

JANUSZ STARMACH

Charakterystyka głowaczy:

Cottus poecilopus Heckel i *Cottus gobio* L.

Characteristic of

Cottus poecilopus Heckel and *Cottus gobio* L.

Mémoire présenté le 5 avril 1971 dans la séance de la Commission Biologique
de l'Académie Polonaise des Sciences, Cracovie

Abstract — An ecological characteristic was presented of *Cottus poecilopus* Heckel and *Cottus gobio* L., fishes resembling each other in shape and mode of life, but occurring in separate regions of rivers and streams. It was found that certain features are different in the two species. The oxygen consumption, the possibility of a rapid change of the number of erythrocytes in the peripheral blood, the structure and equipment in sensory corpuscles of the organ of the lateral line, and the sensitivity to the temperature of the water were investigated. These features, similarly as others distinguishing the two species morphologically, are closely related with the genotype, this being reflected in the difference in their chromosome sets. They explain clearly the adaptation of each of these species to different conditions of the environment. Thus, the closely characterized *Cottus* species provide a distinct example of the concordance of the biological system of the organism with the system of external factors.

Wstęp

Głowacze, *C. poecilopus* i *C. gobio* są to ryby o ciele przystosowanym do życia na dnie szybko płynących i dobrze natlenionych wód, z kształtu i trybu życia bardzo podobne do siebie. Może to właśnie dlatego Anderson (1898) uważał, że głowcz przęgopletwy (*C. poecilopus*) jest jedynie formą głowcza białopletwego (*C. gobio*), a Rozwadowski (1900) stanowczo zaprzeczał istnieniu dwóch gatunków głowaczy, poddając krytyce przedstawione przez Heckla (1858) cechy gatunkowe *C. poecilopus*. Pisał on

na zakończenie swego artykułu „Liczyć się będziemy li z jednym rodzajem głowacza, a to bez względu na to, czy pletwy jego są białe, szare czy pręgowane, czy rożki występować będą wyraźnie, czy mniej wyraźnie, czy w pletwie brusznej będzie o jeden lub dwa promienie więcej czy mniej”.

Oba te gatunki mają ciekawe rozmieszczenie geograficzne. *C. gobio* występuje według Berga (1949), Müllera (1960) i Koli (1969) w całej Europie z wyjątkiem południowej Hiszpanii, Włoch, Grecji, a następnie Szkocji, Irlandii, Jutlandii i Norwegii, brak go też na Kaukazie. Nie ma go w dolnym biegu Wołgi i Dniepru. Natomiast na wschodzie granice jego występowania sięgają aż do zachodniej Syberii. Mimo to nie występuje on we wszystkich rzekach europejskich. Thienemann (1950) wymienia szereg rzek szczególnie w północnych Niemczech, gdzie się go nie spotyka.

C. poecilopus ma inne rozmieszczenie (Thienemann 1950, Müller 1960). Występuje on w środkowej i północnej Europie oraz Azji w całym basenie Oceanu Lodowatego aż po Kamchatkę i Koreę. W Europie ma dwa centra rozmieszczenia: norweskie, skąd rozchodzi się w kierunku południowo-wschodnim (Szwecja, Dania) oraz karpackie, skąd sięga do systemów wodnych Odry, Wisły, Dniestru i Dunaju. W Karpatach, Norwegii i Szwecji trzyma się on jedynie potoków górskich, natomiast na niżu, w północnych Niemczech, Danii oraz Pojezierzu Mazurskim występuje w przyródłowym rejonie potoków i rzek, a także w niektórych jeziorach.

Według Thienemanna (1950) *C. poecilopus* należy do gatunków euroazjatyckich. Na obecne zaś swoje stanowiska przywędrował on prawdopodobnie w późnym okresie lodowcowym ze wschodu, posuwając się wzdłuż Karpat na północ z biegiem prarzek Wisły i Odry, aż do Danii, Szwecji i Norwegii, albo przez półwysep Jutlandzki, albo przez bałtyckie jezioro polodowcowe, do którego uchodziły Wisła i Odra. *C. gobio* natomiast jest zaliczany przez Thienemanna (1950) do środkowoeuropejskiej fauny, która w okresie lodowcowym nie była rozmieszczona równomiernie na obszarach wolnych od lodu, ale znajdowała się na południowych krańcach tych obszarów. Po ustąpieniu lodowca przywędrowała zaś na obecne stanowiska, oczywiście przed obniżeniem Litorynowym, o czym świadczy jego obecność w Anglii i Szwecji. Mapę rozmieszczenia obu gatunków w Europie (ryc. 1) podaje Müller (1960).

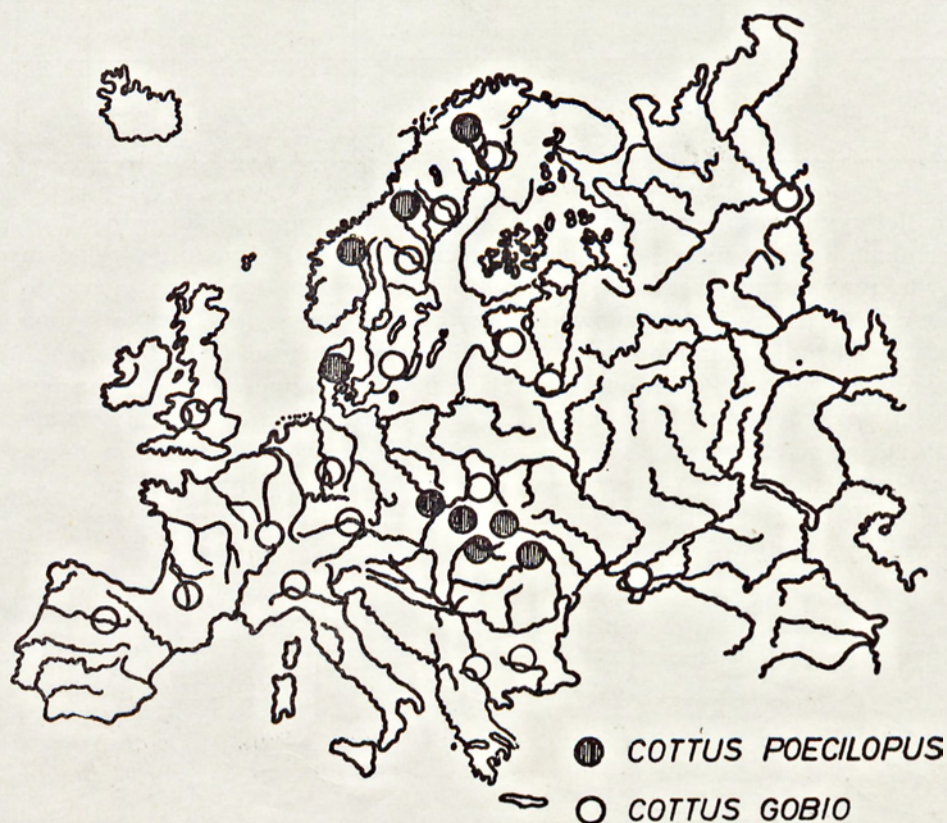
W Polsce *C. poecilopus* znajduje się w Karpatach, Sudetach oraz na Pojezierzu Mazurskim, gdzie w rzece Drwęcy stwierdził jego obecność Backel (1964). *C. gobio* zamieszkuje przede wszystkim górskie i podgórskie potoki i rzeki. Na niżu rozmieszczenie jego nie jest dokładnie znane. Kaj (1954) stwierdził jego obecność przy ujściu Welny do Warty, Jaskowski (1962) w Warcie w okolicach Puszczykowa, w dolnym biegu Drawy i jej dopływach, w Gwdzie i jej dopływach, a Backel (1964) w rzece Drwęcy na Pojezierzu Mazurskim.

W Karpatach i Skandynawii, w rzekach gdzie żyją oba gatunki, *C. poecilopus* z reguły występuje w wyższych partiach wód, a *C. gobio* w niższych

(Nybelin 1936, Oliva 1960, Müller 1960, Holčík i inni 1965, Starmach 1965, Čihar 1969), chociaż w wielu przypadkach istnieją mniejsze lub większe obszary zamieszkałe przez oba gatunki.

To charakterystyczne rozmieszczenie, podobny sposób życia oraz duże podobieństwo morfologiczne tych ryb nie krzyżujących się ze sobą w warunkach naturalnych jest od dłuższego czasu przedmiotem badań różnych autorów, tak w Skandynawii (Nybelin 1936, Müller 1960, Andreasson 1967, 1969, 1969a, 1969b, Nyman i Westin 1968, Koli 1956, 1969, Andreasson i Müller 1969), jak i w Karpatach (Oliva 1960, Paschalski 1959, Holčík i inni 1965, Štraškraba i inni 1966, Čihar 1969, Starmach 1962, 1965, 1967, 1968, 1970, 1971).

Wydawało się więc interesujące opracowanie na podstawie dotychczasowych badań ekologicznej charakterystyki gatunków *C. poecilopus* i *C. gobio*.



Ryc. 1. Mapa występowania *Cottus poecilopus* i *Cottus gobio* w Europie, wg Müllera 1960

Fig. 1. Map of occurrence of *Cottus poecilopus* and *Cottus gobio* in Europe, after Müller 1960

Różnice systematyczne

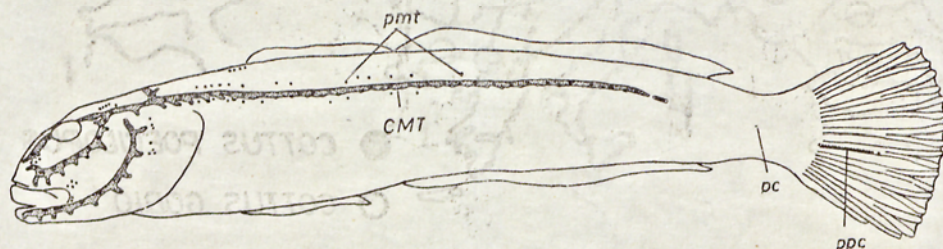
Najważniejszymi cechami systematycznymi odróżniającymi oba gatunki są: a) płetwy brzuszne, b) kanały tułowiowe linii nabocznej, c) kanały wieczkowo-żuchwowe, d) dymorfizm płciowy.

Tabela I. Liczba promieni w płetwach u *Cottus poecilopus* i *Cottus gobio* z dorzecza rzeki Raby
Table I. Number of rays in fins in *Cottus poecilopus* and *Cottus Gobio* from the basin of the River Raba

Płetwy Fins	D I			D II			A				V	
	7	8	9	17	18	19	13	14	15	16		
Liczba promieni Number of rays												1/4
Liczba osobników Number of specimens <i>C. poecilopus</i>	♂	-	59	38	20	60	17		50	42	8	100
	♀	-	55	40	28	52	15	-	45	44	12	100
Liczba osobników Number of specimens <i>C. gobio</i>	♂	50	-	-	14	33	3	12	38	-	-	50
	♀	50	-	-	11	34	5	9	41	-	-	50

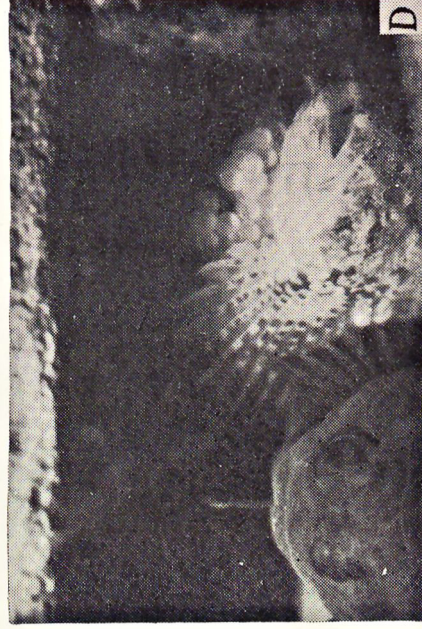
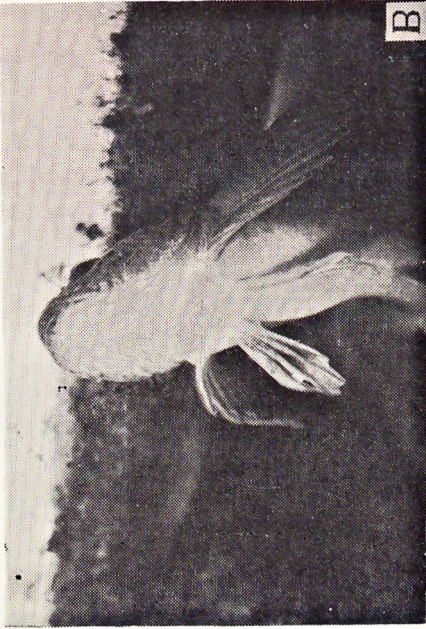
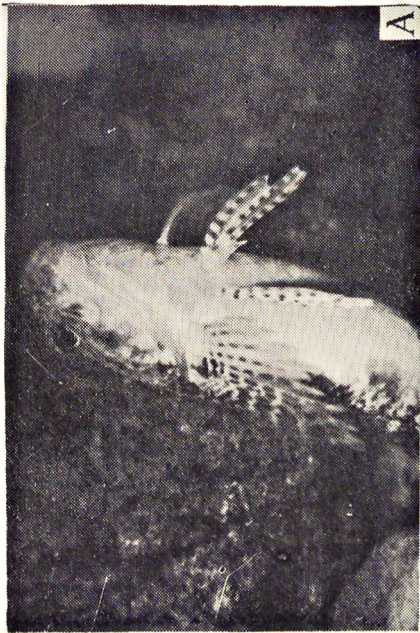
Płetwy brzuszne, pomimo że mają u obu gatunków taką samą ilość promieni, a mianowicie 1/4 (tabela I), różnią się jednak wyraźnie wyglądem zewnętrznym, ponieważ u *C. poecilopus* są przegowane i pierwszy ich promień wewnętrzny jest o połowę krótszy od następnego. U *C. gobio* są one zaś białe i mają promienie mniej więcej równej długości (ryc. 2 A, B).

Kanały tułowiowe linii nabocznej są u *C. poecilopus* umieszczone powyżej poziomej przegrody, nie sięgają do nasady płetwy ogonowej, ale kończą się na wysokości tylnej krawędzi płetwy grzbietowej. Natomiast u *C. gobio* kanały te są położone na wysokości poziomej przegrody mięśniowej i ciągną się wzdłuż całego tułowia aż do nasady płetwy ogonowej (ryc. 3, 4).



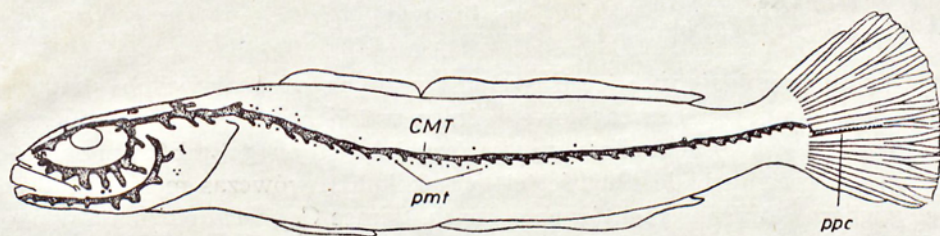
Ryc. 3. *Cottus poecilopus*, CMT — kanał tułowiowy, pmt, pc, ppc, — neuromasty powierzchniowe

Fig. 3. *Cottus poecilopus*, CMT — trunkal canal, pmt, pc, ppc, — superficial neuromasts



Ryc. 2. A — *Cottus poecilopus*, B — *Cottus gobio*, C — samiec i samica *Cottus poecilopus* w czasie tarła, D — samiec i samica *Cottus poecilopus* po tarle

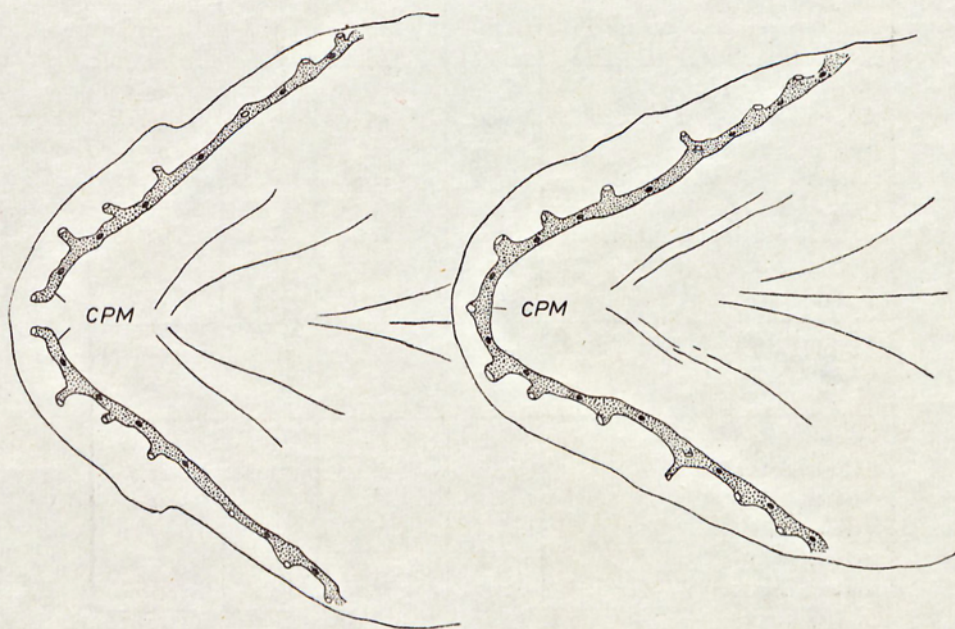
Fig. 2. A — *Cottus poecilopus*, B — *Cottus gobio*, C — male and female of *Cottus poecilopus* during spawning, D — male and female of *Cottus poecilopus* after spawning



Ryc. 4. *Cottus gobio*, CMT — kanał tułowiowy, pmt, ppc, — neuromasty powierzchniowe

Fig. 4. *Cottus gobio*, CMT — truncal canal, pmt, ppc — superficial neuromasts

Kanały wieczkowo-żuchwowe narządu zmysłu linii nabocznej u *C. poecilopus* są oddzielone i zakończone na przodzie kości zębowej kanalikami widocznymi na zewnątrz w postaci dwóch małych otworków (por). U *C. gobio* są one zrośnięte i posiadają na przodzie kości zębowej tylko jeden kanał ujściowy zakończony szerokim otworkiem (ryc. 5, 6).



