

## РАЗДЕЛ 2. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИСКУССТВЕННОГО РЫБОРАЗВЕДЕНИЯ

### 2.1. Теория экологических групп рыб и ее значение для рыбоводства

Теория экологических групп рыб является обобщающей в экологической эмбриологии рыб и важна для искусственного рыборазведения. Теория была создана С.Г. Крыжановским (1891–1961), дополнена и уточнена его последователями и учениками. С.Г. Крыжановский писал, что «приспособления рыб к условиям размножения и развития отражают в себе не только существенные экологические моменты всех остальных периодов жизни. Они накладывают печать на биологию взрослых рыб, определяют характер миграций, возможности переселения и пределы распространения рыб».

В эмбриональном периоде жизни рыб основную роль играют два фактора: кислородный режим и враги. Большая роль отводится и температурному фактору. Способы размножения, места кладки икры и сезон икрометания в первую очередь определяются условиями дыхания и защиты икры от врагов и, следовательно, предопределяют природу адаптаций развития. Таким образом, раскрываются экологические закономерности развития и видового биологического разнообразия рыб в природе.

Условия размножения, место нереста и откладки икры являются приспособлением рыб к наиболее благоприятным условиям для эмбрионального и постэмбрионального развития. Поэтому С.Г. Крыжановский разделил рыб на 5 экологических групп.

*Литофилы* – размножаются на каменистом грунте обычно в реках, на течении или на дне олиготрофных озер и прибрежных участков морей, как правило, но не всегда в благоприятных условиях дыхания. К этой группе относятся осетровые, лососи, обыкновенный усач, подусты, сиги.

*Фитофилы* – размножаются среди растений, откладывают свою икру в стоячей или слаботекущей воде на вегетирующую (свежезе-

леную) или на отмершую растительность. К этой группе относятся щука, сазан, лещ, вобла, тарань, карась, линь и др.

*Псаммофилы* – откладывают икру на песок, иногда прикрепляя ее к корешкам растений. Развиваются обычно в благоприятных для дыхания условиях. К этой группе относятся пескари, шиповки, некоторые гольцы.

*Пелагофилы* – размножаются в реках и озерах. Они мечут икру в толщу воды. Эмбриональное развитие происходит в плавучем состоянии и при благоприятных для дыхания условиях. К этой группе относятся проходные сельди, чехонь, белый амур, толстолобики, тресковые.

*Остракофилы* – откладывают икру внутрь мантийной полости двустворчатых моллюсков, иногда под панцири крабов. К ним относятся горчаки.

Естественно, что выделенные группы не охватывают всех рыб. Некоторые рыбы относятся одновременно к разным группам, например *литофильно-фитофильные* рыбы (рыбец нерестует как на растениях, так и на камнях). Знание экологических групп дает возможность биологически обосновано вести технологический процесс искусственного рыборазведения.

В настоящее время на основе разработок С.Г. Крыжановского (1951, 1953), С.Г. Соина (1968), Е.К. Балона (1981), А.П. Макеевой (1992) выделяют три эколого-этологические секции рыб. Причем каждая из секций включает по две группы, характеризующиеся различиями в проявлении заботы о потомстве:

1) секция икромечущих, не охраняющих потомство, включает две группы – разбрасывающие икру на открытый грунт и прячущие икру;

2) секция икромечущих, проявляющих заботу о потомстве, включает группы – выбирающие субстрат и гнездящиеся;

3) секция вынашивающих потомство включает вынашивающих снаружи тела и вынашивающих внутри тела.

Рыбы, не охраняющие потомство, – самая многочисленная секция, к ней относятся Acipenseridae, Salmonidae, Coregonidae и 89 видов карповых.

В группу **разбрасывающих икру** входят рыбы, выметывающие плавучую, пелагическую или донную икру. К рыбам **пелагофильной** группы принадлежат многие морские виды и небольшое число пресноводных. Плавучее состояние обеспечивает зародышам хорошие условия аэрации, способствует более широкому использованию акватории для размножения и распространения икры, то есть расселения вида. У морских рыб (ершоватка, анчоусы, речная камбала) плавучесть икры достигается сильным оводнением желтка при созревании ооцитов или присутствием капли жира (султанка, сардина), или увеличением перивителлинового пространства (большинство камбал).

У пресноводных рыб пелагическая икра имеет отрицательную плавучесть, то есть она способна находиться в толще потока воды (на течении), в стоячей воде она тонет.

