

639.2  
Т-78  
ВСЕСОЮЗНЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
МОРСКОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ  
ВНИРО

ТРУДЫ

ТОМ LXXXV

# ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РЫБ

ВЫПУСК 3

Т-85

ОТДЕЛ НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ

МОСКВА, 1972



ALL - UNION RESEARCH INSTITUTE OF MARINE FISHERIES  
AND OCEANOGRAPHY  
( V N I R O )

PROCEEDINGS

VOLUME LXXXV

# **PROBLEMS OF FISH PHYSIOLOGY**

ISSUE 3

SCIENTIFIC - TECHNICAL INFORMATION DIVISION

MOSCOW, 1972



ПРЕДИСЛОВИЕ

ВОПРОСЫ  
ФИЗИОЛОГИИ РЫБ

ВЫПУСК 3

ОТДЕЛ НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ

МОСКВА, 1972



# СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

|                                                                                                                                                                                |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Предисловие                                                                                                                                                                    | 5   |
| В. Л. Печкуренок, И. А. Шеханова, И. Г. Телышева. Результаты исследования хронического воздействия разных концентраций радионуклидов на эмбриогенез рыб                        | 9   |
| Л. Б. Кляшторин, И. А. Шеханова, А. А. Яржомбек. О влиянии радиоактивного стронция на интенсивность дыхания эмбрионов выюна                                                    | 27  |
| Э. А. Воронина. Динамика весового и линейного роста у тилапий ( <i>Tilapia mossambica</i> ), выращенных в замкнутых аквариумах с различным содержанием стронция-90 — иттрия-90 | 31  |
| Л. Б. Кляшторин, А. А. Яржомбек. Определение стандартного обмена у рыб с использованием мембранного электрода                                                                  | 36  |
| М. Н. Кривобок, Г. И. Токарева. Динамика изменений веса тела и отдельных органов балтийской трески при созревании половых желез                                                | 46  |
| М. П. Богоявленская, И. Ф. Вельтищева. Некоторые данные о возрастных изменениях в жировом и углеводном обмене трески Балтийского моря                                          | 56  |
| Г. Б. Грауман. Изменение биохимического состава икры в зависимости от морфобиологических особенностей самок балтийской трески                                                  | 63  |
| В. В. Ипатов. Динамика содержания липопротенов в сыворотке крови балтийской трески                                                                                             | 68  |
| М. П. Богоявленская, И. Ф. Вельтищева, А. И. Литяго, К. Ф. Сорвачев. Опыт изучения обмена веществ морских рыб с применением радиоактивного углерода                            | 74  |
| Н. Я. Липская, Д. В. Узарс, В. И. Чекунова, М. И. Шатуновский. Некоторые моменты энергетического обмена балтийской трески ( <i>Gadus morhua callarias</i> L.)                  | 81  |
| Р. Ф. Федяхина. К анализу внутривидовой структуры салаки Балтийского моря                                                                                                      | 86  |
| В. С. Зенкин. Об идентичности «С» и «А» эритроцитарных антигенов у атлантической сельди и анализе распределения групп крови у сельди банки Джорджес                            | 95  |
| Ю. А. Кляссонс. Значение отдельных белковых фракций сыворотки крови в регуляции водно-солевого обмена у лососевых рыб                                                          | 103 |
| М. А. Агрба. Пищевые потребности молоди стальноголового лосося в условиях Чернореченского форелевого хозяйства                                                                 | 107 |
| А. Н. Козлов. Особенности жирового обмена мраморной нототении в преднерестовый период                                                                                          | 117 |
| З. С. Сильянова, А. Н. Козлов. Плодовитость мраморной нототении и ее связь с жирностью                                                                                         | 129 |
| Е. П. Сказкина. Об активном обмене азотистых веществ у азовских бычков                                                                                                         | 138 |
| Т. П. Стребкова. Влияние анестезирующих веществ на обмен азота в сыворотке крови сеголетков белого амура                                                                       | 145 |
| А. А. Яржомбек. Каротиноидные пигменты и систематика лососевых рыб                                                                                                             | 148 |
| Рефераты                                                                                                                                                                       | 154 |

# CONTENTS

|                                                                                                                                                                                                 |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Preface                                                                                                                                                                                         | 5   |
| V. L. Pechkurenkov, I. A. Shekhanova and I. G. Telysheva. Results of research on the effect of chronic exposure to various concentrations of radionuclides on the embryogenesis of fish         | 9   |
| L. B. Klyashtorin, I. A. Shekhanova and A. A. Yarzhombek. On the effect of radioactive strontium on the respiration rate of the embryos of loach                                                | 27  |
| E. A. Voronina. Dynamics of weight and length increments in <i>Tilapia mossambica</i> reared in closed water circulation aquaria with various concentration levels of strontium-90 — yttrium-90 | 31  |
| L. B. Klyashtorin and A. A. Yarzhombek. Determination of standard metabolism in fish with the use of a membrane electrode                                                                       | 36  |
| M. N. Krivobok and G. I. Tokareva. Dynamics of weight variations of the body and separate organs of Baltic cod during the maturation of gonads                                                  | 46  |
| M. P. Bogoyavlenskaya and I. F. Veltishcheva. Some data on age changes in the fat and carbohydrate metabolism in Baltic cod                                                                     | 56  |
| G. B. Grauman. Changes in the biochemical composition of eggs depending on the morphobiological peculiarities in Baltic cod females                                                             | 63  |
| V. V. Ipatov. Dynamics of lipoprotein content in the blood serum of Baltic cod                                                                                                                  | 68  |
| M. P. Bogoyavlenskaya, I. F. Veltishcheva, A. I. Lityago and K. F. Sorvachev. An experience in the application of radioactive carbon in the studies of metabolism in marine fishes              | 74  |
| N. Y. Lipskaya, D. V. Uzars, V. I. Chekunova and M. I. Shatunovsky. Some aspects of energy metabolism in Baltic cod, <i>Gadus morhua callarias</i> L                                            | 81  |
| R. F. Fedyakhina. On the analysis of the intraspecific structure of Baltic herring                                                                                                              | 86  |
| B. S. Zenkin. On the identity of «C» and «A» erythrocyte antigens in Atlantic herring and the analysis of blood groups distribution in Georges Bank herring                                     | 95  |
| Y. A. Klyavsons. Significance of separate blood serum protein fractions in the regulation of water-salt metabolism in salmonids                                                                 | 103 |
| M. A. Agrba. Nutritional requirements of young steelhead in conditions of the Chernorechenskoye trout farm                                                                                      | 107 |
| A. N. Kozlov. Distinctive characteristics of fat metabolism in <i>Notothenia rossii marmorata</i> in the prespawning period                                                                     | 117 |
| Z. S. Silyanova and A. N. Kozlov. Fecundity of <i>Notothenia rossii marmorata</i> and its relation to the fat content                                                                           | 129 |
| E. P. Skazkina. On active metabolism in Azov goby                                                                                                                                               | 138 |
| T. P. Strebkova. Effect of anaesthetics on nitrogen metabolism in the blood serum of grass carp fingerlings                                                                                     | 145 |
| A. A. Yarzhombek. Carotenoid pigments and the taxonomic status of salmonids                                                                                                                     | 148 |
| Abstracts                                                                                                                                                                                       | 154 |



## ПРЕДИСЛОВИЕ

Принятые XXIV съездом КПСС директивы по пятилетнему плану развития народного хозяйства СССР на 1971—1975 гг. поставили перед рыбохозяйственной наукой в качестве основной задачу расширения исследований сырьевой базы рыбной промышленности в Мировом океане.

В комплексе научных исследований, связанных с изучением биологических ресурсов океана, значительное место занимает физиология рыб.

Настоящий сборник научных работ по физиологии является третьим выпуском серии трудов ВНИРО по этой важнейшей проблеме.

Так же, как и в предыдущих выпусках, публикуемые работы могут быть разделены на две группы: одни освещают проблему единства организма и среды, другие отвечают на конкретные вопросы, поставленные рыбным хозяйством.

От выхода первого выпуска в свет трудов «Вопросы физиологии рыб» нас отделяет 10 лет. За истекшие годы все основные исследования по физиологии получили значительное развитие и в первую очередь изучение обмена веществ морских рыб. В этой области, кроме расширения изучения океанических рыб, освоенных промыслом, были организованы исследования по физиологии новых приантарктических объектов советского рыболовства.

Продолжавшееся изучение обмена веществ балтийской трески позволило в последнее время определить комплекс прикладных физиологических исследований, включающих исследования годовых и возрастных изменений некоторых показателей белкового, жирового и углеводного обмена в органах и тканях трески, изучение энергетического обмена и пищевых рационов, биохимических изменений в крови как индикаторов физиологического состояния рыб.

В этих исследованиях, основанных на глубоких теоретических работах, заложены предпосылки для решения важных практических вопросов прогнозирования характера созревания и смертности рыб, особенностей их распределения в водоеме, сезонной и возрастной динамики пищевой ценности и т. д.

Этим работам посвящены статьи М. Н. Кривобока и Г. И. Токаревой, Н. Ф. Вельтищевой и М. П. Богоявленской, Н. Я. Липской с соавторами, В. В. Ипатова, Г. Б. Грауман, М. П. Богоявленской с соавторами.

В статьях Е. П. Сказкиной и Л. Б. Кляшторина, и А. А. Яржомбека рассмотрены методы исследования энергетического обмена у рыб и направления использования респирометрических методов для решения вопросов трофологии и радиобиологии рыб.

Две статьи (Ю. А. Клявсонса и М. А. Агрбы) посвящены изучению проходных лососевых: балтийского лосося и успешно акклиматизируемого в СССР стальноголового лосося. В этих работах рассматриваются физиологические основы рациональных биотехнических мероприятий: готовность молоди лососей к скату в море (Ю. А. Клявсонс), требования молоди стальноголового лосося к пище (М. А. Агрба). В статье М. А. Агрбы рассмотрены физиологические показатели молоди стальноголового лосося, выращенной на разных рационах, в том числе с применением пасты из криля и показано стимулирующее влияние на рост и выживаемость лосося добавок продуктов переработки антарктических беспозвоночных.

Р. В. Федяхина и В. С. Зенкин рассматривают использование биохимических и иммунологических методов для решения вопросов внутривидовой дифференциации рыб, что имеет большое практическое значение, так как позволяет выявить отдельные самовоспроизводящиеся локальные стада рыб, без знания которых невозможно рациональное ведение промысла.

Статья А. Н. Козлова посвящена особенностям жирового обмена мраморной нототении в преднерестовый период.

Уже первые полученные автором данные помогли выявить новые интересные особенности физиологии этих рыб, связанные с особенностями их жизни в приантарктических районах (повышенная интенсивность накопления жира, замедленный белковый рост, высокий уровень энергетического обмена и, в частности, обмена жирных кислот).

В предыдущих выпусках трудов по физиологии рыб отмечались научные работы, связанные с проблемой радиоактивного загрязнения водной среды. Эта тема ни в какой степени не утратила своей актуальности.

В работах Э. А. Ворониной, А. Б. Кляшторна, И. А. Шехановой и А. А. Яржомбека рассматриваются экспериментальные данные о влиянии радиоактивного стронция на формирование гонад у тилапий, выращиваемых в течение нескольких поколений в радиоактивной среде, а также изменения интенсивности обмена эмбрионов рыб при разных уровнях радиоактивного загрязнения воды.

В работе В. Л. Печкуренкова, И. А. Шехановой и И. Г. Телышевой рассматриваются важные методические вопросы, что позволяет объективно оценить степень воздействия радиоактивного загрязнения на эмбрионов рыб, и в частности, на хромосомный аппарат клеток эмбрионов.

Представленные в этом томе трудов радиобиологические работы посвящены решению наиболее актуальных вопросов радиоэкологии и вносят существенный вклад в решение проблемы влияния растворенных радионуклидов на различные стороны биологии рыб.

В последние годы все большая часть физиологических исследований ориентируется на решение практических вопросов морского рыбного хозяйства, что позволило определить новые направления прикладных исследований.

Однако это не только не исключает, но и требует дальнейшего расширения и углубления теоретических и методических исследований в области физиологии рыб.

#### PREFACE

The present volume on fish physiology is the third issue in this series, the first one being published in 1961, the second, in 1970.

A notable advance was made in the research on all the basic problems of physiology within the past decade, primarily on marine fish metabolism, which problem has been widely treated in the present issue. Results of research on new commercial fish species (*Notothenia rossii marmorata*) from pre-Antarctic waters are also presented.



The second part of the volume contains papers dealing with radioactive contamination of the aquatic environment.

The conclusions drawn indicate that an ever increasing part of research on physiology is directed at solving practical tasks facing marine fisheries. However this does not in any way eliminate the necessity to further expand theoretical and methodological investigations in the sphere of fish physiology.

## AVANT-PROPOS

Les Directives pour le plan quinquennal de développement de l'économie nationale de l'URSS adoptées par le XXIV<sup>e</sup> Congrès du P.C.U.S. ont assigné à la science halieutique la tâche d'amplifier les recherches dans le domaine des ressources de l'industrie des pêches.

Dans ces recherches scientifiques consacrées aux ressources biologiques de l'océan, une place considérable est réservée à l'étude de la physiologie des poissons.

Le présent recueil des ouvrages sur la physiologie représente la troisième parution des travaux de VNIRO consacrés à ce problème des plus importants.

Les articles publiés, de même que ceux des fascicules précédents, peuvent être groupés en deux séries: les uns éclairent le problème de l'unité de l'organisme et du milieu, les autres répondent aux questions concrètes posées par l'industrie des pêches.

Dix ans se sont écoulés depuis la parution des «Problèmes de la physiologie des poissons». Pendant cette période toutes les études principales sur la physiologie se sont développées sensiblement et en premier lieu l'étude du métabolisme chez les poissons de mer. Dans ce domaine, outre l'extension de l'étude des poissons océaniques exploités par l'industrie, les recherches dans le domaine de la physiologie des nouveaux objets exploités par l'industrie soviétique en Antarctique ont été entreprises.

L'étude du métabolisme de la morue baltique se produit. Ce qui a permis d'entreprendre un complexe de recherches appliquées qui incluent l'examen des changements, annuels et d'âge, de certains indices du métabolisme protéique, des lipides et hydrocarbonique dans les organes et les tissus de la morue, l'étude du métabolisme énergétique et des rations alimentaires, ainsi que des changements biochimiques du sang en tant qu'indicateur de l'état physiologique des poissons.

Dans ces travaux, basés sur les ouvrages théoriques fondamentaux, résident les prémisses pour la solution de certaines questions pratiques importantes telles que le pronostic du caractère de la maturation et de la mortalité des poissons, les particularités de leur distribution dans le bassin, la dynamique de leur valeur nutritive suivant l'âge et la saison etc.

Les articles écrits par M. N. Krivobok, G. I. Tokareva, I. F. Veltichtcheva, M. P. Bogoiavlenskaia, N. Ya. Lipskaia, en collaboration, V. V. Ipatova, G. B. Grauman, M. P. Bogoiavlenskaia en collaboration sont consacrés à ces travaux.

Les articles par Skazkina, L. B. Kliachtorin, A. A. Yarjombek examinent les méthodes d'étude du métabolisme énergétique chez les poissons et les possibilités de l'utilisation des méthodes respirométriques pour la solution des questions de trophologie et de radiobiologie des poissons.

Deux articles (par Y. A. Kliavsons et M. A. Agrba) sont consacrés à l'étude des Salmonidés potamotoques: saumons baltiques et des *Salmo gairdneri* qui s'acclimatent avec succès en URSS. Ces travaux traitent des principes physiologiques des initiatives biotechniques rationnelles: le stade des jeunes prêts à la dévalaison à la mer (Y. A. Kliavsons), nourriture des jeunes *Salmo gairdneri* (M. A. Agrba). L'article de M. A. Agrba traite des indices physiologiques des jeunes *Salmo gairdneri* élevés aux rations différentes y compris avec l'utilisation de la pâte de krill et démontre l'influence des produits préparés des invertébrés antarctiques stimulant la croissance et la survivance des saumons.

R. V. Fediakhina et V. S. Zenkin examinent l'utilisation des méthodes biochimiques et immunologiques pour la solution des problèmes de la différenciation des poissons intraspécifique ce qui revêt une grande importance pratique permettant de déceler certains stocks locaux de poissons autoreproductifs, sans connaissance desquels la pêche rationnelle n'est pas possible.

L'article de et A. N. Kozlov est consacré à l'évaluation qualitative et quantitative des indices du métabolisme protéique et lipidique des poissons antarctiques (*Notothenia rossi marmorata*).

Les premiers résultats reçus par auteurs ont permis de révéler les particularités physiologiques liées aux conditions de leur vie dans les régions antarctiques (l'accumulation intensive de la graisse, l'augmentation protéique ralentie, le niveau élevé du métabolisme énergétique et, en particulier, du métabolisme des acides gras).

Dans les fascicules précédents sur la physiologie des poissons étaient mentionnés les travaux scientifiques consacrés au problème de la pollution radioactive des eaux. Ce thème demeure très actuel jusqu'aujourd'hui.

Les travaux de E. A. Voronina, L. B. Kliachtorin, I. A. Chekhanova et A. A. Yarbombek examinent les données expérimentales sur l'influence du strontium radioactif sur la formation des gonades de *Tilapia mossambica* Peters élevés pendant l'étendue de plusieurs générations dans le milieu radioactif, ainsi que le changement de l'intensité du métabolisme chez les embryons des poissons aux niveaux différents de radioactivité des eaux.

Le travail de V. L. Petchekourenkov, I. A. Chekhanova et I. G. Telycheva étudie les questions méthodiques importantes qui permettent d'évaluer objectivement le degré de l'action de la pollution radioactive sur les embryons des poissons et notamment sur les chromosomes des cellules des embryons.

Les ouvrages sur la radiobiologie réunis en ce volume sont consacrés aux problèmes les plus actuels de la radioécologie et contribuent grandement à la solution du problème de l'influence des nucléides dissous sur les différents aspects de la biologie des poissons.