Ryc. 5, 6. *Cottus poecilopus*, *Cottus gobio*, CPM — kanały wieczkowo-żuchwowe

Fig. 5, 6. *Cottus poecilopus*, *Cottus gobio*, CPM — operculo-mandibular canals

Dymorfizm płciowy ujawnia się wyraźnie u *C. poecilopus* w długości płetw brzusznych, dłuższych u samców i sięgających aż poza otwór odbytowy, podczas gdy u *C. gobio* różnice te u obu płci są nieznaczne.

Cechy liniowe

Oprócz wymienionych cech systematycznych odróżniających oba gatunki istnieją jeszcze szczegółowe różnice w ich proporcjach ciała. Jeżeli porówna się wartości średnie wymiarów ciała u obu gatunków przedstawione w procentach do długości ciała (tabela II), wówczas można zauważyć większe różnice w niektórych cechach. Samce *C. poecilopus* mają w porównaniu z samcami *C. gobio* mniejsze proporcje: największej wysokości ciała, długości płetw piersiowych i długości głowy. Przewyższają zaś *C. gobio* pod względem: odległości zagrzbietowej, podstawy pierwszej płetwy grzbietowej i długości płetwy brzusznej.

Tabela II. Różnice pomiędzy poszczególnymi wymiarami ciała u *Cottus poecilopus* i *Cottus gobio*

Table II. Differences between the particular body dimensions in *Cottus poecilopus* and *Cottus gobio*

Procentowe wymiary ciała w stosunku do Longitudo totalis Percentage body dimensions in relation to Longitudo totalis	Samce Males		Samice Females	
	<i>Cottus gobio</i>	<i>Cottus poecilopus</i>	<i>Cottus gobio</i>	<i>Cottus poecilopus</i>
Distantia praedorsalis	-	--	29,6	26,6
Distantia postdorsalis	39,8	42,4	39,5	43,9
Summa altitudo corporis	16,0	13,1	15,6	12,9
Summa altitudo pinnae dorsalis I	15,5	17,9	-	-
Summa altitudo pinnae dorsalis II	-	-	11,3	9,3
Longitudo pinnae pectoralis	26,7	24,5	27,4	23,3
Longitudo pinnae ventralis	18,5	22,0	-	-
Longitudo capitis	27,5	25,2	27,4	24,1
Procentowe wymiary ciała w stosunku do Longitudo capitis Percentage body dimensions in relation to Longitudo capitis				
Longitudo spatii postorbitalis	-	-	57,7	54,8
Latitudo capitis	72,8	70,1	72,0	67,3
Latitudo frontis	-	-	14,2	16,6
Diameter oculi	20,4	17,8	-	-
Latitudo maxillae	10,4	12,7	10,2	12,5
Longitudo maxillae	39,9	37,5	40,8	46,8

Samice *C. poecilopus* posiadają w porównaniu z samicami *C. gobio* mniejsze proporcje: długości przedgrzbietowej, największej wysokości ciała, wysokości drugiej płetwy grzbietowej, długości płetwy piersiowej i długości głowy. Mają one natomiast większą odległość zagrzbietową.

Również średnie procentowe wymiary głowy w stosunku do jej długości wykazują różnice zarówno u samców, jak i u samic omawianych gatunków. Samce *C. poecilopus* mają większą od samców *C. gobio*: szerokość

i długość kości górnoszczękowej oraz mniejszą szerokość głowy i poziomej średnicy oka. Samice *C. poecilopus* posiadają mniejszą: długość zaochną, szerokość głowy i długość kości górnoszczękowej, lecz większą szerokość czola i szerokość kości górnoszczękowej.

W powyższym opisie opartym na materiale z dorzecza rzeki Raby uwzględniono różnice w cechach liniowych wynoszące więcej niż 2%. Nie zmieniają one jednak zasadniczego układu proporcji ciała tych ryb, stąd to przy pobieżnej obserwacji łatwo je ze sobą pomylić.

Cechy merystyczne

Ilość promieni w płetwach grzbietowych, analnej i brzusznej u samców i samic obu gatunków głowaczy z dorzecza rzeki Raby zestawiona jest w tabeli I. W pierwszej płetwie grzbietowej najczęściej powtarza się ilość 8—9 promieni u *C. poecilopus* oraz 7 promieni u *C. gobio*. W drugiej płetwie grzbietowej przeważa u obydwóch gatunków 18 promieni. W płetwie analnej u większości badanych ryb jest 14—15 promieni u *C. poecilopus* oraz 14 u *C. gobio*. Płetwy brzuszne mają u obu gatunków 1/4 promienie.

Według Olivy (1960) u *C. poecilopus* pochodzących z różnych rzek i potoków (Staříč, Sosnovsky z dorzecza Odry; Divoka, Górna Bečva z systemu Dunaju; okolic Babiej Góry i Morskiego Oka oraz Cisy i Wagu) w pierwszej płetwie grzbietowej przeważa 8—9 promieni. W drugiej 16—17 promieni (w jednym wypadku 18—19 u ryb z rzeki Cisy). W płetwie analnej 13—14 również z wyjątkiem rzeki Cisy, z której ryby posiadają w większości wypadków 14—15 promieni.

U *C. gobio* (Oliva i Hensel 1962) odłowionych w siedmiu rzekach (Łabie, Odrze, Tiszy, Prucie, Popradzie, Hronie i Wagu) w pierwszej płetwie grzbietowej przeważa 7—8 promieni, w drugiej grzbietowej 16—17 promieni, a w analnej 11—13 promieni.

Średnia liczba promieni w płetwach *C. gobio* z północnej Europy (Koli 1969) jest następująca: w pierwszej płetwie grzbietowej 7, w drugiej 16—17, w analnej 11—12.

Jak więc widać, liczba promieni w płetwach obu gatunków głowaczy wykazuje pewne wahania spowodowane prawdopodobnie lokalnymi warunkami środowisk, z których pochodziły badane ryby.

Chromosomy

Diploidalna liczba chromosomów u *C. poecilopus* poza trzema na 10 badanych kariotypów (tabela III) wynosi 48. Składa się na nią 8 chromosomów metacentrycznych o kształcie litery „V” oraz 40 chromosomów akrocentrycznych o kształtach prostych lub zakrzywionych pałeczek (ryc. 7).

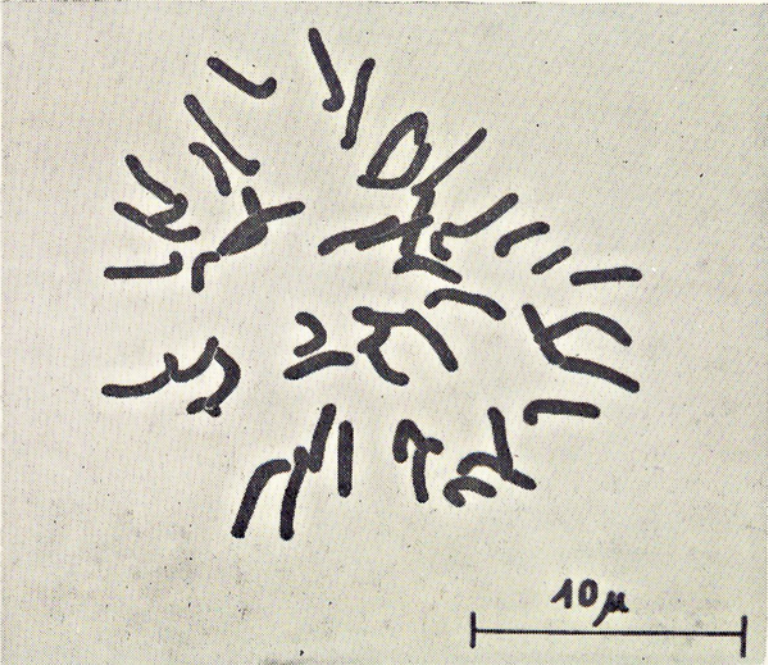
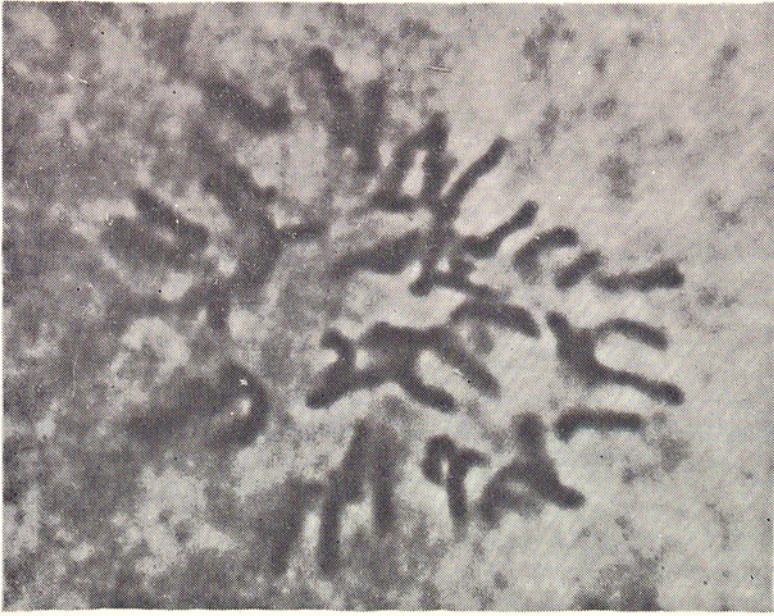
Tabela III. Liczba chromosomów
Table III. Number of chromosomes

Nr No.	C. poecilopus				C. gobio			
	Liczba ogólna Total number	Akro- centry- cznych Acro- centric	Meta- centry- cznych Meta- centric	Liczba ramion Number of arms	Liczba ogólna Total number	Akro- centry- cznych Acro- centric	Meta- centry- cznych Meta- centric	Liczba ramion Number of arms
1	45	37	8	53	50	44	6	56
2	48	41	7	55	50	44	6	56
3	48	40	8	56	52	46	6	58
4	48	40	8	56	52	46	6	58
5	48	40	8	56	52	45	7	59
6	48	40	8	56	52	46	6	58
7	48	40	8	56	52	46	6	58
8	48	40	8	56	52	46	6	58
9	49	41	8	57	52	46	6	58
10	50	44	6	56	52	46	6	58

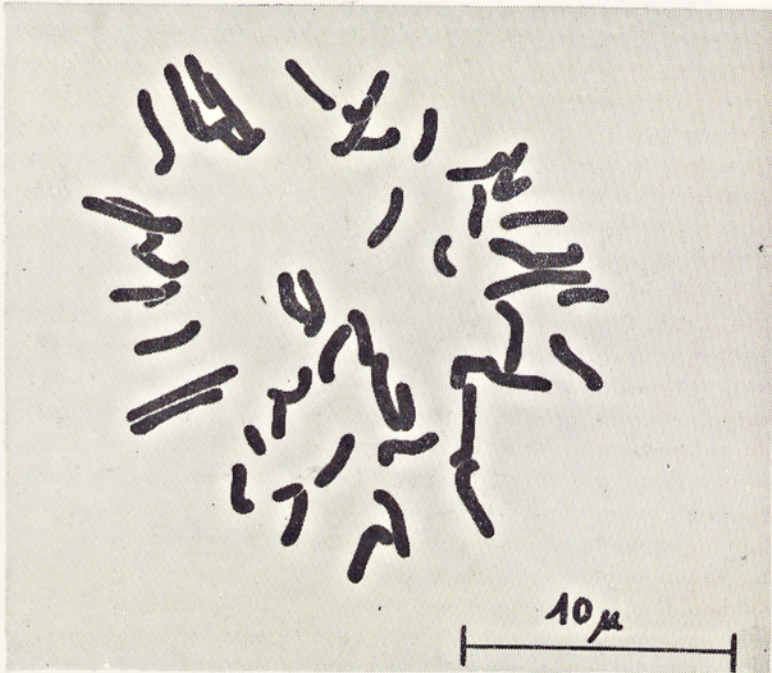
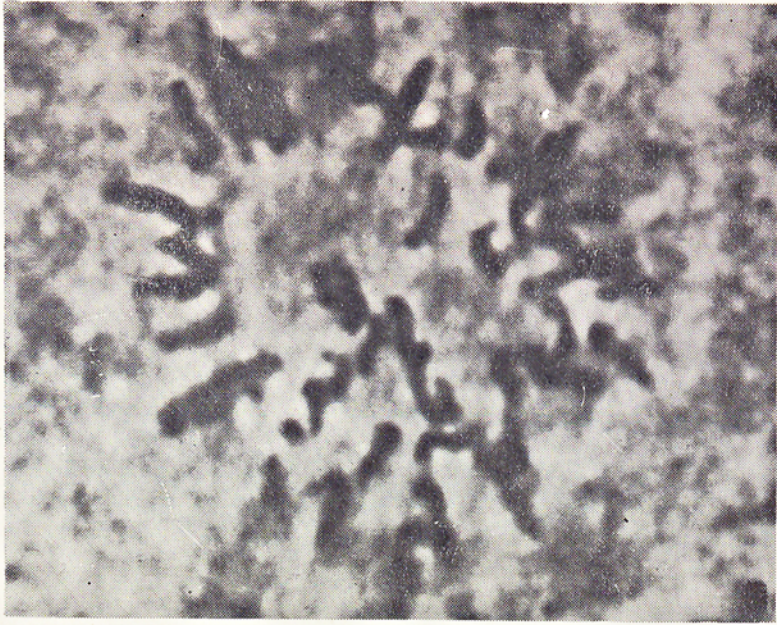
Kariotyp u *C. gobio* jest odmienny (ryc. 8). W większości badanych jąder komórek zarodkowych (tabela III) całkowita liczba diploidalnych chromosomów wynosi 52, a na tę liczbę przypada 6 chromosomów metacentrycznych o kształtach litery „V” lub zbliżonym do niej i 46 chromosomów akrocentrycznych o kształcie prostych lub zagiętych pałeczek.

Z porównania kariotypów *C. poecilopus* i *C. gobio* wynika, że choć są one odmienne, wykazują jednak bliskie pokrewieństwo. Jeżeli bowiem przyjmie się za podstawę porównawczą u obu gatunków nie liczbę i rodzaj chromosomów, a liczbę ramion (chromosomy metacentryczne mają dwa ramiona, akrocentryczne jedno ramie), wówczas znajduje się liczby bardzo do siebie podobne, a mianowicie u *C. poecilopus* 56 i u *C. gobio* 58. Stosunek ten może wskazywać na ewentualne powstanie kariotypu jednego z dwóch omawianych gatunków z garnituru chromosomalnego drugiego gatunku, ponieważ w ewolucji kariotypów u zwierząt (White 1954) można często stwierdzić zastępowanie jednej (lub więcej) pary chromosomów metacentrycznych przez dwie (cztery itd.) pary chromosomów akrocentrycznych. W związku z tym mogą występować dwie możliwości: albo w czasie ewolucji dwa chromosomy akrocentryczne przez zlanie się wytwarzają jeden chromosom metacentryczny, albo chromosom metacentryczny przez fragmentację wytwarza dwa chromosomy akrocentryczne.

