

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ  
ПОЛІСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Факультет лісового господарства та екології  
Кафедра біоресурсів, аквакультури та природничих наук

Кваліфікаційна робота  
на правах рукопису

Кацімон Олександр Вікторович

УДК: 639.2.03  
(індекс)

**КВАЛІФІКАЦІЙНА РОБОТА**

**Еколого-фізіологічні особливості нюхової та смакової рецепції  
поведінки риб**

207 Водні біоресурси та аквакультура

(шифр і назва спеціальності)

Подається на здобуття освітнього ступеня магістр

кваліфікаційна робота містить результати власних досліджень. Використання ідей,  
результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

О.В. Кацімон

(підпис, ініціали та прізвище здобувача вищої освіти)

Керівник роботи

Світельський Микола Михайлович

(прізвище, ім'я, по-батькові)

кандидат сільськогосподарських наук, доцент

(науковий ступінь, вчене звання)

# ПОЛІСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Факультет лісового господарства та екології  
Кафедра біоресурсів, аквакультури та природничих наук  
Спеціальність 207 Водні біоресурси та аквакультура

«ЗАТВЕРДЖУЮ»

Завідувач кафедри біоресурсів,  
аквакультури та природничих  
наук кандидат с.-г. наук, доцент  
Світельський М.М.

---

«21» вересня 2022 р.

## ЗАВДАННЯ НА КВАЛІФІКАЦІЙНУ РОБОТУ

Кацімона Олександра Вікторовича  
(прізвище, ім'я, по-батькові здобувача вищої освіти в родовому відмінку)

207 – Водні біоресурси та аквакультура

1.Тема кваліфікаційної роботи: Еколого-фізіологічні особливості нюхової та смакової рецепції поведінки риб

затверджена наказом № 1410/ст від 10.10.2023

2.Термін подання роботи «01» грудня 2023 р.

3. Предмет дослідження: біопродуктивність водойм, біопродукційні ресурси ставкових угідь, щільністю посадки риб, іхтіофауна різних видів риб.

4. Об'єкт дослідження: біологічні особливості та оцінка показників росту та розвитку в перший та другий роки життя з моменту посадки риб, варіанти спільного вирощування корошових та коропокарасевих риб.

5.Методи дослідження \_\_\_\_\_

6.Інформаційна база дослідження \_\_\_\_\_

---

7.Зміст роботи (перелік питань, які потрібно було розробити) \_\_\_\_\_

8.Перелік графічного матеріалу \_\_\_\_\_

9.Дата видачі завдання «21» вересня 2022 р.

Керівник роботи : \_\_\_\_\_ к. с.-г. н., доцент Світельський Микола Михайлович  
(науковий ступінь, вчене звання) (підпис) (прізвище, ім'я, по-батькові)

Завдання прийняв

до виконання \_\_\_\_\_ Кацімон Олександр Вікторович

(підпис)

(прізвище, ім'я, по-батькові)

### КАЛЕНДАРНИЙ ПЛАН РОБОТИ

№ п/п	Назва етапів дипломного проекту (роботи)	Термін виконання	Примітки
1.	Виконання аналітичного огляду фахової літератури та обґрунтування обраного напрямку досліджень	Вересень 2022– грудень 2022 р.	Виконано
2.	Розроблення програми досліджень, календарного плану їх виконання та освоєння методики проведення досліджень	Січень – березень 2023 р	Виконано
3.	Виконання практичної частини роботи	Протягом 2023	Виконано
4.	Аналіз, узагальнення та інтерпретація одержаних експериментальних даних	Вересень - жовтень 2023 р.	Виконано
5.	Написання дипломної роботи та підготовка до її захисту	листопад 2023 р.	Виконано

Здобувач вищої освіти \_\_\_\_\_ Кацімон Олександр Вікторович

(підпис)

(прізвище, ім'я, по-батькові)

Керівник роботи: \_\_\_\_\_ к. с.-г. н., доцент Світельський Микола Михайлович  
(науковий ступінь, вчене звання) (підпис) (прізвище, ім'я, по-батькові)

«01» грудня 2023 р.



## АНОТАЦІЯ

Кацімон О.В. Еколого-фізіологічні особливості нюхової та смакової рецепції поведінки риб. – Кваліфікаційна робота на правах рукопису.

Кваліфікаційна робота на здобуття освітнього ступеня магістр за спеціальністю 207 – Водні біоресурси та аквакультура – Поліський національний університет, Житомир, 2023.

Зміст анотації: кваліфікаційна робота розкриває результати комплексних досліджень, закономірностей формування та використання біопродукційного потенціалу екосистеми ставків при спільному вирощуванні коропокарасевих риб, їх оптимального співвідношення, що сприяє підвищенню рибопродуктивності водойм і розробка біолого-організаційних основ розвитку прісноводної аквакультури.

Ключові слова: біопродуктивність, ріст, розвиток, короп, карась, щільність посадки, ставкові угіддя.

## ANOTATION

Katsimon O.V. Ecological and physiological features of olfactory and gustatory reception of fish behavior. - Qualification work on manuscript rights.

Qualification work for obtaining a master's degree in specialty 207 - Water bioresources and aquaculture - Polissia National University, Zhytomyr, 2023.

Content of the abstract: the qualification work reveals the results of comprehensive research, the patterns of formation and use of the bioproductive potential of the pond ecosystem in the joint cultivation of carp fish, their optimal ratio, which contributes to increasing the fish productivity of reservoirs and the development of the biological and organizational foundations of freshwater development.

Key words: bioproductivity, growth, development, carp, crucian carp, planting density, ponds.

## ЗМІСТ

Вступ	5
Розділ 1. ОСОБЛИВОСТІ ПОВЕДІНКИ РИБ (огляд літератури)	9
1.1. Вивчення харчової поведінки риб	9
1.2. Живлення та вгодованість риб	10
Розділ 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	11
Розділ 3. ХАРЧОВА ПОШУКОВА ПОВЕДІНКА РИБ РІЗНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ ГРУП НА ЗАПАХОВІ ПОДРАЗНИКИ	15
3.1. Харчова поведінка риб	15
3.2. Формування нюхової чутливості в онтогенезі риб	20
Висновки	24
Практичні пропозиції виробництву	25
Список використаних джерел	26

## ВСТУП

**Актуальність теми.** Актуальність проблеми. Хеморецепція, насамперед нюхова та смакова, є сенсорною основою різноманітних внутрішньо- та міжвидових взаємовідносин риб. Хімічні сигнали беруть участь у регуляції багатьох складних форм поведінки та поведінкових реакцій риб, пов'язаних із харчуванням, розмноженням, захистом від ворогів, міграціями, соціальними відносинами тощо. [30].

