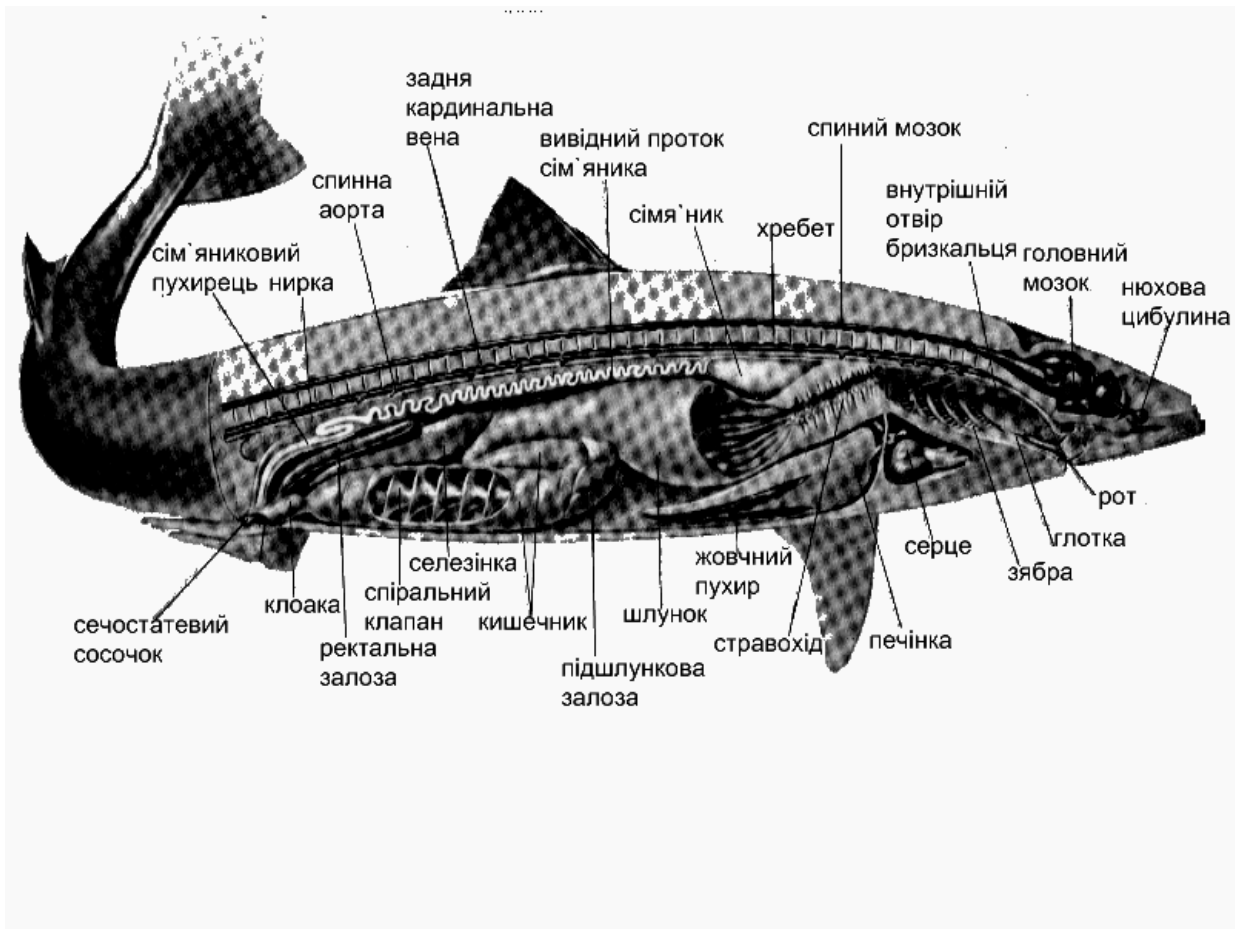


Рис. 2 Топографія органів хрящової риби (акула) [79]