Рыбы **литофильной** группы откладывают икру на каменистый, галечный или галечно-песчаный грунт. Нерест их происходит на течении в реках (осетровые, жерех, усач, сиговые) или в озерах олиготрофного типа с чистым от ила дном (лососи, форели, сиви) (рис. 55). На твердый грунт откладывают икру атлантическая сельдь и балтийская салака.

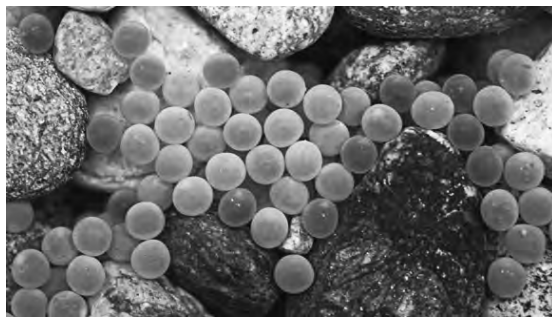


Рис. 55. Кладка икры нерки (<http://ariverneverasleeps.com/fraser-river/>)

Рыбы **фитофильной** группы выметывают клейкую икру на водные растения (рис. 56, 57). Это пресноводные, такие как сазан, лещ, плотва, линь, щука, язь, окунь, судак, ерш и др. Среди морских рыб на растения откладывают икру атерина, сарган, густо

приклеивают икру к растительному субстрату тихоокеанская и беломорская сельди.



Рис. 56. Кладка икры фитофильных рыб (скалярия)(<http://aqvafish.ru/interesnoe/rybka-skaljarija-foto.html>)

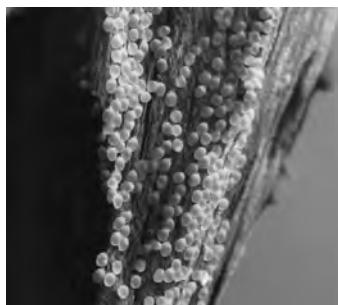


Рис. 57. Икра окуня (<http://rybsoveti.ru/nerest-okunya.html>)

Рыбы *псаммофильной* группы откладывают икру на песок или на подмытые корни растений, свисающие над песком (пескари, шиповки). Они размножаются на течении, хотя бы слабом. На песок откладывает икру морская рыба мойва.

*Рыбы, прячущие икру*, отличаются более сложным поведением, связанным с активным поиском и выбором мест для размножения. Некоторые из них вынуждены совершать длинные миграции (лососи).

К группе *литофильных* рыб, прячущих икру, относятся лососи, форели, прячущие икру в галечный грунт. Самки подготавливают соответствующие участки рек для нереста, выкапывая углубления; после откладки в них икры они засыпают ее галькой. В результате образуется нерестовый бугор. После нереста самки лососей несколько дней находятся около бугра, потом уходят с нерестилища (тихоокеанские лососи гибнут).

У тех литофильных рыб, которые закладывают икру в грунт, в гнезда (лососи), икра почти совершенно лишена клейкости, так как это свойство ей в данном случае не нужно. Но икра, заложенная в грунт, оказывается в менее благоприятных условиях водообмена, чем икра, отложенная на поверхности гальки и гравия. Таким образом, закладка икры в гнезда, являясь приспособлением для

охраны икры от поедания другими водными животными, в то же время приводит к ухудшению условий газообмена у развивающегося эмбриона.

Представляют интерес наблюдающиеся различия в местах закладки гнезд у двух близких видов тихоокеанских лососей: летней кеты и горбуши.

Оба вида заходят для нереста в одни и те же речки, но горбуша устраивает гнезда на стрежне, где течение достаточно сильное, а летняя кета – ближе к берегу, в местах с менее быстрым течением.

И.С. Васильев и Ю.Г. Юровицкий установили, что в связи с этим содержание кислорода в воде нерестовых бугров горбуши выше, чем у летней кеты.

Указанные различия в кислородном режиме отразились и на приспособленности эмбрионов горбуши и кеты к условиям дыхания. Желтый пигмент в икре летней кеты развит гораздо больше, чем в икре горбуши. Дыхательная сосудистая сеть у свободных эмбрионов кеты развита сильнее, чем у эмбрионов горбуши.

Благодаря этому зародыши и личинки летней кеты могут нормально развиваться в менее благоприятных условиях газового режима.