Podobnie przedstawia się to u ryb łosiowatych. Simon i Dollar (1963) stwierdzili bowiem w czasie badań kariotypów dwóch przedstawicieli rodziny *Salmonidae*, *Salmo gairdneri* i *Salmo clarki lewisi*, że choć kariotypy tych ryb są różne (*S. gairdneri* $2n = 60$, w tym metacentrycznych 44 i akrocentrycznych 16, *S. clarki* $2n = 64$, w tym metacentrycznych 42 i akrocentrycznych 22), to liczba ramion u obydwóch gatunków jest zbliżona i wynosi 104 i 106. Jest to zdaniem tych autorów dowód, że kariotyp *S. gairdneri* powstał z kariotypu *S. clarki* drogą ewolucji przez



Rys. 7. Chromosomy *Cottus poecilopus* w stadium metafazy $2n = 48$
Fig. 7. Chromosomes of *Cottus poecilopus* in the stage of metaphase $2n = 48$



Ryc. 8. Chromosomy *Cottus gobio* w stadium metafazy $2n=52$
Fig. 8. Chromosomes of *Cottus gobio* in the stage of metaphase $2n=52$

dwa złania centralne i jedno przesunięcie centromeru. Rozumowanie swoje oparli oni na wyglądzie kariotypów pięciu innych gatunków *Salmonidae* *Oncorhynchus*, które mają prawie równą liczbę ramion, ale posiadają różną liczbę chromosomów, przy czym bardziej stenotopowe gatunki mają ich mniej.

Nie znając garniturów chromosomów innych przedstawicieli rodziny *Cottidae* trudno osądzić, czy w czasie ewolucji obu omawianych gatunków nastąpiło zlewanie się, czy też fragmentacja chromosomów jak również, którego z tych gatunków kariotyp był wyjściowy dla gatunku drugiego. Podkreślić należy jedynie, że różnice, jakie się obserwuje w występowaniu obu gatunków w rzekach, korespondują z różnicami w garniturze chromosomów. Mniejsza liczba chromosomów u *C. poecilopus* wiąże się więc przypuszczalnie, podobnie jak w rodzinie *Salmonidae*, z zawężoną specjalizacją do warunków środowiska.

Rozród i rozwój

Głowacze należą do ryb ochraniających ikrę; obserwacje ich tarła, a szczególnie pilnowania jaj złożonych w gniazdach, są bardzo dawne, jak bowiem podaje Siebold (1863) pisał już o nich Linnaeus.

Na podstawie prowadzonych przeze mnie w 1962 roku badań dotyczących rozrodu, rozwoju embrionalnego i larwalnego u *C. poecilopus* oraz prac Frenkla (1913), Schreitmüllera (1925), Dorniera (1942), Morrisa (1954), Andreassona (1967) i własnych obserwacji nad zalotami oraz rozwojem embrionalnym i larwalnym u *C. gobio* można sądzić, że u obu gatunków przebiegają one bardzo podobnie. W związku z tym w niniejszym opisie ograniczam się do podania rozrodu i cyklu rozwojowego jaj i larw tylko u *C. poecilopus*.

Na wiosnę z końcem marca lub w pierwszej połowie kwietnia, w zależności od splywu wód śniegowych, oba gatunki głowaczy przystępują do składania ikry. Zwiastunem tego jest zmiana normalnego szarobrunatnego ubarwienia ciała na ubarwienie godowe. Jest ono u samców ciemno popielate, a nawet granatowoczarne, również i na płetwach z wyjątkiem płetw brzusznych. Pierwsza płetwa grzbietowa ma jednak wyraźne jasno żółte obramowanie górnej krawędzi. Jest ono widoczne u samców w ciągu całego roku, teraz jednak znacznie silniej się odcina na tle ciemnego zabarwienia całego ciała. Samice w okresie tarłowym w przeciwieństwie do samców, u których kolory ujednolicają się i wyraźnie ciemnieją, zmieniają swoje normalne ubarwienie na mozaikę kolorów o jasnych odcieniach brunatnego, żółtego i popielatego, występujących na całym ciele oraz płetwach pokrytych delikatną przezroczystą skórą.

Tarło głowaczy odbywa się w jamkach pod mocno wrośniętymi w dno kamieniami ustawionymi grzbietem w kierunku ruchu wody, co zabezpie-

cza złożoną na ich spodniej stronie ikrę przed bezpośrednim działaniem prądu. Ma ono miejsce w niegłębokich odcinkach potoków i rzek o umiarkowanej szybkości prądu, najczęściej przy brzegach lub przy dolnych krawędziach głębocek. Wyszukiwaniem miejsc do tarła, przygotowaniem ich i obroną zajmują się samce.

W czasie gdy samce najpierw szukają, a później pilnują wybranych przez siebie gniazd, samiczki z wyraźnie zaokrąglonymi brzuskami, nie siedzą przyczajone pod kamieniami jak dotychczas, ale zaczynają pływać i zaglądać do przygotowanych norek. Samce zaś zapraszają je do wejścia przy pomocy charakterystycznych poprzecznych ruchów ciała. Gdy po dłuższych ceremoniach polegających na wchodzeniu i wychodzeniu z norki i stale powtarzających się zaproszeniach samców samiczki zdecydują się pozostać w norce, obracają się tam brzuchem do góry i pozostają przez dłuższy czas bez ruchu. Samce natomiast, bądź leżąc koło nich bokiem, bądź również brzuchem do góry (ryc. 2, C) przyciskając je do spodniej strony kamienia nakrywającego jamkę oraz trącając głową i płetwami, starają się w ten sposób zdopingować je do złożenia ikry. Ikra zostaje wyrzucona jednym strumieniem i równocześnie polana mleczkiem samca. Zbija się ona w kulę i przykleja się do spodniej strony kamienia nakrywającego gniazdo, przyciskana do niego przez leżące na grzbietach i ciężko dyszące ryby (ryc. 2, D). Po około 20 minutach, kiedy ikra została już dobrze przyklejona do kamienia, samica ponaglana przez samca opuszcza norkę i od tego czasu całą opiekę nad złożoną ikrą obejmuje samiec (ryc. 9, A). Broni on do niej dostępu i wachluje ją ogromnymi płetwami piersiowymi, grzbietowymi oraz ogonową, aż do chwili rozpoczęcia wylęgu, czyli przez około 12 dni. Następnie odpływa z gniazda i nie interesuje się nim więcej.

Ikra głowaczy jest typu oligoplazmatycznego, kleista, koloru żółtopomarańczowego, o średnicy około 2,4 mm. Ma ona grubą błonę i niewielką przestrzeń okołozółtkową (0,2 mm) oraz żółtko zawsze skierowane biegunem wegetatywnym w dół. Posiada ono w dolnej części cięższą i bardziej zwartą konsystencję o intensywnej żółtej barwie odcinającej się wyraźnie od przezroczystej reszty jaja.

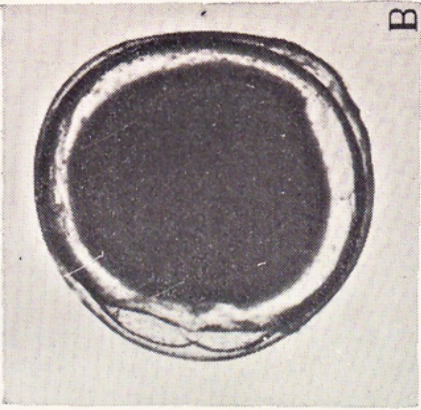
Rozwój zapłodnionych jaj *C. poecilopus*, w przypadku prowadzonych przeze mnie obserwacji, trwał 12 dób i 20 godzin, przy średniej temperaturze 15,5°C, czyli 217,8 stopniodni. Czas ten odpowiada również rozwojowi jaj *C. gobio*, których inkubację przeprowadziłem w podobnych warunkach.

Poszczególne etapy rozwoju jaj wymagały następującego okresu czasu. Po dwóch godzinach od zapłodnienia na biegunie animalnym pojawiły się dwa blastomery (ryc. 9, B), z których po 17 godzinach powstała morula, a po upływie jednej doby i dwu godzinach blastula, zamykająca bruzdkowanie czyli pierwszy okres rozwoju embrionalnego (ryc. 9, C).

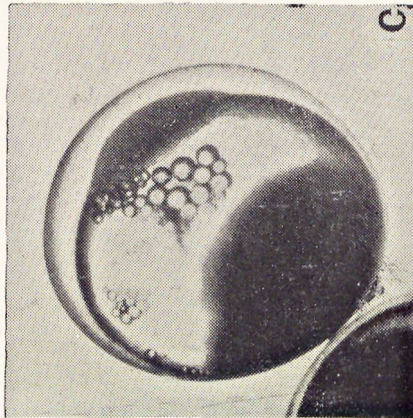
Gastrulacja, czyli obrastanie żółtka przez komórki blastodermy, rozpo-



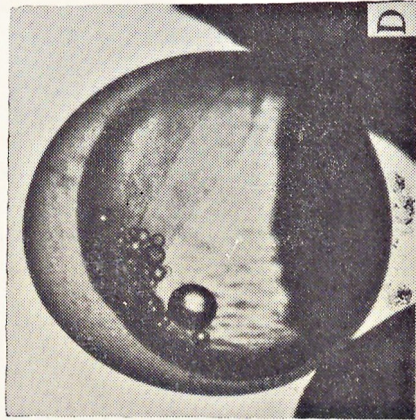
A



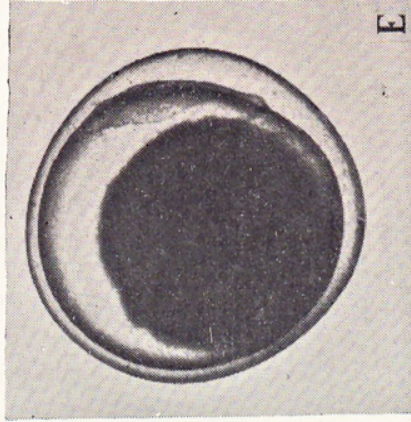
B



C



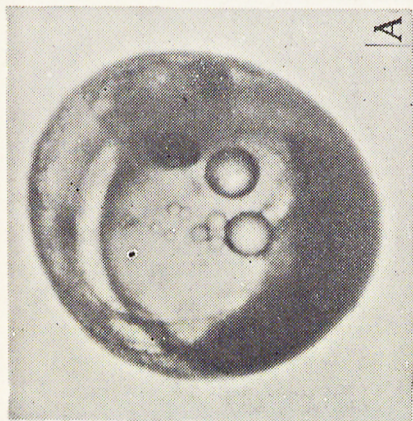
D



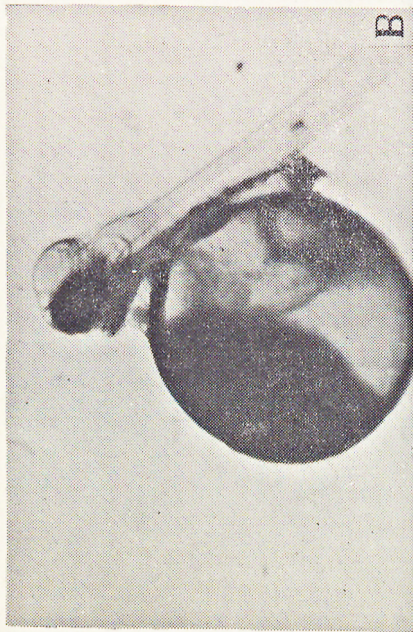
E

Ryc. 9. A — samiec pilnujący ikry, B dwa blastomery, C blastula, D — gastrulacja, E — pierwszy zarys ciała

Fig. 9. A — male guarding spawner, B — two blastomeres, C — blastula, D — gastrulation, E — first outline of body



A



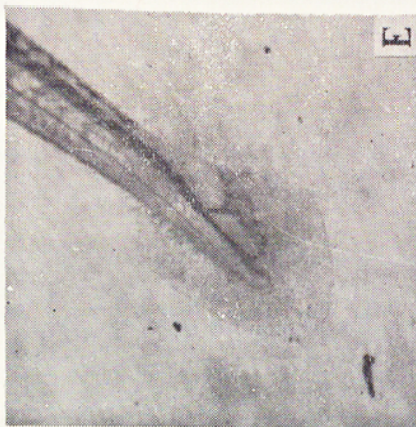
B



C



D



E

Ryc. 10. A — ikra zaoczkowana, B — larwa zaraz po wylęgu, C — larwalny narząd oddechowy na lewej stronie woreczka żółtkowego, D — tętnica żółtkowa po prawej stronie woreczka żółtkowego, E — larwalny narząd oddechowy w płetwie ogonowej

Fig. 10. A — embryo with dark pigment in the eyes, B — larva immediately after hatching, C — larval respiratory organ on the left side of the yolk sac, D — arteria vitelina on the right side of the yolk sac, E — larval respiratory organ in the caudal fin

czyła się po upływie 2 dób i 6 godzin od zapłodnienia (ryc. 9, D). Zakończyła się ona po 2 dobach i 16 godzinach. Wtedy na kuli żółtka już obrośniętej przez blastodermę pojawił się jeszcze wczesny, ale już wyraźny zarys ciała embriona o długości 4 mm (ryc. 9, E), skierowany głową w kierunku animalnego bieguna żółtka. W dalszym etapie rozwoju po 8 dobach i 4 godzinach zauważono pierwsze pojedyncze ruchy oddzielonego od woreczka żółtkowego ogona zarodka. Powtarzały się one rytmicznie w odstępach czasu wynoszących od 60 do 90 sekund. Po 9 dobach (155,8 stopniodniach) w oczach zarodków wytworzył się czarny pigment (ryc. 10, A), serce zaś rytmicznie kurcząc się przepompowywało czerwoną krew. Od tego czasu z każdą godziną rozwoju zarodki obracały się coraz energiczniej w otocze jajowej, stopniowo nadtrawianej przez hyaluronidazę wydzielaną przez jedno komórkowe gruczoły łęgowe znajdujące się w skórze przodu ciała do przestrzeni okołożółtkowej, z chwilą kiedy zaczęło się embrionalne krążenie krwi (Zotin 1954, Smolianov 1957, Popov i Zotin 1961). Po 12 dobach i 20 godzinach od zapłodnienia na skutek działania fermentu i mechanicznego nacisku wywieranego przez bardzo energicznie poruszający się zarodek błony jajowe zaczęły pękać wzdłuż grzbietów embrionów i świeżo wylęgłe larwy wypadały z umieszczonej na spodniej stronie kamienia ikry na dno jamki, gdzie natychmiast przy pomocy ruchów płetw piersiowych i delikatnego przeźroczystego ogona starały się ukryć w zaciemnionym i bezpiecznym miejscu.