Au cours des dernières années la plus grande partie des recherches physiologiques s'oriente à la solution des questions des pêches maritimes ce qui a permis de définir les nouvelles directions de recherches.

Cependant cela implique le développement des recherches tant théoriques que méthodiques dans le domaine de la physiologie des poissons.



УДК (597.08:001.8) + 597—13)

**РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЛИЯНИЯ ХРОНИЧЕСКОГО  
ВОЗДЕЙСТВИЯ РАЗНЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ РАДИОНУКЛИДОВ  
НА ЭМБРИОГЕНЕЗ РЫБ**

В. Л. ПЕЧКУРЕНКОВ, И. А. ШЕХАНОВА, И. Г. ТЕЛЫШЕВА

Литературные данные о проблемах, связанных с воздействием малых доз хронического облучения на эмбриональное развитие рыб, крайне противоречивы. Создается впечатление, что эта противоречивость является следствием методических упущений и переоценки надежности применявшихся критериев сравнения. Для выяснения этого мы решили оценить несколькими способами данные экспериментов, проведенных нами за четыре года, чтобы определить надежность критериев сравнения, применявшихся большинством авторов, выбрать наиболее надежные критерии и при их помощи сравнить экспериментальные данные.

Эксперименты проводили на икре выюна (*Musqurnus fossilis* L.), лосося (*Salmo salar* L.) и щуки (*Esox lucius* L.). Икру выюна инкубировали при температуре 16—21°С в чашках Петри в 50 см<sup>3</sup> воды или раствора. Получили икру после гипофизарной инъекции, семенники самцов разрезали на кусочки, кусочек семенника помещали вместе с икрой в чашку Петри, где и происходило оплодотворение в растворах радионуклидов и в воде. Меняли растворы и мертвую икру отбирали два раза в сутки. Икру лосося и щуки получали во время естественного нереста рыб, инкубировали в чашках Петри при температуре 10—12°С. Икру этих рыб помещали в растворы сразу после набухания. Меняли растворы и мертвую икру отбирали раз в двое суток. В качестве тестов использовали количество погибшей за время инкубации икры, количество уродливых личинок, митотический индекс и количество анафаз с хромосомными абберациями в тканях личинок. Количество погибшей икры выражали в процентах от количества икры, заложенной в инкубацию; количество уродливых личинок — в процентах от количества выклюнувшихся личинок. Во всех опытах учитывали личинок с нарушениями осевого скелета и с тяжелыми уродствами. К категории «нарушение осевого скелета» относили личинок с искривлениями позвоночника под углом больше 10°, двухголовых и безголовых. К категории «тяжелые уродства» относили личинок, у которых отдельные органы или части тела были сильно гипертрофированы или вообще не развиты. В отдельных опытах, кроме того, учитывали личинок с нарушениями формы желточного мешка и с укороченным телом.

Цитологические тесты изучали на временных препаратах, окрашенных ацетокармином или молочноуксуснокислым орсеином. Митотический индекс определяли по клеткам эпителия однодневных личинок как отношение количества клеток на стадии поздней профазы,

метафазы, анафазы и телофазы ко всем просчитанным и выражали в процентах. Количество анафаз с aberrациями определяли по тотальному препарату личинки и выражали в процентах. Учитывали только те анафазы, у которых расстояние между расходящимися группами хромосом было не меньше удвоенной ширины одной из расходящихся групп хромосом и которые еще не вступили в позднюю телофазу. Аберрантной анафазой считалась такая, у которой были хромосомные или хроматидные мосты и фрагменты. Подсчет клеток вели до тех пор, пока доля делящихся клеток и аберрантных анафаз не располагалась внутри 99%-ного доверительного интервала. Для этой цели у каждой личинки нужно было просмотреть около 200 делящихся клеток или анафаз. В клетках эпителия анафаз было меньше, поэтому их подсчитывали на тотальном препарате.

Икру вьюна инкубировали в растворах  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  активностью  $3,1 \cdot 10^{-10}$  кюри/л (опыт 1),  $2,0 \cdot 10^{-10}$  кюри/л (опыт 2),  $1,5 \cdot 10^{-8}$ ,  $1,7 \cdot 10^{-6}$ ,  $1,5 \cdot 10^{-4}$ ,  $2,0 \cdot 10^{-4}$  и  $2,0 \cdot 10^{-3}$  кюри/л; в растворах  $\text{Pu}^{239}$  активностью  $n \cdot 10^{-4}$ ,  $n \cdot 10^{-10}$  и  $n \cdot 10^{-8}$  кюри/л (опыт 1 и 2); в растворах смеси  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$ ,  $\text{Pu}^{239}$  и  $\text{Cs}^{137}$  следующих вариантов: а)  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  ( $2 \cdot 10^{-10}$  кюри/л) +  $\text{Pu}^{239}$  ( $n \cdot 10^{-11}$  кюри/л) +  $\text{Cs}^{137}$  ( $1,4 \cdot 10^{-10}$  кюри/л), суммарная активность раствора  $n \cdot 10^{-10}$  кюри/л; в)  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  ( $2 \cdot 10^{-8}$  кюри/л) +  $\text{Pu}^{239}$  ( $n \cdot 10^{-10}$  кюри/л) +  $\text{Cs}^{137}$  ( $1,4 \cdot 10^{-8}$  кюри/л), суммарная активность равна  $n \cdot 10^{-8}$  кюри/л; с)  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  ( $2 \cdot 10^{-6}$  кюри/л) +  $\text{Pu}^{239}$  ( $n \cdot 10^{-8}$  кюри/л) +  $\text{Cs}^{137}$  ( $1,4 \cdot 10^{-6}$  кюри/л), суммарная активность  $n \cdot 10^{-6}$  кюри/л. Икру лосося и щуки инкубировали в растворах  $\text{Cs}^{137}$  активностью  $1,4 \cdot 10^{-10}$ ,  $1,4 \cdot 10^{-6}$  кюри/л.

Растворы  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  и  $\text{Cs}^{137}$  разной активности готовили обычным способом. Препараты  $\text{Sr}^{90}\text{Cl}_2$  и  $\text{Cs}^{137}\text{Cl}_2$  носителя не имели.  $\text{Sr}^{90}$  и  $\text{I}^{90}$  находились в равновесной концентрации. Плутоний-239 был получен в форме  $\text{Pu}^{239}\text{O}_2$ . Чтобы получить растворимую форму, его растворяли в азотной и соляной кислотах (разведение 1:1); азотно- и солянокислые соли плутония растворяли в воде, учитывая pH получаемого раствора.

Радиоактивность растворов и икры по  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  определяли на установке Б-3 с малофоновой приставкой УМФ-1500, по  $\text{Pu}^{239}$  — на ДП-100.

Принцип расчета дозы изложен в «Инструкции по радиобиологическим исследованиям эмбрионального периода развития рыб» (Печкуренков, 1971).

Мы рассчитывали дозу, полученную икрой вьюна в растворах  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  по формуле:

$$D = \frac{S_{\text{к. н.}}/t \cdot A \cdot E}{6,24 \cdot 10^7},$$

где  $D$  — доза (рады);

$S_{\text{к. н.}}/t$  — величина изменения коэффициентов накопления во времени, определенная по графику, равная площади, заключенной между кривой изменения коэффициентов накопления и осью, на которой отложено время;

$A$  — активность 1 мл раствора, из которого происходит накопление радионуклида (расп/мин);

$E$  — средняя энергия  $\beta$ -частиц;

$6,24 \cdot 10^7$  — коэффициент перехода от Мэв/г в рады.

Дозы, полученные икрой в растворах  $\text{Pu}^{239}$  и  $\text{Cs}^{137}$ , не рассчитывали. Большинство исследователей ставили эксперименты на смеси икры от нескольких пар производителей (часто на икре, взятой с нерестилищ) и количество погибшей икры и уродливых личинок сравнивали как выборочные доли, принимая за величину выборки количество икры

или личинок в вариантах опыта (метод, сводящийся к аппроксимации биномиального распределения нормальным).

Темплетон (1966), также работая со смесью икры, сравнивал опытный и контрольный вариант по  $\chi$ -квадрат критерию. Работа на смеси икры не позволяет оценить вариабельность изучаемых показателей у популяции данного вида рыб, что исключает возможность определить количество значащих цифр при расчетах и почти всегда приводит к искусственной точности. Последнее объясняется тем, что в таких случаях численность сравниваемых выборок не ограничивается никакими соображениями, при увеличении численности выборки величины ошибки уменьшается, и формально можно совершенно достоверно обнаружить сколь угодно малую разницу между двумя выборочными долями.

Шеханова и Печкуренков (1968) инкубировали икру от каждой пары производителей отдельно; при расчете средних арифметических изучаемых показателей величину выборки принимали равной количеству пар производителей, а количество пар производителей было таким, чтобы средние арифметические были достоверны на 95%-ном уровне. Средние арифметические сравнивали по  $t$ -критерию. Перед этим данные оценивали на принадлежность к нормальному распределению, и было найдено, что гипотеза о нормальности распределения отвергнута быть не может. Формально это давало право на применение параметрических критериев сравнения. Но чувствительность всех существующих критериев для оценки гипотезы о нормальности распределения недостаточная для оценки малых выборок. В опытах Шехановой и Печкуренкова величина выборки была 9—13. При величине выборки меньше 30 гипотеза о нормальности распределения не может быть опровергнута именно по этой причине. В таких случаях о надежности параметрических критериев сравнения следует судить по величине коэффициента вариации. Если он равен 50% и больше, то параметрические критерии сравнения становятся ненадежными, и следует применять непараметрические критерии сравнения.

Противоречивость полученных различными авторами данных может быть следствием упущений в методике постановки эксперимента. Дело в том, что эксперименты, в которых определяется выживаемость или доля уродов, относятся к разряду биномиальных, а одно из требований к биномиальному эксперименту сводится к тому, что вероятность «успеха» во всех опытах должна быть равной. При работе с икрой рыб это сводится к тому, что несколько выборок икры, взятых из совокупности конечного объема (икра от одной пары производителей), не должны достоверно отличаться друг от друга по изучаемому показателю, например, по доле погибших икринок. Если эта доля не настолько мала, что ей можно пренебречь при данном уровне значимости (выборки берутся из совокупности конечного объема, максимальный объем сравниваемых выборок равен половине генеральной совокупности), то невозможно обойти проблему качества перемешивания икры в совокупности перед взятием из нее выборок, так как известно, что в разных частях гонады икра находится в разном физиологическом состоянии (Семенов, 1963) и что разнояйцевые близнецы имеют разный генотип. Мостеллер, Рурке и Томас (1969) считают, что качественно перемешать больше 100 объектов невозможно.

При работе с икрой рыб мы имеем дело с гораздо большими величинами. И если икру, полученную от одной пары производителей, невозможно хорошо перемешать обычными методами, то увеличение объема выборок приведет к нарушению требований к биномиальному эксперименту, т. е. данные, полученные по нескольким выборкам из одной и той же совокупности в одинаковых условиях, будут досто-



верно различными. В этом случае объем сравниваемых выборок должен быть функцией качества перемешивания икры в генеральной совокупности.

Еще большее значение это имеет тогда, когда эксперимент ставится на смеси икры, полученной от разных производителей. Во всех упомянутых работах это требование не учитывалось, икра априорно считалась равнокачественной. Достоверность различий между опытным и контрольным вариантами может быть результатом плохого перемешивания и неоправданно большого количества икры в вариантах опыта, а не влияния исследуемого уровня радиации.

Поэтому проверка качества перемешивания икры имеет очень серьезное значение. Для этого необходимо в каждом варианте опыта икру от каждой пары производителей инкубировать в двух чашках Петри (иметь две повторности) для проверки воспроизводимости результатов. Если результаты по одной чашке на данном уровне значимости не отличаются достоверно от результатов по другой чашке, то эти данные считаются воспроизводимыми, и данным, полученным по этим чашкам, можно доверять. Исследуемые показатели по каждой чашке выражали в % и затем с целью нормализации распределения переводили в радианы ( $\varphi = 2 \arcsin \sqrt{P}$ , где  $P$  — исследуемый показатель в %) (Урбах, 1964). После этого данные по двум чашкам Петри (потомство одной пары производителей) в каждом варианте опыта сравнивали как выборочные доли. В опыте по инкубации икры выюна в растворах  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  активностью  $2 \cdot 10^{-4}$  и  $2 \cdot 10^{-3}$  кюри/л данные по двум чашкам сравнивали по номограммам 95% доверительных интервалов (Яржомбек, 1971). Если эти данные различались на 97%-ном уровне, то они считались невоспроизводимыми и в последующих расчетах не фигурировали. Для оценки воспроизводимости результатов в каждом варианте опыта вычисляли коэффициент воспроизводимости, равный отношению количества пар производителей, данные которых (по двум чашкам Петри) воспроизводились к общему их количеству в процентах.

На основании данных предварительных экспериментов в каждой чашке Петри инкубировали примерно 250 икринок выюна, 110 икринок лосося и 150 икринок щуки.

Данные по двум чашкам Петри (икра от одной пары производителей) в каждом варианте опыта осредняли, и по ним рассчитывали среднюю арифметическую для каждого варианта опыта, среднее квадратическое отклонение, коэффициент вариации и ошибку средней. В этом случае численность выборки равнялась количеству пар производителей. По данным предварительных экспериментов, для того чтобы средняя лежала в 95%-ном доверительном интервале, пар производителей должно быть не меньше восьми. Количество пар производителей в каждом опыте указано в таблицах.

Данные опытного и контрольного вариантов сравнивали следующими способами: 1) по методу сравнения выборочных долей, для чего суммировали количество икры и личинок от всех пар производителей по каждому варианту опыта, выражали в радианах долю погибшей икры и уродливых личинок, и ее ошибку рассчитывали, принимая величину выборки равной суммарному количеству икры, заложенной на инкубацию, или количеству всех выклюнувшихся личинок; 2) средние арифметические сравнивали по методу попарно связанных вариантов по  $t$ -критерию; 3) дисперсии сравнивали по  $F$ -критерию. Опытные и контрольные данные непосредственно сравнивали по критерию Колмогорова-Смирнова ( $\lambda^2$ -критерий) и по таблицам 95%-ного доверительного интервала для биномиального распределения (Янко, 1961).

В этом случае данные по инкубации икры от каждой пары производителей принимали за повторность эксперимента и определяли количество повторностей, достоверно отличающихся от своего контроля. Принимая за нуль-гипотезу отсутствие различий опытных и контрольных вариантов, т. е.  $\frac{0}{n}$  (где  $n$  — число повторностей), оценивали

данные, полученные в эксперименте, сравнивая границы доверительных интервалов для нуль-гипотезы и для экспериментальных данных. Если границы доверительных интервалов на 95%-ном доверительном уровне для нуль-гипотезы и экспериментальных данных заходили друг за друга, то считалось, что экспериментальные данные не противоречат нуль-гипотезе на 97%-ном уровне.

В экспериментах по инкубации икры вьюна в растворах  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  активностью  $3,1 \cdot 10^{-10}$ ,  $1,7 \cdot 10^{-6}$  и  $1,5 \cdot 10^{-4}$  *кюри/л* воспроизводимость данных по чашкам Петри не проверяли, и поэтому сравнивали данные от всех пар производителей, икру которых инкубировали в этих экспериментах. Во всех остальных экспериментах сравнивали только воспроизводимые данные.

Данные экспериментов по инкубации икры вьюна в растворах  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  активностью  $2 \cdot 10^{-4}$  и  $2 \cdot 10^{-3}$  *кюри/л* и в смеси радионуклидов сравнивали с контролем только последним способом.

Данные по величине митотического индекса и количеству аберрантных анафаз сравнивали как средние арифметические по методу попарно связанных вариантов и последним методом.

Различия, обнаруженные первыми четырьмя способами, считали достоверными, если при сравнении долей  $u_{\text{эксп}} \geq u_{0.05}$ , при сравнении средних  $t_{\text{эксп}} \geq t_{0.05}$ , при сравнении дисперсий  $F_{\text{эксп}} \geq F_{0.05}$  и при сравнении по критерию Колмогорова-Смирнова

$$\lambda_{\text{эксп}}^2 \geq \lambda_{0.05}^2 = 1,84.$$

В таблицах не приведены величины ошибок, так как при переводе из радиан в % соотношение между средней и ее ошибкой меняется. Икра вьюна, развивавшаяся в растворах  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  разной активности за время инкубации в растворе  $3,1 \cdot 10^{-10}$  *кюри/л* получила дозу примерно  $5 \cdot 10^{-4}$  *рад*, в растворе  $1,5 \cdot 10^{-8}$  *кюри/л* —  $5 \cdot 10^{-3}$  *рад*, в растворе  $1,3 \cdot 10^{-6}$  *кюри/л* —  $5 \cdot 10^{-1}$  *рад*, в растворе  $1,5 \cdot 10^{-4}$  *кюри/л* — 50 *рад*, в растворе  $2 \cdot 10^{-4}$  *кюри/л* — 100 *рад*, в растворе  $2 \cdot 10^{-3}$  *кюри/л* — 1000 *рад*. Время инкубации икры — 90—100 ч. Способ расчета доз связан с серьезными допущениями, и поэтому величины доз следует считать ориентировочными.

Как видно из табл. 1, коэффициенты воспроизводимости изученных показателей сильно колеблются. Наиболее низкие значения характерны для гибели икры, причем это характерно и для вьюна, икра которого была получена после гипофизарной инъекции и оплодотворялась спермой из разных участков семенника, и для икры лосося и щуки, икру которых получали после естественного нереста. Сравнение данных нескольких опытов, проводившихся с икрой вьюна, также показывает значительные различия в величине коэффициентов воспроизводимости. Все это говорит о том, что существует значительная генетическая и, как ее следствие, физиологическая гетерогенность потомства как у одной пары производителей, так и внутри популяции, и низкие величины коэффициентов воспроизводимости гибели икры у лосося и щуки подтверждают этот вывод и позволяют считать, что методика оплодотворения играет тут незначительную роль. Коэффициенты воспроизводимости разных типов уродства личинок значительно выше и часто достигают 100%, особенно в эксперименте с икрой щуки и лосося.