Більшість робіт у галузі хімічної комунікації риб спрямовані головним чином на розширення уявлень про значення нюхової та смакової чутливості в біології окремих видів риб. При цьому багато аспектів розглянутої проблеми, що стосуються детального аналізу механізмів участі та способів забезпечення хемосенсорними системами тонкої регуляції поведінки й різноманітних хемокомунікацій риб, залишаються ще слабо вивченими. Значною мірою не розкрито характер зв'язку стереотипів поведінкових реакцій, що викликаються хімічними сигналами, з особливостями екології риб, рівнів розвитку окремих сенсорних систем, фізіологічним статусом особини [32].

Відсутні чіткі уявлення про терміни виникнення і закономірності формування нюхової та смакової рецепції в онтогенезі риб, не з'ясовано багато особливостей шкідливої дії забруднювальних речовин на хемокомунікації риб. Вкрай уривчасті й суперечливі дані про природу хімічних сигналів. Дотепер не з'ясовано ставлення риб до різних смакових хімічних подразників і не оцінено роль смакової системи в забезпеченні вибірковості харчування риб, залишається відкритим питання про ступінь узгодженості та взаємодії нюхової та смакової систем у регуляції поведінки риб [33].

Дослідження проблем нюхової та смакової рецепції представляє особливий інтерес на прикладі оборонно-харчового комплексу поведінки, що є однією з найважливіших і універсальних поведінкових адаптаційних систем виду. У регуляції оборонної поведінки у риб бере участь одночасно кілька різних типів запахових сигналів. У харчовій поведінці важливе значення нюху ґрунтується на великій

дистантності дії цієї сенсорної системи і здатності риб за запахом здійснювати дальній і ближній пошук жертви [29].

Роль смакової системи в переважній більшості риб обмежена головним чином завершальними фазами харчової поведінки, на яких відбувається оцінка якості корму і його відповідності харчовим потребам особини. Значення смакової чутливості в сенсорному забезпеченні цих фінальних фаз харчової поведінки винятково велике [31].

Вивчення участі нюхової та смакової рецепції в харчовій та оборонній поведінці риб є вкрай перспективним з прикладного погляду. Саме в межах цього комплексу поведінки можуть бути знайдені високоефективні хімічні регулятори, що становлять значний інтерес у зв'язку з пошуком шляхів активного управління поведінкою риб з метою вдосконалення біотехнології їх вирощування, підвищення ефективності знарядь лову, збереження рибних запасів [33].

**Предмет дослідження:** смакова рецепція та хемокомунікації риб, смакова чутливість риб, запахові подразники.

**Об'єкт дослідження:** закономірності формування нюхової та смакової чутливості в онтогенезі риб.

**Мета та завдання досліджень.** Метою роботи було дослідження еколого-фізіологічних та онтогенетичних закономірностей нюхової і смакової рецепції та хемокомунікації риб на прикладі хімічних сигналів, що беруть участь у регуляції оборонно-харчового комплексу поведінки. До основних завдань роботи входило:

- дослідження харчової пошукової поведінки риб різних екологічних груп на запахові подразники;
- дослідження смакової чутливості риб різної екології та систематичного положення;
- з'ясування закономірностей формування нюхової та смакової чутливості в онтогенезі риб;
- вивчення впливу абіотичних чинників середовища та фізіологічного статусу особини на нюхову та смакову чутливість риб;

- оцінка пошкоджувальної дії забруднювальних речовин різної природи на нюхову та смакову чутливість риб;

- з'ясування сенсорних механізмів, що забезпечують надійність підтримання хемокомунікацій.

**Наукова новизна.** Уперше за допомогою методів, заснованих на оборонних і харчових поведінкових реакціях проведено порівняльне дослідження нюхової та смакової рецепції у риб різної екології, з'ясовано закономірності функціонального формування хемосенсорних систем в онтогенезі та вплив на них різноманітних біотичних і абіотичних чинників природного й антропогенного походження..

**Практичне значення.** Результати проведеного дослідження слугують біологічним підґрунтям для розроблення способів управління поведінкою риб за допомогою нюхових і смакових подразників. Оцінено перспективність пошуку і створення високоефективних репелентів і атрактантів, стимуляторів і детергентів для риб різної екології. Запропоновано шляхи підвищення запахової та смакової привабливості штучних кормів та їхніх компонентів, штучних хімічних приманок і насадок для риб. Показано можливість розробки смакових стимуляторів і детергентів селективної дії. Визначено вік молоді риб, починаючи з якого доцільне використання запахових і смакових хімічних регуляторів поведінки.

**Основні положення, що виносяться на захист:**

- харчова пошукова поведінка риб різних екологічних груп на запахові подразники;

- смакова чутливість риб різної екології та систематичного положення;

- формування нюхової та смакової чутливості в онтогенезі риб;

- вплив абіотичних чинників середовища та фізіологічного статусу особини на нюхову та смакову чутливість риб.

**Перелік публікацій автора за темою дослідження.** Матеріали досліджень були опубліковані у ряді конференцій, зокрема:

1. Опанасенко А.С., Попов І.І., Невмержицький О.В., Дем'янчук О.П., Кацімон О.В. Аналіз результатів вирощування молоді осетрових. Студентська

науково-практична конференція «Технології. Наука. Практика - 2023»: Зб. наук праць. Житомир: Вид-во Поліського національного університету, 2023.

2. Кацімон О.В. Харчова поведінка риб. Студентська науково-практична конференція «Технології. Наука. Практика - 2023»: Зб. наук праць. Житомир: Вид-во Поліського національного університету, 2023.

3. Опанасенко А.С., Попов І.І., Невмержицький О.В., Дем'янчук О.П., Кацімон О.В. Нові технологічні аспекти годування молоді осетрових риб в умовах дефіциту зоопланктону. Всеукраїнська науково-практична конференція «Екологія. Наука. Практика - 2022»: Зб. наук праць. Житомир: Вид-во Поліського національного університету, 2022.

**Структура та обсяг роботи.** Роботи містить 28 сторінок комп'ютерного тексту, складається із вступу, трьох розділів, висновків, практичних рекомендацій та 35 позицій використаних джерел, кількість таблиць - 3.

# РОЗДІЛ 1. ОСОБЛИВОСТІ ПОВЕДІНКИ РИБ

## (огляд літератури)

### 1.1. Вивчення харчової поведінки риб.

Нині проблема регуляції харчової поведінки риб інтенсивно розробляється у зв'язку з потребами аквакультури, причому найбільш значна увага приділяється центральним механізмам регуляції. Харчова поведінка регулюється багатоканальною системою управління, що включає всі відомі механізми нервового та гуморального контролю, інтеграція яких здійснюється в гіпоталамусі за участю інших структур мозку [31].