Некоторые литофильные рыбы, не откладывающие икру в гнезда, используют в качестве нерестилищ речные перекаты с быстрым течением – озерно-речные и речные сиги, белорыбица, осетровые и др. Икра их обладает значительной клейкостью, которая предохраняет ее от сноса течением. Другие откладывают икру на песчано-галечных участках озерного ложа – озерные сиги, ряпушки.

К группе прячущих икру *псаммофилов* принадлежит атерина-грунион, обитающая у побережья Калифорнии.

Группа прячущих икру в *беспозвоночных животных (остракофилы)* представлена горчачками из семейства карповых (рис. 58).

Группа *аридофильных рыб* (от лат. – сухой; от греч. – ксерофильный сухой) населяет периодически пересыхающие тропические водоемы (лужи, болота). В эту группу входят карпозубые из сем. Revulinae. При пересыхании водоемов взрослые рыбы погибают, а икра, погруженная в слабо увлажненный ил, впадает в длительную диапаузу.

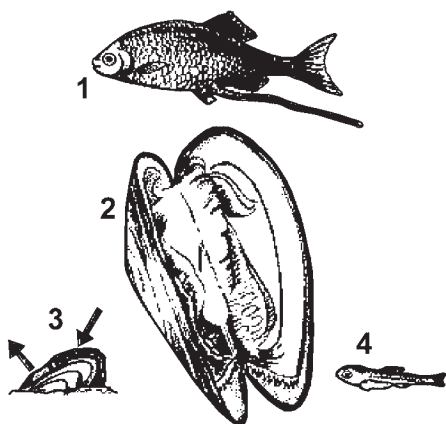


Рис. 58. Остракофильные рыбы

1 – самка горчака, 2 – двустворчатый моллюск,

3 – развитие икры в мантийной полости моллюска, 4 – личинка горчака

Рыбы этологической секции, **охраняющие потомство**, обладают сложным нерестовым поведением, связанным с поиском удобного места для гнезда или его устройством. Они откладывают икру на ограниченном пространстве и активно охраняют ее и вылупившуюся молодь. Обычно гнездо охраняет самец, но иногда самка или оба родителя. По субстрату, на который помещена кладка, различают группировки литофильно-, псаммофильно-, фитофильно-, пелагофильно-гнездящих рыб.

Рыбы, охраняющие потомство, представлены двумя группами: выбирающие субстрат для гнезда и строящие гнезда.

**Выбирающие субстрат.** Эти рыбы выбирают место и субстрат для кладки, они чистят камни и раковины от песка и ила. Сверху на камни откладывает икру пинагор; в пустые раковины моллюсков – маслюк. На песке устраивает гнездо лжепескарь. На примятую растительность откладывает икру обыкновенный сом. Бычки откладывают икру в убежища среди камней, в своеобразные пещеры.

**Строящие гнезда.** Эти рыбы сооружают довольно сложные гнезда. Девятииглая колюшка склеивает из растительных обрывков с помощью особого секрета почек шарообразное гнездо, которое помещает на растения на некотором расстоянии от дна. Гнездо трехиглой колюшки представляет ямку в грунте, покрытую скле-

енными кусочками растений. Лабиринтовые рыбы, обитающие в тропиках в условиях дефицита кислорода, сооружают плавучие гнезда из пузырьков воздуха, которые обволакивают секретом слизистых ротовых желез. В таких гнездах и развиваются икринки. У некоторых видов рыб икринки имеют большую жировую каплю и обладают положительной плавучестью (макропод). У бойцовой рыбки жировых капель в икре нет, и они держатся благодаря тонкой складчатой оболочке, которая расправляется у поверхности воды и приклеивается к поверхностной пленке. Косатка-скрипун, обитающая в Амуре, для кладки икры устраивает кувшинообразные норки в прибрежной зоне.

**Этологическая секция рыб – вынашивающие потомство.** Секция включает две группы: вынашивающие потомство снаружи тела и вынашивающие потомство внутри тела. Способы вынашивания потомства у рыб отличаются большим разнообразием. Они сопровождаются специальными приспособлениями, которые или постоянно имеются у родителей, или образуются ко времени размножения.