Таблица 1

## Коэффициент воспроизводимости результатов (в %)

| Вариант опыта<br>(активность<br>растворов,<br>кюри/л) | Коэффициент воспроизводимости |                                         |                          |                  |                                                      |
|-------------------------------------------------------|-------------------------------|-----------------------------------------|--------------------------|------------------|------------------------------------------------------|
|                                                       | гибель<br>икры                | личинки                                 |                          |                  |                                                      |
|                                                       |                               | с наруше-<br>нием<br>осевого<br>скелета | с тяжелыми<br>уродствами | укорочен-<br>ные | с непра-<br>вильной<br>формой<br>желточного<br>мешка |
| Вьюн                                                  |                               |                                         |                          |                  |                                                      |
| St <sup>90</sup> — I <sup>90</sup>                    |                               |                                         |                          |                  |                                                      |
| Опыт 2                                                |                               |                                         |                          |                  |                                                      |
| Контроль                                              | 91                            | 100                                     | 100                      | —                | —                                                    |
| 2 · 10 <sup>-10</sup>                                 | 64                            | 91                                      | 100                      | —                | —                                                    |
| Контроль                                              | 89                            | 89                                      | 89                       | —                | —                                                    |
| 1,5 · 10 <sup>-8</sup>                                | 44                            | 89                                      | 100                      | —                | —                                                    |
| Pu <sup>239</sup>                                     |                               |                                         |                          |                  |                                                      |
| Опыт 1                                                |                               |                                         |                          |                  |                                                      |
| Контроль                                              | 17                            | 83                                      | 58                       | —                | —                                                    |
| n · 10 <sup>-11</sup>                                 | 42                            | 82                                      | 82                       | —                | —                                                    |
| n · 10 <sup>-10</sup>                                 | 66                            | 83                                      | 75                       | —                | —                                                    |
| n · 10 <sup>-8</sup>                                  | 33                            | 83                                      | 83                       | —                | —                                                    |
| Опыт 2                                                |                               |                                         |                          |                  |                                                      |
| Контроль                                              | 78                            | 78                                      | 78                       | —                | —                                                    |
| n · 10 <sup>-11</sup>                                 | 78                            | 33                                      | 78                       | —                | —                                                    |
| n · 10 <sup>-10</sup>                                 | 78                            | 55                                      | 100                      | —                | —                                                    |
| n · 10 <sup>-8</sup>                                  | 89                            | 89                                      | 44                       | —                | —                                                    |
| Cs <sup>137</sup>                                     |                               |                                         |                          |                  |                                                      |
| Лосось                                                |                               |                                         |                          |                  |                                                      |
| Контроль                                              | 38                            | 100                                     | 100                      | 100              | 100                                                  |
| 1,4 · 10 <sup>-10</sup>                               | 69                            | 100                                     | 100                      | 100              | 100                                                  |
| 1,4 · 10 <sup>-8</sup>                                | 54                            | 100                                     | 100                      | 100              | 100                                                  |
| 1,3 · 10 <sup>-6</sup>                                | 46                            | 100                                     | 85                       | 85               | 100                                                  |
| Щука                                                  |                               |                                         |                          |                  |                                                      |
| Контроль                                              | 60                            | 90                                      | 80                       | 100              | 100                                                  |
| 1,4 · 10 <sup>-10</sup>                               | 40                            | 90                                      | 80                       | 90               | 80                                                   |
| 1,4 · 10 <sup>-8</sup>                                | 50                            | 100                                     | 100                      | 100              | 100                                                  |
| 1,3 · 10 <sup>-6</sup>                                | 50                            | 100                                     | 100                      | 100              | 100                                                  |



Если сопоставить эти данные с данными табл. 3, то окажется, что в опытах с икрой лосося в одной чашке выключилось 30—50 личинок; а в опытах с икрой щуки — 70—80. Известно, что при уменьшении объемов сравниваемых выборок ширина их доверительных интервалов увеличивается, и в этом случае вероятность появления различий между средними уменьшается. По-видимому, именно уменьшением количества сравниваемых выборок за счет гибели икры и объясняется увеличение коэффициентов воспроизводимости по разным типам уродств личинок по сравнению с коэффициентами воспроизводимости по гибели икры. Из этого следует, что рыбы имеют настолько высокую генетическую гетерогенность потомства одной пары производителей, что для того чтобы получать воспроизводимые данные в опытах по инкубации икры, в каждую чашку Петри (повторность) нельзя помещать больше 100 икринок. Правда, в этом случае доверительный интервал средних будет очень широким, и данные опытного и контрольного вариантов достоверно различить будет труднее, однако сравнение результатов будет значительно надежнее.

Величины выборочных долей каждого показателя были практически равны средним арифметическим этих показателей. Сравнение выборочных долей (табл. 2) показало, что почти в каждом варианте опыта они достоверно отличаются от контроля как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения, и в этом невозможно проследить никакой закономерности. Кроме того, этот метод неприемлем еще из-за плохой воспроизводимости данных.

Можно привести следующий пример: контроль двух опытов по инкубации икры выюна в растворе  $Pu^{239}$  разделили на две части, объединив в одну данные по чашкам № 1, а в другую — по чашкам № 2, и сравнили доли изучаемых показателей в этих частях (проверили воспроизводимость). Оказалось, что в опыте № 1 по инкубации икры в растворах  $Pu^{239}$  величина гибели икры и количество личинок с нарушениями осевого скелета достоверно отличаются в двух частях одного контроля, количество личинок с тяжелыми уродствами — нет; между двумя частями контроля опыта № 2 достоверных различий по всем изученным показателям обнаружено не было. Это показывает, что в эксперименте со смесью икры от нескольких пар производителей увеличивается влияние случайности. В качестве последнего способа дискредитации этого метода данные по каждому показателю всех вариантов опыта и контроля по выюну объединялись в одну совокупность, и каждая варианта оценивалась по принадлежности к данной совокупности. Все опытные и контрольные варианты принадлежат к одной и той же совокупности, что говорит об отсутствии какого-либо влияния использованной в опыте радиоактивности растворов на гибель икры и появление уродливых личинок.

Сравнение по  $F$ -критерию, как это видно из табл. 2, в большинстве случаев не обнаруживает достоверных различий между данными опыта и контроля.

Сравнение средних по  $t$ -критерию чаще обнаруживает достоверные различия между опытом и контролем, хотя и в этом случае отсутствует какая-либо тенденция, что уже само по себе вызывает сомнение.

Величина коэффициентов вариации (табл. 2) всех изученных показателей показывает, в чем тут дело. Только в одном случае коэффициент вариации был меньше 20%. Самые маленькие коэффициенты вариации имеет гибель икры выюна во всех опытах, но и эти величины лежат в пределах 21—35%. Коэффициенты вариации количества уродливых личинок выюна колеблются в пределах от 30 до 68%. Коэффициенты вариации всех показателей у лосося и щуки только в трех случаях равны 89%, в остальных они равны 100% и более,

отсюда сравнение при помощи параметрических критериев теряет смысл. Поэтому для сравнения данных был использован непараметрический критерий сравнения  $\lambda^2$  (критерий Колмогорова-Смирнова). Сравнение опытных и контрольных вариантов показывает, что в большинстве случаев по всем изученным показателям нет достоверных различий между опытом и контролем. Количество погибшей икры достоверно отличается от контрольного только в опыте № 1 по инкубации икры выюна в растворе  $\text{Pu}^{239}$  в варианте  $n \cdot 10^{-10}$  *кюри/л*, однако в том же варианте опыта № 2 это не повторяется. Количество личинок с тяжелыми уродствами у лосося достоверно меньше, чем в контроле, в растворе  $\text{Cs}^{137}$  активностью  $1,4 \cdot 10^{-10}$  и  $1,4 \cdot 10^{-8}$  *кюри/л*, а у щуки в растворе  $1,4 \cdot 10^{-10}$  *кюри/л* достоверно больше. В растворе  $1,4 \cdot 10^{-10}$  *кюри/л* у щуки достоверно больше, чем в контроле, личинок с нарушением осевого скелета и с укороченным телом. Достоверное увеличение количества личинок с тяжелыми уродствами у выюна наблюдается в растворе  $\text{Sr}^{90}$ — $\text{I}^{90}$  активностью  $3,1 \cdot 10^{-10}$  *кюри/л* (опыт № 1, воспроизводимость данных не проверялась), а в растворе  $\text{Sr}^{90}$ — $\text{I}^{90}$  активностью  $2 \cdot 10^{-10}$  *кюри/л* по этому показателю отличий от контроля нет (табл. 2).

Все это заставляет нас отнести полученные отклонения от контроля к случайным, и мы считаем, что инкубация икры выюна в растворах  $\text{Sr}^{90}$ — $\text{I}^{90}$  активностью от  $2 \cdot 10^{-10}$  до  $1,5 \cdot 10^{-4}$  *кюри/л*,  $\text{Pu}^{239}$  активностью от  $n \cdot 10^{-11}$  до  $n \cdot 10^{-8}$  *кюри/л*, инкубация икры лосося и щуки в растворах  $\text{Cs}^{137}$  активностью от  $1,4 \cdot 10^{-10}$  до  $1,4 \cdot 10^{-6}$  *кюри/л* не приводит к повышению гибели икры и количества морфологических аномалий у личинок.

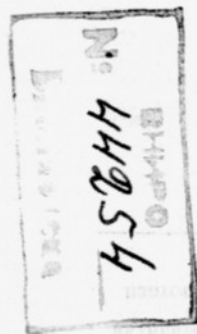
Этот вывод полностью подтверждается данными сравнения по таблицам 95%-ных доверительных интервалов для биномиального распределения (Янко, 1961).

Цыцугина (1969) изучала хромосомные aberrации у эмбрионов морского ерша и калкана. Икру инкубировали в растворах  $\text{Sr}^{90}$ — $\text{I}^{90}$ ,  $\text{I}^{91}$ ,  $\text{C}^{14}$ ,  $\text{Sr}^{89}$  и  $\text{Cs}^{137}$  и до гаструлы она получила дозу 0,001—0,01 *рада* (за несколько часов). Если сопоставить данные Цыцугиной с данными Беляевой и Покровской (1958) и Прокофьевой-Бельговской (1961), то оказывается, что по эффективности эти дозы хронического облучения равны острому облучению дозой 500 *рад* за одну минуту. Спектр хромосомных перестроек не отличается от контрольного — из этого следует, что «свежих» перестроек нет, есть только «старые». Непонятно, как это получается в условиях хронического облучения. Вызывает удивление и количество aberrантных анафаз в контроле (10—16%).

Тимофеева и Альшиц (1970), инкубируя икру щуки в растворах  $\text{Sr}^{90}$ — $\text{I}^{90}$  активностью от  $n \cdot 10^{-9}$  до  $n \cdot 10^{-4}$  *кюри/л* при температуре 20—22° С, нашли, что количество аномалий у личинок увеличивается только в растворе  $n \cdot 10^{-4}$  *кюри/л*, а количество анафаз с aberrациями увеличивается у эмбрионов из растворов активностью от  $n \cdot 10^{-7}$  *кюри/л* и выше. Возможно, это связано с несоблюдением требований к условиям инкубации икры щуки. В природных условиях икра щуки инкубируется при температуре воды не выше +5—+10° С, а в опытах Тимофеевой и Альшиц температура воды была по крайней мере в два раза выше предельной. Известно, что при повышении температуры на 10° С интенсивность обмена хладнокровных животных увеличивается вдвое (Вилли, 1964). Кроме этого, при повышении температуры воды количество растворенного в воде кислорода уменьшается, а при недостатке кислорода эффективность репарационных процессов снижается (Парибок и Эйдуз, 1969). Возможно, данные Тимофеевой и Альшиц объясняются именно этими причинами, а не влиянием хронического облучения.

Сравнение экспериментальных данных с контрольными разными способами

| Радио-активный изотоп              | Вариант опыта (активность раствора, кюри/л) | Сравнение выборочных долей |          |                        | Число скрещиваний | Средняя арифметическая |          | Коэффициент вариации |          | Достоверность различий |            |             | По таблицам биномиальных распределений |
|------------------------------------|---------------------------------------------|----------------------------|----------|------------------------|-------------------|------------------------|----------|----------------------|----------|------------------------|------------|-------------|----------------------------------------|
|                                    |                                             | суммарное количество икры  |          | достоверность различий |                   | опыт                   | контроль | опыт                 | контроль | t критерий             | F критерий | λ² критерий |                                        |
|                                    |                                             | опыт                       | контроль |                        |                   |                        |          |                      |          |                        |            |             |                                        |
| Sr <sup>90</sup> — I <sup>90</sup> |                                             | Гибель икры                |          |                        |                   |                        |          |                      |          |                        |            |             |                                        |
|                                    |                                             | Вьюн                       |          |                        |                   |                        |          |                      |          |                        |            |             |                                        |
|                                    | Опыт 1                                      |                            |          |                        |                   |                        |          |                      |          |                        |            |             |                                        |
|                                    | 3 · 10 <sup>-10</sup>                       | 7393                       | 6373     | +                      | 10                | 10,3                   | 8,9      | 33,0                 | 25,7     | +                      | —          | —           | —                                      |
|                                    | Опыт 2                                      |                            |          |                        |                   |                        |          |                      |          |                        |            |             |                                        |
|                                    | 2 · 10 <sup>-10</sup>                       | 4607                       | 5712     | +                      | 7                 | 31,3                   | 27,3     | 102,0                | 108,0    | —                      | —          | —           | —                                      |
|                                    | 1,5 · 10 <sup>-8</sup>                      | 4508                       | 5117     | +                      | 9                 | 30,9                   | 25,4     | 31,6                 | 28,8     | —                      | —          | —           | —                                      |
|                                    | 1,7 · 10 <sup>-6</sup>                      | 7788                       | 6373     | +                      | 10                | 9,5                    | 8,9      | 34,2                 | 25,7     | +                      | —          | —           | —                                      |
|                                    | 1,5 · 10 <sup>-4</sup>                      | 4221                       | 4006     | +                      | 12                | 12,0                   | 19,0     | 21,2                 | 24,5     | +                      | —          | —           | —                                      |
|                                    | Опыт 1                                      |                            |          |                        |                   |                        |          |                      |          |                        |            |             |                                        |
|                                    | n · 10 <sup>-11</sup>                       | 6412                       | 6651     | +                      | 12                | 23,2                   | 26,3     | 24,3                 | 23,1     | —                      | —          | —           | —                                      |
|                                    | n · 10 <sup>-10</sup>                       | 7551                       | 6651     | +                      | 12                | 13,1                   | 26,8     | 27,4                 | 23,1     | +                      | —          | +           | —                                      |
| n · 10 <sup>-8</sup>               | 6910                                        | 6651                       | +        | 12                     | 22,6              | 26,8                   | 24,0     | 23,1                 | —        | —                      | —          | —           |                                        |
| Pu <sup>239</sup>                  | Опыт 2                                      |                            |          |                        |                   |                        |          |                      |          |                        |            |             |                                        |
|                                    | n · 10 <sup>-11</sup>                       | 5435                       | 5411     | +                      | 9                 | 22,2                   | 18,3     | 25,2                 | 34,5     | —                      | —          | —           | —                                      |
|                                    | n · 10 <sup>-10</sup>                       | 5887                       | 5411     | +                      | 9                 | 19,7                   | 18,3     | 33,3                 | 34,5     | —                      | —          | —           | —                                      |
|                                    | n · 10 <sup>-8</sup>                        | 6904                       | 5411     | +                      | 9                 | 15,2                   | 18,3     | 22,8                 | 34,5     | —                      | —          | —           | —                                      |





| Радио-<br>активный<br>изотоп     | Вариант<br>опыта<br>(активность<br>раствора,<br>кюри/л) | Сравнение выборочных<br>долей |          |                                     | Число<br>скрещи-<br>ваний | Средняя ариф-<br>метическая |          | Коэффициент<br>вариации |          | Достоверность<br>различий |                 |                        | По табли-<br>цам бино-<br>минальных<br>распреде-<br>лений |
|----------------------------------|---------------------------------------------------------|-------------------------------|----------|-------------------------------------|---------------------------|-----------------------------|----------|-------------------------|----------|---------------------------|-----------------|------------------------|-----------------------------------------------------------|
|                                  |                                                         | суммарное<br>количество икры  |          | досто-<br>вер-<br>ность<br>различий |                           | опыт                        | контроль | опыт                    | контроль | t кри-<br>терий           | F кри-<br>терий | $\chi^2$ кри-<br>терий |                                                           |
|                                  |                                                         | опыт                          | контроль |                                     |                           |                             |          |                         |          |                           |                 |                        |                                                           |
| $\text{Cs}^{137}$                |                                                         | Лосось                        |          |                                     |                           |                             |          |                         |          |                           |                 |                        |                                                           |
|                                  | $1,4 \cdot 10^{-10}$                                    | 2860                          | 2860     | +                                   | 13                        | 68,2                        | 63,7     | 106                     | 102      | +                         | —               | —                      | —                                                         |
|                                  | $1,4 \cdot 10^{-8}$                                     | 2860                          | 2860     | +                                   | 13                        | 82,0                        | 71,0     | 105                     | 105      | +                         | —               | —                      | —                                                         |
|                                  | $1,3 \cdot 10^{-6}$                                     | 2860                          | 2860     | +                                   | 13                        | 91,2                        | 73,3     | 101                     | 105      | +                         | —               | —                      | —                                                         |
|                                  |                                                         | Щука                          |          |                                     |                           |                             |          |                         |          |                           |                 |                        |                                                           |
|                                  | $1,4 \cdot 10^{-10}$                                    | 3000                          | 3000     | —                                   | 10                        | 45,3                        | 45,5     | 104                     | 105      | —                         | —               | —                      | —                                                         |
| $\text{Sr}^{90} - \text{I}^{90}$ | $1,4 \cdot 10^{-8}$                                     | 3000                          | 3000     | +                                   | 10                        | 42,1                        | 45,5     | 123                     | 105      | +                         | —               | —                      | —                                                         |
|                                  | $1,3 \cdot 10^{-6}$                                     | 3000                          | 3000     | —                                   | 10                        | 45,3                        | 45,5     | 106                     | 105      | —                         | —               | —                      | —                                                         |
|                                  |                                                         | Личинки с тяжелыми уродствами |          |                                     |                           |                             |          |                         |          |                           |                 |                        |                                                           |
|                                  |                                                         | Вьюн                          |          |                                     |                           |                             |          |                         |          |                           |                 |                        |                                                           |
|                                  | Опыт 1                                                  |                               |          |                                     |                           |                             |          |                         |          |                           |                 |                        |                                                           |
|                                  | $3 \cdot 10^{-10}$                                      | 6630                          | 5809     | +                                   | 10                        | 6,4                         | 1,6      | 36,4                    | 46,8     | +                         | —               | +                      | —                                                         |
| $\text{Sr}^{90} - \text{I}^{90}$ | Опыт 2                                                  |                               |          |                                     |                           |                             |          |                         |          |                           |                 |                        |                                                           |
|                                  | $2 \cdot 10^{-10}$                                      | 5225                          | 6702     | +                                   | 11                        | 8,0                         | 6,4      | 37,2                    | 30,8     | —                         | —               | —                      | —                                                         |
|                                  | $1,5 \cdot 10^{-8}$                                     | 3120                          | 3817     | +                                   | 9                         | 3,1                         | 2,8      | 37,3                    | 8,6      | —                         | +               | —                      | —                                                         |
|                                  | $1,7 \cdot 10^{-6}$                                     | 7050                          | 5809     | +                                   | 10                        | 4,7                         | 1,6      | 26,4                    | 46,8     | +                         | —               | —                      | —                                                         |
|                                  | $1,5 \cdot 10^{-4}$                                     | 3716                          | 3247     | +                                   | 12                        | 1,1                         | 1,4      | 43,7                    | 53,0     | —                         | —               | —                      | —                                                         |