Розвиток і будову органів чуття осетрових розглядали в низці робіт. Органи чуття встановлюють і регулюють зв'язок між організмом і зовнішнім середовищем. Вони являють собою периферичні відділи нервової системи, що складаються з рецепторних клітин і допоміжних елементів. Встановлено, що риби використовують принаймні три типи комунікативних сигналів: звукові, зорові та хімічні, часто їх комбінуючи [34].

Вибір рибами об'єктів харчування здійснюється на основі інформації, що надходить за всіма наявними в них сенсорними каналами. Дистантні системи, такі як нюх, слух, зір, бічна лінія, електрорецепція, екстраоральна смакова рецепція та рецепція загального хімічного відчуття, забезпечують пошук кормових організмів і попередню оцінку їхньої якості та відповідність харчовим потребам риб [33].

Існують лише уривчасті відомості про вплив біологічно активних речовин на харчові реакції риб, незважаючи на те, що це питання становить безсумнівний інтерес. Результати вивчення гормонів (адреналін, інсулін) свідчать про їхній значний вплив на швидкість харчової реакції та інші показники харчової поведінки риб [30].

Вивчення онтогенетичних закономірностей становлення та зміцнення харчових рефлексів осетрових риб з метою вдосконалення наявної технології годівлі, розробки високопродуктивних стартових кормів риб є одним із важливих напрямів сучасної аквакультури. Проведений експеримент має на меті оцінити

виборчу здатність молоді російського осетра по відношенню до потоку води з харчовим подразником і потоку чистої води. Дані про вплив стероїдних гормонів на комплекс харчопоживних реакцій риб відсутні, хоча це питання, безсумнівно, представляє інтерес як у рамках досліджень фізіології апетиту, так і з точки зору вивчення поведінкових реакцій риб на стрес різного рівня [32].

### **1.1. Живлення та вгодованість риб**

Значення харчування в життєдіяльності організму дуже велике. Їжа, що надходить в організм, забезпечує на всіх етапах його розвитку енергетичні процеси, пов'язані з рухом, ростом, дозріванням, розмноженням. Так через споживання їжі здійснюється один із найважливіших зв'язків організму з навколишнім середовищем. Упродовж індивідуального розвитку в риб мають місце два типи харчування - ендогенне (за рахунок внутрішніх ресурсів організму) та екзогенне (за рахунок зовнішньої їжі) [12].

Більшість риб більшу частину життя живиться екзогенно. Однак у всіх риб харчування в початковий період життя - розвиток в ікринці і відразу після вилуплення ембріона - відбувається за рахунок запасів жовтка і жиру в жовтковому мішку (ендогенне харчування). У дорослих риб також бувають періоди ендогенного живлення, наприклад у риб, які не харчуються взимку або живуть у водоймах, що пересихають, а також у прохідних риб під час нерестових міграцій. У цей час надходження їжі ззовні припиняється [27].

Ендогенне живлення підтримує обмін речовин у риб під час зимівлі, а в мігруючих - покриває величезну витрату енергії під час їхніх тривалих пересувань від місць нагулу до місць нересту (осетрові, лососі, деякі оселедці, вугрі) та дозрівання в цей час статевих продуктів, тобто в організмі відбувається перетворення накопичених за попередній період енергетичних ресурсів (насамперед жиру). У далекосхідних лососів і вугрів цей процес є незворотнім: організм настільки виснажується, що після нересту риба гине. Співвідношення цих двох форм харчування у різних видів різне. За різноманітністю їжі серед риб розрізняють монофагів (які споживають їжу одного виду), стенофагів (набір харчових об'єктів невеликий) і еврифогів (їжа різноякісна) [8].

## РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Експериментальні дослідження були виконані з 2019 по 2021 рр., а також на базі різних рибницьких підприємств України. Об'єктами дослідження слугували риби різної систематики та екології, що відрізняються за рівнем розвитку органів чуття, зокрема й хемосенсорних систем, та їхньої ролі в поведінці. Усього дослідженню піддано риб 34 видів, головним чином із загонів коропоподібних Cypriniformes (15 видів), лососеподібних Salmoniformes (6 видів) і осетроподібних Acipenseriformes (6 видів) (табл. 1). Для експериментів використовували риб різного віку, починаючи від личинок з моменту їхнього переходу на зовнішнє (змішане) харчування і до досягнення рибами віку одного року і більше. Риб для експериментів відловлювали в природних водоймах або отримували на рибницьких підприємствах. Акваріумних риб розводили в лабораторних умовах.

Для розв'язання поставлених завдань було використано різні методи, що ґрунтуються на візуальній реєстрації поведінкових актів або поведінкових реакцій риб на хімічні подразники, які їм висували. Дослідження поведінкової реакції риб на хімічні запахові сигнали репелентної дії - феромон і кайромон тривоги проводили в акваріумах двох різних конструкцій з одним або двома паралельними потоками води. Під час вивчення харчової пошукової реакції риб та нюхової чутливості до харчових запахових подразників використовували акваріуми з двома зустрічними потоками води, акваріуми з кількома паралельними потоками води та замкнутою циркуляцією води, а також акваріуми з точковою подачею запахового стимулу. Під час експериментів реєстрували характер спостережуваних змін у поведінці риб і тривалість реагування на стимульні розчини. Для кількісної оцінки сили спостережуваних поведінкових відповідей риб на нюхові стимули репелентної та атрактивної дії використовували спеціальні шкали, які розробляли з урахуванням характеру поведінкової реакції, конкретного виду риб і віку піддослідних особин [8].

Смакову чутливість риб досліджували за допомогою двох різних методів, заснованих на поведінкових тест-реакціях риб на штучні гранули, які їм пред'являли. Загальна схема проведення експериментів з осетровими рибами полягала в реєстрації актів схоплювання рибами штучних гранул, що лежали на дні

(екстраоральна компонента смакової відповіді). Відразу після закінчення досліду визначали кількість з'їдених гранул і розраховували відсоток з'їдених гранул від числа актів схоплювання (інтраоральна компонента смакової відповіді). У всіх дослідах однієї серії кількість піддослідних риб, яких поміщали в акваріум, і кількість гранул, які вносили одноразово, розміри риб і розміри гранул, площа поверхні дна акваріума, рівень води в акваріумі і тривалість досліду були строго постійними. Відповідно до розмірів риб варіювали і розміри гранул [10].

Під час проведення експериментів із рибами, які мають розвинену зорову рецепцію, реєстрували 1) кількість актів схоплювання гранули; 2) тривалість утримання гранули рибою за першого схоплювання; 3) тривалість утримання гранули в роті за час досліду; 4) поїдання гранул (відсоток заковтнутих гранул від загальної кількості пред'явлених гранул цього типу). Реєстрацію починали з моменту першого схоплювання рибою гранули. Тривалість досліду становила 1 хвилину.