**Вынашивающие потомство снаружи тела.** Наиболее распространено вынашивание потомства во рту (у тилапий, у апогона из окунеобразных, у сома-ариуса). У некоторых видов (мозамбикская тилапия) потомство вынашивают самки, у других видов – самцы. Вынашивание икры на голове присуще австралийскому картусу из отряда Окунеобразных. Самки иглы-рыбы вынашивают икру в камере, расположенной в вентральной части хвоста. Камера заполняется оплодотворенной икрой, и края ее плотно срастаются. Каждая икринка окружается тканью, богатой кровеносными сосудами, через которые и происходит газообмен между потомством и родителем. Стенки камеры к моменту выхода молоди раскрываются.

**Вынашивающие потомство внутри тела.** В эту группу входят представители класса хрящевых рыб, а из класса костных – латимерия, принадлежащая подклассу кистеперых, и более 500 видов из 14 семейств группы костистых. Для них всех характерны внутреннее осеменение и продолжительное развитие потомства в половых путях самки.

Необходимо отметить, что рыбы приспособились к нересту в различных условиях, вследствие чего отнесение их к какой-либо одной экологической группировке затруднительно.

Так, язь в реках откладывает икру на каменистых перекатах, в озерах в одних случаях уходит для нереста в реки, в других – откладывает икру на растительном субстрате. Золотой язь (орфа) в прудах откладывает икру на растениях. Это объясняется тем, что эмбрионы язя после выхода из икринок обладают способностью приклеиваться и развиваться в висячем состоянии, вне зависимости от качества грунта на нерестилищах.

Обладая клейкой икрой, язь может откладывать ее, в зависимости от условий, на разном субстрате. С.Г. Крыжановский относит язя к промежуточным формам (литофильно-фитофильная группа).

Кубанский рыбец откладывает икру на перекатах с галечным грунтом, его эмбрионы после выхода из икры прячутся между галькой на дне, способностью приклеиваться они не обладают.

Терский рыбец, постэмбриональное развитие которого такое же, как и у кубанского, резко отличается от последнего по типу нерестилищ и характеру кладки икры.

Он не рассеивает икру, рыба откладывает ее компактной массой на растительном субстрате. Эмбрионы терского рыбца после вылупления прячутся между корнями жесткой растительности. Нерестилища терского рыбца расположены в придельтовых озерах на участках, где имеется хороший ток воды.

Судак может откладывать икру как на растительном субстрате, так и на песке, так же, как и корюшка.

Таким образом, между особенностями эмбрионального и постэмбрионального развития каждого вида рыб и режимом нерестилищ, в частности, субстрата, на который откладывается икра, существует тесная связь. Так как для отложенной икры и для эмбрионов важны в первую очередь условия дыхания и защищенность от врагов, рыба выбирает для нереста участки, режим которых удовлетворяет этим требованиям.

**Значение теории для искусственного рыборазведения.** Любая биотехника рыборазведения невозможна без знания вза-



имоотношения организма рыб с условиями окружающей среды. Учитывая разные экологические группы рыб и их экологию нереста для одного вида на разных этапах онтогенеза, можно правильно построить биотехнологический процесс. Биотехника разрабатывается с учетом экологии размножения рыб в естественных условиях.

Биотехника разведения лососевых рыб, закапывающих икру при естественном размножении, построена с учетом приспособления икры к условиям естественной среды, развития в абсолютной темноте и при невысоком содержании кислорода. Икра лососевых рыб развивается в неподвижном состоянии и подвержена высокой чувствительности к механическим воздействиям.

Икра сиговых рыб менее подвержена механическим воздействиям. Так, они выметывают икру на поверхности каменистого грунта, и биотехника должна быть построена на проведении инкубации в подвижном состоянии при слабом освещении.

Учитывая экологические группы рыб и их развитие на разных этапах онтогенеза, должна проводиться инкубация икры, подращивание личинок и молоди.

Теория экологических групп констатирует, что приспособления рыб к условиям размножения и развития отражают в себе не только основные экологические моменты раннего периода онтогенеза, но и существенные моменты остальных периодов их жизни. Они складываются из биологии взрослых рыб, определяют их численность, плодовитость, особенности половых циклов, миграции, распространение, возможности переселения в водоемы с иным гидрологическим режимом, кормовыми ресурсами и условиями для естественного воспроизводства.

Выявлению адаптивных закономерностей помогает научно обоснованное распределение фауны рыб по экологическим группам. Объективное знание экологических особенностей размножения рыб позволяет обоснованно проводить работы по акклиматизации и рыбоводству.

Знание экологической специфики рыб имеет большое значение для разработки рыбоводно-мелиоративных мероприятий, улучша-

ющих условия размножения рыб, разработки методов борьбы с сорными и хищными рыбами в период их размножения.