Larwy głowaczy o długości całkowitej 6,0 mm w chwili opuszczenia osłonki jajowej są bardzo niezdarne, ponieważ z trudem ciągną za sobą ogromny kulisty woreczek żółtkowy, 2,5 mm długi i 2,4 mm wysoki (ryc. 10, B). Oddychają przy pomocy sieci naczyń krwionośnych utworzonych przez żyłę wątrobową i rozpostartych na lewej ścianie woreczka. Naczyniami tymi krew płynie od góry ku dołowi i następnie przechodzi na prawą stronę woreczka, gdzie zostaje zebrana przez tętnicę żółtkową (ryc. 10, C, D). Ten larwalny narząd oddechowy według Kriżanovskiego (1934) jest charakterystyczny dla rodziny *Cottidae*. Utrzymuje się on aż do wykształcenia skrzel, które u tych ryb pojawiają się bardzo wcześnie. Pierwsze bowiem naczynie skrzelowe zauważono już po 3 dobach rozwoju i długości całkowitej larwy 8,3 mm. Całkowite zaś wykształcenie skrzel nastąpiło po 4—5 dobach, a po 6—7 skrzel te były już nakryte w pełni wykształconymi wieczkami skrzelowymi. Równocześnie z pojawieniem się pierwszych naczyń skrzelowych powstaje przy końcu ogona pętla naczyń krwionośnych z licznymi bardzo cienkimi rozgałęzieniami, jako dodatkowy organ oddechowy. Znajduje się on na wysokości końca struny grzbietowej, w miejscu, w którym tętnica ogonowa zagina się ku dołowi i przechodzi w żyłę podogonową (ryc. 10, E). Być może, że powstanie jego pozostaje w związku z szybkim kurczeniem się woreczka żółtkowego wraz z rozpostartą w nim siecią naczyń krwionośnych. Dodatkowy organ oddechowy zanika po całkowitym wykształceniu się skrzel, to znaczy po

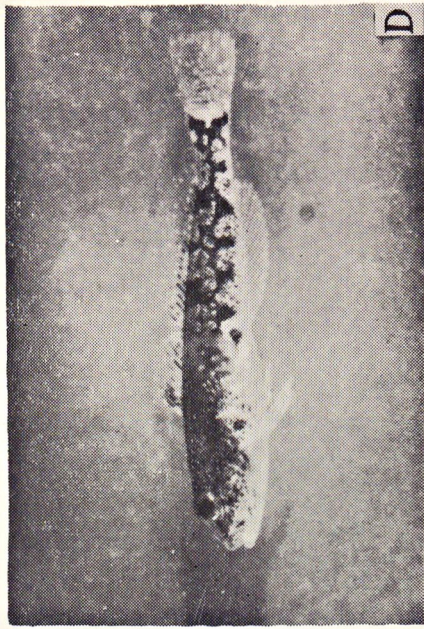
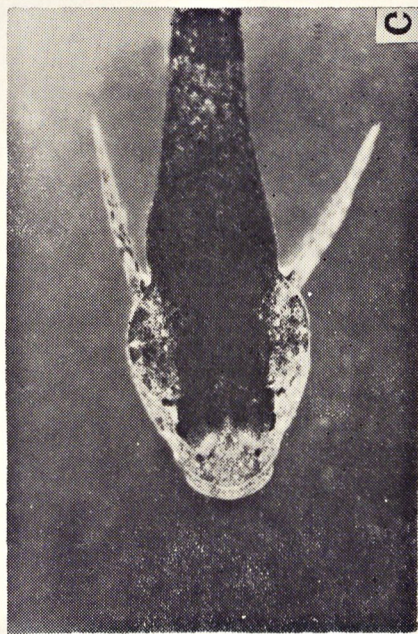
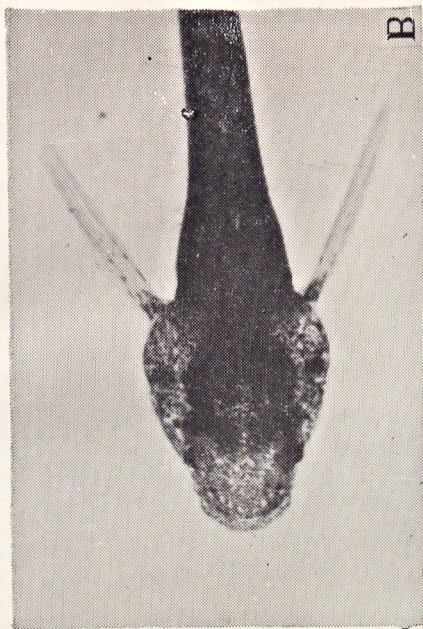
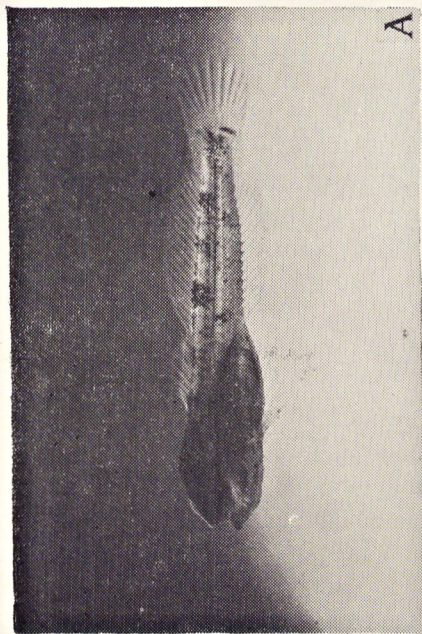
6—7 dobach rozwoju larwalnego, kiedy woreczek żółtkowy był już w dużym stopniu zresorbowany i długość jego wynosiła 6,4%, a wysokość 4,3% długości całkowitej larwy, czyli już w końcowym stadium fazy eleuterembrionalnej, która zakończyła się po 9 dobach rozwoju licząc od wylęgu (ryc. 11, A).

W drugim okresie rozwoju larwalnego, tzn. po strawieniu woreczka żółtkowego, larwy zaczęły się interesować podawanym im pokarmem, ale dopiero po około 24 godzinach rozpoczęły samodzielne żerowanie pomiędzy kamieniami przyniesionymi z rzeki i ułożonymi na dnie akwarium. Larwy głowaczy interesowały się tylko żywym poruszającym się pokarmem i były tak bardzo żarłoczne, że potrafiły zjeść nieraz dłuższą od siebie larwę *Chironomus*, często staczając z nią przedtem ostrą walkę. Agresywność i żarłoczność larw tak się zwiększyła z wiekiem, że atakowały nawet mniejszych oraz słabszych towarzyszy i odbierały im pokarm. Po 20 dobach rozwoju larwy były już z wyglądu bardzo zbliżone do dorosłych ryb. Leżały one na dnie podparte na płetwach brzusznych. W płetwie ogonowej miały 20 pojedynczych promieni oraz prawie całkowicie zredukowany embrionalny fałd płetwowy. W wieku 33 dob, larwy 17 mm długie, były całkowicie ubarwione tak jak ryby dorosłe. Różniły się od nich tylko ustawieniem oczu osadzonych jeszcze po bokach głowy (ryc. 11, B). Przesunięcie oczu z bocznych stron głowy na jej górną część nastąpiło po 55 dobach rozwoju. Było to ostatnie stadium rozwoju larwalnego. Po tym czasie (ryc. 11, C, D) młode ryby o długości całkowitej około 24,0 mm wkroczyły w trzeci okres życia tzw. juwenalny. Trwa on około dwóch lat, to znaczy aż do uzyskania przez ryby dojrzałości płciowej i przystąpienia do pierwszego tarła.

Wymiary larw *C. poecilopus* zanotowane w okresie od wylęgu aż do uzyskania przez nie ostatecznej postaci przedstawiono w tabeli IV.

Krzyżówki

Podobny sposób i czas składania ikry, rozwoju jaj oraz wspólne występowanie w obszarach granicznych tych blisko spokrewnionych gatunków daje duże możliwości ich wzajemnego krzyżowania się. Mimo to w czasie licznych badań prowadzonych w różnych dorzeczach, tak w Karpatach jak i w Skandynawii, krzyżówek w warunkach naturalnych nie stwierdzono. Dopiero N y m a n i W e s t i n (1968) badając przy pomocy elektroforezy białka obu gatunków głowaczy występujących w północnej Szwecji zauważyli u niektórych sztuk pewne odchylenia, które sklasyfikowali jako krzyżówki. Pierwszy jednak dokładny opis krzyżówki i możliwości krzyżowania się *C. poecilopus* i *C. gobio* podaje A n d r e a s s o n (1969 b). Autor ten po odłowieniu również w północnej Szwecji kilku osobników podejrzanych o krzyżówkę przeprowadził eksperymentalne krzy-



Ryc. 11. A — ostatnie stadium postembrionalnego rozwoju, B — głowa larwy po 33 dobach rozwoju, C — głowa młodej ryby po 55 dobach rozwoju, D — młoda ryba po 55 dobach rozwoju

Fig. 11. A — last stage of postembryonic development, B — head of larva after 33 days of development, C — head of young fish after 55 days of development, D — young fish after 55 days of development

żowanie międzygatunkowe w obu kierunkach, a potomstwo chował przez jeden rok i następnie użył jako wzorca do oznaczania przynależności gatunkowej osobników złowionych w rzece i podejrzanych o krzyżówkę.

Na podstawie eksperymentalnych mieszańców *Andreasson* stwierdził, że w wypadku krzyżowania samca *C. gobio* z samicą *C. poecilopus* potomstwo jest bardziej podobne do ryb z gatunku *C. gobio*, szczególnie w układzie linii nabocznej oraz w wyglądzie płetw brzusznych, które są białe, ale o nieco krótszym wewnętrznym promieniu. Natomiast kiedy do krzyżówki użyto samca *C. poecilopus* i samicę *C. gobio*, mieszańce były podobne do *C. poecilopus*. Miały one bowiem płetwy brzuszne paskowane, ale z wewnętrznym promieniem znacznie dłuższym niż normalnie oraz linię naboczną zbliżoną do linii nabocznej ryb z gatunku *C. poecilopus*. W obydwóch przypadkach krzyżowania na środku zuchwy występował jednak tylko jeden szeroki por.

Istnieją więc jak widać możliwości krzyżowania się tych blisko spokrewnionych dwóch gatunków. Dlaczego więc do tej pory nie było w literaturze ichtiologicznej opisanych krzyżówek głowaczy? Odpowiedź na to pytanie daje *Andreasson* (1969 b). Stwierdza on na podstawie badań w rzece Lule Älv, że w warunkach naturalnych ryby te nie krzyżują się. W rzece tej, mimo że żyją w niej oba gatunki głowaczy, nie zauważono nigdy żadnych odchyłeń od ustalonych cech systematycznych dla obu gatunków, o czym pisze również *Nybelin* (1958) i *Müller* (1960). Krzyżówki pojawiły się jednak, gdy rzekę poprzegradzano licznymi tamami i zlikwidowano tym sposobem możliwości swobodnego przemieszczania się ryb. Zatem warunkiem powstania krzyżówek głowaczy w rzece jest izolacja, powstająca z takich czy innych przyczyn na ograniczonej powierzchni samców lub samic jednego gatunku, pomiędzy rybami drugiego gatunku.

Tempo wzrostu

Wiek głowaczy z dorzecza Raby oznaczony przeze mnie na podstawie otolitów oraz wiek ryb z innych dorzeczy podany przez *Dunkera* (1926), *Smyly* (1957), *Müllera* (1960) i innych nie przekraczał 5—6 lat. Ryby te więc najprawdopodobniej nie żyją dłużej.

Na podstawie zbadanego przeze mnie w 1965 roku materiału pochodzącego z dorzecza rzeki Raby można stwierdzić, że tempo wzrostu omawianych gatunków głowaczy jest niejednakowe, zarówno bowiem samce, jak i samice *C. poecilopus* przyrastają szybciej niż u *C. gobio* (tabela V). Samce *C. poecilopus* w trzecim roku życia przewyższają wzrostem samce *C. gobio* z tego samego rocznika o 31,0 mm. Samice natomiast są większe o 26,5 mm. W czwartym roku różnice te zmniejszają się znacznie i wynoszą u samców 15,0 mm a u samic 18,0 mm. Niestety mimo przejrzenia dużego

Tabela V. Rozmiary *Cottus poecilopus* i *Cottus gobio* z dorzecza rzeki RabyTable V. Dimensions of *Cottus poecilopus* and *Cottus gobio* from the basin of the River Raba

Gatunek Species	Płeć Sex	Rocznik III Age group of 3 years			Rocznik IV Age group of 4 years		
		Od - do From - to	Srednia długość całkowita w mm Mean total length in mm	Różnice wzrostu w mm Differences in size in mm	Od - do From - to	Srednia długość całkowita w mm Mean total length in mm	Różnice wzrostu w mm Differences in size in mm
<i>C. poecilopus</i>	♂	93 - 118	108,0	31,0	105 - 135	118,0	15,0
<i>C. gobio</i>		65 - 95	77,0		90 - 126	103,2	
<i>C. poecilopus</i>	♀	85 - 112	98,5	26,5	100 - 125	110,0	18,0
<i>C. gobio</i>		61 - 81	72,0		77 - 102	92,0	

materiału nie znaleziono dostatecznej ilości starszych roczników głowaczy, aby sprawdzić, czy te różnice konsekwentnie zmniejszają się z wiekiem.

W dorzeczu Raby wzrost samców jest zawsze szybszy od wzrostu samic (tabela VI). Podobne zjawisko obserwował Smyly (1957) w rzekach angielskich u *C. gobio*. Podaje on, że już od pierwszego roku życia samce są większe od samic, przy czym największe różnice widoczne są w trzecim i czwartym roku.

Tabela VI. Różnice we wzroście poszczególnych roczników samców i samic *Cottus poecilopus* i *Cottus gobio* z dorzecza rzeki RabyTable VI. Differences in size of the particular age groups of males and females of *Cottus poecilopus* and *Cottus gobio* from the basin of the River Raba

Gatunek Species	Płeć Sex	Rocznik III Age group of 3 years			Rocznik IV Age group of 4 years		
		Od - do From - to	Srednia długość całkowita w mm Mean total length in mm	Różnice wzrostu w mm Differences in size in mm	Od - do From - to	Srednia długość całkowita w mm Mean total length in mm	Różnice wzrostu w mm Differences in size in mm
<i>C. poecilopus</i>	♂	93 - 118	108,0	9,5	105 - 135	118,0	8,0
	♀	85 - 112	98,5		100 - 125	110,0	
<i>C. gobio</i>	♂	65 - 95	77,0	5,0	90 - 126	103,2	11,0
	♀	61 - 81	72,0		77 - 102	92,0	

Nie wszędzie jednak szybkość wzrostu głowaczy kształtuje się tak jak to wyżej opisano. W północnej Szwecji w dorzeczu rzeki Lule Älv jest ono według danych Müllera (1960) inne. Nie ma tam bowiem różnic w szybkości przyrastania poszczególnych gatunków i ogólne tempo wzrostu jest mniejsze. W dorzeczu rzeki Raby trzyletnie *C. poecilopus* osiągają długość całkowitą 103,3 mm. W Lule Älv 70,0 mm. *C. gobio* odpowiednio 74,5 mm

i 73,0 mm. Tempo wzrostu głowaczy uzależnione jest więc w dużej mierze od lokalnych warunków środowiska, co zresztą jest regułą także dla innych gatunków ryb.

Zapotrzebowanie tlenowe

C. poecilopus i *C. gobio* mają odmienne zapotrzebowanie tlenowe, jak tego dowodzą badania przeprowadzone w rzece Raby i Mszance.

Zmierzono mianowicie zużycie tlenu 10 sztuk *C. poecilopus* i 10 sztuk *C. gobio* pochodzących z dorzecza rzeki Raby, umieszczając ryby w zamkniętych pojemnikach plastikowych w rzece na przeciąg jednej godziny, i wykazano w ten sposób, że głowacze przegopletwe zużywają w ciągu jednej godziny średnio 0,358 mg O₂ na 1 g ciężaru ciała, natomiast głowacze białopletwe 0,226 mg O₂ na 1 g ciężaru ciała (tabela VII). *C. poecilopus* zużywa więc średnio o 0,132 mg O₂ na 1 g ciężaru ciała więcej jak w tym samym czasie i podobnych warunkach *C. gobio* (Starmach 1971).

Powierzchnia oddechowa skrzel

Skrzela obu gatunków głowaczy zbudowane są podobnie. Na jeden milimetr długości listka przypadają u tych ryb średnio 32 blaszki skrzelowe. Średnia powierzchnia naczyń krwionośnych blaszki skrzelowej wynosi u *C. poecilopus* 0,1790 mm², a u *C. gobio* 0,2397 mm², jest więc większa u *C. gobio* o 0,0607 mm². Pomimo tego na skutek liczebnej przewagi listków skrzelowych, których u *C. poecilopus* jest więcej o 77 sztuk, a w związku z tym również odpowiednio większej liczby blaszek skrzelowych, *C. poecilopus* ma większą ogólną powierzchnię oddechową skrzel niż *C. gobio* o 0,745 cm² na 1 g ciężaru ciała (tabela VII). Dzięki temu mogą one łatwo pokryć większe zapotrzebowanie tlenowe organizmu.

Liczba erycytów krwi obwodowej

U głowaczy podobnie jak u innych ryb liczba erycytów krwi obwodowej ulega zmianie pod wpływem ilości tlenu rozpuszczonego we wodzie. Omawiane gatunki mają jednak nie jednakowe możliwości wprowadzania dodatkowej liczby czerwonych ciałek do krwi, co wykazało przeprowadzone przeze mnie doświadczenie.

W „normalnych” warunkach tlenowych, tzn. takich jakie spotykano w miejscach odłowu obu gatunków głowaczy (średnio 8,35 mg O₂/l), jeden mm³ krwi obwodowej *C. poecilopus* zawiera średnio 1 930 000 erycytów, natomiast krwi *C. gobio* 1 540 000. Wraz ze spadkiem zawartości tlenu we

wodzie do takiej ilości, w której ryby zaczynają wykazywać silne objawy duszności (2,68 mg O₂/l), stosunek ten ulega zmianie, ponieważ liczba czerwonych ciałek u *C. poecilopus* wzrasta tylko o 16,6%, czyli 320 000, a u *C. gobio* aż o 101,3%, tzn. o 1 560 000 (tabela VII).