|                                    |                                      |      |      |   |    |      |      |      |      |   |   |   |   |
|------------------------------------|--------------------------------------|------|------|---|----|------|------|------|------|---|---|---|---|
| Pu <sup>239</sup>                  | Опыт 1                               |      |      |   |    |      |      |      |      |   |   |   |   |
|                                    | $n \cdot 10^{-11}$                   | 5356 | 4910 | + | 9  | 1,7  | 0,7  | 58,0 | 68,0 | — | — | — | — |
|                                    | $n \cdot 10^{-10}$                   | 6401 | 4910 | + | 9  | 1,9  | 0,7  | 59,0 | 68,0 | — | — | — | — |
|                                    | $n \cdot 10^{-8}$                    | 5365 | 4910 | + | 9  | 1,6  | 0,7  | 62,0 | 68,0 | + | — | — | — |
|                                    | Опыт 2                               |      |      |   |    |      |      |      |      |   |   |   |   |
|                                    | $n \cdot 10^{-11}$                   | 4155 | 4409 | + | 9  | 4,3  | 2,9  | 45,3 | 30,0 | — | — | — | — |
|                                    | $n \cdot 10^{-10}$                   | 4660 | 4409 | — | 9  | 2,7  | 2,9  | 33,2 | 30,0 | — | — | — | — |
|                                    | $n \cdot 10^{-8}$                    | 5805 | 4409 | + | 9  | 1,9  | 2,9  | 44,0 | 30,0 | + | — | — | — |
|                                    | Лосось                               |      |      |   |    |      |      |      |      |   |   |   |   |
| Cs <sup>137</sup>                  | $1,4 \cdot 10^{-10}$                 | 936  | 930  | + | 13 | 0,0  | 2,5  | 0    | 89   | + | + | + | — |
|                                    | $1,4 \cdot 10^{-8}$                  | 658  | 930  | + | 13 | 0,0  | 2,5  | 0    | 89   | + | + | + | — |
|                                    | $1,3 \cdot 10^{-6}$                  | 424  | 930  | + | 13 | 4,9  | 2,5  | 100  | 89   | + | — | — | — |
|                                    | Щука                                 |      |      |   |    |      |      |      |      |   |   |   |   |
|                                    | $1,4 \cdot 10^{-10}$                 | 1617 | 1554 | + | 10 | 6,2  | 2,7  | 104  | 106  | + | + | + | — |
|                                    | $1,4 \cdot 10^{-8}$                  | 1404 | 1554 | + | 10 | 5,0  | 2,7  | 104  | 106  | + | — | — | — |
|                                    | $1,3 \cdot 10^{-6}$                  | 1617 | 1554 | + | 10 | 5,5  | 2,7  | 102  | 105  | + | — | — | — |
|                                    | Личинки с нарушением осевого скелета |      |      |   |    |      |      |      |      |   |   |   |   |
|                                    | Вьюн                                 |      |      |   |    |      |      |      |      |   |   |   |   |
| Sr <sup>90</sup> — I <sup>90</sup> | Опыт 1                               |      |      |   |    |      |      |      |      |   |   |   |   |
|                                    | $3 \cdot 10^{-10}$                   | 6630 | 5809 | + | 10 | 4,5  | 1,9  | 34,6 | 50,5 | + | — | — | — |
|                                    | Опыт 2                               |      |      |   |    |      |      |      |      |   |   |   |   |
|                                    | $2 \cdot 10^{-10}$                   | 5225 | 6702 | — | 10 | 12,5 | 13,2 | 16,8 | 6,2  | — | + | — | — |
|                                    | $1,5 \cdot 10^{-8}$                  | 3120 | 3817 | + | 9  | 20,0 | 12,8 | 31,1 | 36,8 | — | — | — | — |
|                                    | $1,7 \cdot 10^{-6}$                  | 7050 | 5809 | + | 10 | 2,3  | 1,9  | 31,0 | 50,5 | + | — | — | — |
| 19                                 | $1,5 \cdot 10^{-4}$                  | 3716 | 3247 | + | 12 | 6,7  | 7,2  | 42,2 | 31,1 | — | — | — | — |

| Радио-активный изотоп  | Вариант опыта (активность раствора, кюри/л) | Сравнение выборочных долей |          |                        | Число скрещиваний | Средняя арифметическая |          | Коэффициент вариации |          | Достоверность различий |            |             | По таблицам биномиальных распределений |
|------------------------|---------------------------------------------|----------------------------|----------|------------------------|-------------------|------------------------|----------|----------------------|----------|------------------------|------------|-------------|----------------------------------------|
|                        |                                             | суммарное количество икры  |          | достоверность различий |                   | опыт                   | контроль | опыт                 | контроль | t критерий             | F критерий | χ² критерий |                                        |
|                        |                                             | опыт                       | контроль |                        |                   |                        |          |                      |          |                        |            |             |                                        |
| Pu <sup>239</sup>      | Опыт 1                                      |                            |          |                        |                   |                        |          |                      |          |                        |            |             |                                        |
|                        | n · 10 <sup>-11</sup>                       | 5356                       | 4910     | +                      | 11                | 1,4                    | 0,6      | 47,5                 | 54,0     | +                      | —          | —           | —                                      |
|                        | n · 10 <sup>-10</sup>                       | 6401                       | 4910     | —                      | 12                | 0,6                    | 0,6      | 49,0                 | 54,0     | —                      | —          | —           | —                                      |
|                        | n · 10 <sup>-8</sup>                        | 5365                       | 4910     | +                      | 12                | 1,9                    | 0,6      | 53,2                 | 54,0     | +                      | +          | —           | —                                      |
|                        | Опыт 2                                      |                            |          |                        |                   |                        |          |                      |          |                        |            |             |                                        |
|                        | n · 10 <sup>-11</sup>                       | 4155                       | 4409     | +                      | 8                 | 3,7                    | 2,2      | 41,7                 | 40,2     | —                      | —          | —           | —                                      |
| Cs <sup>137</sup>      | n · 10 <sup>-10</sup>                       | 4660                       | 4409     | +                      | 8                 | 2,7                    | 2,2      | 47,4                 | 40,2     | —                      | —          | —           | —                                      |
|                        | n · 10 <sup>-8</sup>                        | 5805                       | 4409     | +                      | 8                 | 1,3                    | 2,2      | 39,7                 | 40,2     | —                      | —          | —           | —                                      |
|                        | Лосось                                      |                            |          |                        |                   |                        |          |                      |          |                        |            |             |                                        |
|                        | 1,4 · 10 <sup>-10</sup>                     | 936                        | 930      | —                      | 13                | 4,0                    | 4,3      | 102                  | 102      | —                      | —          | —           | —                                      |
|                        | 1,4 · 10 <sup>-8</sup>                      | 658                        | 930      | +                      | 13                | 5,2                    | 4,3      | 102                  | 102      | +                      | —          | —           | —                                      |
|                        | 1,3 · 10 <sup>-6</sup>                      | 424                        | 930      | —                      | 13                | 4,6                    | 4,3      | 108                  | 102      | —                      | —          | —           | —                                      |
|                        | Щука                                        |                            |          |                        |                   |                        |          |                      |          |                        |            |             |                                        |
|                        | 1,4 · 10 <sup>-10</sup>                     | 1617                       | 1554     | +                      | 10                | 4,7                    | 3,5      | 107                  | 105      | +                      | —          | +           | —                                      |
|                        | 1,4 · 10 <sup>-8</sup>                      | 1404                       | 1554     | +                      | 10                | 6,4                    | 3,5      | 105                  | 105      | +                      | —          | —           | —                                      |
| 1,3 · 10 <sup>-6</sup> | 1617                                        | 1554                       | +        | 10                     | 6,4               | 3,5                    | 103      | 105                  | +        | —                      | —          | —           |                                        |



Sr<sup>90</sup> — I<sup>90</sup> $n \cdot 10^{-10}$ 

6630

5809

+

10

12,0

Вьюн

8,8

27,2

25,2

+

—

—

—

 $n \cdot 10^{-8}$ 

3120

3817

—

9

6,1

6,1

23,4

24,8

—

—

—

—

 $n \cdot 10^{-6}$ 

7050

5809

+

10

13,1

8,8

23,7

25,2

+

—

—

—

 $n \cdot 10^{-4}$ 

3716

3247

+

12

4,3

2,4

42,0

37,4

—

—

—

—

Щука

 $n \cdot 10^{-10}$ 

1617

1554

—

10

2,4

2,5

104

102

—

—

—

—

 $n \cdot 10^{-8}$ 

1404

1554

—

10

2,5

2,5

106

102

—

—

—

—

 $n \cdot 10^{-6}$ 

1617

1554

+

10

3,3

2,5

100

102

+

—

—

—

Личинки с укороченным телом

Лосось

Cs<sup>137</sup> $n \cdot 10^{-10}$ 

936

930

—

13

3,5

3,7

102

103

—

—

—

—

 $n \cdot 10^{-8}$ 

658

930

+

13

7,0

3,7

103

103

+

—

—

—

 $n \cdot 10^{-6}$ 

424

930

—

13

3,6

3,7

105

103

—

—

—

—

Щука

 $n \cdot 10^{-10}$ 

1617

1554

+

10

6,3

3,7

101

103

+

—

+

—

 $n \cdot 10^{-8}$ 

1404

1554

+

10

6,8

3,7

106

103

+

—

—

—

 $n \cdot 10^{-6}$ 

1617

1554

+

10

6,1

3,7

101

103

+

—

—

—

Наши данные по величине митотического индекса и количеству aberrантных анафаз у однодневных личинок вьюна, выключившихся в растворах  $\text{Sr}^{90}$ — $\text{I}^{90}$  активностью от  $3,1 \cdot 10^{-10}$  до  $1,5 \cdot 10^{-4}$  кюри/л приведены в табл. 3. Как видно из таблицы, коэффициенты вариаций этих показателей невелики, и средние можно надежно сравнивать при помощи параметрических критериев сравнения. Во всех вариантах опыта не обнаружено различий с контролем ни по величине митотического индекса, ни по количеству aberrантных анафаз.

Сравнение по таблицам 95%-ных доверительных интервалов для биномиального распределения также показало отсутствие каких-либо различий между опытом и контролем.

Расчеты количества попаданий  $\beta$ -частиц в хромосомы клетки эмбриона вьюна, развивающегося в растворах  $\text{Sr}^{90}$ — $\text{I}^{90}$  разной активности, выполненные Печкуренковым (1970), и данные по инкубации перезрелой икры вьюна (влияние асфиксии) в растворах  $\text{Sr}^{90}$ — $\text{I}^{90}$  активностью  $1,3 \cdot 10^{-6}$  и  $1,5 \cdot 10^{-4}$  кюри/л позволяют полагать, что количество первичных разрывов хромосом, которое может ликвидировать репарационная система клетки в единицу времени, приближается к пороговому значению в растворе активностью  $n \cdot 10^{-4}$  кюри/л. Следовательно ожидать увеличения количества погибшей икры, уродов и aberrантных анафаз в тканях личинок, развивавшихся в растворе  $\text{Sr}^{90}$ — $\text{I}^{90}$  активностью  $n \cdot 10^{-3}$  кюри/л. Данные по инкубации икры вьюна в растворах  $\text{Sr}^{90}$ — $\text{I}^{90}$  активностью  $2 \cdot 10^{-4}$  и  $2 \cdot 10^{-3}$  кюри/л приведены в табл. 4 и 5. Данные по инкубации икры вьюна в растворе  $2 \cdot 10^{-4}$  кюри/л полностью подтверждают более ранние данные по инкубации икры вьюна в растворе  $1,5 \cdot 10^{-4}$  кюри/л. Данные по инкубации икры вьюна в растворе  $2 \cdot 10^{-3}$  кюри/л несколько неожиданны. По данным воспроизводимых повторностей не обнаружено никаких различий с контролем по количеству погибшей икры, уродливых личинок и величине митотического индекса, хотя создается впечатление, что количество анафаз у личинок из раствора  $2 \cdot 10^{-3}$  кюри/л в два-три раза меньше, чем у личинок из контроля и из раствора  $2 \cdot 10^{-4}$  кюри/л при одинаковом способе приготовления препаратов. Достоверно увеличивается только количество aberrантных анафаз в тканях личинок из раствора  $2 \cdot 10^{-3}$  кюри/л. Изменяется в этом случае и спектр хромосомных aberrаций.

Таблица 3

Влияние стронция-90 — иттрия-90 на цитологические показатели личинок вьюна, развивавшихся в растворах различной активности

| Активность раствора, кюри/л | Средняя арифметическая |     | Доверительный интервал |    | Коэффициент вариации, % |      | Достоверность разности средних опыта и контроля |
|-----------------------------|------------------------|-----|------------------------|----|-------------------------|------|-------------------------------------------------|
|                             | А                      | В   | А                      | В  | А                       | В    |                                                 |
| $3,1 \cdot 10^{-10}$        | 2,4                    | 2,6 | 99,8                   | 99 | 4,5                     | 6,9  | 0,60                                            |
|                             | 2,6                    | 2,9 | 99                     | 99 | 4,9                     | 6,6  | 0,50                                            |
| $1,5 \cdot 10^{-8}$         | 2,7                    | 3,1 | 99                     | 98 | 6,8                     | 17,8 | 0,70                                            |
|                             | 2,9                    | 2,9 | 99                     | 99 | 6,6                     | 9,4  | 0,95                                            |
| $1,7 \cdot 10^{-6}$         | 2,6                    | 2,6 | 99                     | 99 | 6,9                     | 6,9  | 0,99                                            |
|                             | 2,5                    | 2,9 | 99                     | 99 | 7,0                     | 6,6  | 0,50                                            |
| $1,5 \cdot 10^{-4}$         | 3,1                    | 3,0 | 99,9                   | 99 | 3,5                     | 6,4  | 0,90                                            |
|                             | 3,2                    | 2,7 | 99                     | 99 | 6,2                     | 6,8  | 0,30                                            |

Примечания: 1. «А» — опыт; «В» — контроль; 2. Числитель — количество aberrантных анафаз; знаменатель — митотический индекс.

Если в тканях личинок из контроля и из раствора  $2 \cdot 10^{-4}$  кюри/л 80—90% aberrантных анафаз не имеет фрагментов, то у личинок из раствора  $2 \cdot 10^{-3}$  кюри/л картина обратная — 80—90% aberrантных анафаз имеет фрагменты, что говорит в пользу того, что это достаточно «свежие» aberrации. Интересно, что увеличение количества хромосомных aberrаций не вызывает увеличения количества погибшей икры и уродливых личинок, что происходит при остром облучении ранних стадий развития икры (Беляева, Покровская, 1958; Ромашов, Беляева, 1966). Это говорит о том, что между возникновением соматической мутации и ее реализацией лежит значительный промежуток времени и что хромосомные aberrации более чувствительный тест, чем гибель икры и уродства личинок.