### **2.1.1. Основные морфологические признаки икры и особенности строения яйцевых оболочек рыб**

К основным морфологическим признакам икры рыб относятся ее размер, форма, цвет, плотность и строение оболочек.

По размеру икру делят на: крупную – 5–6,5 мм (лосось, форель); среднюю – 2,5–5,0 мм (сиговые, осетровые); мелкую – 2,5 мм и менее (лещ, судак, тарань). Большой размер икры обеспечивает высокую выживаемость эмбриону и более длительное существование за счет эндогенного питания.

Цвет икры непосредственно связан с абиотическими условиями среды (интенсивность водообмена, температура воды, содержание кислорода, концентрация свободной углекислоты и рН среды, наличие хищников и др.), где происходит эмбриональный и пост-эмбриональный период развития.

Поэтому, например, лососи при устройстве гнезд для закладки икры выбирают места на перекатах с быстрым течением воды (речные нерестилища), или с выходом грунтовых вод (озерные нерестилища), где происходит хороший водообмен и вода более обогащена кислородом. Содержащийся в икре желто-красный пигмент (каратиноид) обладает способностью поглощать кислород из воды и тем самым улучшать условия дыхания эмбриона даже при пониженном содержании кислорода в воде.

Строение яйцевых оболочек рыб тесно связано с экологией их нереста. Наиболее просто устроена оболочка у рыб, выметывающих икру в толщу воды (например, чехонь, белый амур). Она представлена только одной первичной (или собственной) оболочкой, называющейся лучистой зоной (*Zona radiata*). Сложнее устроена оболочка у рыб с приклеивающейся икрой. У многих рыб поверх лучистой зоны имеется студенистая оболочка вторичного происхождения, сравнительно тонкая, как, например, у судака (*Sander lucioperca*, Linnaeus, 1758), или очень толстая, как у окуня (*Perca*

*fluviatilis* Linnaeus, 1758). В воде эта оболочка набухает и приклеивается к субстрату. У других рыб такую же функцию выполняет ворсинчатая оболочка вторичного происхождения, например, у плотвы (*Rutittus rutillus*, Linnaeus, 1758).

Очень сложно построены оболочки у осетровых. У них имеются две лучистые зоны – внутренняя и внешняя (*Zona radiata interna* и *z.r. externa*), а также вторичная студенисто-ворсинчатая оболочка, приклеивающаяся к субстрату. Существование двух лучистых зон связывают с амортизационными свойствами икры, на которую может оказывать механические воздействия перекатывающаяся по дну галька. Все эти типы оболочек схематически обозначены на рисунках 59–61.

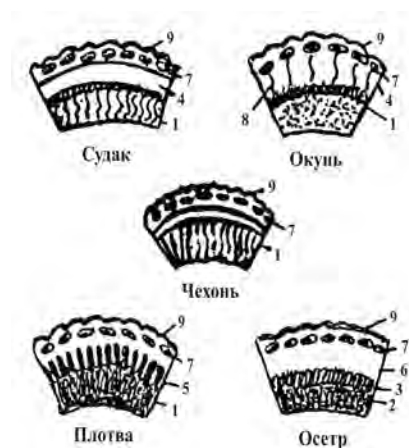


Рис. 59. Строение оболочек яйцеклеток различных рыб: 1 – *Zona radiata*; 2 – *Zona radiata interna*; 3 – *Zona radiata externa*; 4 – студенистая оболочка; 5 – ворсинчатая оболочка; 6 – студенистая ворсинчатая оболочка; 7 – фолликулярная оболочка; 8 – отросток фолликулярной клетки в студенистой оболочке клетки; 9 – соединительнотканная тека

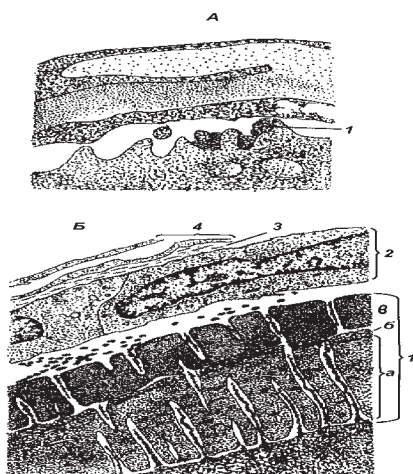


Рис. 60. Яйцевые оболочки белого толстолобика (по Н.Г. Емельяновой): А – закладка лучистой оболочки в основании микроворсинок; Б – дифинитивное строение оболочек: 1 – лучистая оболочка, а, б, в – ее внутренний, средний и наружный слои; 2 – фолликулярный эпителий; 3 – базальная мембрана; 4 – фрагмент соединительнотканной оболочки