Гранули з різними речовинами використовували для експериментів у випадковій послідовності і чергували з подачею гранул, що містять екстракт корму. Гранули виготовляли з крохмального або агар-агарового гелю. Як смакові речовини використовували вільні амінокислоти (L-стереоізомери), а також речовини, що викликають основні типи смакових відчуттів у людини (лимонна кислота, хлористий натрій, хлористий кальцій, сахароза).

Для уточнення хемосенсорного каналу, що забезпечує прояв рибами реєстрованих поведінкових відповідей на хімічні подразники, проводили експерименти з аносмованими особинами.

Морфологічне дослідження органа нюху проводили у білого амура на послідовних етапах розвитку, починаючи від моменту вилуплення л закінчуючи статевозрілими особинами. Для електронного скануючого мікрокопіювання об'єкти фіксували у 2,5 %-ному розчині глютарового альдегіду в 0,15 М фосфатному буфері.

Загальна характеристика отриманого експериментального матеріалу наведена в таблиці 2.

## Основні завдання досліджень та кількість проведених дослідів

Основні завдання дослідження	Кількість видів	Кількість дослідів
Дослідження пошукової реакції риб різних екологічних груп на природні харчові запахові подразники	15	804
Дослідження нюхової чутливості риб до амінокислот	5	380
Формування нюхової чутливості до хімічних сигналів різного типу в онтогенезі риб	14	2573
Дослідження смакової чутливості риб різних екологічних груп і систематичного положення :	21	11827
	17	20136
Формування смакової чутливості в онтогенезі риб	4	1685

Математичну обробку матеріалів проводили з використанням загальноприйнятих статистичних методів (Лакін, 1968) [35]. Відмінності вважали достовірними при перевищенні 95% рівня значущості.

## **РОЗДІЛ 3. ХАРЧОВА ПОШУКОВА ПОВЕДІНКА РИБ РІЗНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ ГРУП НА ЗАПАХОВІ ПОДРАЗНИКИ**

### **3.1. Харчова поведінка риб.**

Харчова поведінка лежить в основі найважливішої життєвої функції риб - харчування, що має визначальне значення як для окремої особини, так і для популяції та виду загалом. Стабільність і стійкість екосистем будь-якого рівня, їхня рівновага значною мірою забезпечується трофічними зв'язками, що складаються між організмами. Власне харчова поведінка являє собою складний процес послідовної зміни окремих поведінкових фаз або актів від моменту одержання особливої інформації про присутність у середовищі корму і до ухвалення остаточного рішення про заковтування або відкидання схопленої здобичі. Відмітна особливість харчової поведінки полягає в участі всіх без винятку органів чуття в її сенсорному забезпеченні. Водночас роль окремих органів чуття різна на різних фазах харчової поведінки й у видів, що різняться своєю екологією. Ранні фази харчової поведінки, пов'язані з отриманням інформації про присутність корму, вибором напрямку його пошуку та визначенням місця розташування кормового об'єкта значною мірою ґрунтуються на нюховій функції [32].

У цьому розділі представлено результати дослідження зв'язку між способом життя, характером харчування і стратегією харчової поведінки риб та особливостями прояву ними поведінкової пошукової реакції на природні харчові запахові сигнали, порівняння чутливості до них риб різної екології, з'ясування видової специфічності нюхових спектрів речовин, здатних викликати харчову поведінкову реакцію у близькоспоріднених видів. Об'єктами дослідження були різні представники осетрових, корошових і лососевих риб, які істотно різняться між собою за цілим комплексом біологічних ознак, пов'язаних із харчуванням, особливостями харчодобувної та соціальної поведінки, розвитком окремих сенсорних систем і їхньою роллю в поведінці та низкою інших ознак.

Загальні елементи поведінкової реакції риб на харчові запахові подразники. Аналіз даних, отриманих для 15 видів, показує, що, незважаючи на великі відмінності цих риб за способом життя і стратегією харчової поведінки, їхня

пошукова реакція на запах корму характеризується наявністю низки спільних елементів. До таких елементів, притаманних більшості досліджених риб, належать: 1) різке посилення рухової активності; 2) локалізація джерела харчового запаху та зосередження риб у зоні максимальних концентрацій запахового стимулу; 3) різке збільшення частоти прояву рибами характерних пошукових тестувальних актів; 4) відносна короткочасність збереження рибами підвищеного харчового збудження при ізольованому пред'явленні харчового хімічного подразника.

Активізація рухової активності риб у відповідь на харчовий запах сприяє швидшому виявленню рибами його джерела. Особливо виразно це було видно в наших дослідах на річкових коропових рибах (гольян, звичайний піскар), які в результаті різких різноспрямованих переміщень акваріумом швидко визначали відсік із запахом і зосереджувалися в ньому. Найяскравішою специфічною рисою харчової пошукової реакції, властивої для всіх без винятку досліджених видів риб, було різке зростання частоти прояву рибами характерних тестувальних актів схоплювання з поверхні дна, стінок та інших предметів. Завдяки частим схоплюванням досягається ретельне обстеження зони поширення харчового запаху під час пошуку корму. Як відомо, у риб на зовнішній поверхні губ розподілені численні смакові бруньки [32], тому скльовування можуть розглядатися як свідчення участі смакової рецепції в сенсорному забезпеченні харчової пошукової реакції. У осетрових риб важлива роль екстраоральної смакової рецепції в харчовій пошуковій реакції найбільш очевидна - під час реакції осетрові риби переходять від плавання у товщі води до плавання дном, при цьому вуса риб, які мають зовнішні смакові бруньки [34], перебувають у тісному контакті з поверхнею субстрату. Схоплювання осетровими рибами кормового об'єкта відбувається тільки після попереднього торкання його вусами.

Сприйняття рибами харчового запаху призводить до активного пошуку здобичі не тільки за допомогою нюху і смаку, а й за участю інших органів чуття: риби, які володіють досить добре розвиненою зоровою рецепцією (всі види, за винятком осетрових і веслоноса), у відповідь на подавання харчового запаху

починали активно схоплювати раніше не притягаючи їх, зважені у воді дрібні частки, бульбашки повітря або предмети, які віддалено нагадують кормові об'єкти.

Харчова пошукова реакція риб на запах корму короткочасна. Навіть за дії високих концентрацій харчового запаху бурхлива поведінкова відповідь риб, що стрімко розвивається, вже за кілька хвилин після початку стимульного періоду починає згасати і може припинитися навіть до завершення подачі екстракту корму в акваріум. Подібна часова динаміка відповіді властива всім дослідженим видам риб. Ще менш тривалий, ніж власне пошукова реакція, період, упродовж якого риби концентруються і затримуються безпосередньо біля джерела запаху. Так, наприклад, гольяни досить швидко після початку реакції та зосередження у відсіку із запахом залишали його і починали вести пошук корму на більшій частині акваріума. У даніо-рерію атрактивна дія харчового запаху досягалася за вищих його концентрацій, ніж прояв елементів пошукової поведінки. Така особливість перебігу пошукової реакції риб на харчові хімічні сигнали - висока інтенсивність на початку і швидке припинення реакції за відсутності корму має важливе адаптивне значення, пов'язане з мінімізацією енерговитрат на пошук кормових об'єктів. Аналогічні зміни поведінки риб спостерігаються і в разі зменшення доступності корму [31].