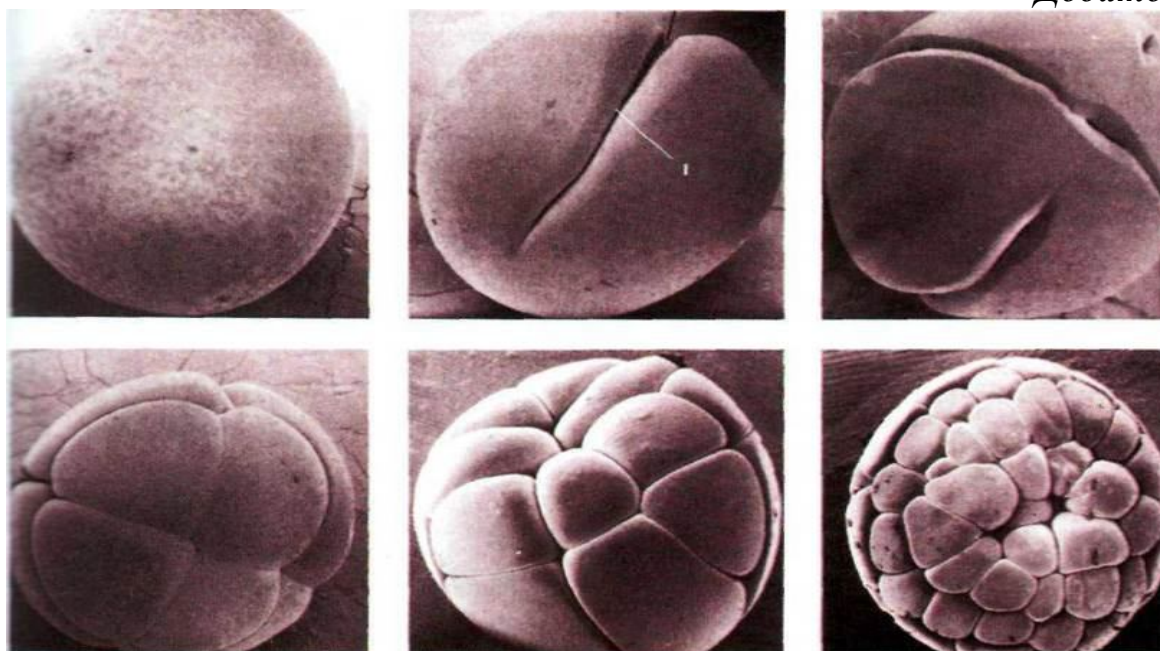


Рис. 1. Дроблення зародку риби та початок гастрюляції

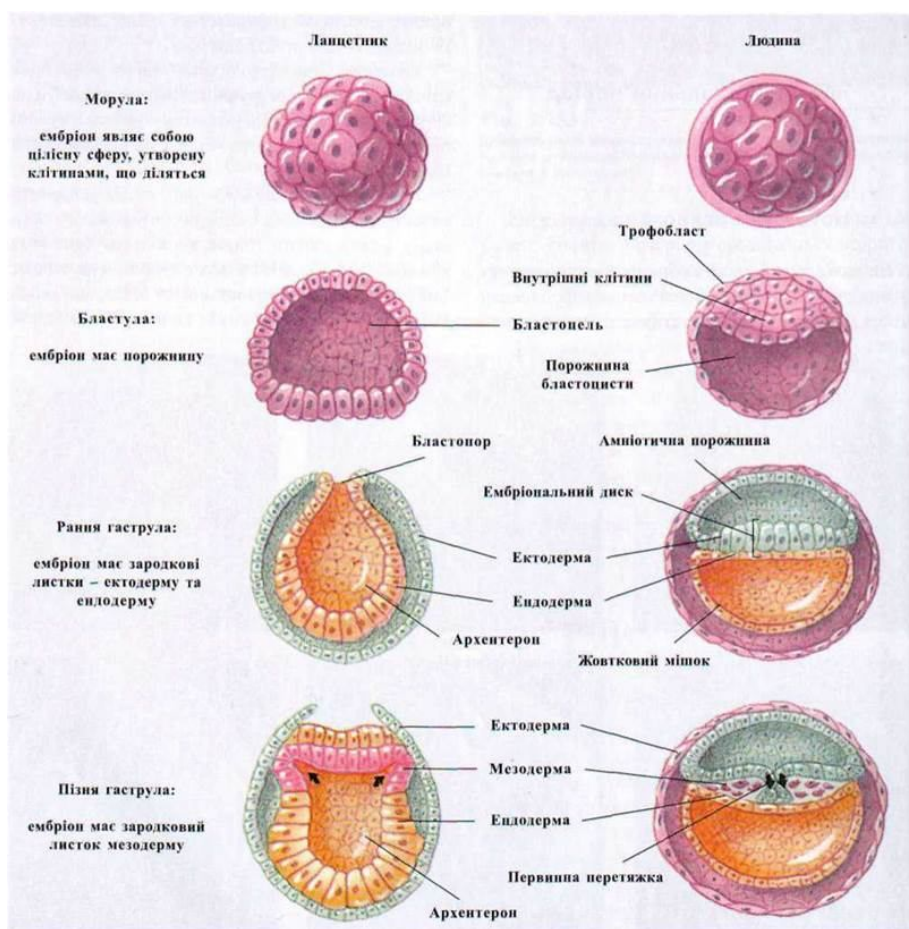




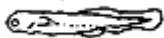


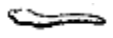







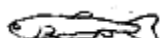