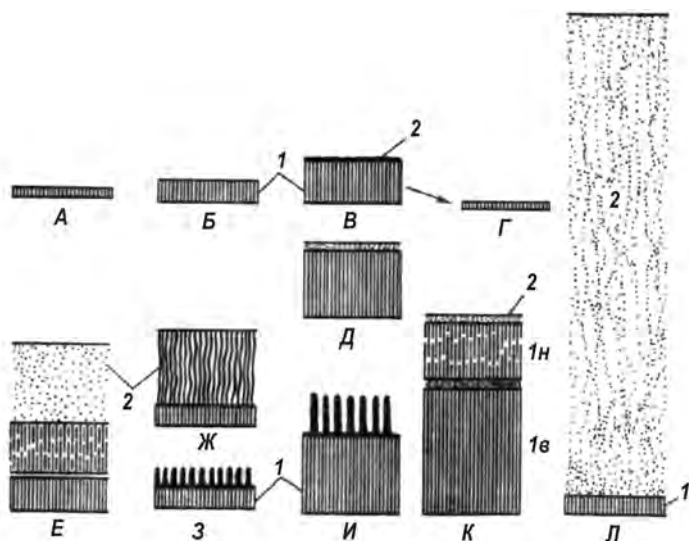


Рис. 61. Схема строения оболочки яиц рыб разных семейств  
(по А.П. Макеевой, 1992):

А – камбала-ершовка, Б – треска (до набухания), В – белый толстолобик (до набухания), Г – то же (после набухания), Д – карп, Е – пинагор, Ж – большеротый буффало, З – обыкновенный пескарь, И – плотва, К – севрюга, Л – канальный сом.

1 – лучистая оболочка (1в – внутренняя, 1н – наружная), 2 – хорин

В естественных условиях при действии ряда неблагоприятных экологических факторов могут возникать различные нарушения, проявляющиеся в разрушении оболочек икры: расслоение студенистой и желточной оболочек, образование дополнительных отростков и другие. При искусственном воспроизводстве следует осуществлять тщательный контроль за соблюдением биотехнологии, чтобы не допускать аналогичных нарушений.

### ***2.1.2. Эколого-физиологические адаптации икры и личинок к среде обитания***

Развивающаяся икра и вылупившиеся предличинки рыб обладают целым рядом приспособлений, которые обеспечивают не-

обходимые условия их дыхания в определенной среде обитания. Характер таких приспособлений специфичен для рыб различных экологических групп, а также на разных периодах индивидуального развития организма. Эти приспособления связаны с морфологическими особенностями, возникшими в процессе созревания яйцеклетки. У вылупившихся предличинок приспособления образуются в процессе адаптации к среде обитания.

### ***Приспособления развивающейся икры***

Механизм, обеспечивающий плавучесть икры, связан прежде всего с обеспечением ее кислородом. У большинства морских рыб происходит сильное оводнение желтка при созревании, обладающего меньшей плотностью, чем морская вода, а также включением у некоторых сельдей и камбал небольшой жировой капли. Такое плавучее (пелагическое) состояние икры обеспечивает ее развитие у поверхности или в толще воды, богатой насыщенным кислородом.

У пресноводных рыб, обитающих, например, в р. Амур и реках Китая, плавучесть икры обеспечивается сильным растяжением яйцевой оболочки и образованием под ней большой перивителлиновой полости, уменьшающей удельный вес икринки. У субтропических и тропических пресноводных рыб икра обладает плавучестью в спокойной воде (лабиринтовые, змееголовы).

Эколого-физиологические адаптации или приспособления у рыб:

#### ***1. Ориентация яйца анимальным полюсом вверх.***

У костистых рыб основная масса плазмы отделена от желтка и расположена на анимальном полюсе. При попадании икринок в воду плазма еще больше концентрируется на анимальном полюсе в виде бластодиска, где происходят основные жизненные процессы развивающегося яйца – дробление, гастрюляция и закладка органов. И этой частью яйцо костистой рыбы постоянно ориентировано вверх внутри оболочки (рис. 62). Таким образом, анимальная часть яйца с развивающимся бластодиском оказывается в более благоприятных условиях дыхания, чем вегетативная, обращенная вниз.