Таблица 4

Отличия опытных вариантов от контрольных в экспериментах по инкубации икры выюна в растворах и смеси радионуклидов

| Тест                                            | Активность раствора, кюри/л       | Количество повторностей |                 | Из них |       |       | Достоверность отклонения от нуль-гипотезы |       |
|-------------------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------|-----------------|--------|-------|-------|-------------------------------------------|-------|
|                                                 |                                   | исходное                | воспроизводимых | A > B  | A < B | A = B | A > B                                     | A < B |
| Количество погибшей икры                        | Смесь                             |                         |                 |        |       |       |                                           |       |
|                                                 | $n \cdot 10^{-6}$                 | 22                      | 4               | 0      | 0     | 4     | —                                         | —     |
|                                                 | $n \cdot 10^{-8}$                 | 22                      | 6               | 2      | 1     | 3     | —                                         | —     |
|                                                 | $n \cdot 10^{-10}$                | 22                      | 4               | 0      | 1     | 3     | —                                         | —     |
|                                                 | $\text{Sr}^{90} - \text{I}^{130}$ |                         |                 |        |       |       |                                           |       |
|                                                 | $2 \cdot 10^{-3}$                 | 31                      | 4               | 0      | 1     | 3     | —                                         | —     |
| Количество личинок с тяжелыми уродствами        | $2 \cdot 10^{-4}$                 | 21                      | 5               | 0      | 0     | 5     | —                                         | —     |
|                                                 | Смесь                             |                         |                 |        |       |       |                                           |       |
|                                                 | $n \cdot 10^{-6}$                 | 22                      | 19              | 4      | 0     | 15    | —                                         | —     |
|                                                 | $n \cdot 10^{-8}$                 | 22                      | 19              | 1      | 0     | 18    | —                                         | —     |
|                                                 | $n \cdot 10^{-10}$                | 22                      | 18              | 1      | 0     | 17    | —                                         | —     |
|                                                 | $\text{Sr}^{90} - \text{I}^{130}$ |                         |                 |        |       |       |                                           |       |
| Количество личинок с нарушением осевого скелета | $2 \cdot 10^{-3}$                 | 31                      | 25              | 5      | 0     | 20    | —                                         | —     |
|                                                 | $2 \cdot 10^{-4}$                 | 21                      | 18              | 2      | 1     | 15    | —                                         | —     |
|                                                 | Смесь                             |                         |                 |        |       |       |                                           |       |
|                                                 | $n \cdot 10^{-6}$                 | 22                      | 14              | 1      | 4     | 9     | —                                         | —     |
|                                                 | $n \cdot 10^{-8}$                 | 22                      | 14              | 0      | 4     | 10    | —                                         | —     |
|                                                 | $n \cdot 10^{-10}$                | 22                      | 14              | 4      | 1     | 19    | —                                         | —     |
|                                                 | $\text{Sr}^{90} - \text{I}^{130}$ |                         |                 |        |       |       |                                           |       |
|                                                 | $2 \cdot 10^{-3}$                 | 31                      | 18              | 5      | 2     | 11    | —                                         | —     |
|                                                 | $2 \cdot 10^{-4}$                 | 21                      | 14              | 1      | 3     | 10    | —                                         | —     |



| Тест                          | Активность раствора, кюри/л      | Количество повторностей |                 | Из них |       |       | Достоверность отклонения от нуль-гипотезы |       |
|-------------------------------|----------------------------------|-------------------------|-----------------|--------|-------|-------|-------------------------------------------|-------|
|                               |                                  | исходное                | воспроизводимых | A > B  | A < B | A = B | A > B                                     | A < B |
| Митотический индекс           | Смесь                            |                         |                 |        |       |       |                                           |       |
|                               | $n \cdot 10^{-6}$                |                         | 3               | 0      | 0     | 3     | —                                         | —     |
|                               | $n \cdot 10^{-8}$                |                         | 3               | 0      | 0     | 3     | —                                         | —     |
|                               | $n \cdot 10^{-10}$               |                         | 3               | 0      | 0     | 3     | —                                         | —     |
|                               | $\text{Sr}^{90} - \text{I}^{90}$ |                         |                 |        |       |       |                                           |       |
|                               | $2 \cdot 10^{-3}$                |                         | 3               | 0      | 0     | 3     | —                                         | —     |
| Количество аберрантных анафаз | $2 \cdot 10^{-4}$                |                         | 3               | 0      | 0     | 3     | —                                         | —     |
|                               | Смесь                            |                         |                 |        |       |       |                                           |       |
|                               | $n \cdot 10^{-6}$                |                         | 3               | 0      | 0     | 3     | —                                         | —     |
|                               | $n \cdot 10^{-8}$                |                         | 3               | 0      | 0     | 3     | —                                         | —     |
|                               | $n \cdot 10^{-10}$               |                         | 3               | 0      | 0     | 3     | —                                         | —     |
|                               | $\text{Sr}^{90} - \text{I}^{90}$ |                         |                 |        |       |       |                                           |       |
|                               | $2 \cdot 10^{-3}$                |                         | 3               | 3      | 0     | 0     | +                                         | —     |
|                               | $2 \cdot 10^{-4}$                |                         | 3               | 0      | 0     | 3     | —                                         | —     |

Примечания. «А» — опыт; «В» — контроль; «+» — отклонения не случайны; «—» — отклонения случайны.

Таблица 5

Данные экспериментов по инкубации икры вьюна в растворах высокой активности и в растворах смеси радионуклидов (в %)

| Тест                                 | Активность раствора, кюри/л |                   |                   |          |                   |                   |          |
|--------------------------------------|-----------------------------|-------------------|-------------------|----------|-------------------|-------------------|----------|
|                                      | смеси радионуклидов         |                   |                   |          |                   |                   |          |
|                                      | $n \cdot 10^{-10}$          | $n \cdot 10^{-8}$ | $n \cdot 10^{-6}$ | контроль | $2 \cdot 10^{-4}$ | $2 \cdot 10^{-3}$ | контроль |
| Гибель икры                          | 48,5                        | 42,2              | 51,2              | 49,6     | 28,7              | 27,3              | 31,0     |
| Личинки с тяжёлыми уродствами        | 7,5                         | 7,6               | 9,2               | 6,7      | 7,3               | 10,0              | 6,8      |
| Личинки с нарушением осевого скелета | 19,6                        | 8,3               | 12,7              | 23,9     | 5,1               | 12,4              | 7,6      |
| Митотический индекс у личинок        | 3,0                         | 2,7               | 2,7               | 2,6      | 2,2               | 2,6               | 2,2      |
| Количество аберрантных анафаз        | 2,8                         | 3,2               | 2,2               | 2,2      | 2,9               | 28,4              | 2,8      |

В табл. 4 и 5 приведены данные по инкубации икры вьюна в растворах смеси радионуклидов. Как видно из этих таблиц, сравнение по всем изучавшимся тестам не обнаружило достоверных различий опытных вариантов от контроля.

## ВЫВОДЫ

1. Гетерогенность потомства одной пары диких производителей настолько велика, что при невозможности качественного перемешивания икры перед распределением по вариантам опыта делается бессмысленным увеличение количества икры в каждом варианте опыта. Для того чтобы в каждом варианте опыта данные по количеству погибшей икры и уродливых личинок были воспроизводимыми, в одной повторности каждого варианта опыта должно инкубироваться не более 100 икринок. При этом обязательно должна проверяться воспроизводимость данных.

2. Популяционная гетерогенность потомства диких рыб настолько велика, что не позволяет сравнивать количество погибшей икры и уродливых личинок при помощи параметрических критериев сравнения, по крайней мере в тех случаях, когда количество пар производителей мало. Сравнение данных по этим тестам при помощи непараметрических критериев сравнения показало отсутствие увеличения количества погибшей икры и уродливых личинок в растворах  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  активностью от  $2 \cdot 10^{-10}$  до  $2 \cdot 10^{-3}$  кюри/л, в растворах  $\text{Pu}^{239}$  активностью от  $n \cdot 10^{-11}$  до  $n \cdot 10^{-8}$  кюри/л, в растворах  $\text{Cs}^{137}$  активностью от  $1,4 \cdot 10^{-10}$  до  $1,4 \cdot 10^{-6}$  кюри/л и в растворах смеси этих радионуклидов активностью от  $n \cdot 10^{-10}$  до  $n \cdot 10^{-6}$  кюри/л.

3. Количество аберрантных анафаз достоверно больше, чем в контроле, только у личинок выюна из раствора  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  активностью  $2 \cdot 10^{-3}$  кюри/л. Сопоставление этого факта с отсутствием увеличения количества погибшей икры и уродливых личинок в этом растворе позволяет считать количество аберрантных анафаз более чувствительным тестом, чем гибель икры и уродства личинок, так как соматические мутации, возникшие под влиянием хронического облучения, реализуются спустя какое-то время. Данные экспериментов позволяют считать активность раствора  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$ , равную  $n \cdot 10^{-3}$  кюри/л, пороговой для соматического мутагенеза у эмбрионов выюна.

## ЛИТЕРАТУРА

Беляева В. Н., Покровская Г. Л. Нарушения митоза при рентгенизации ранних стадий развития икры выюна. ДАН СССР. Т. 119, № 2, 1958.

Вилли К., Биология. Изд-во «Мир», 1964.

Мостеллер Ф., Рурке Р., Томас Дж. Вероятность, М., Изд-во «Мир», 1969.

Парибок В. П., Эйдус Л. Х. Модификация радиационного поражения генетического аппарата. Пострадиационное восстановление клетки. В сб. «Современные проблемы радиационной генетики», 1969.

Печкуренок В. Л. Возникновение хромосомных аббераций у личинок выюна, развивающихся в растворах стронция-90 — иттрия-90 разной активности. «Генетика», Т. VI, № 10, 1970.

Печкуренок В. Л. Определение радиоактивности развивающейся икры и расчет поглощенной дозы. «Инструкция по радиобиологическим исследованиям эмбрионального периода развития рыб». М., ОНТИ ВНИРО, 1971.

Прокофьева-Бельговская А. А. Радиационные поражения хромосом на ранних стадиях развития лосося. «Цитология», Т. 3, № 4, 1961.

Ромашов Д. Д., Беляева В. Н. О сохранении радиационных повреждений хромосом в эмбриогенезе рыб. «Генетика», № 4, 1966.

Семенов К. И. Биологическая разнокачественность икры осетра и ее влияние на развитие личинок в условиях искусственного разведения. «Вопр. ихтиол.». Т. 3. Вып. 1 (26), 1963.

Тимофеева Н. А., Альшиц Л. К. Влияние хронического облучения на развитие икры щуки (*Esox lucius* L.). Труды института экологии растений и животных УФАН СССР. Вып. 74, Свердловск, 1970.

Урбах Ю. В. Биометрические методы. Изд-во «Наука», 1964.

Цыцугина В. Г. Некоторые карниологические характеристики морских костистых рыб на ранних стадиях развития (в корме и при лучевом воздействии). Автореферат диссертации на соискание ученой степени канд. биол. наук. Севастополь, 1969.

Янко Я. Математико-статистические таблицы. Госстатиздат, 1961.

Яржомбек А. А. Номограммы для быстрого определения 95%-ных доверительных интервалов при альтернативном разнообразии. «Инструкция по радиобиологическим исследованиям эмбрионального периода развития рыб», М., ОНТИ ВНИРО, 1971.

Templeton, W. L. Resistance of fish eggs to acute and chronic irradiation. In: Disposal of Radioactive Wastes into the Seas, Oceans and Surface Waters, Vienna, 1966.

## RESULTS OF RESEARCH ON THE EFFECT OF CHRONIC EXPOSURE TO VARIOUS CONCENTRATIONS OF RADIONUCLIDES ON THE EMBRYOGENESIS OF FISH.

V. L. Pechkurenkov, I. A. Shekhanova and I. G. Telysheva

### Summary

The analysis of experimental data performed by a number of statistical methods has not shown any reliable difference in the amount of eggs perished, or the appearance of deformed larvae as compared to the non-radioactive controls. The number of aberrant anaphases in the tissue cells of larvae increases reliably during the incubation of eggs in radionuclide solutions of  $2 \cdot 10^{-3}$  Ci/l. The estimation method of chromosome aberrations is more sensitive than the techniques of determining the percentage of dead eggs or morphologically anomalous larvae.



УДК 597.554.3+597—13+ (577.472:539.16)

## О ВЛИЯНИИ РАДИОАКТИВНОГО СТРОНЦИЯ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ ЭМБРИОНОВ ВЬЮНА

Л. Б. КЛЯШТОРИН, И. А. ШЕХАНОВА, А. А. ЯРЖОМБЕК

В литературе, посвященной воздействию растворенных радионуклидов на животных и в частности рыб, до сих пор мало данных о влиянии радиоактивных изотопов на физиологические показатели гидробионтов. Одним из важных показателей физиологического состояния рыб является уровень их общего обмена, о котором можно судить на основании результатов определения интенсивности дыхания. Использование этого критерия в радиобиологических исследованиях имеет несколько примеров. По интенсивности потребления кислорода развивающейся икрой судили о темпе развития эмбрионов вьюна после воздействия внешнего рентгеновского облучения большой мощности (Нейфах, 1960). Если воздействие больших доз облучения, выражающееся в разрушении ядерных структур, обнаруживается легко, то обнаружить влияние малых доз радиации более сложно. Стимулирующее действие радиоактивного загрязнения на дыхание эмбрионов атлантического лосося выявлено при инкубации икры в растворах  $\text{Sr}^{90}$ — $\text{Y}^{90}$  (Неустроев, Подымахин, 1966). Специально поставленные нами эксперименты (Klyashtorin et al., 1970) по измерению интенсивности дыхания развивающейся икры вьюна и форели показали, что при активности радионуклидов стронция и плутония от  $10^{-11}$  до  $10^{-6}$  кюри/л достоверных изменений уровня общего обмена не наблюдается. Было высказано предположение, что при более высоких концентрациях радиоактивных изотопов удастся зафиксировать достоверные изменения общего обмена у эмбрионов рыб. Предлагаемая работа обобщает исследования по выявлению действия радиоактивного загрязнения на дыхание икры вьюна в широком диапазоне концентраций радионуклидов  $10^{-10}$ — $10^{-3}$  кюри/л. Кроме того, были проведены эксперименты по инкубации икры вьюна в растворах смеси изотопов  $\text{Sr}^{90}$ — $\text{Y}^{90}$   $\text{Pu}^{239}$  и  $\text{Cs}^{137}$  общей активностью  $10^{-10}$  и  $10^{-6}$  кюри/л. Эти долгоживущие радионуклиды различаются по характеру излучения ( $\alpha$ -,  $\beta$ - или  $\gamma$ -) и по интенсивности накопления и локализуются в различных структурах эмбриона. Оценка суммарного действия смеси этих радиоизотопов представляла большой интерес.

Икру вьюна (*Misgurnus fossilis*) получали от производителей, пойманных в водоемах Тамбовской области. Зрелые половые продукты рыб получали после стимуляции производителей гипофизарной инъекцией. После оплодотворения, проведенного в радиоактивных растворах, икру помещали в чашки Петри (по 250—300 икринок) и заливали радиоактивным раствором. Температура воды во время инкубирования икры была в пределах 17—20°С. Смену растворов и отбор погибшей икры производили два раза в сутки. Потребление кислорода развива-

ющейся икрой измеряли в аппарате Варбурга при 20° в сосудах емкостью 15 мл. В каждый сосуд помещали от 300 до 100 икринок или личинок, добавляли раствор радиоактивного изотопа соответствующей концентрации до конечного объема 4 мл. При таких условиях интенсивность дыхания в расчете на одну икринку не зависит от количества икринок в сосуде (Нейфах, 1960). Измерение скорости дыхания проводили в течение 2—4 ч. Отсчеты снимали через 15—30 мин. Скорость потребления кислорода выражали в микролитрах O<sub>2</sub>, поглощаемого 100 икринками в час. Среднюю интенсивность потребления кислорода эмбрионами на каждой стадии развития для каждой из самок вычисляли на основании 8—25 определений. В опытах было использовано 70 000 икринок от 32-х самок вьюна. Всего было сделано 1150 определений скорости потребления O<sub>2</sub> эмбрионами и личинками рыб. Сравнения этих величин с использованием критерия Стьюдента проводили только между показателями дыхания икринок, полученных от одной самки и находящихся на одной и той же стадии развития.

В результате обработки обширного материала (более тысячи определений) для контрольных и опытных групп икры были получены величины интенсивности потребления кислорода, на ряде стадий развития эмбриона (начало гастрюляции, средняя гастрюла, конец гастрюляции, стадия подвижного эмбриона и свободной личинки). Полученные результаты суммированы в таблице.

Сводка результатов экспериментов по дыханию икры вьюна в растворах изотопов разной активности

| Показатели                   | И з о т о п ы     |                   |                  |                                                                                 |                  |                   |                                   |                  |                  |                  |
|------------------------------|-------------------|-------------------|------------------|---------------------------------------------------------------------------------|------------------|-------------------|-----------------------------------|------------------|------------------|------------------|
|                              | Pu <sup>239</sup> |                   |                  | Pu <sup>239</sup> ,<br>Sr <sup>90</sup> —Y <sup>90</sup> ,<br>Cr <sup>137</sup> |                  |                   | Sr <sup>90</sup> —Y <sup>90</sup> |                  |                  |                  |
|                              | 10 <sup>-11</sup> | 10 <sup>-10</sup> | 10 <sup>-8</sup> | 10 <sup>-10</sup>                                                               | 10 <sup>-6</sup> | 10 <sup>-10</sup> | 10 <sup>-8</sup>                  | 10 <sup>-6</sup> | 10 <sup>-4</sup> | 10 <sup>-3</sup> |
| Актив-<br>ность,<br>кюри/л   |                   |                   |                  |                                                                                 |                  |                   |                                   |                  |                  |                  |
| Число<br>опытов              | 13                | 4                 | 4                | 8                                                                               | 8                | 19                | 5                                 | 5                | 32               | 32               |
| «Стиму-<br>ляция»<br>дыхания | 1<br>(—)          | 1<br>(—)          | 0                | 1<br>(—)                                                                        | 1<br>(—)         | 0                 | 1<br>(—)                          | 0                | 11<br>(+)        | 10<br>(+)        |
| «Угнете-<br>ние»<br>дыхания  | 0                 | 1<br>(—)          | 1<br>(—)         | 1<br>(—)                                                                        | 1<br>(—)         | 1<br>(—)          | 0                                 | 0                | 1<br>(—)         | 2<br>(—)         |

Примечание. В скобках: «+» — достоверно отличающаяся от случайной частота проявления эффекта; «—» — недостоверная частота проявления эффекта.