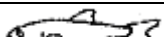














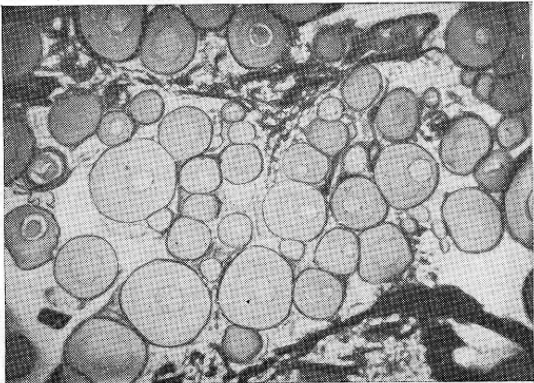


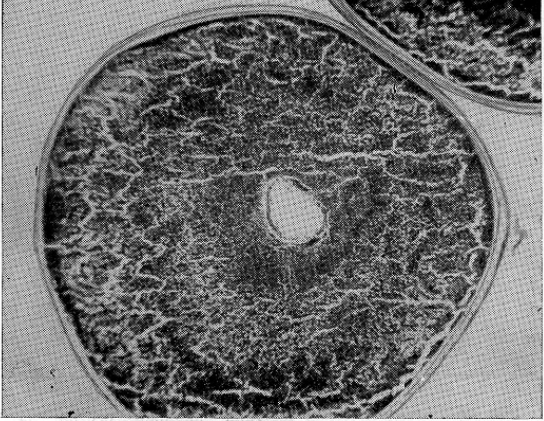
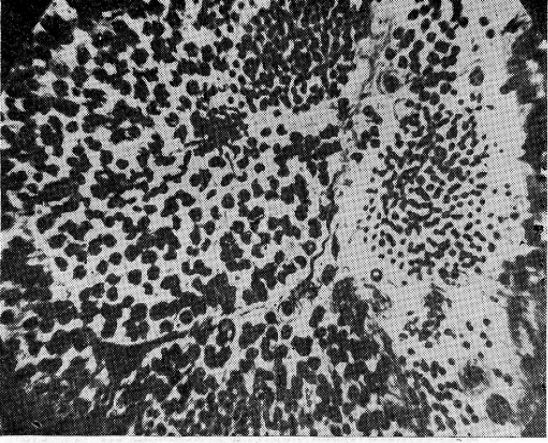
Рис. 2. Порівняння початкових етапів ембріогенезу аномій (ліворуч) і амніот (праворуч)