Tabela VII. Zestawienie cech *Cottus poecilopus* i *Cottus gobio*.
Table VII. Comparison of features of *Cottus poecilopus* and *Cottus gobio*

Gatunek Species	Normalne zużycie tlenu w temp. 15,6°C w mg/godz./1 g ciężaru Normal oxygen consumption at temp. of 15,6°C in mg/h of 1 g weight	Powierzchnia oddechowa skrzel na 1 g ciężaru ciała w cm ² Respiratory surface of gills converted to 1 g of body weight in cm ²	Erythrocyty Erythrocytes					
			"Normalne" warunki tlenowe "Normal" oxygen conditions 8,35 mg O ₂ /l	"Złe" warunki tlenowe "Bad" oxygen conditions 2,68 mg O ₂ /l	Srednia liczba erytrocytów w mln/mm ³ Mean number of erythrocytes in mln/mm ³	Srednia liczba erytrocytów w mm ² /mm ³ Average Hb % Total area of erythrocytes in mm ² /mm ³		
<i>C. poecilopus</i>	0,358 x	3,230 x	1,93 xx	7,41 xx	352225 xx	2,25 xx	7,72 xx	394225 xx
<i>C. gobio</i>	0,226 x	2,485 x	1,54 xx	6,58 xx	304920 xx	3,11 xx	7,17 xx	596809 xx

x Starmach 1971
xx Starmach 1970

Te charakterystyczne zmiany liczbowe erytrocytów wpływają jednak tylko nieznacznie na podniesienie poziomu ogólnej ilości hemoglobiny krwi wyrażonej w gramoprocentach Sahliego. U *C. poecilopus* wzrost ten wynosi 0,31 g%, a u *C. gobio* 0,59 g%. Powoduje to w efekcie zmniejszenie

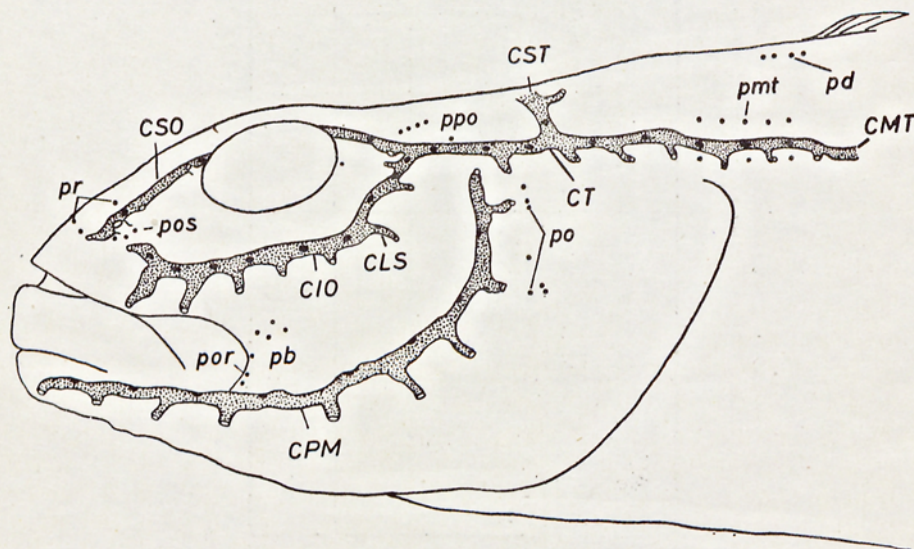
wskaznika średniej wagi hemoglobiny w krwi, u *C. poecilopus* o 7,2%, a u *C. gobio* o 48,5%, podnosi jednak ogólną powierzchnię wymiany gazowej erytrocytów o 11,9% (42 000 mm²) u *C. poecilopus* i o 95,7% (291 889 mm²) u *C. gobio* (tabela VII).

C. gobio jest zatem lepiej przystosowany do pokonywania ewentualnych niedoborów tlenowych w środowisku.

Narządy zmysłowe linii nabocznej

U obu gatunków głowaczy są dwa rodzaje ciał zmysłowych: neuromasty kanałowe i neuromasty powierzchniowe. Neuromasty kanałowe umieszczone są wewnątrz kanałów zmysłowych. Neuromasty powierzchniowe leżą w zagłębieniach naskórka wzdłuż kanałów tułowiowych, na płetwie ogonowej oraz zgrupowane są w kilku miejscach na głowie i grzbiecie ryb.

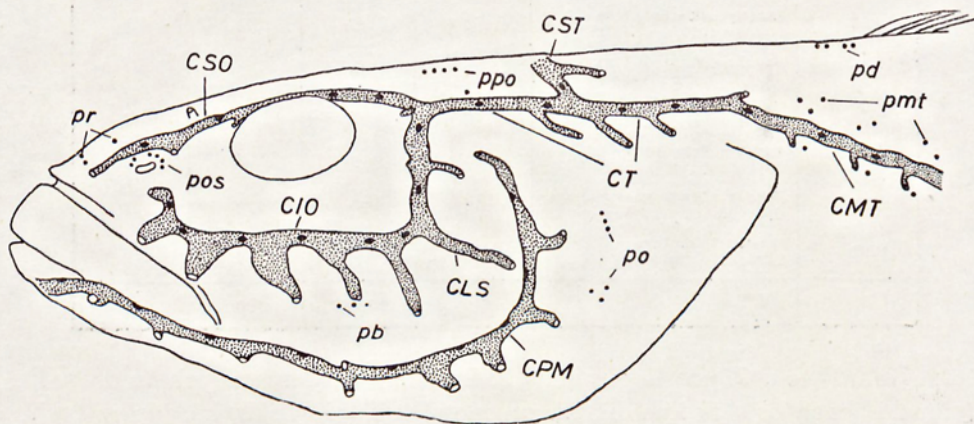
Układ kanałów zmysłowych linii nabocznej u *C. poecilopus* i u *C. gobio* różni się w kilku szczegółach od siebie przy zachowaniu zasadniczego podobieństwa. Kanały nadoczodołowe (CSO) (ryc. 12, 13) u obu gatunków zaczynają się z przodu pyska przed dołkami węchowymi i biegną ku tyłowi



Ryc. 12. *Cottus poecilopus*, CSO — kanał nadoczodołowy, CIO — kanał podoczodołowy, CST — kanał nadskroniowy, CT — kanał skroniowy, CPM — kanał wieczkowo-żuchwowy, CMT — kanał tułowiowy, CLS — kanalik, pb, pd, pmt, po, por, pos, ppo, pr — neuromasty powierzchniowe

Fig. 12. *Cottus poecilopus*, CSO — supraorbital canal, CIO — suborbital canal, CST — supratemporal canal, CT — temporal canal, CPM — operculo-mandibular canal, CMT — truncal canal, CLS — canaliculus, pb, pd, pmt, po, por, pos, ppo, pr — superficial neuromasts

głowy początkowo osłonięte kośćmi nosowymi, a następnie między górnymi i tylnymi krawędziami oczodołów w kanale kostnym utworzonym przez kość czołową (ryc. 14, 15, A). Koło górnej krawędzi oczodołów lewy i prawy kanał jest połączony szeroką wspólną komorą, z której uchodzi ku tyłowi kanalik, wąski u *C. poecilopus* oraz szerszy i dłuższy u *C. gobio*. U tego ostatniego komora łącząca oba kanały jest również szersza i dłuższa. Kanały nadoczodołowe u *C. poecilopus* mają 8 kanalików ujściowych skiero-



Ryc. 13. *Cottus gobio*, CSO — kanał nadoczodołowy, CIO — kanał podoczodołowy, CST — kanał nadskroniowy, CT — kanał skroniowy, CPM — kanał wieczkowo-żuchwowy, CMT — kanał tułowiowy CLS — kanalik, pb, pd, pmt, po, pos, ppo, pr — neuromasty powierzchniowe

Fig. 13. *Cottus gobio*, CSO — supraorbital canal, CIO — suborbital canal, CST — supratemporal canal, CT — temporal canal, CPM — operculo-mandibular canal, CMT — truncal canal, CLS — canaliculus, pb, pd, pmt, po, pos, ppo, pr — superficial neuromasts

wanych ku przodowi i 1 ku tyłowi (tabela VIII). Wewnątrz kanałów znajduje się 10 neuromastów, położonych na dolnej ścianie kanału o wymiarach $0,32 \times 0,13$ mm. *C. gobio* posiada taką samą ilość kanalików ujściowych skierowanych w tych samych kierunkach. Różnią się one jednak rozmiarami od kanalików *C. poecilopus*. Kanaliki uchodzące w okolicy przednich otworów węchowych są szersze i dłuższe, kanaliki położone pomiędzy tylnymi otworami a komorą łączącą oba kanały są natomiast bardzo krótkie. Kanalik uchodzący do tyłu z połączonych kanałów nadoczodołowych jest zato większy niż u *C. poecilopus*. Ponadto, mimo że oba gatunki mają taką samą liczbę kanalików ujściowych, to *C. gobio* posiada o dwa neuromasty więcej (tabela VIII). Trzeba jeszcze dodać, że neuromasty *C. gobio* są większe i wymiary ich wynoszą $0,38 \times 0,16$ mm.

Kanały podoczodołowe (CIO) (ryc. 12, 13) osadzone są w głębokiej rynience, w kościach *suborbitale* (ryc. 14, 15, A, B). Brzeg tej rynienki wywinięty ku górze osłania te części kanałów, w których znajdują się recep-

Tabela VIII. Obustronna liczba neuromastów kanałowych i kanalików w kanałach linii nabocznej u *Cottus poecilopus* i *Cottus gobio*

Table VIII. Bilateral number of canal neuromasts and canaliculi in canals of the lateral line in *Cottus poecilopus* and *Cottus gobio*

Sygnatura w rysunkach Signature in drawings	Nazwa kanału Name of canals	C. poecilopus		C. gobio	
		Neuromasty Neuromasts	Kanaliki Canaliculi	Neuromasty Neuromasts	Kanaliki Canaliculi
CSO	Kanały nadoczodołowe Supra-orbital canals	10	9	12	9
CIO	Kanały podoczodołowe Suborbital canals	18	18	16	16
CT	Kanały skroniowe Temporal canals	10	8	8	8
CST	Kanał nadskroniowy Supratemporal canal	4	3	6	3
CPM	Kanały wieczkowo-żuchwowe Operculo-mandibular canals	16	20	18	21
CMT	Kanały tułowiowe Truncal canals	52	52-54	70	70
	Razem Total	110	110-112	130	127

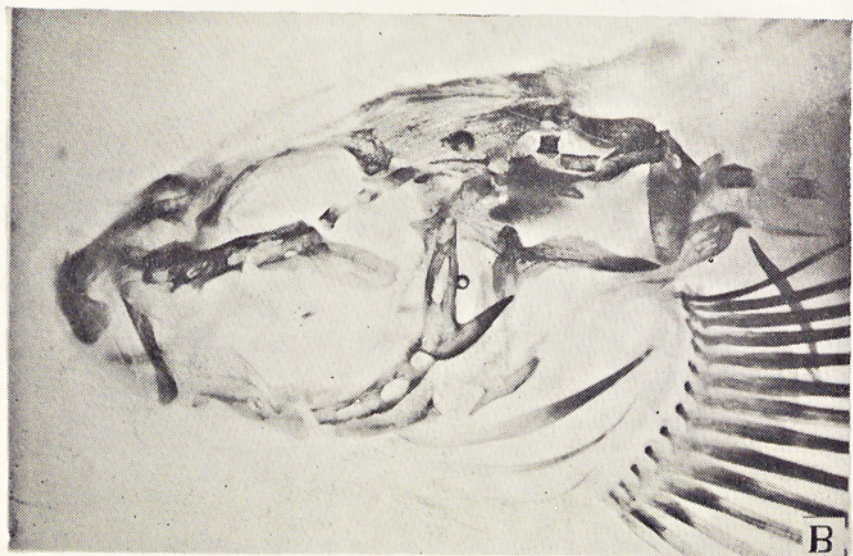
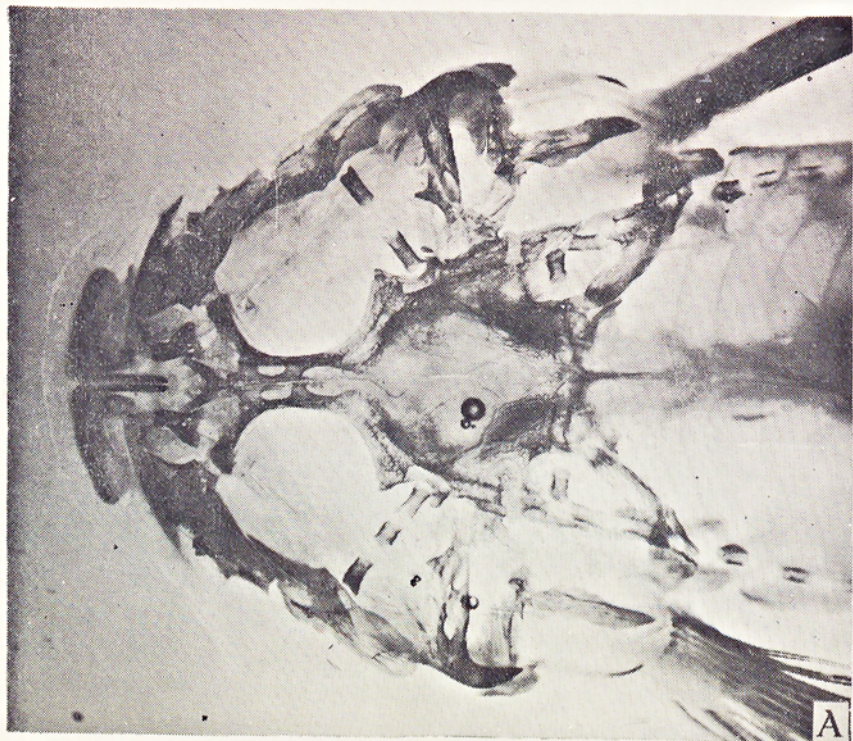
tory. Kanały te u *C. poecilopus* mają 18 kanalików skierowanych ku dołowi, tyłowi i jeden ostatni kanalik ku przodowi lub tyłowi. W każdym z tych kanałów znajduje się 9 neuromastów. U *C. gobio* kanały podoczodołowe są lepiej rozwinięte. Są one położone trochę dalej od dolnej krawędzi oka i mają dużo dłuższe i szersze kanalikki. Mimo tego kanały te posiadają jednak mniej kanalików i neuromastów, których tak w lewym, jak i prawym kanale jest tylko 8 (tabela VIII).

Kanały skroniowe (CT) (ryc. 12, 13) są obudowane kośćmi *postfrontale*, *ptericum*, *tabulare* i *supracleitrum* (ryc. 14, 15, A, B). Mają one u *C. poecilopus* każdy po 5 neuromastów oraz 4 kanalikki skierowane ku dołowi. U *C. gobio* w każdym z nich znajdują się 4 neuromasty (tabela VIII), a kanalikki są dłuższe. Kanały te są połączone, położonym poprzecznie do długości ciała ryby kanałem nadskroniowym (CST). Obudowę kostną tego kanału tworzą kości: *epioticum* i *supraoccipitale* (ryc. 14, 15, A). U *C. poecilopus* kanał ten posiada 4 neuromasty i 3 kanalikki skierowane ku tyłowi. U *C. gobio* 6 neuromastów i również 3 kanalikki skierowane ku tyłowi.

Na głowie obu główaczy występują jeszcze kanały linii nabocznej nie łączące się z wyżej opisanymi kanałami, są to kanały wieczkowo-żuchwowe (CPM). U *C. poecilopus* kanały te (ryc. 5, 12) zaczynają się z przodu kości zębowej kanalikkiem, następnie posuwają się ku tyłowi w tunelu kostnym uformowanym przez kości: *dentale*, *articulare* i *praeoperculum* (ryc. 14 B), kończą się kanalikkiem otwartym na powierzchni skóry w sąsiedztwie kanału skroniowego, ale nie łączą się z nim. Każdy z nich ma 8 neuromastów i 9 kanalików skierowanych ku dołowi i tyłowi oraz jeden skierowany do góry w kierunku kanału skroniowego. U *C. gobio* kanały wieczkowo-



Ryc. 14. — Kości czaszki *Cottus poecilopus*, A — z góry, B — z boku
Fig. 14. Bones of the cranium of *Cottus poecilopus*, A — top view, B — side view



Ryc. 15. Kości czaszki *Cottus gobio*, A — z góry, B — z boku
Fig. 15. Bones of the cranium of *Cottus gobio*, A — top view, B — side view

-żuchwowe łączą się z przodu kości zębowej (ryc. 6, 13) i biegną wzdłuż tych samych kości co kanały *C. poecilopus* z tym jednak, że tworzą jedną całość. Kanały te mają łącznie 18 neuromastów i 21 kanalików, które są kształtem podobne do *C. poecilopus* i tylko na kości *angulare* w miejscu, w którym u *C. poecilopus* znajduje się jeden kanalik, są u nich dwa (ryc. 5, 6).