В графе «число опытов» приведено только количество экспериментов с икрой, инкубированной в растворах радионуклидов. На каждый опытный вариант приходилось такое же число контрольных опытов. Количество экспериментов, в которых наблюдали статистически достоверное (по t-критерию) увеличение интенсивности дыхания по сравнению с нерадиоактивным контролем помещали в графу «стимуляция» дыхания. Количество экспериментов с достоверным уменьшением потребления O<sub>2</sub> приведено в графе «угнетение дыхания». Наибольшее внимание в работе было уделено исследованию предельно допустимых концентраций (ПДК) изотопов, а также измерениям интенсивности дыхания при наиболее высоких (из использованных нами) концентраций радионуклидов.

Из данных таблицы видно, что из 13-ти поставленных с  $\text{Pu}^{239}$  опытов только в одном случае было получено достоверное отличие интенсивности дыхания эмбрионов. Из 19-ти экспериментов со  $\text{Sr}^{90} - \text{Y}^{90}$  с раствором активностью  $10^{-10}$  кюри/л «угнетение дыхания» обнаружено только в одном опыте. Гораздо большее число опытов, достоверно отличающихся по потреблению кислорода эмбрионами, выявлено при инкубации икры в растворах  $\text{Sr}^{90} - \text{Y}^{90}$  активностью  $10^{-4}$  кюри/л (13 из 32-х опытов) и при активности раствора  $10^{-3}$  кюри/л (12 из 32-х экспериментов). В подавляющем большинстве случаев при этих активностях наблюдалась «стимуляция» дыхания. Что касается промежуточных активностей радионуклидов  $10^{-10}$  и  $10^{-8}$  кюри/л для  $\text{Pu}^{239}$  и  $10^{-6}$  и  $10^{-8}$  кюри/л для смеси изотопов, то в этом случае обнаруживали равное число опытов со «стимуляцией» и «угнетением» дыхания (по три опыта из 26-ти). Полученные данные можно представить как результат определенного числа испытаний, при которых в ряде случаев наблюдали эффект «стимуляции» или «угнетения» дыхания. В таком случае оценить вероятность появления эффекта возможно с использованием закономерностей биномиального распределения. Заключение о достоверности (или недостоверности) эффекта можно сделать на основании того, насколько частота его проявления отличается от случайной. При расчетах пользовались формулой для вычисления доверительного интервала параметра биномиального распределения (Янко, 1961; Яржомбек, 1971).

Только в опытах с икрой, инкубируемой при активности растворов  $\text{Sr}^{90} - \text{Y}^{90}$   $10^{-3}$  и  $10^{-4}$  кюри/л, полученные результаты выходят за пределы случайного появления ожидаемого эффекта. Необходимо отметить, что в этой группе опытов достоверно проявление только эффекта стимуляции дыхания. Что касается активностей радиоизотопов, соответствующих их предельно допустимым концентрациям и промежуточных активностей ( $10^{-8} - 10^{-6}$  кюри/л), то число достоверных отклонений от контроля в этом случае не выходит за пределы случайного. Данные сводной таблицы говорят о том, что количество опытов, где был отмечен достоверный «стимулирующий» эффект, не увеличивается при возрастании активности раствора от  $10^{-4}$  до  $10^{-3}$  кюри/л. Не выявлено также увеличения частоты проявления эффекта на каких-либо стадиях эмбриогенеза. Выявленная зависимость между присутствием в растворе радиоактивного изотопа и увеличением интенсивности дыхания эмбрионов, таким образом, не безусловна и является статистической. Следует отметить, что наблюдаемые в работах (Неустроев, Подымахин, 1966; Шеханова и др., 1970) случаи «стимуляции» дыхания икры бычка и атлантического лосося выявлены при концентрации радионуклидов  $10^{-10}$  и  $10^{-6}$  кюри/л, в то время как в данной работе достоверное увеличение случаев «стимуляции» наблюдали только при активностях в 100—1000 раз более высоких. Обращает на себя внимание тот факт, что статистически достоверное повышение числа хромосомных aberrаций в клетках эмбрионов начинает обнаруживаться только при активностях раствора радионуклида выше  $10^{-4}$  кюри/л (Печкуренок и др., 1972).

Интенсивность потребления кислорода развивающейся икрой может изменяться как в результате непосредственного воздействия ионизирующей радиации на обмен эмбриона, так и в результате ускорения (или замедления) темпов эмбрионального развития. Имеются литературные данные об изменении темпов развития икры некоторых видов рыб при инкубировании в растворах радионуклидов активностью  $10^{-6} - 10^{-10}$  кюри/л (Неустроев, Подымахин, 1966; Поликарпов, Иванов, 1961; Brown, 1969; Mikame et al., 1956). В то же время некоторые исследователи (Федорова, 1963; Templeton, 1966) не обнаружили



влияния растворов радиоизотопов активностью  $10^{-10} - 10^{-5}$  кюри/л на интенсивность дыхания и темп развития развивающейся икры. В наших экспериментах не наблюдалось тенденции к ускорению (или замедлению) темпов эмбрионального развития икры в радиоактивных растворах. Отмеченные эффекты увеличения интенсивности потребления кислорода у части эмбрионов можно отнести за счет непосредственного влияния ионизирующего излучения  $\text{Sr}^{90} - \text{Y}^{90}$  на обмен эмбрионов, хотя механизм такого «стимулирующего» действия пока не ясен. Зафиксированные нами достоверные эффекты «стимуляции» дыхания проявляются при активности радиоактивного раствора  $10^{-4} - 10^{-3}$  кюри/л. Такой уровень радиоактивности во много раз превышает предельно допустимые нормы радиоактивного загрязнения водной среды (Закутинский и др., 1962).

### ВЫВОДЫ

1. Инкубирование икры выюна в растворах смеси изотопов  $\text{Pu}^{239}$ ,  $\text{Sr}^{90} - \text{Y}^{90}$  и  $\text{Cs}^{137}$  активностью  $10^{-10} - 10^{-6}$  кюри/л не вызывает достоверных изменений уровня общего обмена.

2. При увеличении радиоактивности растворов  $\text{Sr}^{90} - \text{Y}^{90}$  до уровня  $10^{-4} - 10^{-3}$  кюри/л выявляется тенденция к увеличению интенсивности дыхания эмбрионов.

### ЛИТЕРАТУРА

Закутинский Д. И., Парфенов Ю. Д., Селиванова Л. Н. Справочник по токсикологии радиоактивных изотопов. Гос. изд-во мед. лит. М., 1962.

Нейфах А. А. Действие ионизирующей радиации на ранние этапы развития рыб. Труды ИМЖ. Вып. 24, 1959.

Нейфах А. А. Радиационная инактивация клеточных ядер как метод исследования их роли в развитии дыхания у зародышей рыб. Биохимия. Т. 25. Вып. 4, 1960.

Неустроев В. Г., Подымахин В. Н. О дыхании икры семги в условиях радиоактивного загрязнения водной среды. Радиобиология. Т. 4. Вып. 1, 1966.

Неустроев В. Г., Подымахин В. Н. О скорости развития икры семги в условиях радиоактивного загрязнения водной среды. Радиобиология. Т. 6. Вып. 2, 1966.

Поликарпов Г. Г., Иванов В. Н. О действии стронция-90 — иттрия-90 на развивающуюся икру хамсы. «Вопросы ихтиолог.» Т. 1. Вып. 3/20, 1961.

Печуренков В. Л., Шеханова И. А., Телышева И. Г. Результаты исследования хронического воздействия разных концентраций радионуклидов на эмбриогенез рыб. Опубликовано в настоящем сборнике.

Федорова Г. В. О действии  $\text{Sr}^{90}$  на икру и личинки сига-лудог. Бюллетень ЛГУ, сер. биолог. Вып. 1, № 3, 1963.

Шеханова И. А., Бельмаков В. С., Лапин В. И., Ляшенко А. Г., Милорадов Г. К. Влияние растворенных в воде радиоизотопов на развивающуюся икру рыб. Труды ВНИРО. Т. 59, 1970.

Янко Я. Математико-статистические таблицы. Госстатиздат. М., 1961.

Яржомбек А. А. Номограммы для быстрого определения 95%-ных доверительных интервалах при альтернативном разнообразии. «Инструкция по радиобиологическим исследованиям эмбрионального периода развития рыб», М., ОНТИ ВНИРО, 1971.

Brown, V. and Templeton, W. Resistance of fish embryos to chronic irradiation. Nature, No. 203, 1964.

Klyashtorin, L. B., Shekhanova, I. A., Jarzhombek, A. A. Effect of small concentrations of  $\text{Pu}^{239}$  and  $\text{Sr}^{90} - \text{Y}^{90}$  on the intensity of respiration of loach and rainbow embryos. Book of Abstr. IV-Congr. Intern. Rad. Phys. Chim. Ray. Evian, 1970.

Mikame, I., Watanabe, H., Takano, K. Research in the effects and influences of the nuclear bomb test explosions. II, Vienna 8, Tokyo, 1956.

Templeton, W. L. Resistance of fish eggs to acute and chronic irradiation. In: Disposal of Radioactive Wastes into Seas, Oceans and Surface Waters. Vienna, 1962.

### ON THE EFFECT OF RADIOACTIVE STRONTIUM ON THE RESPIRATION RATE OF THE EMBRYOS OF LOACH.

L. B. Klyashtorin, I. A. Shekhanova and A. A. Yarzhombek

#### Summary

The measurement by the manometric method of the respiration rate of the developing eggs of loach in solutions of radioactive strontium ( $^{90}\text{Sr} - ^{90}\text{Y}$ ) has revealed that no statistically reliable changes occur in the intensity of embryonic metabolism with the specific radionuclide activity of  $10^{-11}$  to  $10^{-6}$  Ci/l. With the radionuclide activity of  $10^{-4}$  to  $10^{-3}$  Ci/l, a tendency to an increased oxygen consumption by the developing eggs is observed.

УДК 597.583.1+597—113.4.+(577.472:539.16)

**ДИНАМИКА ВЕСОВОГО И ЛИНЕЙНОГО РОСТА****TILAPIA MOSSAMBICA PETERS,****ВЫРАЩЕННЫХ В ЗАМКНУТЫХ АКВАРИУМАХ****С РАЗЛИЧНЫМ СОДЕРЖАНИЕМ СТРОНЦИЯ-90 — ИТТРИЯ-90**

Э. А. ВОРОНИНА

В последние два десятилетия в советской и зарубежной литературе появляются работы, посвященные влиянию радиоактивного загрязнения на живые организмы. Наличие в среде искусственных радионуклидов исследователи рассматривают как экологический фактор, без влияния которого уже невозможно представить изменения в жизненном цикле организмов, обитающих в воде, в частности у рыб. Биологическое действие длительного хронического облучения на водные организмы и их сообщества, имеющее большое научное и практическое значение, еще изучено очень слабо. Актуальность же проблемы очевидна.

$\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  является основным продуктом радиоактивного загрязнения земного шара, поэтому именно он был взят для изучения влияния инкорпорированного излучения на выживаемость, рост и становление воспроизводительной системы *Tilapia mossambica* Peters.

Влияние малых доз в 10—100—1000 раз выше, чем естественный фон, можно обнаружить лишь при длительном облучении этими дозами. Для оценки биологического действия  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  в рассматриваемом аспекте целесообразно избрать реакции, характеризующие повреждающее действие излучения. Для более полной оценки действия различных концентраций  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  мы использовали большое количество тестов. Изучали формирование воспроизводительной системы тилапии; влияние облучения на функциональное состояние половых желез самок и самцов, весовой и линейный рост выращиваемой рыбы; выживаемость в период эмбрионального развития икры, полученной от производителей, выращенных в растворах.

В предлагаемом сообщении показано влияние на весовой и линейный рост тилапии длительного обитания в радиоактивно загрязненной воде.

Материалом для исследования была выбрана тропическая рыба *Tilapia mossambica* Peters, характеризующаяся высоким темпом роста, выносливостью к колебаниям температурного и кислородного режима, устойчивостью к заболеваниям. Объектом для изучения тилапии была выбрана потому, что она нетребовательна при содержании в аквариумах, всеядна, относительно рано достигает половозрелости, имеет круглогодичный цикл созревания гонад.

Было поставлено две серии опытов, продолжительностью 390 и 505 дней. Все рыбы, использованные в первой и второй сериях, являются потомками одной пары производителей.

Икра от одной пары производителей на стадии набухания была разделена на четыре партии и помещена в растворы  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  концентрацией  $1-2 \times 10^{-10}$ ,  $1-2 \times 10^{-8}$ ,  $1-2 \times 10^{-6}$  *кюри/л* и в чистую воду. Икра находилась в инкубаторах до выхода личинок (Инструкция, 1971). Затем личинок содержали в аквариумах емкостью в 30 л, подросшую молодь пересаживали в 60-литровые аквариумы. Режим содержания мальков и затем взрослых рыб был строго одинаковым во всех вариантах опыта. Рыб выращивали при температуре  $25-26^\circ\text{C}$ . Кормили мальков с избытком два раза в сутки мелкими и крупными дафниями, затем личинками хирономид. В возрасте 49, 67, 81, 139, 228 и 330 дней рыб взвешивали на технических весах типа Т-2. Полученные данные были подвергнуты статистической обработке. Опытный и контрольный вариант в каждом случае сравнивали по критерию Колмогорова-Смирнова. Среднюю арифметическую и ее ошибку вычисляли обычным способом (Плохинский, 1970).

Была сделана попытка проанализировать зависимость темпа роста тилляпии от уровня радиации.

На рис. 1 приведены данные, характеризующие вес тилляпий, выращенных при различной концентрации  $\text{Sr}^{90}$  —  $\text{I}^{90}$  в течение первого года жизни. Из рисунка видно, что рост как контрольных, так и опытных рыб соответствует общей закономерности роста популяций в замкнутом объеме. Это следует из того, что полученные кривые соответствуют, так называемым логистическим функциям (Плохинский, 1970), для которых характерно возрастание темпа роста в начале развития до 65-дневного возраста (первый отрезок кривой), затем от 65 дней до 95 дней он становится постоянным (второй отрезок кривой) и, наконец затухает (третий отрезок кривой).

Из рис. 1б и 2 видно, что рост опытных рыб, приведенный на первых двух отрезках кривой рис. 1а, опережает рост контрольных рыб. Особенно наглядно это представлено на рис. 1б.

Максимальное относительное увеличение веса тилляпии по отношению к контролю составляет приблизительно 500%, для рыб, содержащихся в растворах концентрации  $10^{-10}$  *кюри/л*. Для рыб, выращенных в растворах концентрацией  $10^{-8}$  *кюри/л*, оно составляет около 200%, а в растворах концентрацией  $10^{-6}$  *кюри/л* — 130%.

На третьем отрезке логистической кривой (рис. 1а) вес как опытных, так и контрольных рыб выравнивается, и затем вес опытных рыб (выращенных в растворе концентрацией  $10^{-8}$  и  $10^{-6}$  *кюри/л*) начинает отставать от веса контрольных; причем величины отставания веса рыб, выращенных в этих растворах, от веса контрольных равны (рис. 2). Интересно заметить, что у всех наблюдаемых рыб, выращенных в растворах концентрацией  $10^{-8}$  *кюри/л*, замедление веса и роста совпало с ранним созреванием и началом бурного репродуктивного периода. У рыб, выращенных в растворах концентрацией  $10^{-6}$  *кюри/л*, в этот период наблюдалось изменение в поведении: активность захвата и поедания корма снижалась, рыбы концентрировались в углах аквариума.



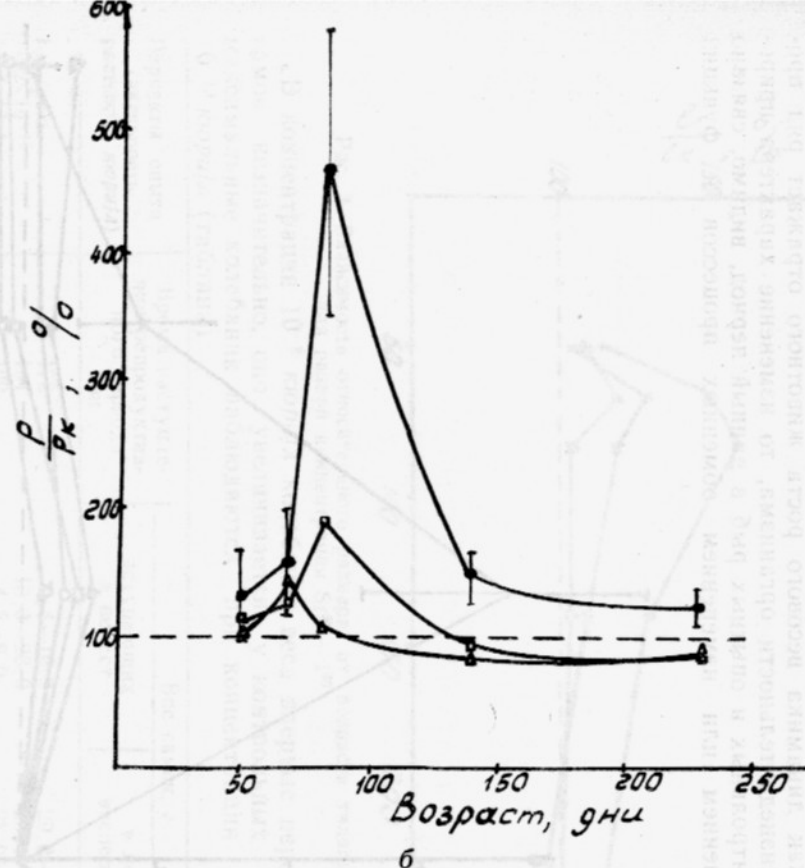
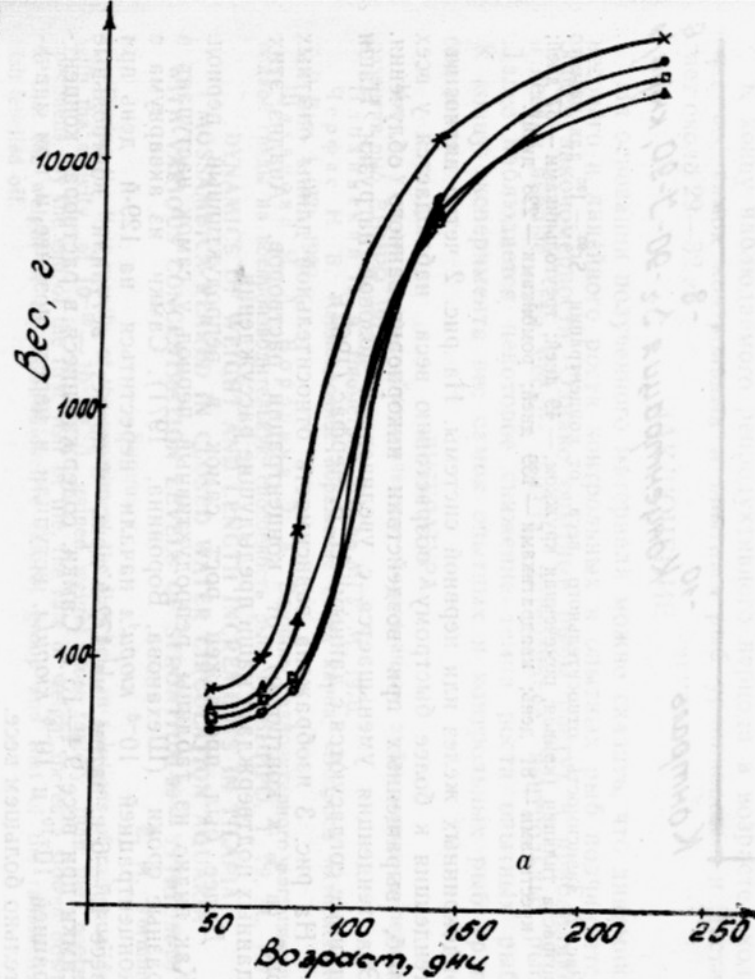


Рис. 1. Зависимость веса от возраста при различных концентрациях  $\text{Sr}^{90}$  —  $1^{90}$ : а — в абсолютных единицах (в мг); б — в относительных единицах (в %).