Специфічні елементи поведінкової реакції риб на харчові запахові подразники. Поряд із загальними для всіх видів риб елементами пошукової реакції на харчові запахи є специфічні риси, притаманні окремим видам або групам видів риб, що відображають особливості їхнього способу життя та харчування. Так, для осетрових риб такими специфічними елементами реакції є перехід до плавання дном і багаторазові переміщення піддослідних особин "S"-подібними та круговими траєкторіями в зоні максимальних концентрацій запаху та нишпорити - невеликі зсуви в сторони від основної траєкторії руху. Завдяки підтримці рибами під час реакції тісного контакту із субстратом кінчиками вусів, що несуть зовнішні смакові рецептори, частим скльовуванням із поверхні субстрату та, можливо, участі деяких інших сенсорних систем, наприклад, електрорецепції [30] досягається детальне обстеження зони пошуку, незважаючи на відсутність у цих риб предметного зору

[30]. Таке обстеження відбувається досить швидко, оскільки під час пошукових переміщень рибами зберігається висока швидкість плавання.

Риbam, які живляться переважно організмами інфауни (короп, срібний карась, звичайний піскар) властиве глибоке переривання ґрунту під час пошуку джерела харчового хімічного подразника. Риби, що використовують у харчуванні тварин епіфауни і дрифт (гольян, харіус, кета) або планктонні організми (верхівка, даніо-реріо), демонструють головним чином часті скльовування з поверхні ґрунту і предметів. Для риб, що мешкають на течії (харіус, кета, гольян, звичайний піскар), характерний дуже інтенсивний, бурхливий перебіг реакції з різкими та швидкими різноспрямованими кидками, тоді як пошукова реакція риб, що мешкають у стоячих та повільноклинних водах (короп, срібний карась, білий амур), супроводжується повільними нетиповим переміщеннями риб до джерела хімічного стимулу. У риб, які ведуть пелагічний спосіб життя (верхівка, веслоніс, білуга), пошукова реакція помітно нижча за інтенсивністю прояву, слабше виражений перехід риб у нижні або придонні шари води. У верхівки харчовий запах спричиняв виразніше порушення зграйної поведінки, що відбувається зазвичай під час харчування риб-планктофагів [31]. У веслоноса - пелагічного планктофага з украй слабо розвиненою зоровою рецепцією у відповідь на запах корму підвищувалася ефективність фільтрації води за рахунок посилення рухової активності та більшого розкриття рота.

Як показують виконані спостереження за поведінкою білого амура, пошукова реакція на запахи різних кормів може мати не одну, а кілька, принаймні дві, істотно різняться картини прояву, кожна з яких знаходиться відповідно до особливостей конкретного типу кормових організмів (бентос, плейстон). Можна вважати, що набір поведінкових стереотипів реагування на харчові запахи в риб може бути досить широким, особливо в риб-еврифагів, які харчуються різноманітними кормовими об'єктами. Мабуть, такі поведінкові стереотипи не є генетично жорстко детермінованими, а формуються або трансформуються під час переходу риб на живлення новими кормовими об'єктами.

Поява харчового запаху в середовищі викликає не тільки пошукову реакцію, а й призводить до загострення соціальних взаємовідносин у риб, які ведуть

територіальний спосіб життя (харіус, кета), і в зграйних риб з виразно вираженими домінантно-співпідпорядкованими відносинами (даніо-періо). У таких риб запах корму викликає різке посилення рівня агресивності, особливо в особин, які посідають найвище становище у внутрішньогруповій ієрархії.

Порівняльний аналіз особливостей прояву пошукової реакції в риб різної екології дає змогу виокремити кілька різних стереотипів реагування на харчові запахові подразники: стереотип осетрових риб, стереотип риб-бентофагів стоячих і повільно-плинноплинних вод, стереотип реофільних риб, стереотип зграйних пелагічних планктофагів, стереотип риб, які ведуть територіальний спосіб життя або характеризуються внутрішньогруповою ієрархією. У близьких за екологією риб у рамках єдиного екологічного стереотипу поведінкова реакція на харчові запахові подразники може незначно відрізнятися через специфічні особливості біології конкретного виду. Так, наприклад, поведінкова реакція на запах корму у молоді севрюги, російського і сибірського осетрів протікає за єдиним стереотипом. При цьому у сибірського осетра здатність до точної локалізації джерела запаху виражена слабкіше, ніж у російського осетра і севрюги. Ця відмінність пов'язана з постійним проживанням сибірського осетра в річках із середніми і високими швидкостями течії [30]. Як відомо, наявність потоку сприяє швидкій орієнтації та безпомилковому пошуку рибами місця подачі харчового запаху [32].

Екологія риб, особливості їхнього способу життя позначаються не тільки на характері поведінкової реакції, спричиненої запаховими подразниками, а й на рівні нюхової чутливості риб до них (табл. 3).

Таблиця 3

Інтенсивність харчової пошукової реакції (у балах) риб різної екології на екстракт кормових організмів

Вид риби	Концентрація екстракту, г/л				
	10-1	10-2	10-3	10-4	10-5
Короп	4.0+0	3.2+0.3	2.3+0.5	1.2+0.3	0.3+0.2
Срібний карась	3.5+0.2	2.0+0.4	1.0+0.3	0.2+0.2	0
Гольян	3.8+0.2	3.0+0.3	2.3+0.3	0.4+0.2	0

Піскар	3.7+0.2	3.0+0.5	1.5+0.3	0.5+0.2	0
Даніо-реріо	3.8+0.2	3.3+0.3	2.0+0.8	1.3+0.3	0
Кета	3.8+0.1	3.0+0	1.5+0.8	0.5+0.2	0
Російський осетер	2.8+0.1	1.9+0.1	1.0+0.1	0.2+0.1	0
Сибірський осетер	2.3Ю.1	1.5+0.1	1.2+0.1	0.5+0.1	0
Зелений осетер	2.6+0.4	1.5+0.2	0.6+0.1	0.3+0.3	0
Севрюга	2.9+0.1	2.3+0.1	1.4+0.2	0.6+0.1	0
Білий амур	3.2+0.1	1.9+0.3	1.2+0.1	0	-
Верховка	1.9+0.3	0.8+0.2	0	-	-
Білуга	0.9+0.3	0.3+0.2	0	-	-
Веслоніс	0.4+0.1	0.2+0.1	0	-	-

Найвищу порогову концентрацію екстракту кормових організмів ( $10^{-2}$  г/л) було встановлено для риб, які мешкають у пелагіалі та відносяться за типом харчування до планктофагів (верхівка, веслоніс), а також для таких хижаків, як білуга, які будують свою харчову поведінку не на зорі, а на інших сенсорних системах - нюху, тактильній рецепції, електрорецепції тощо [31]. Найвищий рівень чутливості ( $10^{-5}$  г/л) був притаманний рибам-бентофагам, які мешкають у придонних, погано освітлених шарах води і мають відносно слаборозвинений зір (короп). Водночас для всіх риб характерною особливістю зв'язку доза-ефект було швидке наростання інтенсивності поведінкової відповіді за послідовного збільшення концентрації харчового запаху.