Z tyłu głowy, połączone kanały skroniowe i nadskroniowe po przejściu przez kości *tabulare* i *supracleitrum*, przedłużają się w kanały tułowiowe (CMT) (ryc. 3, 4) położone pod skórą i tylko w miejscach, gdzie znajdują się w nich neuromasty, otoczone są elastycznymi rurkami kostnymi (ryc. 14, 15, B). Kanały tułowiowe u *C. poecilopus* umieszczone są powyżej poziomej przegrody międzymięśniowej (ryc. 3) i kończą się na wysokości tylnej krawędzi drugiej pletwy grzbietowej. W każdym z nich znajduje się 26 neuromastów o wymiarach $0,25 \times 0,13$ mm. Pierwsze 3 kanaliki ujściowe odpowiadają długością kanalikom kanału skroniowego, a mniej więcej na wysokości przedniej krawędzi pierwszej pletwy grzbietowej silnie skracają się do otworków wychodzących wprost na powierzchnię skóry. Kanał tułowiowy *C. poecilopus* posiada więc 3 krótkie kanaliki i 22—23 otworki, skierowane ku dołowi ciała z wyjątkiem ostatniego skierowanego ku tyłowi. W przypadku kiedy końcowy odcinek kanału ulega przerwaniu tak jak u głowacza przedstawionego na ryc. 3, liczba por powiększa się o dwa otworki skierowane jeden ku przodowi, a drugi ku tyłowi ciała. Oddzielenie końcowego odcinka kanałów nie występuje u wszystkich osobników z gatunku *C. poecilopus*.

Kanały tułowiowe (ryc. 4) u *C. gobio* wyglądają nieco inaczej. Za głową położone w górnej połowie ciała kierują się ukośnie ku dołowi i po osiągnięciu przegrody międzymięśniowej biegną wzdłuż niej aż do lepidotrichiów pletwy ogonowej. Każdy z nich ma po 35 kanalików skierowanych ku dołowi i po jednym kanaliku skierowanym ku górze. Neuromasty znajdują się w całym kanale osłonięte elastycznymi blaszkami kostnymi podobnie jak u *C. poecilopus* i jest ich w każdym z kanałów po 35 sztuk o wymiarach $0,32 \times 0,13$ mm (tabela VIII).

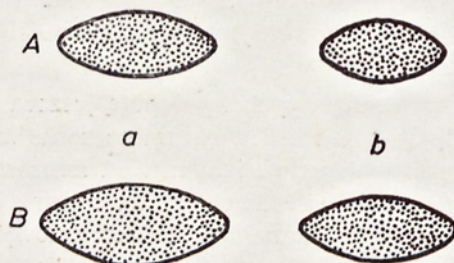
Oprócz neuromastów kanałowych występują jeszcze na głowie i tułowiu głowaczy neuromasty powierzchniowe, umieszczone w zagłębieniach naskórka. Komunikują się one w odróżnieniu od neuromastów kanałowych bezpośrednio z otaczającym je środowiskiem wodnym. Na głowie (ryc. 12, 13) są one umieszczone przy kanałach nadoczodołowych (pc), w okolicy dołków węchowych (pos), na wierzchu głowy z tyłu oczodołów (ppo), na policzkach (pb), z boku pyska za wargą górną (por) i na wieczkach skrzelowych (po). Na tułowiu neuromasty powierzchniowe znajdują się: na grzbiecie przed pierwszą pletwą grzbietową (pd) (ryc. 12, 13), wzdłuż kanałów tułowiowych (pmt) (ryc. 3, 4). U *C. poecilopus* ułożone są w szereg przedłużający kanał tułowiowy i sięgają aż do lepidotrichiów pletwy ogonowej (ryc. 3) (pc). Na pletwie ogonowej znajdują się one u obu gatunków

Tabela IX. Obustronna liczba neuromastów powierzchniowych u *C. poecilopus* i *C. gobio*Table IX. Bilateral number of superficial neuromasts in *Cottus poecilopus* and *Cottus gobio*

Sygnatura w rysunkach Signature in drawings	Nazwa miejsca występowania Place of occurrence	<i>C. poecilopus</i>	<i>C. gobio</i>
pr	Na końcu pyska przy kanałach nadoczodołowych At the end of the mouth near the supra-orbital canals	6 - 7	5 - 6
pos	W okolicy dołków węchowych In the region of nasal sacs	5 - 6	10 - 11
pb	Na policzkaach On the cheeks	7 - 8	4 - 6
por	Z boku pyska za wargą górną From the side of the mouth behind the upper lip	5 - 6	----
po	Na wieszakach skrzelowych On operculi	12 - 14	10 - 12
ppo	Na wierzchu głowy z tyłu oczodołów On the top of the head at the back of the eye-sockets	8 - 10	9 - 10
pd	Na grzbiecie przed I płetwą grzbietową On dorsum before the first dorsal fin	7 - 8	6 - 9
pm	Wzdłuż kanałów tułowiowych Along the truncal canals	40 - 48	56 - 60
po	Przedłużenie kanałów tułowiowych Prolongation of truncal canals	10 - 16	----
ppo	Na płetwie ogonowej On the caudal fin	20 - 36	48 - 60
	Razem - Total	120 - 159	148 - 174

na dolnej krawędzi czwartego rozgałęzionego promienia licząc od dołu płetwy tak po lewej, jak i po prawej jej stronie (ryc. 2, 3) (ppc). Liczba neuromastów powierzchniowych u obu gatunków wykazuje pewną zmienność osobniczą, co przedstawiono w tabeli IX.

C. gobio ma większe rozmiary neuromastów kanałowych i większą w ogólności liczbę ciał zmysłowych niż *C. poecilopus* (ryc. 16, tabela VIII, IX).

Ryc. 16. Wielkość neuromastów kanałowych, A — u *Cottus poecilopus*, B — u *Cottus gobio*, a — na głowie, b — na tułowiuFig. 16. Size of canal neuromasts, A — in *Cottus poecilopus*, B — in *Cottus gobio*, a — on the head, b — on the trunk

Pokarm

Głowacze odżywiają się fauną denną znajdującą się między kamieniami wyścielającymi dno zamieszkiwanych przez nie potoków i rzek.

Obserwowałem te ryby żerujące w akwariach wyścielonych kamieniami. Wciskały się one niemal w każdą dostępną dla nich szparę, przesuując się po dnie przy pomocy płetw piersiowych, brzusznych oraz płetwy ogonowej, często na dół grzbietem, co ułatwiało im wylapywanie znajdujących się na spodniej stronie kamieni larw owadów.

Badania procentowego udziału organizmów pokarmowych w ogólnej masie pokarmu głowaczy prowadzone przez Müllera (1952, 1960) w Niemczech zachodnich (tabela X) i północnej Szwecji (tabela XI), Pa-

Tabela X. Procentowy udział organizmów pokarmowych w pokarmie *C. poecilopus* i *C. gobio*

Table X. Percentage share of nutritive organisms in the food of *Cottus poecilopus* and *Cottus gobio*

Grupy pokarmowe Nutritive groups	<i>C. poecilopus</i>		<i>C. gobio</i>
	Potok Poronieć The stream Poronieć Paschalski 1959	Rzeka Morawka The River Moravka Straškraba et al 1966	Rzeka Fulda The River Fulda Müller 1952
Chironomidae	74,6	50,0	13,4
Trichoptera	8,3	16,0	13,4
Plecoptera	4,9	19,0	6,5
Ephemeroptera	4,4	10,0	58,3
Simuliidae	-	5,0	-
Diptera	3,7	-	1,4
Coleoptera	2,1	-	-
Pisces	1,1	-	-
Algae	0,5	-	-
Acarina	0,4	-	-

schalskiego (1959) w górnym dorzeczu Dunajca oraz Straškraby (1966) na Morawach (tabela X) wykazały, że nie ma zasadniczych różnic pomiędzy składem organizmów pokarmowych u *C. poecilopus* i *C. gobio*. Istniejące rozbieżności są natomiast prawdopodobnie spowodowane lokalnymi warunkami środowisk, z których pochodziły badane ryby, i porą roku, w której były odławiane. Dowodem tego może być zbadana przez Smyly'ego (1957) dieta pokarmowa dwóch populacji *C. gobio* żyjących w jeziorze Windermere i rzece Barthay. Z pracy tej wynika bowiem, że nasilenie spożycia poszczególnych grup organizmów pokarmowych zmienia się w ciągu roku i jest w jeziorze inne niż w rzece. Prawdopodobnie jest to związane z cyklem rozwojowym tych zwierząt.

W literaturze ichtiologicznej (Smolian 1920, Staff 1950 i inni) oraz wśród wędkarzy rozpowszechniła się szeroko opinia, że głowacze są groźnymi szkodnikami na obszarach tarliskowych ryb łososiowatych. Opinia

Tablica XI. Procentowy udział organizmów pokarmowych w pokarmie *C. poecilopus* i *C. gobio* z dorzecza Inle Alv wg. Mullera 1960

Table XI. Percentage share of nutritive organisms in the food of *Cottus poecilopus* and *Cottus gobio* from the Inle Alv basin after Miller 1960

Gatunek Species	C. gobio						C. poecilopus			
	Torrainforsen	Messaure	Spikselan	Andreebacken	Edfors	Andreebacken	Akatj	Lavos		
Nazwa rzeki Name of river	11	45	28	20	12	11	9	27		
Ilość badanych ryb Number of fish	4,7	40,3	32,5	79,2	71,1	79,4	66,9	85,1		
Chironomidae	-	-	57,8	2,2	18,0	2,8	6,4	-		
Simulium	37,2	27,8	-	6,1	2,5	5,8	3,6	1,5		
Plecoptera	50,0	6,9	3,9	11,4	-	9,5	14,4	4,5		
Ephemeroptera	8,0	25,0	3,0	-	8,3	2,5	8,7	8,9		
Trichoptera	-	-	2,8	1,1	-	-	-	-		
inne - others	-	-	-	-	-	-	-	-		

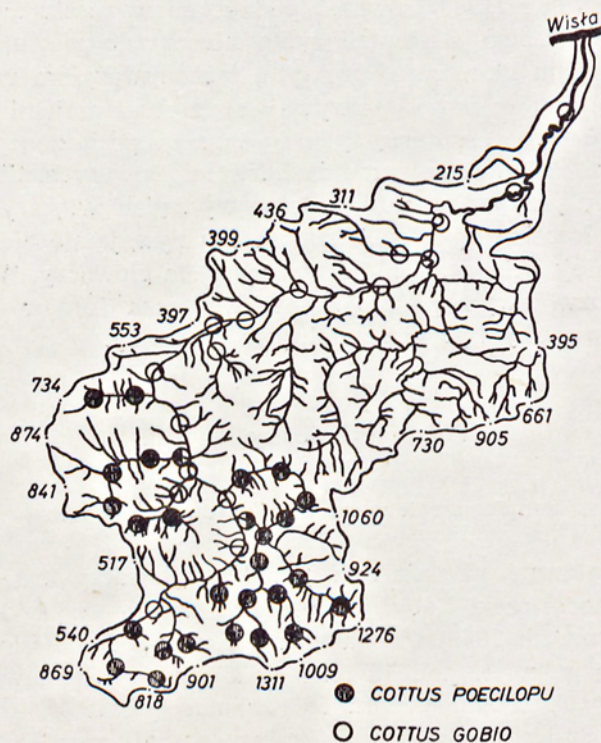
ta jednak nie wydaje się całkiem słuszna. Nie znajduje ona bowiem potwierdzenia w badaniach dotyczących zawartości przewodów pokarmowych głowaczy. Smyly (1957) po przebadaniu 100 przewodów pokarmowych *C. gobio* odłowionych w sąsiedztwie obszaru tarliskowego pstrągów w rzekach zachodniej Anglii, 66 w północnej Walii, 208 z tarlisk pstrągów w Windermere i 264 z rzeki Barthay stwierdził, że głowacze bardzo rzadko jedzą jaja salmonidów. A jeżeli jedzą, to w niewielkich ilościach z powodu małych rozmiarów żołądka, w którym nie mogą pomieścić więcej niż dwa jaja. Dineen (1951) (cytat ze Smyly'ego 1957) stwierdził, że tylko 4% *C. bairdi* Girard jadło jaja *Salvelinus fontinalis* Mitchell i *Salmo trutta*. L. Müller (1960) również podaje, że w czasie tarła *Thymalus thymalus* w Spikselan stwierdził tylko nieznaczne zjedanie ikry przez znajdujące się tam głowacze. Poza tym, jak zauważyłem w czasie własnych obserwacji, które zresztą pokrywają się z obserwacjami Smyly'ego (1957), głowacze interesują się tylko pokarmem poruszającym się. Mogą więc one być raczej niebezpieczne dla larw łososiowatych. Chociaż wydaje się, że i w tym przypadku nie są zdolne wyrządzić większych szkód, ponieważ larwy łososiowatych są fotofobne i ukrywają się głęboko pod kamieniami w miejscach raczej nie dostępnych dla głowaczy. W późniejszym zaś okresie rozwojowym po strawieniu woreczka żółtkowego są już za bardzo ruchliwe, aby być łatwym łupem głowaczy.

Adaptacja do środowiska

Rozmieszczenie w rzece Raby i innych rzekach

Przykładem rozmieszczenia obu gatunków głowaczy w tej samej rzece może być dorzecze rzeki Raby, jednego z głównych karpackich dopływów Wisły (Starmach 1965). Rzeka ta wypływa spod Przysłopu na wysokości 785 m n. p. m. w pobliżu tak zwanej Bramy Sieniawskiej, między Beskidem Orawsko-Podhalańskim od zachodu (pasmo Żeleźnicy) a Gorcami od wschodu i płynie przez trzy krainy geograficzne: Beskid Wyspowy (od Chabówki do Myślenic), Pogórze Karpackie (od Myślenic do Cikowic) i Nizinę Nadwiślańską (od Cikowic do Ujścia Solnego). Uchodzi do Wisły po przepłynięciu 142 km w miejscowości Ujście Solne położone na wysokości 180 m n. p. m. Dorzecze tej rzeki o obwodzie 243,5 km i powierzchni 1528 km² ma kształt nieregularny (ryc. 17). Od źródeł po Rabkę i od Myślenic do Kłaja Raba płynie zachodnią stroną dorzecza i jedynie na wysokości Mszany Dolnej zajmuje w nim położenie środkowe. Główna ilość dopływów Raby znajduje się po wschodniej, czyli po prawej stronie rzeki. Ważniejsze z nich to: Poniczanka, Mszanka, Kasinka, Trzemieśnianka, Krzyworzeka i Stradomka. Z lewego zaś brzegu: Kszczonówka, Trzebrunia i Niegowidź.

Uwzględniając prąd wody, podłoże i profile poprzeczne doliny można rzekę Rabę podzielić na następujące części: 1) Obszar źródliskowy o średnim spadku 23,6‰ ciągnący się od źródeł aż do ujścia potoku Zakłęty. 2) Obszar górski, którego średni spadek wynosi 6,0‰, ciągnie się od ujścia potoku Zakłęty do ujścia potoku Mszanka. 3) Obszar podgórski o spadku 4,12‰ od ujścia potoku Mszanka do ujścia potoku Bysina. 4) Bieg środkowy o spadku 2,26‰ od ujścia potoku Bysina do ujścia potoku Stradomka. 5) Bieg dolny o spadku 0,60‰ od potoku Stradomka do ujścia rzeki do Wisły.



Ryc. 17. Występowanie głowaczy w dorzeczu rzeki Raby

Fig. 17. Occurrence of *Cottus* in the Raba Basin

C. poecilopus występuje w strefie przyźródliskowej Raby, a w jej górskich dopływach prócz obszarów źródliskowych zajmuje obszar popularnie zwany górną krainą pstrąga. *C. gobio* natomiast zamieszkuje niższe partie rzeki, a granice jego występowania są o wiele szersze i ciągną się od górnego do dolnego odcinka rzeki (ryc. 17). Występuje on więc w rzece o charakterze górskim, podgórskim i nizinym.

Szczegółowe badania rozmieszczenia głowaczy w dorzeczu rzeki Raby wykazały, że w rzece tej i jej dopływach oba gatunki głowaczy występują

zawsze osobno. Łączne ich występowanie stwierdzono tylko na niewielkich przestrzeniach w przyujściowych strefach potoków. Rozgraniczenie jest wyraźne i nie związane z innymi gatunkami ryb. Ryby takie, jak pstrąg potokowy, lipień, brzanka, kleń, jelec, strzebla i śliz są zarówno w strefie zamieszkiwanej przez *C. poecilopus*, jak i *C. gobio*.

W dorzeczu rzeki Raby oraz w innych rzekach karpaccich i skandynawskich, tam gdzie występują oba omawiane gatunki, rozmieszczenie ich jest podobne. *C. poecilopus* z reguły żyje w wyższych partiach rzek, a *C. gobio* w niższych, chociaż w licznych przypadkach granice ich rozmieszczenia w pewnym zakresie zachodzą na siebie. Stwierdzili to: w Karpatach V l a d y k o w (1926) w rzece Cisie, B a l o n (1952) w Olzie, a Z e l i n k a (1951), O l i v a (1960) i Č i h a r (1969) w rzekach i potokach morawskich. W Skandynawii natomiast M ü l l e r (1960) i A n d r e a s s o n (1969) w dorzeczu rzeki Lule Älv.

Czynniki wpływające na rozmieszczenie

Decydującymi czynnikami wpływającymi na rozmieszczenie głowaczy w rzekach są według różnych autorów: temperatura wody (N y b e l i n 1936, M ü l l e r 1960, S t a r m a c h 1965), zamulenie dna (S t a r m a c h 1965) oraz wielkość przepływu wody (A n d r e a s s o n 1969).