Здесь и на рис. 3: кривые, помеченные квадратиками, — контроль; кружками — вариант  $1.2 \cdot 10^{-10}$  кюри/л; крестиками — вариант  $1.2 \cdot 10^{-8}$  кюри/л; треугольниками — вариант  $1.2 \cdot 10^{-6}$ .

Так как динамика весового роста животного отражает ряд процессов жизнедеятельности организма, то изменение характера прироста у контрольных и опытных рыб в данный период, видимо, связано с нарушением или изменением обменных процессов и функций

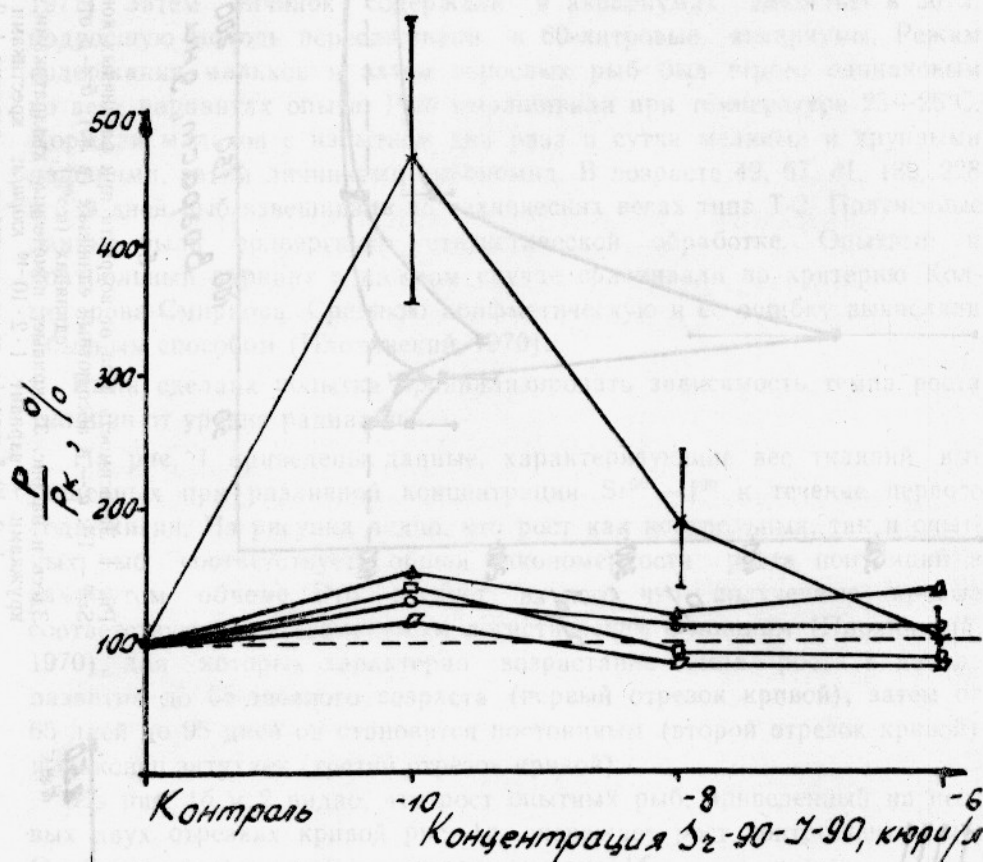


Рис. 2. Зависимость относительного веса от концентрации  $Sr^{90}$  —  $I^{90}$  для разного возраста тилапии (кривая, помеченная кружком, — 49 дней; треугольниками — 67 дней; крестиками — 81 день; квадратики — 139 дней; ромбиками — 228 дней).

эндокринных желез или нервной системы. На рис. 2 четко видно, что тенденция к более быстрому возрастанию веса наблюдается у всех рыб, выращенных при воздействии инкорпорированного облучения. Эта тенденция уменьшается с увеличением дозовой нагрузки. Наши данные согласуются с данными Н. Б. Черфас (1962).

На рис. 3 изображена зависимость относительной длины опытных рыб (в % к контролю) от концентрации растворов. Анализ этих данных подтверждает наши предыдущие рассуждения.

Далее был прослежен рост самок в репродуктивный период. Как видно из таблицы, репродуктивный период у самок наступает в разные сроки (Шеханова, Воронина, 1971). Самки из аквариума с концентрацией  $10^{-8}$  кюри/л начали нереститься на 129-й день при весе 4,5—6 г, затем на 172-й день в нерест вступили контрольные самки при весе 9,4—15 г. Самки, содержащиеся в растворах концентрации  $10^{-10}$  и  $10^{-6}$  кюри/л, вступили в нерест позднее и при значительно большем весе.

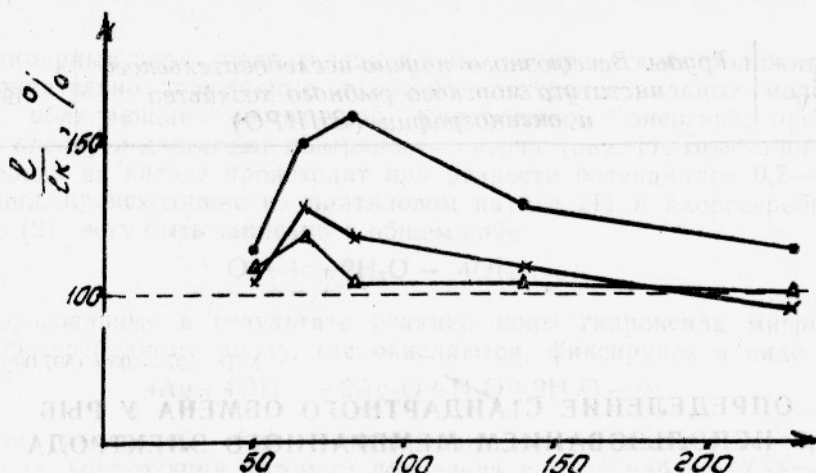


Рис. 3. Зависимость относительного размера от возраста тилапии для разной концентрации  $\text{Sr}^{90}-\text{I}^{90}$ .

В концентрации  $10^{-8}$  кюри/л колебание веса впервые нерестующих самок незначительно, оно увеличивается у контрольных самок, и максимальные колебания наблюдаются при концентрации раствора  $10^{-10}$  кюри/л (таблица).

| Варианты опыта<br>(активность<br>раствора, кюри/л) | Время наступле-<br>ния репродуктив-<br>ного периода,<br>дни | Вес самок, г           |                         |
|----------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|------------------------|-------------------------|
|                                                    |                                                             | вступающих<br>в нерест | в конце<br>эксперимента |
| Контроль                                           | 172                                                         | 9,4—16,9               | 29,0—32,0               |
| $1-2 \cdot 10^{-10}$                               | 194                                                         | 13,0—28,0              | 29,1—32,1               |
| $1-2 \cdot 10^{-8}$                                | 129                                                         | 4,5—6,0                | 28,0—31,7               |
| $1-2 \cdot 10^{-6}$                                | 214                                                         | 12,0—20,0              | 30,0—33,4               |

К концу наблюдаемого репродуктивного периода в возрасте около года вес самок контрольных и опытных рыб уравнивается и достигает около 29—32 г.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании полученного материала можно сказать, что динамика весового и линейного роста контрольных и опытных рыб подчиняется общей закономерности. Однако опытные рыбы растут и прибавляют в весе в первые два месяца жизни интенсивнее контрольных рыб. Далее наблюдается некоторое снижение темпа роста опытных рыб. К концу эксперимента вес самок опытных и контрольных рыб уравнивается.

### ЛИТЕРАТУРА

Инструкция по радиобиологическим исследованиям эмбрионального периода развития рыб, ВНИРО, 1971.

Плохинский Н. А. Биометрия, Изд-во МГУ, М., 1970.

Черфас Н. Б. Радиационное поражение гонад карпа. «Вопросы ихтиологии». Т. 2. Вып. 1 (22), 1962.

Шеханова И. А., Воронина Э. А. Влияние радиоактивного загрязнения водной среды на воспроизводительную способность рыб. Тр. ВНИРО. Т. 79, М., 1971.

### DYNAMICS OF WEIGHT AND LENGTH INCREMENTS IN TILAPIA MOSSAMBICA REARED IN CLOSED WATER CIRCULATION AQUARIA WITH VARIOUS CONCENTRATION LEVELS OF STRONTIUM-90 — YTTRIUM-90

Summary

E. A. Voronina

During the first months of the experiment the fish held in solutions of radionuclides with the activity of  $10^{-10}$ — $10^{-6}$  Ci/l gained weight more rapidly than the control specimens. By the end of the first year of life, the rate of weight increase slowed down, so that the weight of the non-radioactive control group and that of the radioactive fish levelled off.



УДК 597—105+ (597.08:001.8)

**ОПРЕДЕЛЕНИЕ СТАНДАРТНОГО ОБМЕНА У РЫБ  
С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕМБРАННОГО ЭЛЕКТРОДА**

Л. Б. КЛЯШТОРИН, А. А. ЯРЖОМБЕК

С интенсивностью обмена у рыб связаны многие стороны их жизнедеятельности. Изучение этого вопроса имеет большое значение как для исследований в области физиологии рыб, так и для решения практических задач рыбного хозяйства.

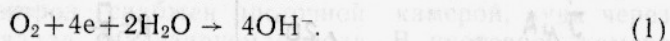
Уровень обмена отражает величину энергетических затрат, что непосредственно влияет на кормовые потребности рыб. Об интенсивности обмена у рыб можно судить по потреблению ими кислорода. Интенсивность потребления кислорода является не только самым распространенным, но и наиболее содержательным показателем обмена, в особенности у гидробионтов (Винберг, 1956).

В литературе, посвященной измерению интенсивности обмена у рыб, приводится целый ряд методов измерения скорости потребления ими кислорода (Строганов, 1962а и б). Большинство из предложенных установок сложны и громоздки, а содержание кислорода в них определяют при помощи метода Винклера (Ковальцов, Алексовский, 1961). Этот метод, разработанный более 80-ти лет тому назад, достаточно точен и имеет целый ряд достоинств, однако он трудоемок и не может служить методической основой для создания систем непрерывного и автоматического определения содержания кислорода.

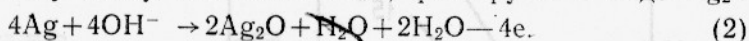
Недостатками использования ртутно-капельного электрода для измерения содержания кислорода в воде являются неудобство работы со ртутью, трудность стабилизации работы ртутного капилляра и др. Положение изменилось с введением в практику полярографического анализа твердых электродов из благородных металлов. В строго контролируемой среде с соблюдением ряда предосторожностей определение содержания растворенного кислорода на твердых электродах открытого типа дает воспроизводимые результаты, но использование таких датчиков для анализа содержания кислорода в природных водах (Эпштейн, 1959; Сперанская, Хайдаров, 1963) выявило их серьезные недостатки. Адсорбция примесей из воды вызывает «отравление» открытых электродов, а выделение посторонних продуктов электролиза значительно снижает их чувствительность. Кроме того, работа электродной ячейки в значительной мере зависит от электропроводности среды. Практическое использование такого типа датчиков в настоящее время ограничено или вообще прекращено.

В 1953 г. Кларк (Clark and all., 1953) предложил использовать в качестве датчика содержания кислорода твердоэлектродную ячейку, изолированную от анализируемого раствора газопроницаемой мембраной. В качестве мембраны используются тонкие пленки из полиэтилена или тефлона. Из-за частичной поляризации связи «углерод—водород»

в полимерных цепях полиэтилена пленка не пропускает положительно и отрицательно заряженные ионы, но электронейтральные молекулы газов, обладающие достаточной кинетической энергией, проходят через пленку и достигают поверхности катода (рис. 1). Восстановление кислорода на катоде происходит при разности потенциалов 0,7—0,9 в. Реакции, происходящие на платиновом катоде (1) и хлоросеребряном аноде (2), могут быть записаны в общем виде:



Образованные в результате реакции ионы гидроксила мигрируют к хлоросеребряному аноду, где окисляются, фиксируясь в виде  $\text{Ag}_2\text{O}$



Для измерений был использован платиново-хлоросеребряный электрод, конструкция которого приведена в ряде работ: (Хайдарова, 1965; Соловьев, 1964; Carrit and Konwissker, 1959). Сохранение постоянства толщины диффузионного слоя под мембраной электрода осуществляется при помощи магнитной мешалки.

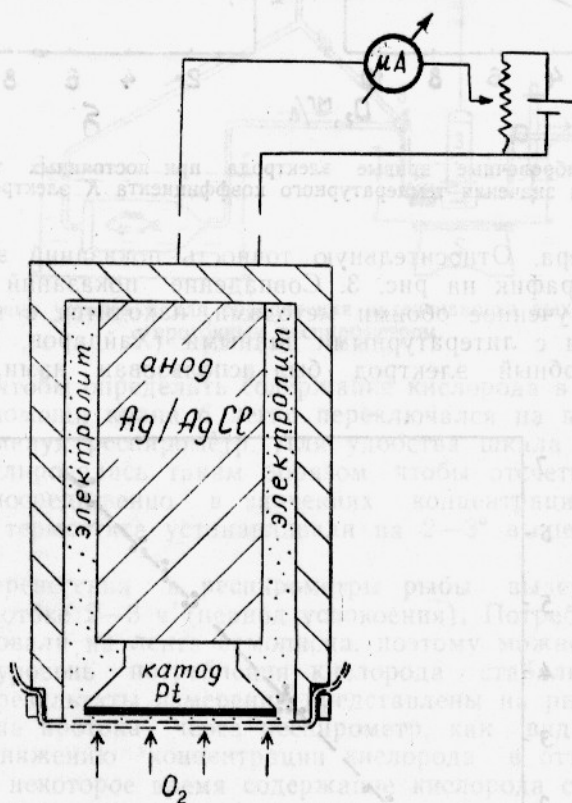


Рис. 1. Схема устройства мембранного электрода.

Величина тока датчика существенно зависит от температуры. С ее увеличением при постоянной концентрации кислорода величина тока в приборе растет. Если же проводить измерения при фиксированной температуре, то, как можно видеть из рис. 2а, ток в ячейке находится в линейной зависимости от концентрации кислорода. На величину температурного коэффициента ячейки (рис. 2б) влияет толщина и материал мембраны, а также размер и геометрия электрода.

При измерении содержания кислорода в полевых условиях необходимо вводить температурную поправку в показания прибора, а в условиях лаборатории ячейку удобно термостатировать, чтобы избавиться от температурной поправки. Калибруется прибор при помощи

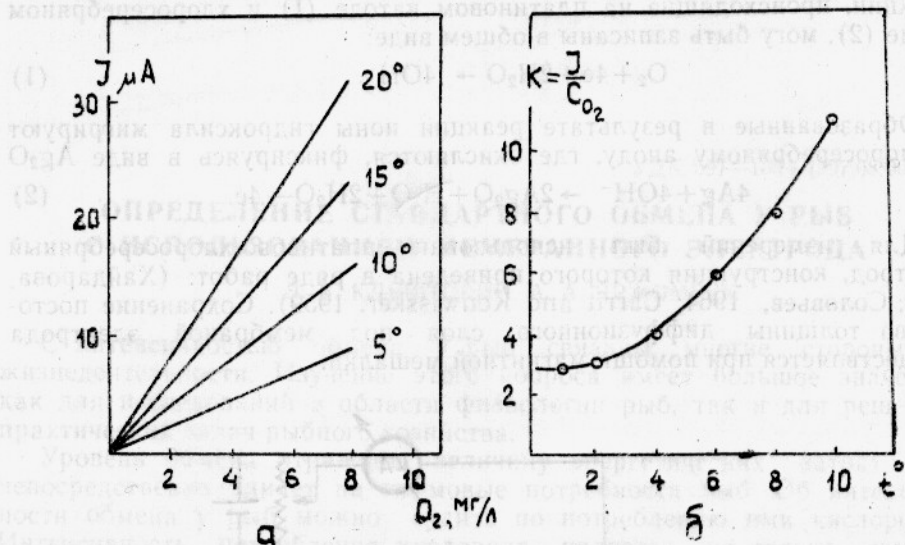


Рис. 2. Калибровочные кривые электрода при постоянных температурах (а) и значения температурного коэффициента  $K$  электрода (б).