## Характеристика розвитку коропа за етапами онтогенезу

Етапи розвитку	Довжина, см	Зовнішній вигляд	Ротовий апарат	Глоткові зуби	Розвиток кишечника	Нервова система	Об'єкти живлення	
A	3,0		 Нерухомий рот	 Первинні зуби	Пряма трубка відносною масою 0,48 – 0,44% до довжини тіла		-	
B	5,0	 h = 14%	 Невисувний хапальний	 Дворядні	 Відносна довжина 0,48%			
C	5,1	 h=14%	 Слабко висувний хапальний		 Дворядні	Відносна довжина 0,56-0,59%		
D1	8,5	 h=15%	 Початок повного висування роту				 Дворядні	Відносна довжина 0,88-0,90%
D2	9,5	 h=18%	 Висувний і хапальний	 Дворядні	Відносна довжина 0,88-0,90%			
E	12,0	 h=20-22%				 Висувний рот, який вільно висувається	 Однорядні	Відносна довжина 1,03—1,09%
F	14,5	 h=22-25%	 Висувний рот, який вільно висувається	 Однорядні	Відносна довжина 1,43%			
G	22,0	 h=25%				 Висувний рот, який вільно висувається	 Однорядні	Відносна довжина 1,43%
H		 h=27-32%	 Висувний рот, який вільно висувається	 Однорядні	Відносна довжина 1,43%			
I		 h=32-35%				 Висувний рот, який вільно висувається	 Однорядні	Відносна довжина 1,43%

**Шкала стадії зрілості статевих залоз осетрових  
(за А.Я. Недошивіним)**

Самки	Самці
<b>Стадія I (ювенальна)</b>	
<i>Макроскопічно</i>	
Статеві залози зачаткові, у вигляді парних, слабо розвинуті утворення, притиснутих до спинної частини порожнини тіла. Стать не можна визначити	
<i>Гістологічно</i>	
Яєчники вкриті товстим шаром жирової тканини, маскується генеративна частина статевої залози. У самок до нагулу в морі чи в самому нагулі мають вид рожево-жовтих овальних утворень, вкритих з медіального боку шаром жиру. З латеральної сторони помітна поперечна сегментованість (яйценосні пластинки).	Сім'яники оточені потужним шаром жиру. Генеративна частина помітна лише на поперечному розрізі органу. У самців до нагулу в морі колір гонад коливається від блідо-жовтого до коричнево-жовтого. Жирова тканина не повністю маскує генеративну частину залози.
<b>Стадія II</b>	
<i>Макроскопічно</i>	
Яєчники покриті товстим шаром жирової тканини, які маскують генеративну частину статевої залози. У самок до нагулу в морі, або в самому початку нагулу мають вигляд рожево-жовтого овального утворення, вкритого з медіальної сторони невеликим шаром жирової тканини. З латерального боку помітно поперечна посмугованість (яйценосні пластинки)	Сім'яники оточені потужним шаром жиру. Генеративна частина помітна на поперечному зрізі органу. У самців до нагулу в морі колір гонад варіює від блідо-жовтуватого або коричнево-жовтого кольору. Жирова тканина не повністю маскує генеративну частину залози.
<i>Гістологічно</i>	
Весь комплекс ооцитів яєчника I стадії плюс старшої генерації у фазі одношарового фолікула (рис. 1).	Лопаті не мають посвіту і містять сперматогонії в інтеркінетичному стані (рис. 2).
	