W czasie badań dotyczących rozmieszczenia głowaczy w dorzeczu rzeki Raby stwierdzono, że *C. poecilopus* występuje tylko w tym obszarze, gdzie temperatura wody nie przekracza w miesiącach letnich 20°C, woda jest czysta, a dno wyścielone wymytymi przez silny prąd kamieniami, między którymi nie gromadzą się osady mułowe. Zanika natomiast tam, gdzie woda traci już częściowo swą przezroczystość, a wyścielające dno kamienie są porośnięte glonami i zamulone. W tych to miejscach pojawia się *C. gobio*, a jego dolna granica występowania sięga daleko w dół rzeki.

W północnej Szwecji A n d r e a s s o n (1969) badając rozmieszczenie głowaczy w dorzeczu Lule Älv zwrócił uwagę na jeszcze jeden czynnik, który może mieć wpływ na rozmieszczenie tych dwóch gatunków, a mianowicie przepływ wody (Q m³/sek.). Stwierdził on bowiem, że rzeki o średnim przepływie większym niż około 1,0 m³/sek. są zamieszkałe przez głowacza białopłetwego, natomiast tam, gdzie przepływy są mniejsze, brak go i jeżeli w tych małych strumieniach występują głowacze, to tylko głowacz przegopłetwy.

Wydaje się, że opisany przez A n d r e a s s o n a wpływ przepływu wody na występowanie *C. poecilopus* nie dotyczy jedynie dorzecza Lule Älv, ale może mieć również wpływ na występowanie głowaczy i w innych dorzeczach. Stwierdzono bowiem, opierając się na danych o minimalnych przepływach dorzecza rzeki Raby opracowanych przez P u n z e t a (1969), że i w tym dorzeczu *C. gobio* nie występuje w potokach o niższym prze-

plywie niż około 1,0 m³/sek. Można by więc w ten sposób tłumaczyć bardzo słabe zasiedlenie. *C. gobio* w odcinku Raby ciągnącym się od Sieniawy do Mszany Dolnej, w którym odłowiono zaledwie 3 sztuki, chociaż w dorzeczu Raby poniżej granicy występowania *C. poecilopus*, a nawet w niektórych potokach trochę powyżej tej granicy zawsze występuje *C. gobio*. Odcinek rzeki od Sieniawy do Mszany Dolnej nie jest natomiast zamieszkiwany ani przez jeden, ani przez drugi gatunek. *C. poecilopus* znajdujący się w źródłiskowych obszarach Raby zanika w okolicy wsi Sieniawa, prawdopodobnie na skutek zanieczyszczenia wody przez wieś oraz częściowego zamulenia dna. Brak zaś w tym odcinku *C. gobio* występującego masowo od Mszany Dolnej w dół rzeki jest trudny do wytłumaczenia. Zanieczyszczenie bowiem rzeki, sądząc z analiz chemicznych, jest tylko dość wyraźne na krótkim odcinku w rejonie Rabki, a poza tym rzeka nie odbiega charakterem od wód, w których żyje głowacz białopłetwy. Wydaje się więc, że mały przepływ wody może tu wpływać na unikanie przez głowacze białopłetwe tej części rzeki.

Cechy przystosowawcze

Ekologia zmierzająca do zbadania specjalnych funkcji i zdolności przystosowawczych gatunków jest jedną z najważniejszych dróg badania aktualnego rozmieszczenia ryb w wodach, a zarazem warunków, w jakich się mnożą i wzrastają. Biologiczne cechy gatunku przedstawiają uwarunkowany genetycznie układ dostosowany do warunków środowiska lub inaczej do układu topograficznego. Jeżeli te dwa układy odpowiadają sobie, wówczas istnieją korzystne warunki egzystencji zabezpieczające najlepsze możliwości dla rozmnażania i wzrostu populacji danego gatunku. Zbadanie więc morfologicznych i fizjologicznych cech gatunków i skonfrontowanie ich z charakterem środowiska, w którym żyją, pozwala uzyskać dane nie tylko o warunkach rozmieszczenia badanych gatunków, ale także o racjonalnym zagospodarowaniu wód i ich ochronie. Jedno i drugie, tj. zagospodarowanie i ochronę, trzeba rozumieć jako takie zabezpieczenie, względnie korektę środowiska, w jakim dany gatunek znajduje najlepsze warunki egzystencji.

Zbadanie niektórych cech morfologicznych i fizjologicznych głowacza przegopłetwego i białopłetwego wyjaśniło w dużej mierze przyczyny ich charakterystycznego rozmieszczenia w rzekach oraz pozwoliło również wnioskować o dogodnych warunkach środowiska dla ich bytowania.

Zbadano wpływ temperatury i zamulenia dna, a w związku z tym zapotrzebowanie tlenowe, liczbę erytrocytów krwi obwodowej oraz układ narządów zmysłowych linii nabocznej. Na podstawie tych badań stwierdzono, że zdolności przystosowawcze organizmów badanych gatunków do warunków otoczenia nie są jednakowe.

Badania nad zapotrzebowaniem tlenu wykazały, że *C. poecilopus* zużywa w przeliczeniu na 1 g ciężaru ciała o 0,132 mg tlenu więcej niż *C. gobio* w podobnych warunkach i tym samym czasie (tabela VII) i że zużycie tlenu obu gatunków żyjących w dorzeczu rzeki Raby jest proporcjonalne do powierzchni oddechowej ich skrzel oraz do liczby erytrocytów krwi obwodowej. Powierzchnia oddechowa skrzel *C. poecilopus* jest o 0,745 cm² na jeden gram ciężaru ciała większa niż u *C. gobio*. W chwili kiedy ryby te znajdują się w „normalnych” warunkach tlenowych, tzn. w wodzie o takim nasyceniu tlenu, jakie spotykano w miejscach odłowu obu gatunków (8,35 mg O₂/l), jeden mm³ krwi u *C. poecilopus* zawiera 1 930 000, a u *C. gobio* 1 540 000 erytrocytów (tabela VII). *C. poecilopus* posiada więc w „normalnych” warunkach tlenowych o 390 000 czerwonych ciałek więcej w 1 mm³ krwi. Jest to prawdopodobnie związane z koniecznością wydatkowania większej energii dla przezwyciężenia silnego prądu szybko płynących wód górnych odcinków rzek i potoków, w których żyje. W „trudnych” warunkach tlenowych, tzn. takich, w których ryby zaczynają wykazywać silne objawy duszności (średnio 2,68 mg O₂/l), wzrasta liczba erytrocytów wprawdzie u obu gatunków, ale u każdego inaczej. U *C. poecilopus* liczba czerwonych ciałek podnosi się tylko o 16,6%, czyli 320 000, a u *C. gobio* aż o 101,3%, tzn. o 1 560 000. Zmiany liczbowe erytrocytów, mimo że wpływają tylko nieznacznie na podniesienie poziomu ogólnej ilości hemoglobiny krwi, powodują jednak zwiększenie ogólnej powierzchni wymiany gazowej erytrocytów o 11,9%, czyli 42 000 mm², u *C. poecilopus* i o 95,7%, czyli o 291 889 mm², u *C. gobio* (tabela VII).

Zmiany te mają duże znaczenie przystosowawcze. Przy obniżeniu ciśnienia parcjalnego tlenu w wodzie, powodującym zmniejszenie szybkości przenikania tego pierwiastka do naczyń krwionośnych, normalna dla danego gatunku liczba czerwonych ciałek krwi nie byłaby zdolna związać przez zawartą w nich hemoglobinę odpowiedniej ilości tlenu. Zwiększona natomiast liczba erytrocytów, mimo obniżenia średniej wagi hemoglobiny w krwince, daje w sumie możliwość utlenowania większej ilości drobin hemoglobiny i dostarczenia organizmowi potrzebnej ilości tlenu. Szybkie wprowadzenie do krwi obwodowej odpowiedniej liczby krwinek nagromadzonych w śledzionie (T o p f 1955) jest decydującym czynnikiem, pozwalającym rybom przystosować się (S h e p a r d 1955) do częstych zmian tlenu w wodzie. Można więc przyjąć, że różny stopień zwiększenia liczby erytrocytów świadczy o odmiennych możliwościach przystosowania się obu gatunków głowaczy do spadku tlenu w wodzie. *C. poecilopus*, który ma, jak wiadomo, większe wymagania tlenowe, a jego liczba erytrocytów zwiększa się tylko o 16,6%, nie jest przystosowany do życia w wodach słabiej natlenionych. *C. gobio* natomiast przy mniejszym zapotrzebowaniu tlenowym i dużych możliwościach zwiększania liczby erytrocytów (101,3%) jest pod tym względem znacznie plastyczniejszy i łatwiej może się przystosować do różnych warunków tlenowych.

Drugim czynnikiem, który ma duży wpływ na rozmieszczenie obu gatunków głowaczy, jest zamulenie dna. Na podstawie budowy narządu zmysłu linii nabocznej, czyli tzw. zmysłu dotyku na odległość, można przypuszczać, że *C. gobio* również i pod tym względem jest lepiej przystosowany do życia w niższej położonych odcinkach rzek, w których dno jest już częściowo zamulone i woda mniej przezroczysta. Przemawiają za tym większe rozmiary neuromastów kanałowych (ryc. 16) i ogólnie większa liczba ciał zmysłowych u *C. gobio* (tabela VIII, IX) jak również zrośnięte kanały wieczkowo-żuchwowe (ryc. 5, 6), przesunięte ku dołowi kanały tułowiowe i podoczodołowe, opatrzone ponadto szerszymi oraz dłuższymi kanalikami ujściowymi (ryc. 12, 13).

Szersze kanalikki ujściowe powodują większe zwężenie kanałów linii nabocznej w miejscach, gdzie znajdują się neuromasty, co może mieć duże znaczenie przy odbieraniu przez nie bodźców zewnętrznych za pomocą różnicy ciśnienia płynu wypełniającego kanały. Zwiększone ciśnienie płynu w przewężeniach może być lepiej rejestrowane przez znajdujące się tam receptory, a według wielu obserwacji (Dijkgraaf 1934, 1947, Disler 1960, Maljukina 1955) zmysł linii nabocznej jest zdolny do odbierania fal nawet o częstotliwości 18—25 herców, a więc fal o charakterze dźwiękowym. Fale takie wytwarzają niekiedy same ryby przy pomocy drżących ruchów ciała. Odbite od dna i zarejestrowane przez narządy zmysłowe orientują ryby w najbliższej przestrzeni i pomagają im w zdobywaniu pokarmu oraz poruszaniu się wówczas, gdy zmysł wzroku ma ograniczone działanie, spowodowane małą przezroczystością wody zmaconej przez ryby poszukujące pokarmu w mule i pod kamieniami.

Andreasson (1969) badając aktywność ruchową głowaczy w południowej Szwecji stwierdził, że tak u *C. poecilopus*, jak i u *C. gobio* jest ona uzależniona od światła i osiąga maksymalne nasilenie po zachodzie słońca. Zauważył jednak, że w czasie dni pochmurnych *C. poecilopus* wybiera miejsca oświetlone i rozpoczyna swą dobową aktywność już w godzinach popołudniowych, a nawet w północnej Szwecji (Müller 1969) w okresie zimowym przechodzi całkowicie na aktywność dzienną, podczas gdy *C. gobio* zawsze wykazuje dużą fotofobię i jest aktywny tylko po zachodzie słońca, czyli w godzinach nocnych.

Można więc przypuszczać, że między innymi opisane przez wyżej wymienionych autorów różnice w czasie aktywności omawianych gatunków uzależnione od nasilenia światła są jeszcze jednym potwierdzeniem mniejszej sprawności zmysłu dotyku na odległość u *C. poecilopus*.

Przypuszczalnie jednak głównym czynnikiem decydującym o rozmieszczeniu tych ryb w Europie jest temperatura wody oraz jej czystość, mniej zaś prąd wody. Żyją one bowiem tak dobrze w wodach płynących, jak i w jeziorach (Andreasson 1969a). Dlatego to może występowanie *C. poecilopus* ograniczone jest do tych terenów, w których woda jest zimna i czysta (Skandynawia, Karpaty) w przeciwieństwie do *C. gobio*, którego

szeroka tolerancja termiczna pozwala żyć z jednej strony w alpejskich jeziorach na wysokości 2000 m n. p. m. (S m y l y 1957), potokach karpackich, nizinach południowej Szwecji i północnych Niemiec, a z drugiej strony w krajach południowej Europy.

Jest to, jak się wydaje, podyktowane nie tylko odmiennymi warunkami tlenowymi panującymi w wodach zimnych i cieplejszych, ale też ujemnym wpływem temperatury wody. Temperatura wody przekraczająca 17° powoduje psucie się ikry *C. poecilopus*, jej przedwczesny wylęg oraz niemal całkowite wyśnięcie larw w pierwszym okresie rozwoju larwalnego. Natomiast ikra *C. gobio* znosi dobrze temperaturę wody do blisko 20°C.

W ten sposób już tych kilka wymienionych odmiennych cech obu gatunków głowaczy, a mianowicie: zapotrzebowanie tlenowe, możliwość szybkiej zmiany liczby erytrocytów w krwi obwodowej, budowa i wyposażenie w ciała zmysłowe narządu linii nabocznej, wrażliwość ikry oraz ryb dorosłych na temperaturę wody, dobrze tłumaczy występowanie ich w odmiennych rejonach rzek i potoków. Cechy te podobnie jak i inne różniące oba gatunki także pod względem morfologicznym są ściśle związane z genotypem. Wyrazem tego jest różnica w garniturze chromosomów, który u *C. poecilopus* składa się z 48, a u *C. gobio* z 52 chromosomów. Mniejsza liczba chromosomów u *C. poecilopus* wiąże się zapewne z zawężoną specjalizacją do warunków środowiska, podobnie jak to wykazali Simon i Dolla r (1963) dla rodzaju *Oncorhynchus* w rodzinie *Salmonidae*.

Tak więc utrwalone genetycznie morfologiczne i biologiczne cechy gatunku wyznaczają wymagania organizmu względem warunków środowiska. Głowacze przedstawiają wyraźny przykład zgodności cech organizmu z cechami środowiska. Te dwa gatunki o charakterystycznym rozmieszczeniu dowodzą ścisłego związku układu biologicznego organizmu z układem czynników zewnętrznych.

Przykład powyższy wskazuje, że badanie cech biologicznych poszczególnych gatunków ryb przyczynia się najpewniej do zrozumienia również warunków dla racjonalnej gospodarki rybackiej, dla zarybiania, produkcji i ochrony. Oczywiście przy tak bardzo wielostronnych związkach pomiędzy środowiskiem wodnym, organizmami i gospodarką ludzką niezbędne są również badania hydrologiczne i hydrobiologiczne. Jeżeli jednak badania środowisk wodnych mają służyć rybactwu, powinny się rozpoznać od zbadania biologicznych układów ryb.

SUMMARY

The aim of the present work was to describe the ecological character of *Cottus poecilopus* Heckel and *Cottus gobio* L., fishes adapted to life on the bottom of pure waters, well saturated with oxygen. Their geographical distribution in Europa is shown in fig. 1. With regard to shape and mode of life, these two species are very

much alike and feed on bottom fauna of similar specific composition. Nevertheless, they inhabit different parts of rivers. *C. poecilopus* occurs as a rule in the higher parts, where the temperature of the water does not exceed 20°C, and *C. gobio* in the lower parts.

The most important systematic features distinguishing the two species are a) the ventral fins (fig. 2A, B), b) the truncal canals of the lateral line (figs 3 and 4), c) the operculo-mandibular canals (figs 5 and 6), d) the particular differences in body proportions and number of rays in the fins are presented in Tables I and II.

The *Cottus*, living probably for about 5 to 6 years, show a different rate of growth in the basin of the River Raba. Males and females of *C. poecilopus* grow more rapidly than males and females of *C. gobio* (Table V). On the other hand, in Scandinavia in the river Lule Älv there appear no differences in the rate of growth of these species.

Spawning of the two *Cottus* species takes place in the spring, towards the end of March or in the first half of April, according to the flow of meltwaters. The spawn of oligoplasmic type, 2.4 mm in diameter, is deposited by the fish in small hollows under stones firmly set in the bottom. During the whole period of incubation it is guarded and taken care of by the male (fig. 9A).

The development of eggs of the two species at a mean temperature of 15.5°C lasts about 12 days and 20 hours, i. e. the sum of mean daily temperatures of the water in the course of the whole development was 217.8.

Cottus larvae at the time of leaving the egg-coat are 6.0 mm long (fig. 10B). They breathe with the aid of blood-vessels spread on the yolk sac, formed by *vena hepatica* (fig. 10 C, D), till the gills are fully developed, i. e. during 6—7 days. The first larval period is concluded after 9 days (fig. 11 A).