Аносмірвання призводило до втрати піддослідними рибами (короп, срібний карась, гольян, севрюга, російський осетер тощо) здатності реагувати на харчові запахи протягом першого місяця після білатеральної каутеризації нюхових розеток. У псевдоаносмованих риб поведінкова реакція на харчові запахи повністю зберігалася.

Порівняльний аналіз амінокислотних нюхових спектрів у близькоспоріднених риб. Вільні амінокислоти є адекватними нюховими подразниками для риб. Розчини багатьох амінокислот викликають лицьові поведінкові відповіді, при цьому ефективність амінокислот для риб різних видів може відрізнятися [30]. До завдань

цього розділу роботи входило з'ясування на прикладі амінокислот схожості спектра ефективних запахових подразників, що викликають харчову пошукову реакцію у близькоспоріднених видів. Було встановлено, що у 3 досліджених видів осетрових риб (російський і сибірський осетри, севрюга) ці спектри практично збігаються і складаються з двох амінокислот - гліцину й аланіну. Розчини цих амінокислот викликали харчову пошукову реакцію також у білуги і зеленого осетра. Порогова концентрація дорівнювала  $10^{-4}$  М. Гліцин та аланін не є специфічними стимуляторами харчової поведінки для осетрових риб. Подібні поведінкові відповіді ці амінокислоти викликають також і в низки інших видів [30]. Виявлена схожість ставлення до розчинів амінокислот у досліджених нами п'яти видів осетрових риб, незважаючи на відмінності їхньої екології та ареалу, добре узгоджується з електрофізіологічними даними про високу скорельованість нюхових амінокислотних спектрів у близькоспоріднених риб (Caprio, 1980). З огляду на філогенетичні зв'язки осетроподібних [29], можна з великою часткою ймовірності припускати, що і для інших представників сімейства Acipenseridae гліцин і, мабуть, аланін будуть ефективними стимуляторами харчової пошукової поведінки. Перевірка цього припущення, особливо на північно-американських видах роду Acipenser, а також на представниках родів Pseudoscaphirhynchus і Scaphirhynchus видається вельми цікавою і перспективною для з'ясування ступеня спільності ставлення до запахових стимулів у риб.

### **3.2. Формування нюхової чутливості в онтогенезі риб.**

Однією з актуальних проблем нюхової рецепції та хемокомунікації риб є з'ясування термінів виникнення та закономірностей формування нюхової чутливості до хімічних сигналів в онтогенезі риб. До теперішнього часу відомості, що стосуються цього напряму досліджень, обмежувалися головним чином даними про становлення морфології органу нюху і появу в ньому рецепторних та інших типів клітин. Дані про терміни виникнення у молоді риб здатності реагувати на нюхові подразники, закономірності формування основних функціональних властивостей нюхової системи відсутні або представлені у вкрай невеликому обсязі. Спеціальні

роботи, спрямовані на з'ясування онтогенетичних особливостей хеморецепції та хемокомунікацій, присвячені опису поведінкових відповідей окремих, випадково взятих вікових груп молодняка риб на різні запахові стимули. Повністю відсутні дослідження, в яких проводиться послідовний аналіз під час онтогенезу риб процесу становлення поведінкової реакції на будь-які запахові подразники або формування нюхової чутливості до них.

Феромон і хайромон тривоги. Уперше поведінкові відповіді на хімічні сигнали репелентної дії виявляються вже у ранніх личинок корошових риб (білий амур, жерех, гольян та ін.), які ще зберегли залишки жовткового мішка, але вже приступили до зовнішнього харчування. Відповіді личинок у цей час украй слабкі за інтенсивністю, нетривалі за часом і прості за формою, а концентрації запахового подразника, необхідні для її прояву, дуже високі. Рання молодь корошових риб ще не має здатності підтримувати досить високий і тривалий за часом рівень локомоторної активності [30].

Процес формування власне оборонної реакції на феромон і хайромон тривоги та нюхової чутливості до них тривалий і завершується до кінця першого літа життя (білий амур, кутум, жерех) або - на початку другого (гольян).

Харчові запахи. Здатність реагувати на харчові запахові подразники виникає в онтогенезі риб різної екології в різному віці. Час виникнення і терміни завершення формування нюхової чутливості до харчових запахів перебувають відповідно до особливостей екології молоді цих риб. Так, серед корошових видів нюхова чутливість до харчових запахів значно раніше виникає в тих риб (середина личинкового періоду розвитку; короп), які рано починають залишати добре освітлені мілководні ділянки водойми та переходять до проживання на більшій глибині в придонних шарах води. У риб, які з ранніх етапів розвитку постійно мешкають у верхніх шарах води невеликих водойм, нюх відіграє підпорядковану роль у харчовій поведінці, що й зумовлює не тільки більш пізнє виникнення здатності реагувати на харчові хімічні сигнали (кінець личинкового - початок малькового періодів розвитку; даніо-реріо), а й менший дефінітивний рівень нюхової чутливості до них. Збільшення чутливості до харчових запахів помічається у даніо-реріо за довжини

тіла 18-22 мм та віку 1.5 місяця, а в коропа - за довжини тіла близько 60 мм наприкінці літа першого року життя. Поведінкові відповіді цьоголіток коропа на харчові запахи стають інтенсивнішими, реакції притаманні всі видові елементи пошукової поведінки. Мабуть, з цього віку нюх у коропа починає брати участь у забезпеченні пошуку здобичі. Саме до цього часу у більшості коропових риб завершується становлення чутливості до інших хімічних сигналів - феромону і хайромону тривоги. У пізніх мальків коропових риб (гірчак, етап розвитку G) формується також здатність до розрізнення хімічних сигналів одного типу (феромони тривоги риб (гірчак, етап розвитку G) формується також здатність до розрізнення хімічних сигналів одного типу (феромони тривоги риб заgonу коропоподібних). Усе це дає змогу вважати, що в цьоголіток коропових риб нюхова система досягає високого рівня функціональної зрілості і, мабуть, до цього часу процес функціонального розвитку нюхової системи в основному завершується. Вік досягнення молоддю даніо-реріо дефінітивного рівня чутливості до харчових запахів збігається з часом завершення формування оборонної поведінки на феромон тривоги у цих риб [33].