Рис. 1. Гістологічна картина яєчника II стадії зрілості	Рис. 2. Гістологічна картина сім'яника II стадії зрілості
<b>Стадія III</b>	
<i>Макроскопічно</i>	
Яєчники у вигляді масивних утворень. Ікринки пігментовані і проступають крізь	Сім'яники добре розвинуті, білувато-рожевого або бузкового кольору з

<p>потужну жирову тканину (як з медіального, так і з латерального). Ікра не пробивається через грохоту (ястична ікра).</p>	<p>ділянками гіперемії. Жирова тканина товстим шаром не повністю вкриває генеративну частину гонади. Під час розрізу сім'яника сперма не проступає ні з поверхні розрізу, ні з сім'яного каналу (ніж на змащується). Часто на поверхні розрізу з'являються краплини крові.</p>
 <p><i>Рис. 3. Гістологічна картина ікринки осетра із яєчника на III стадії зрілості</i></p>	 <p><i>Рис. 4. Гістологічна картина сім'яника на III стадії зрілості</i></p>
<p><b>Стадія III-IV</b> <i>Макроскопічно</i></p>	
<p>Яєчники ще зберігають досить потужне нашарування жирової тканини, особливо з медіального боку. З латерального боку жирова тканина помітна по боках яйценосних пластинок. Яєчники більш масивні за попередню стадію за рахунок збільшення розміру ікринок. Ікра порівняно легко пробивається через грохоту, але в пробі ще залишається частина ікринок, які міцно зв'язані жиром з медіального боку. Маса однієї ікринки коливається у різних самок від 9 до 13 мг (від 75 і більше ікринок в 1 г пробой через грохоту ікри)</p>	<p>Сім'яники у вигляді масивних органів блідо-рожевого, жовто-рожевого або інших відтінків. Поверхня гонад блискуча, наче з восковою поверхнею. Гонади з ознаками гіперемії і легко розламуються під час їх виділення з порожнини</p>
<p><i>Гістологічно</i></p>	
<p>Полярність ікринок дуже слабо помітна, але мілко зернистий жовток частково сконцентрований на анімальному полюсі, а ядро просунулося ближче до останнього (рис. 5). Ядерця стали більш крупними, але розташовані по краю ядра.</p>	<p>У сім'яниках помітні різні стадії розвитку статевих клітин до формування сформованих сперматозоїдів. Останні в деяких лопатях утворюють значні скупчення (рис. 6).</p>

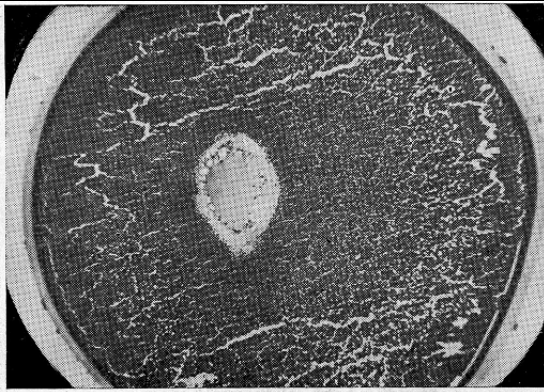


Рис.5. Гістологічна картина ікринки осетра із яєчника на III – IV стадії зрілості

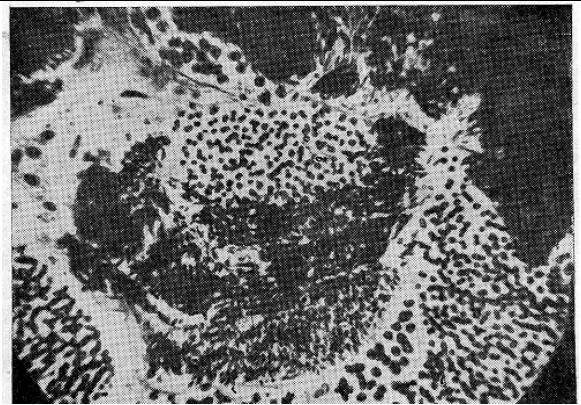


Рис. 6. Гістологічна картина сім'яника на III – IV стадії зрілості

**Стадія IV (IV незакінчена)**

*Макроскопічно*

Яєчники дуже сильно розвинуті. Жир в яєчниках весінньонерестуючого осетра зберігаються у вигляді тонких нашарувань тільки з медіального боку. У літньонерестуючого осетра тонкі жирові прошарки можуть зберігатися і з латерального боку яєчників, по краях яйценосних пластинок.