In the second period of development, after 33 days of intensive feeding, the larvae are already wholly coloured as the adult fish. They differ from the latter only in the disposition of the eyes which are still set on each side of the head (fig. 11 B). The eyes shift to the upper part of the head only in the last stage of larval development, i. e. after 55 days (fig. 11 C, D). After this stage the 24 mm long fish (Table IV) enter the third, so-called juvenile, period of life, which lasts about two years.

In spite of their similar way and time of spawning, development of eggs, and common occurrence in boundary areas of distribution, these species do not interbreed under natural conditions. This was established in the course of numerous investigations carried out in various river basins both in the Carpathians and in Scandinavia. However, crosses do take place in particular cases, when for some reason of other there occurs an isolation of males or females of one species among fishes of the other one (Andréasson 1969 b).

An example of the distribution of the two species in the same river is the basin of the river Raba, one of the principal Carpathian tributaries of the Vistula. This river takes its rise at a height of 785 m above sea-level and joins the Vistula at an altitude of 180 m.

Taking into consideration the current, the substratum, and the cross profiles of the valley, the river Raba can be divided into the following parts: the source area, the mountainous and submontane area, and the middle and lower course. *C. poecilopus* occurs in the zone near the source area of the Raba, while in its mountain tributaries, apart from the source areas, it occupies an area popularly called the upper trout region. *C. gobio*, on the other hand, inhabits the lower parts of the river, the range of its occurrence being much broader, extending from the upper to the lower section of the river (fig. 17). Hence it occurs in rivers of mountainous, submontane, and lowland character.

Investigation of some morphological and physiological features of *C. poecilopus*

and *C. gobio* explained in great measure the causes of their characteristic distribution in rivers and also permitted conclusions to be drawn on the conditions of the environment favourable for their existence.

On the basis of these investigations it was found that the adaptation capacities of the organisms of the examined species to the conditions of the environment are not identical, the determining factors having an effect on the distribution of *Cottus* being the temperature of the water and the silting up of the bottom.

C. poecilopus consumes (when converted to 1 g of body weight) 0.132 mg more O_2 than *C. gobio* (Table VII). The consumption of oxygen by the two species living in the basin of the river Raba is proportional to the respiratory surface of their gills and to the number of erythrocytes of the peripheral blood. The respiratory surface of the gills in *C. poecilopus* is 745 cm^2 larger per 1 g of body weight than in *C. gobio*. Under „normal” oxygen conditions (8.35 mg O_2/l) 1 mm^3 of blood in *C. poecilopus* contains (Table VII) 390 000 more red blood corpuscles than in *C. gobio*. Although under „difficult” oxygen conditions (2.68 mg O_2/l) the number of erythrocytes increases in the two species, this occurs differently in each of them. In *C. poecilopus* it increases only by 16.6 per cent, i. e. by 320 000, and in *C. gobio* by as much as 101.3 per cent, i. e. by 15 600 000. The numerical changes of erythrocytes bring about an increase in the total area of gas exchange of red blood corpuscles of 11.9 per cent, i. e. 42 000 mm^2 in *C. poecilopus* and of 95.7 per cent, i. e. 291 889 mm^2 in *C. gobio* (Table VII).

These changes are of considerable adaptation significance. The rapid introduction into the peripheral blood of an appropriate number of blood corpuscles is a determining factor, making it possible for the fish to adapt itself to the frequent changes of oxygen in the water. *C. poecilopus* is less adapted to these changes than *C. gobio*.

The silting up of the bottom and the temperature also have a considerable effect on the distribution of the two *Cottus* species. *C. gobio* is in this respect better adapted to living in the lower lying, partly already silted up, sections of the river, than *C. poecilopus*. This is shown by the larger dimension of its canal neuromasts (fig. 16) and the generally greater number of sensory corpuscles (Tables VIII and IX), as well as by the operculo-mandibular canals grown together (figs 5 and 6), and the truncal and suborbital canals shifted downward and provided with wider outlet canals (figs 12 and 13). The structure of the sensory organ of the lateral line testifies to a greater efficiency of touch at a distance in *C. gobio*. This fish also stands higher temperatures of water better than *C. poecilopus*.

This may perhaps explain why the water occurrence of *C. poecilopus* is limited to terrains in which the water is cold and pure (Scandinavia, Carpathians), in contradistinction to *C. gobio*, whose broad thermal tolerance permits its dwelling on the one hand in Alpine lakes at an altitude of 2000 m, in Carpathian streams, and in the lowlands of South Sweden and North Germany, and on the other, in countries of southern Europe.

Thus, the several above-mentioned different features of the two *Cottus* species, namely oxygen consumption, the possibility of a rapid change of the number of erythrocytes in the peripheral blood, the structure and equipment in sensory corpuscles of the organ of the lateral line, and the sensitivity to the temperature of the water clearly explain their occurrence in different regions of rivers and streams. These features, similarly as others differentiating the two species also morphologically are closely related with the genotype. This is reflected in the difference in the chromosome set, which in *C. poecilopus* is composed of 48 and in *C. gobio* of 52 chromosomes. The smaller number of chromosomes in *C. poecilopus* is probably connected with its limited specialization to the conditions of the environment.

Thus, the genetically fixed morphological and biological features of the species determine the requirements of the organism in relation to the conditions of the environment. The *Cottus* presents a distinct example of the concordance of the features of the organism with those of the environment. These two species of characteristic distribution testify to a close relationship of the biological system of the organism with the system of external factors.

The above example indicates that the investigation of biological features of particular species of fish is the surest contribution to the learning of their requirements in relation to the environment, hence also of the conditions for rational fish farming, stocking with fish, production, and conservation. Obviously, with such relationships between the aqueous medium, organisms, and man's economic activities, investigations of environments are also indispensable. The investigation of biological features of fish gives indications of the investigations of environments which should be undertaken in order to secure them by means of conservation or correction of the environment conditions for reproduction and growth.

LITERATURA

- Andersson L.G., 1898. Comparison of *Cottus poecilopus* Heckel with *Cottus gobio* L. Bihang Till Sv. Vet-Akad. Hand., 24, 1—44.
- Andreasson S., 1967. Verkean och stensimpan. Särtryck ur Skånes Natur 54, 108—117.
- Andreasson S., 1969. Interrelations between *Cottus poecilopus* Heckel and *C. gobio* L. (*Pisces*) in a regulated North Swedish river. *Oikos*, 20, 540—546.
- Andreasson S., 1969a. Locomotory activity patterns of *Cottus poecilopus* Heckel and *C. gobio* L. (*Pisces*). *Oikos*, 20, 78—94.
- Andreasson S., 1969b. Hybridisering mellanstensimpa och bergsimpa. *Fauna och flora*, 6, 242—251.
- Andreasson S., K. Müller, 1969. Persistence of the diel activity phase shift in *Cottus poecilopus* Heckel (*Pisces*) after transfer from 66° to 55° northern latitude. *Oikos*, 20, 171—174.
- Eackel T., 1964. Populacje ryb w systemie rzeki Drwęcy. *Roczniki Nauk Roln.*, 84 B, 193—211.
- Balon E., 1952. Ryby reky Olzy. *Přirodov. sb. Ostr. Kraje*, 13, 271—297.
- Berg L. S., 1949. Ryby presnykh vod SSSR i sopredelnykh strean. *Izd. Akad. Nauk SSSR*, 3.
- Čihar J., 1969. Taxonomical and ecological notes on *Cottus gobio* Linnaeus, 1758 and *Cottus poecilopus* Heckel 1836 (*Osteichthyes: Cottidae*). *Acta Soc. Zool. Bohemosl.* 23, 102—110.
- Dijkgraaf S., 1934. Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen. *Zeitschr. Vergl. Physiol.*, 20, 163—214.
- Dijkgraaf S., 1947. Über die Reizung des Fernstastsinnes bei Fischen und Amphibien. *Experientia*, 3, 206—208.
- Disler N. N. 1960. Organy čuvstv systemy bokovoy linii i ich značenie v povedenii ryb. *Izd. Akad. Nauk SSSR*, 3—308.
- Dornier A., 1942. La ponte du chabot de rivière *Cottus gobio* L. et l'évolution morphologique de l'alevin. *Tr. Lab. Hydrobiol. Piscicult. Univ. Grenoble*, 33, 79—85.
- Dunker G., 1926. Die Verbreitung der Fische der Nordmark. *Arch. Hydrobiol.*, 17, 736—750.
- Frankel F., 1913. Haltung und Zucht der Groppe (*Cottus gobio* L.). *Blätt. Aquar. Terrar.*, 24, 401—403.
- Heckel J., R. Kner, 1858. Die Süßwasserfische. *Leipzig*.

- Holčik J., M. Vitazoslav, J. Bastl, A. Kirka, 1965. Ichthyological investigation of the Carpathian mountains. 3. Fishes of the Orava Valley Reservoir and its tributaries. Acta Rer. Nat., 11, 93—139.
- Jaskowski J., 1962. Materiały do znajomości ichtiofauny Warty i jej dopływów. Fragn. Faun., 9, 449—499.
- Kaj J., 1954. Projekt rezerwatu dla ryb w dolnym odcinku Welny. Chrońmy Przyr. Ojczyzną, 10, 1, 43.
- Koli L., 1956. Kirjoeväsimpun (*Cottus poecilopus* Heck.) a eintymesestä Suomessa. Luonnon Tutkija, 60, 152—154.
- Koli L., 1969. Geographical variation of *Cottus gobio* L. (*Pisces, Cottidae*) in Northern Europe. Ann. Zool. Fennici, 6, 353—390.
- Krizanovskij S. G., Die Atmungsorgane der Fischlarven (*Teleostomi*). Zool. Jahrb., 68, 21—60.
- Maljukina G. A., 1955. Ob analizatore bokovoj linii ryb. Vopr. Ichtiol., 5, 3—20.
- Morris D., 1954. The reproductive behaviour of the river bullhead (*Cottus gobio* L.) with special references to the fanning activity. Behaviour, 7, 1—32.
- Müller K., 1952. Die Mühlkoppe (*Cottus gobio* L.) und ihre Nahrungskonkurrenz zur Bachforelle (*Trutta fario* L.). Ber. d. Limnol. Flusst. Freudentahl, Aussest. d. Hydrobiol. Anst. d. Max-Planck-Ges., 3, 70—74.
- Müller K., 1960. Beitrag zur Systematik und Verbreitung von *Cottus gobio* L. und *Cottus poecilopus* Heckel. Kungl. Fysiogr. Sällskapets i Lund Förhandlingar, 30, 57—66.
- Nybelin O., 1936. Till Kannedom om stensisimpans och bergsimpans förekomst i Sverige. Fauna och Flora, 31, 107—117.
- Nybelin O., 1958. Några resultat av Naturhistoriska Mussets undersökningar över svenska sötvattenssimplor. Göteborgs Musei Arstryk, 32—56.
- Nyman L., L. Westin, 1968. Spontaneous hybridization in *Cottidae*. Acta Zool., 49, 219—225.
- Oliva O., 1960. Further remarks on the European sculpins (*Cottus* L.). Acta Soc. Zool. Bohemosl., 24, 222—229.
- Oliva O., K. Hensel, 1962. Studies in sculpins (*Cottus gobio* Linnaeus) from the river Pruth. Věst. Čs. spol. Zool., 26, 244—249.
- Ostroumova I.N., 1964. Sostajanie krovi pri adaptacii k raznym usloviam kislorodnogo i solevogo režima vody. Izv. Gos. Inst. Oz. i Rečn. Rybn. Chozj., 58, 27—36.
- Paschalski J., 1959. Pokarm naturalny głowacza przegopletwego (*Cottus poecilopus* Heckel) z potoku Poroniec — Food of the bullhead (*Cottus poecilopus* Heckel.) Pol. Arch. Hydrobiol., 6 (19) 125—131.
- Popov A.B., A.I. Zotin, 1961. Zavisimost vylupljenija zarodiscej lososevych ot nekotorych faktorov sredey. Rybn. Chozj., 11, 22—28.
- Prosser C.L., L.M. Barr, R.D. Pinc, C.A. Lauer, 1957. Acclimation of gold fish to low concentrations of oxygen. Physiol. Zool., 30, 137—141.
- Punzet J., 1969. Charakterystyka hydrologiczna rzeki Raby — Hydrological characteristics of the River Raba. Acta Hydrobiol., 11, 423—477.
- Rozwadowski J., 1900. Nasze ryby. Głowacz (*Cottus gobio* — die Mühlkoppe). Okólnik Kraj. Tow. Ryb. w Krakowie, 48, 9—13.
- Schlicher J., 1927. Vergleichend physiologische Untersuchungen der Blutkörperchenzahlen bei Knochenfischen. Zool. Jahrb. Allg. Zool. 43, 121—200.
- Schrettmüller W., 1925. Zur Biologie der Groppe (*Cottus gobio* L.). Blät. Aquar. Terrar. Kunde, 36, 261—266.
- Siebold C.Th.E., 1863. Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig, Verl. W. Engelmann, 62—65.
- Simon R.C., A.M. Dollar, 1963. Cytological aspect of speciation in two North

- American teleosts, *Salmo gairdneri* and *Salmo clarki lewisi*. Can. J. Genet. Cytol., 5, 43—49.
- Smolian K., 1920. Merkbuch der Binnenfischerei. Berlin, Fischereiförd. GMBH.
- Smolianov I.I., 1957. Razvitie belorybicy *Stenodonus leucichthys leucichthys* Güld, nêlmy *S. leucichthys nelma* Pall i siga nelmuški *Coregonus lavaretus nelmuschka* Pravdin. Tr. Inst. Morf. Životn. Akad. Nauk SSSR, 20, 3—70.
- Smyly W.J.P., 1957. The life history of bullhead or Miller's thumb (*Cottus gobio* L.). Proc. Zool. Soc. London, 128, 431—453.
- Starmach J., 1962. Głowacze rzek karpackich. 1. Rozród, rozwój embrionalny i larwalny u *Cottus poecilopus* Heckel — Koppen in den Karpathenflüssen. 1. Vermehrung, embryonale und larvale Entwicklung bei *Cottus poecilopus* Heckel. Acta Hydrobiol., 4, 321—343.
- Starmach J., 1965. Głowacze rzek karpackich. 2. Występowanie i charakterystyka głowacza przegopletwego (*Cottus poecilopus* Heckel) oraz głowacza białopletwego (*Cottus gobio* L.) w dorzeczu Raby — Koppen in den Karpathenflüssen. 2. Antreten und Charakteristik der Buntflossenkoppe (*Cottus poecilopus* Heckel) und weissflossigen Koppe (*Cottus gobio* L.) in Raba Flussgebiet. Acta Hydrobiol., 7, 109—140.
- Starmach J., 1967. Chromosomy głowaczy *Cottus poecilopus* Heckel i *Cottus gobio* L. — Die Chromosomen von *Cottus poecilopus* Heckel und *Cottus gobio* L. Acta Hydrobiol., 9, 1967, 301—307.
- Starmach J., 1968. Lateral-line sense organs of *Cottus poecilopus* Heckel and *Cottus gobio* L. Acta Biol. Cracov. Zool., 11, 243—253.
- Starmach J., 1970. The number of erythrocytes in the blood of *Cottus poecilopus* Heckel and *Cottus gobio* L. Acta Biol. Cracov. Zool., 13, 243—249.
- Starmach J., 1971. Oxygen consumption and respiratory surface of gills in *Cottus poecilopus* Heckel and *Cottus gobio* L. Acta Biol. Cracov. Zool., 14, 9—15.
- Straškraba M., J. Čihar, S. Frank, V. Hruška, 1966. Contribution to the problem of food competition among the sculpin, minnow and brown trout. J. Anim. Ecol., 35, 303—311.
- Stragonov N.S., 1962. Ekologičeskaja fizjologija ryb. Moskva, Izd. Mosk. Univ.
- Thienemann A., 1950. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Die Binnengewässer, 18, Stuttgart. E. Schweizerbart'sche Verl.
- Topf W., 1955. Die Blutbildung und die Blutbildungsstätten beim Karpfen (*Cyprinus carpio* L.). Ztschr. f. Fisch., 4, 257—287.
- Vladykov V., 1926. Über einige neue Fische aus der Tschechoslowakei (Carpatho-russland). Zool. Anz., 64, 248—252.
- White M.J.D., 1954. Animal cytology and evolution. 2nd ed., Cambridge, Univ. Press.
- Zelinka M., 1951. K zeměpisnému rozšíření vranek na Morave. Akvar. listy, 23, 30—32.
- Zotin A. J., 1954. Osobennosti sekrecji fermentu vyluplenija u zarodišej osetrovych i lososevych ryb. Dokl. Akad. Nauk SSSR, 95, 1121—1124.

Adres autora — Author's address

dr Janusz Starmach

Zakład Biologii Wód, Polska Akademia Nauk, Kraków, ul. Sławkowska 17.