Суттєво відрізняються від коропових риб за термінами виникнення і темпами формування нюхової чутливості до харчових хімічних сигналів осетрові риби, в яких нюх слугує провідною дистантною сенсорною системою в орієнтації та поведінці. Здатність реагувати на харчові запахи в цих риб (російський і сибірський осетри, севрюга) виникає в значно більш ранньому віці - на початку личинкового періоду розвитку одразу після переходу на повне екзогенне харчування. Початковий рівень чутливості личинок у цей момент досить високий (10-1-10-3 г/л), а дефінітивний рівень чутливості (10-1 г/л) досягається набагато швидше, ніж у коропових риб, - за 20 днів після появи в молодняка здатності реагувати на ці сигнали. Швидшими темпами формується в осетрових і власне поведінкова реакція на запах корму. Уже в личинок вона володіє всіма основними рисами, властивими стереотипу реагування цих риб - активізація рухової активності та відхід риб на дно, переміщення характерними пошуковими траєкторіями, збільшення частоти актів схоплювання. По морі подальшого розвитку риб будь-яких якісних змін картини прояву реакції не

виявлено, відбувається лише швидке збільшення інтенсивності прояву реакції. Цей процес завершується одночасно з формуванням дефінітивного рівня нюхової чутливості до харчових хімічних сигналів.

Очевидно, що раннє і прискорене формування нюхової чутливої та пошукової реакції на харчові хімічні сигнали в онтогенезі осетрових має важливе адаптивне значення у зв'язку з винятково високою роллю нюху в сенсорному забезпеченні харчової поведінки цих риб. Аналіз термінів пократної міграції молоді осетрових риб показує, що закінчення річкового періоду життя і вихід у море у більшій частині молоді цих видів збігається із завершенням процесу формування нюхової чутливості до харчових запахів.

Під час аналізу динаміки розвитку нюхової чутливості в різних видів риб (осетрові, коропові) до будь-яких запахових стимулів (харчові запахи, сигнали небезпеки) виявляється одна загальна закономірність - найшвидший ріст чутливості припадає на личинковий і початок малькового періоду розвитку, тобто на відносно нетривалий період часу, який настає одразу після моменту виникнення чутливості молодих особин до того чи іншого запаху. Аналогічним чином відбувається функціональне формування у риб іншої найважливішої сенсорної системи - зорової [30].

Здатність реагувати на запахові подразники виникає в онтогенезі риб пізніше за час появи нюхових рецепторних клітин, які виявляються у багатьох видів ще в ембріонів до моменту вилуплення [34]. Час виникнення і темпи формування нюхової чутливості до різних типів запахів в онтогенезі риб одного виду різняться, різняться також строки виникнення і темпи формування нюхової чутливості до одного і того ж типу запаху в онтогенезі різних видів риб. Ці відмінності перебувають у тісній відповідності з екологією молоді, сформованістю інших сенсорних систем і їхньою роллю в поведінці.

## ВИСНОВКИ

1. Характер та інтенсивність поведінкових реакцій на нюхові та смакові подразники визначаються екологією риб, рівнем індивідуального розвитку та фізіологічним станом особини, дією біотичних та абіотичних чинників середовища.

2. Поведінка риб різних екологічних груп, що викликається харчовими запаховими подразниками, характеризується наявністю загальних

специфічних елементів реагування. Специфічні елементи харчової пошукової поведінки притаманні окремим видам або групам видів риб і відображають особливості їхнього способу життя та харчування. Реакція риб на запах корму може реалізовуватися не за одним, а кількома стереотипами, кожен з яких спрямований на забезпечення пошуку відповідного типу корму. У близькоспоріднених риб подібної екології спектри амінокислот, що викликають харчову пошукову поведінку, збігаються.

3. Смакова чутливість риб характеризується високою видовою специфічністю, найбільшою мірою притаманною для інтраоральної смакової рецепції. Внутрішньовидова диференціація інтраоральних смакових спектрів у риб виражена слабо. При міжвидових схрещуваннях спостерігається патроклинний тип успадкування смакових спектрів.

4. Вільні амінокислоти можуть бути не тільки смаковими стимуляторами або індіферентними смаковими подразниками, а й мати сильні детеррентні властивості, що істотно розширює уявлення про роль речовин цього класу в регуляції харчової поведінки риб. Смакова привабливість амінокислот не корелює з приналежністю їх до групи замінних або незамінних. Не виявлено зв'язку між смаковою ефективністю амінокислот та їхніми основними фізико-хімічними і структурними особливостями.