Маса однієї ікринки 14-15 мг ( або 61-74 ікринки в 1 г пробитої ікри).

Сім'яникик добре розвинуті, містять у різних риб різну кількість жиру з медіального боку. Колір сім'яників коливається від блідо-рожевого до білого. Поверхня гонад втратила блиск. На поверхні поперечного зрізу виступає сперма а ніж маститься. Із сім'явивідного каналу відповідної частини сім'яника виділяється краплина сперми.

*Гістологічно*

Полярність ікринок ясно виражена. На анімальному полюсі утворилася широка зона дрібнозернистого жовтка, а більш крупні грудочки жовтка та жирові краплі перемістилися до протилежному полюсу. Ядро ще більш різко змістилося до периферії ікринки та розташоване у зоні мілко зернистого жовтка анімального полюсу. Частина ядерець знаходиться біля краріолеми (рис. 7).

Лопаті сім'яника наповнені сформованими сперматозоїдами, яла містять ще і перехідні стадії сперматогенезу – сперматоцити і сперматиди.

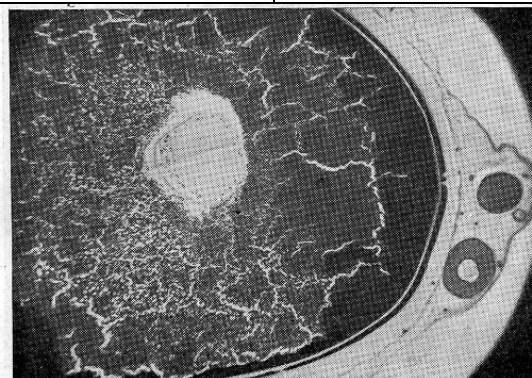
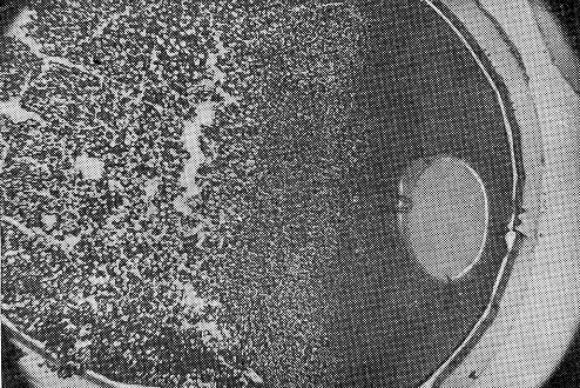
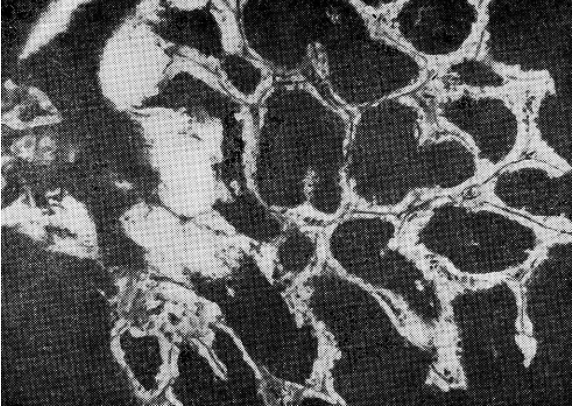
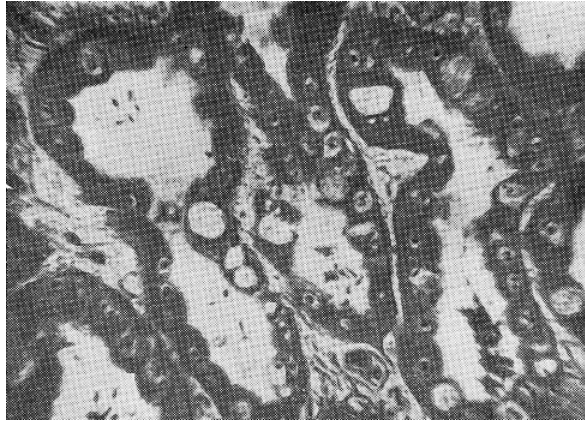