## 2. Вращение яйца и эмбриона внутри оболочки.

Улучшению условий дыхания донной икры лососей, сигов, хариуса, щуки и других рыб способствует непрерывное перемешивание перивителлиновой жидкости благодаря особым вращениям яйца и развивающегося зародыша внутри яйцевой оболочки. Благодаря перемешиванию обеспечивается интенсивная диффузия кислорода через пористую яйцевую оболочку из окружающей среды и обогащение им перивителлиновой жидкости, а также ускорение удаления из нее углекислого газа и других продуктов распада (Соин, 1968).

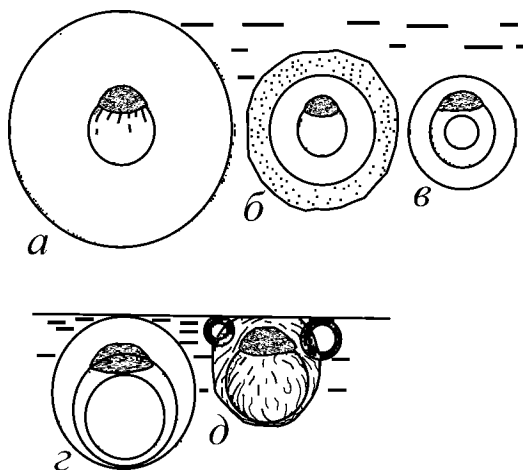


Рис. 62. Икра рыб пресноводных пелагофилов (по С.Г. Соину):  
а – икринка белого толстолобика с сильно оводненной перивителлиновой полостью; б – икринка амурского пескаря с оводненной наружной оболочкой; в – икринка китайского окуня с жировой каплей; г – икринка змееголова с огромной жировой каплей; д – икринка лабиринтовой бойцовой рыбки со складчатой оболочкой

### ***Приспособления у эмбрионов, выполняющие дыхательную функцию***

В эмбриональном периоде развития рыб жаберное дыхание отсутствует. Поэтому у зародышей дыхание осуществляется:

а) общей поверхностью тела; б) при участии каротиноидных пигментов; в) с помощью специальных органов, связанных с кровообращением.

### *Дыхание общей поверхностью тела*

На ранних этапах развития зародыша дыхание осуществляется диффузно общей поверхностью тела. Этот способ дыхания сохраняется во всех последующих периодах организма, но его значение в процессе развития постепенно уменьшается.

### *Дыхание при участии каротиноидных пигментов*

Икра большинства рыб пигментирована. Она имеет окраску различных тонов и оттенков – от желтоватого и бледно-оранжевого (карповые) до малиново-красного (лососевые) цвета. Эта окраска обусловлена наличием в икре каротиноидных пигментов, находящихся в желтке и жировых каплях.

Каротиноиды в организме рыб, как и у всех других животных, не синтезируются, а поступают в него вместе с пищей. В яйцеклетки рыб каротиноиды поступают из самых разнообразных органов, но в большей мере – из мышц. Каротиноиды, будучи сильно ненасыщенными соединениями (оксигеназами), способны активизировать молекулярный кислород и облегчить окисление органических веществ живой клетки, то есть участвовать в акте дыхания организмов. Доказательством дыхательного значения каротиноидов в эмбриогенезе рыб является прямая зависимость интенсивности пигментации икры и зародышей с мощностью развития эмбриональных органов дыхания и сосудистой системы желтка.

Каротиноиды сиговых и других костистых рыб участвуют также в переносе ионов кальция и калиево-натриевом обмене на уровне мембран, выполняя множество жизненно важных функций в эмбриогенезе.

### *Дыхание с помощью специальных органов, связанных с кровообращением*

Дыхательная сеть у эмбрионов образуется следующими сосудами:

- на желточном мешке подкишечниковой и печеночной венами и кювьеровыми протоками;
- в спинной плавниковой складке сегментальными сосудами;
- в анальной плавниковой складке хвостовой веной;
- в преданальной складке подкишечной веной;

- в грудных плавниках подключичной артерией;
- в наружных жабрах висцеральными сосудами;
- в жаберной крышке и псевдобранхии мандибулярной и гиоидной дугами аорты;
- на перикардии кювьеровыми протоками;
- в собственно теле зародыша сегментальными сосудами.