## ПРАКТИЧНІ ПРОПОЗИЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ

1. Терміни виникнення та темпи формування нюхової чутливості до різних типів запахів в онтогенезі риб різняться. Особливості розвитку нюхової чутливості риб до запахів перебувають у тісній відповідності до екології молоді та значення органів чуття в її поведінці.
2. Риби здатні реагувати на смакові подразники з моменту переходу молоді до активного (змішаного) харчування. У подальшому відбувається розширення спектра ефективних смакових подразників. Терміни виникнення і темпи формування смакової чутливості до різних речовин істотно відрізняються. У процесі онтогенезу скорочується час, що витрачається молоддю на встановлення властивостей смакового подразника, функціональне формування екстраоральної та інтраоральної смакових систем має гетерохронний характер.
3. Чинники зовнішнього середовища та фізіологічний стан справляють коригувальний вплив на ставлення риб до нюхових і смакових подразників. Більш лабільною до дії абіотичних чинників і зміни фізіологічного стану риб є інтраоральна смакова рецепція, що може розглядатися як важлива адаптивна властивість, спрямована на забезпечення метаболічних потреб риб у мінливих умовах існування.
4. Забруднювальні речовини різного типу спричиняють швидкі та глибокі порушення нюхової і смакової рецепції та поведінки риб. Втрата нюхової та смакової чутливості риб під час впливу забруднювальних речовин має оборотний характер. Тривалість відновного періоду залежить від сили токсичного впливу, а також може визначатися типом хемосенсорного подразника.
5. Встановлено здатність не нюхових хемосенсорних систем риб до компенсаторного розвитку функції за ольфакторної депривації, виявлено надлишковість нюхових рецепторних клітин, яка дає змогу забезпечувати нормальний рівень чутливості риб до запахів за ушкодження значної частини органа нюху. Виявлені властивості є важливими пристосувальними сенсорними механізмами, спрямованими на підтримку різноманітних біокомунікацій у риб.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Климченко О.М. Моніторинг довкілля: Підручник/ О.М. Климченко А.М. Прищепа, Н.М. Вознюк. – К. : Академія, 2006. – 360 с.
2. Аквакультура // Словник-довідник з екології : навч.-метод. посіб. / уклад. О. Г. Лановенко, О. О. Остапшина. — Херсон : П.П. Вишемирський В. С., 2013. — С. 7.
3. Алексієнко В.Р. Іхтіологія. Посібник для студентів біологічних факультетів / В.Р. Алексієнко. – К.: Український фітосоціологічний центр, 2007. – 116 с.
4. Богданова Л.Н. Характеристика зоопланктону Кременчуцького водосховища // Рибогосподарська наука України. 2015. Вип. 4(34). С. 15–30.
5. Борщівський П. Стратегічні проблеми розвитку рибного господарства України / П. Борщівський, М. Стасішен, Н. Алесіна // Стратегія розвитку України: наук. жур. – К.: Книжкове видавництво НАУ, 2004. – № 1–2. – С. 370-388.
6. Горбатенко І.Ю. Основи наукових досліджень. Київ, 2001. 92 с.
7. Грабченко А.І., Федорович В.О., Гаращенко Я.М. Методи наукових досліджень. Харків, 2009. 142 с.
8. Євтушенко М.Ю. Методика досліджень у рибництві. Київ, 2013. 130 с.
9. Ковальчук В.В., Моїсєєв Л.М. Основи наукових досліджень. Київ, 2005. 240 с.
10. Шейко В.М., Кушнарєнко Н.М. Організація та методика науково-дослідницької діяльності. Київ, 2002. 295 с.
11. Грінжевський М.В. Аквакультура України. – Львів: Вільна Україна, 1998. – С. 331.
12. Гроховська Ю.Р., Кононцев С.В., Колесник Т.М. Біологічний моніторинг водного середовища : навчальний посібник. – Рівне: НУВГП, 2010. – 161 с.
13. Головіна Н.А. Гематологія прудових риб / Н.А. Головіна, И.Д.Тромбицкий – Кишинев: Штиинца, 1989. – 158 с.
14. Еколого-економічні проблеми довкілля Житомирщини. [Кол. мо-ногр.]/ В.І. Карпов, С.П. Сіренький, В.К. Данилко та ін.; Під заг. ред. П.П. Михайленка. - Житомир, 2001. - 320 с.

- 15.Євтушенко М. Ю. Акліматизація гідробіонтів: підруч. / Євтушенко М. Ю., Дудник С. В., Глебова Ю. А. — К.: Аграрна освіта, 2011. — 240 с. — ISBN 978-966-2007-57-2.
- 16.Загальна гідробіологія. Константинов А.С. – М.: Вища школа, 1986р.
- 17.Збереження і моніторинг біологічного і ландшафтного різноманіття в Україні. – К.:Національний екологічний центр України, 2000 – 244с.
- 18.Клименко М.О., Гроховська Ю.Р. Гідроекологічний моніторинг та фітоіндикація стану водних екосистем басейну Прип'яті. Вісник НУВГП. Сільськогосподарські науки : зб. наук. праць. Рівне : НУВГП, 2014. Вип. 2 (66). С. 29–38. [Електронний ресурс]. – Режим доступу: <http://ep3.nuwm.edu.ua/3608/>
19. Клименко М.О., Гроховська Ю.Р. Оцінка екологічного стану водних екосистем річок басейну Прип'яті за вищими водними рослинами. Рівне: НУВГП, 2005. 194 с.
- 20.Коваленко В.О. Індустріальне рибництво/В.О. Коваленко. Методичні вказівки для самостійної роботи студентів. К.: Аграр Медіа Груп, 2011. - 140 с.
- 21.Козлов А.В. Розведення риби, раків, креветок у присадибній водоймі. М: ТОВ «Акваріум-Принт», 2008. 176 с.
- 22.Козлов А.В. Сохранение биоразнообразия ихтиофауны - основа устойчивого использования рыбных ресурсов//Матер. междунар. научн, конферен. молодых ученых "Водные биоресурсы и пути рационального использования", Киев, 2012. - С. 35-36.
- 23.Козлов А.В., Рубцов С.Ф Восстановление численности ручьевой форели в реке при организации коммерческого лова// Рибне господарство. - 2014. - Вып 63. - Киев. - С. 98-99
- 24.Лавровський В.В. Оборотно водопостачання при промисловому вирощуванні молоді райдувної форелі // Рибне госп-во, 1977. - №11. - С.58-59.
25. Лозовіцький П.С. Хімічний склад води річок українського Полісся і екологічна оцінка їх якості // Водне господарство України, 2007. № 5. С. 50 - 54.

26. Лукін В.Б. 2003. Механізми, що формують видову структуру перифітону в ході сезонної сукцесії: роль міжвидової конкуренції та осідання планктонних форм // Журн. загальної біології. Т. 64. № 3. с. 263-272.
27. Лукін В.Б., Сапова., Є.В., 2002. Зміни в екосистемі водопровідного каналу, що викликаються розвитком фітообрастань // Актуальні проблеми екології та природокористування (випуск 3) / збірник наукових праць. С. 83-87
28. Маслова Н.И., Петрушин В.А. 2013. Рыбоводно-биологическая оценка щуки – перспективного объекта поликультуры. Мат. Межд. науч.-прак. конф. "Состояние и перспективы развития пресноводной аквакультуры", с. 276–290.
29. Фізіологія риб: практикум / П.А. Дехтярьов, І.М. Шерман, Ю.В. Пилипенко, А.А. Яржомбек, С.Г. Вовченко. – К.: Вища шк., 2001. – 128 с.
30. Дехтярьов П.А., Євтушенко М.Ю., Шерман І.М. Фізіологія риб. Київ, 2014. 315 с.
31. Методи іхтіологічних досліджень: навчальний посібник. Херсон, 2017. 432 с.
32. Плотников Г.К., Пескова Т.Ю., Шкуте А. и др. Основы ихтиологии. Сборник классических методов ихтиологических исследований для использования в аквакультуре. Латвия, 2018. 253 с.
33. Шерман І.М., Пилипенко Ю.В., Шевченко П.Г. Загальна іхтіологія: підручник. Київ, 2009. 454 с.
34. Пилипенко Ю.В., Шевченко П.Г., Цедик В.В. та ін. Методи іхтіологічних Фізіологія риб: практикум / П.А.Дехтярьов, І.М.Шерман, Ю.В.Пилипенко, А.А.Яржомбек, С.Г.Вовченко. – К.: Вища школа, 2001. – 128 с.
35. Лакин Г. Ф. Биометрия: Учебное пособие для биол. спец. вузов — 4-е изд., перераб. и доп. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.