Рис.7. Гістологічна картина ікринки осетра із яєчника на IV стадії (VI незавершених стадії) зрілості

<b>Стадія IV а (IV завершена)</b>	
<i>Макроскопічно</i>	
<p>Яєчники літньонерестуючого осетра не містять помітного жиру, а може зберігатися у вигляді невеликих нашарувань тільки з медіального боку яєчників.</p> <p>Маса однієї ікринки коливається від 17 до 25 мг ( або 60-40 ікринок на 1 г пробитої через грохоту ікри), у літньонерестуючого осетра – від 14 до 21 мг ( 70-48 ікринок в 1 г пробитої через грохоту ікри).</p>	<p>Сім'яники переважно білого або рожево-білого кольору. Під час розрізання сім'яника на поверхні розрізу з сім'яника та з сім'явиносного каналу вільно витікає сперма; ніж під час розрізання сильно маститься.</p>
<i>Гістологічно</i>	
<p>Полярність ікринок дуже різко виражена, нерідко помітні чіткі межі між тонко- та крупнозернистим жовтком. Ядро розташоване у зоні дрібнозернистого жовтка анімального полюсу в безпосередньої близькості до оболонки ікринки. Ядерця переважно знаходяться в центральній частині ядра, число їх значно скоротилося (рис. 8).</p>	<p>Лопаті сім'яника неправильної форми, переповнені сформованими сперматозоїдами. Помітні порушення цілісності стінок лопатей і витікання сперми в сім'явиносні канали (рис. 9).</p>
	
<p><i>Рис.8. Гістологічна картина ікринки осетра із яєчника на IV-а стадії (VI завершених стадії) зрілості</i></p>	<p><i>Рис.9. Гістологічна картина сім'яника осетра на IV-а стадії (VI завершених стадії) зрілості</i></p>
<b>Стадія V</b>	
Ікра і сперма під час легкого натискання на черевце риби вільно витікає	
<b>Стадія VI</b>	
<i>Макроскопічно</i>	
<p>Яєчники запалені, дряблі. Нерідко помітні крупні остаточні ікринки. Під час розтину самки з порожнини тіла витікає певна кількість рідини.</p>	<p>Сім'яники сильно спали, звужені до хвостового відділу. Останній сильно запалений (очагові крововиливи). Під час розрізання краніальної частини сім'яника можуть витікати залишки сперми, а під час розтину каудальної частини гонад – сперма не витікає.</p>
<i>Гістологічно</i>	
<p>В яєчнику маса капілярів і кровоносних судин. Велика кількість фолікулів та окремі</p>	<p>Лопаті гонад мають просвіти, в яких видно остаточні сперматозоїди в лопатях головної</p>



остаточні ікринки в різних стадіях резорбції, а також весь комплекс ооцитів яєчника II стадії зрілості.	частини їх більше, ніж в каудальній частині. Постінолопатевому шарі помітні великі сперматогонії (рис. 10).
---	---



*Рис. 10.* Гістологічна картина сім'яника на VI - VII стадії зрілості

*Шевчук Тетяна Володимирівна,*

**НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК**

**з дисципліни «Онтогенез риб»**

**для студентів галузі знань 20 "Аграрні науки та продовольство"  
спеціальності 207 «Водні біоресурси та аквакультура» освітнього  
ступеня «бакалавр»**

Редагування та верстка авторські

Формат 60 × 84/16. Папір офсетн.  
Гарнітура Times New Roman.  
Друк. офс. Умовн. друк. арк. 10.  
Умов. фарбовід. 0,9. Зам. № 1, тир. 50.

ВНАУ, вул.. Сонячна, 3.  
м. Вінниця