### **Приспособления в строении**

#### **и поведении вылупившихся предличинок**

Вылупившиеся предличинки рыб продолжают питаться эндогенно собственным желтком. Их развитие в большинстве случаев продолжается в пассивном состоянии в условиях, мало отличающихся от тех, в которых развивались икринки. Тем не менее подвижные предличинки обладают приспособлениями в строении и поведении, обеспечивающими им процесс дыхания.

#### ***Приспособления к развитию у пелагофилов***

Развитие вылупившихся предличинок в процессе дрейфа икры обеспечивает им наиболее благоприятные условия дыхания. Оно свойственно предличинкам морских и пресноводных пелагофильных рыб. Вылупившиеся предличинки пресноводных тропических рыб (лабиринтовые, змееголовы) продолжают пассивно оставаться у поверхности воды благодаря малому удельному весу за счет большой жировой капли, которая занимает значительную часть объема желточного мешка. У пресноводных карповых Амура и волжских сельдей, икра которых обладает плавучестью в потоках воды, вылупившиеся предличинки пассивно сносятся вниз по течению.

#### ***Приспособления к развитию в подвешенном состоянии***

Для вылупившихся предличинок фитофильных рыб характерен способ развития в подвешенном состоянии (рис. 63, а). Вылупившиеся из оболочке предличинки фитофильных рыб всплывают вверх, а поскольку они снабжены специальными органами приклеивания, то они, наткаясь на стебли и листья растений в воде, приклеиваются к ним теменной частью головы (рис. 63, б). У вьюновых рыб мощный железистый орган приклеивания развит на переднем конце головы предличинки (рис. 63, в). Предличинки обыкновенного сома приклеиваются внутренней парой усиков (рис. 63, г).



### *Приспособления к развитию на дне*

Развитие вылупившихся предличинок на дне возможно лишь в проточных водоемах с песчаным или каменистым грунтом, где придонные слои воды насыщены кислородом. На дне таких водоемов размножаются литофильные, псаммофильные и остракофильные рыбы, предличинки которых после выхода из оболочки икры продолжают развиваться на том же грунте.

У литофильных карповых (усачи, храмуля, осман, маринка), размножающихся в быстротекущих горных реках и озерах Кавказа и Средней Азии, вылупившиеся предличинки спокойно лежат на дне и лишь периодически делают резкие движения, благодаря которым подпрыгивают вверх, а затем снова падают на дно (рис. 63, *д*). Подпрыгивания позволяют избежать заиленных мест с замедленным течением в горных реках, зачастую несущих мутную воду.

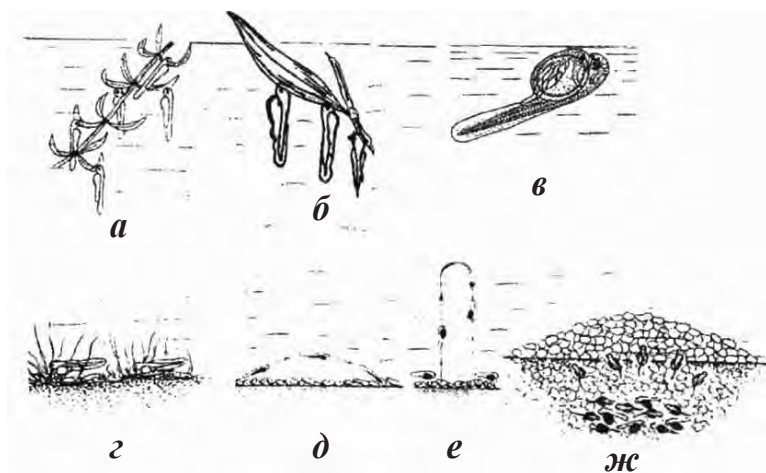


Рис. 63. Приспособления предличинок рыб, обеспечивающие их развитие в разных экологических условиях (по С.Г. Соину):

*а, б* – у фитофильных карповых, приклеивающихся к растению;

*в* – пассивно взвешенная предличинка змееголова с огромной жировой каплей; *г* – у предличинок сома, заякорившихся с помощью клейких желез на внутренней паре усиков; *д* – подпрыгивания у литофильных карповых (маринка, храмуля, осман); *е* – всплытия вверх «свечкой» у литофильных предличинок осетровых; *ж* – рассредоточение предличинок литофильных лососевых в нерестовом бугре галечного фунта