метода Винклера. Относительную точность показаний электрода характеризует график на рис. 3. Совпадение показаний содержания кислорода, полученное обоими методами, находится в пределах 2%, что согласуется с литературными данными (Хайдаров, 1965; Соловьев, 1964). Подобный электрод был использован нами, как датчик

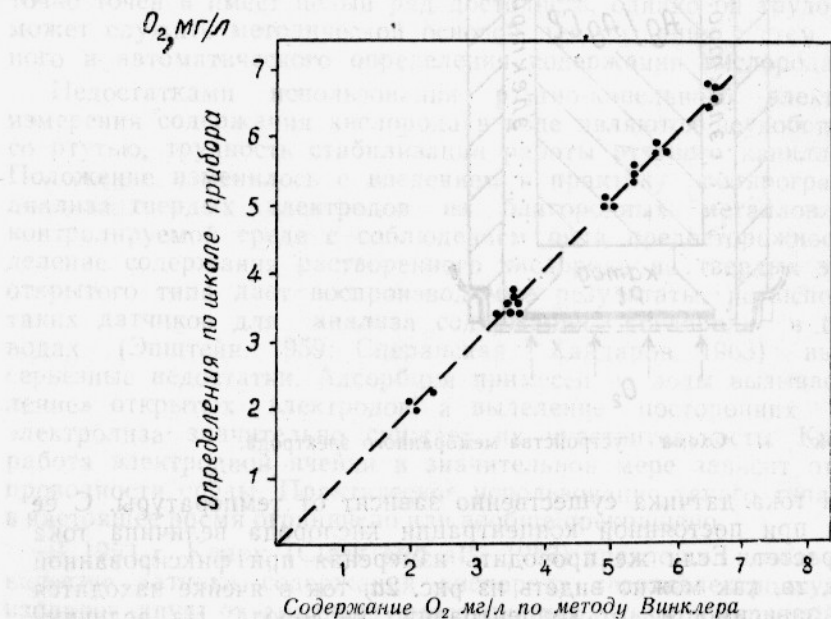


Рис. 3. Корреляция между определением содержания кислорода методом Винклера и с помощью мембранного электрода.



содержания кислорода в воде для измерений интенсивности дыхания рыб. Схема установки приведена на рис. 4.

Вода в резервуаре 1 поддерживалась на постоянном уровне при помощи перистальтического насоса 2. Из респирометра объемом 150 мл вода подавалась в термостатированную ячейку электрода 3, показания которого регистрировались на микроамперметре измерительного блока 7 и параллельно на ленте самопишущего потенциометра ПС-1-02 8. Электрод снабжен проточной камерой, куда через теплообменник 4 попадала анализируемая вода. В проточной камере вода перемешивалась изолированным магнитным стержнем, приводимым во вращение магнитной мешалкой 5.

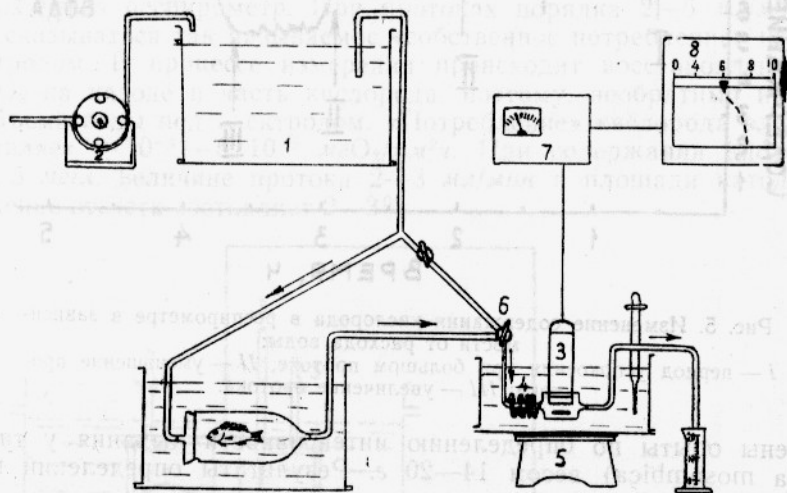


Рис. 4. Схема установки для определения интенсивности дыхания рыб с проточным респирометром.

Для того чтобы определить содержание кислорода в исходной воде, датчик при помощи крана 6 легко переключался на подачу воды из резервуара, минуя респирометр. Для удобства шкала прибора и самописца регулировалась таким образом, чтобы отсчеты можно было снимать непосредственно в значениях концентрации  $O_2$  в мг/л. Температуру термостата устанавливали на 2—3° выше, чем в респирометре.

После перенесения в респирометры рыбы выдерживались при усиленном протоке 2—3 ч (период успокоения). Потребление кислорода регистрировали на ленте самописца, поэтому можно было установить, когда уровень потребления кислорода стабилизируется. Для наглядности результаты измерений представлены на рис. 5.

Уменьшение протока через респирометр, как видно из рисунка, приводит к снижению концентрации кислорода в оттекающей воде, однако через некоторое время содержание кислорода стабилизируется на более низком уровне и формируется так называемое «плато» потребления. При исследовании дыхания рыб в респирометрах с протоком уровень «плато» не должен падать более чем на 30% по сравнению с содержанием кислорода в исходной воде (Строганов, 19626).

С использованием данного метода уровень потребления кислорода легко можно отрегулировать таким образом, чтобы он не превышал допустимых величин. В правой части кривой показано влияние изменения режима проточности на уровень потребления кислорода рыбами в респирометре. После окончания опыта, переключая подачу воды,

получали отметку содержания кислорода в исходной воде, что позволяло судить о постоянстве его концентрации в питающей респирометр воде. Зная расход воды через респирометр, исходную концентрацию кислорода и значения «плато» дыхания, легко рассчитать потребление кислорода рыбой в любой момент времени, снимая эти данные прямо с ленты самописца. С использованием проточного респирометра были



Рис. 5. Изменение содержания кислорода в респирометре в зависимости от расхода воды:

I — период успокоения при большом протоке; II — уменьшение протока; III — увеличение протока.

проведены опыты по определению интенсивности дыхания у тилапий (*Tilapia mosambica*) весом 14—20 г. Результаты определений приведены ниже.

Потребление кислорода тилапиями весом 14—20 г в проточном респирометре при температуре 23° (потребление кислорода выражено в мг  $O_2$ /ч на 10 г веса)

|                                        |            |
|----------------------------------------|------------|
| Число определений                      | 22         |
| Средняя                                | 1,86       |
| Ошибка средней                         | $\pm 0,07$ |
| Коэффициент вариации, %                | 12,5       |
| Крайние значения потребления кислорода | 1,11—2,6   |

Анализ полученных данных не выявил изменений интенсивности потребления кислорода рыбами в зависимости от веса. Для определения такой зависимости необходимы весовые различия подопытных рыб в несколько десятков раз (Винберг, 1956). Имевшиеся в наших опытах рыбы могут быть отнесены к одной весовой группе.

Как видно из приведенных данных, интенсивность дыхания рыб сходного веса максимально различается в 2—3 раза. Значительный диапазон отклонений крайних значений интенсивности дыхания является следствием различий в степени двигательной активности отдельных рыб в респирометрах. Наиболее близкими к величинам стандартного обмена представляются наименьшие значения интенсивности потребления кислорода, однако в этом случае теряется ценность массовых определений. Действительный уровень стандартного обмена у рыб при таком способе измерений является в определенной степени условным. Эта условность свойственна респирометрическому способу определения стандартного обмена у рыб вообще, если отсутствует точная количественная регистрация уровня двигательной активности рыб в экспериментальных сосудах.

При работе с проточными респирометрами удобно определить интенсивность потребления кислорода у нескольких рыб, подключая

поочередно выходные трубки респирометров к электродной ячейке, что существенно увеличивает производительность работы. Вместе с тем этот способ не лишен недостатков. Несмотря на достаточно высокую точность определения содержания в воде кислорода, воспроизводимость результатов, по существу, определяется точностью измерения расхода воды в респирометрах. При малых величинах протока (порядка 10—15 мл/мин) точно определить проток довольно трудно. Кроме того, величина протока во времени испытывает некоторые колебания, причину которых не всегда удается точно установить, что снижает общую точность метода.

Помимо этого, при измерении малых величин потребления кислорода у рыб небольшого размера приходится значительно уменьшать проток через респирометр. При протоках порядка 2—5 мл/мин начинает сказываться так называемое «собственное потребление» кислорода электродом. В процессе измерения происходит восстановление молекул  $O_2$  на катод и часть кислорода, поэтому, необратимо изымается из объема воды под электродом. «Потребление» кислорода электродом составляет  $2 \cdot 10^{-4} - 5 \cdot 10^{-5}$  мг  $O_2$ /мм<sup>2</sup>ч. При содержании кислорода в воде 5 мг/л, величине протока 2—3 мл/мин и площади катода 1 см<sup>2</sup> снижение отсчета составляет 2—3%.

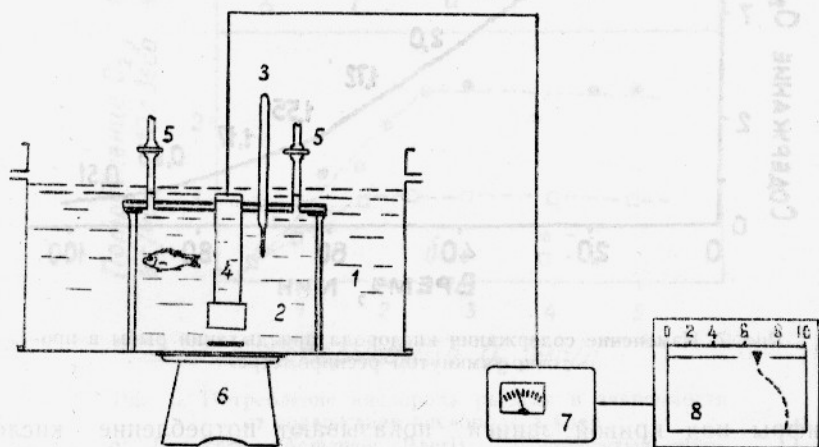


Рис. 6. Схема установки для определения интенсивности дыхания рыб с проточно-замкнутым респирометром.

По ряду причин практически эта величина составляет 5—7%, что заставляет вводить соответствующие поправки в показания прибора. Точно определить величину поправки трудно, и поэтому использование установки с проточной камерой по существу ограничивается минимальным протоком 10—15 мл/мин. При измерении интенсивности дыхания крупных рыб с протоком свыше 200 мл/мин необходимо более мощное термостатирующее устройство, что усложняет установку.

Пытаясь найти более рациональное решение, мы остановились на конструкции проточно-замкнутого респирометра, схема которого представлена на рис. 6.

В аквариуме из оргстекла 1 помещен респирометрический сосуд 2 из того же материала, снабженный крышкой с резиновой прокладкой. В крышку герметично вмонтированы электрод 4, термометр 3 и патрубки 5 с кранами. Под электродом находится изолированный магнитный стержень, приводимый в движение магнитной мешалкой 6. Вращаясь, стержень не только создает необходимую скорость потока под мембраной, но также медленно перемешивает воду в респиромет-

ре, благодаря чему содержание кислорода в объеме сосуда выравнивается и запись получается достаточно ровной, без «ступенек». В респирометрический сосуд объемом 1,3 л помещали одну рыбу весом 20—40 г или 2—4 рыбы весом по 5—10 г, верхнюю крышку герметично фиксировали на сосуде и выдерживали рыб в течение 1—2 ч, осуществляя постоянный водообмен в сосуде с помощью патрубков 5. После того как рыбы успокаивались, патрубки перекрывали и изменения содержания кислорода в респирометре фиксировали через регистрирующий блок 7 на ленте электронного потенциометра ПС-1-02 8, шкала которого была отрегулирована в значениях содержания кислорода в мг/л. Пример записи дыхания карпа (вес 31 г) дан на рис. 7.

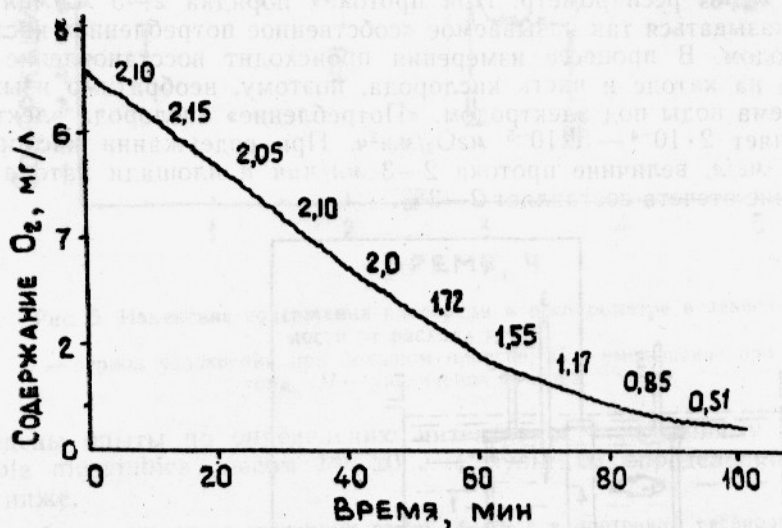


Рис. 7. Изменение содержания кислорода при дыхании рыбы в герметично-замкнутом респирометре.

Цифры над кривой записи показывают потребление кислорода в мг на 10 г веса за час, рассчитанное по пятиминутным интервалам. Из рисунка видно, что после того как рыба успокоится, потребление кислорода становится постоянным во времени при постепенном снижении содержания кислорода в респирометре.

Почти у всех рыб, так называемый «независимый» тип дыхания, т. е. они потребляют кислород в определенных пределах концентрации  $O_2$  независимо от содержания его в воде. При этом снижение содержания кислорода компенсируется усилением вентиляции жаберной полости за счет учащения ритма дыхательных движений жаберных крышек. При падении концентрации кислорода ниже некоторого минимума, связывание кислорода гемоглобином становится неполным, усиленная вентиляция жаберной полости не может компенсировать дефицита кислорода, и после достижения так называемой «критической» концентрации кислорода, потребление кислорода переходит в фазу «зависимого дыхания», т. е. уменьшается с падением содержания кислорода.

При дальнейшем снижении концентрации кислорода его уровень может достичь «пороговой» концентрации, при которой дыхание прекращается и рыба гибнет. Как видно из рис. 7, прямой участок записи по достижении «критической» концентрации изгибается, делаясь более пологим, а потребление кислорода уменьшается по мере приближения к «пороговой» концентрации кислорода.



Открывая краны на патрубках 5 (см. рис. 6), можно быстро обменять воду в респирометре и после полного успокоения рыбы повторно определить интенсивность дыхания. Для измерения величины стандартного обмена нет необходимости в достижении «критической» концентрации кислорода в респирометре, а достаточно повторно измерить интенсивность дыхания на прямолинейном участке записи. Тем не менее, определение значений «критических» концентраций кислорода может быть полезным при ряде специальных физиологических исследований. По этой причине для выявления полных возможностей метода были определены зависимости интенсивности дыхания четырех видов рыб от содержания кислорода в воде (рис. 8).

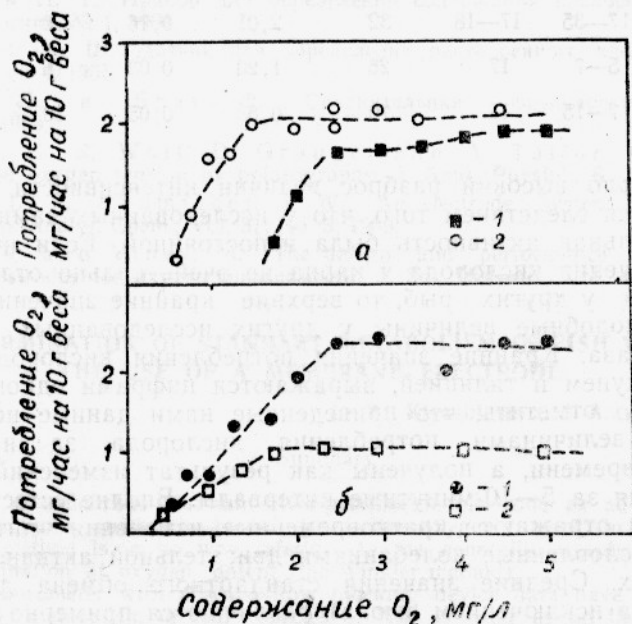


Рис. 8. Потребление кислорода рыбами в зависимости от содержания кислорода в воде.

а: 1 — осетр (*Acipenser Baeri*); 2 — полосатый окунь (*Morone saxatilis*); б: 1 — карп (*Cyprinus carpio*); 2 — тилапия (*Tilapia mosambica*).

Исследования показали, что проточно-замкнутый респирометр значительно более удобен по сравнению с проточным для определения интенсивности дыхания рыб. Имея набор крышек с герметичными вводами для электрода и термометра можно пользоваться сосудами различного размера и геометрии для определения уровня обмена у рыб разных видов в широком диапазоне размеров.

Использовали респирометры объемом от 1,3 до 6 л, в которых определяли дыхание рыб весом от 5 до 55 г. Данные по стандартному обмену подопытных рыб пяти видов сведены в таблице.

Для всех исследованных рыб, величины стандартного обмена колебались в пределах от 0,63 до 2,01 мг $O_2$ /ч на 10 г веса. Крайние значения потребления кислорода выюном варьировали от 0,2 до 1,5 мг $O_2$ /ч на 10 г веса. Необычно низкие значения величины потребления кислорода выюном объясняются тем, что являясь кишечной рыбой, выюн может использовать для дыхания кислород заглатываемого воздуха, а это приводит к уменьшению потребления кислорода из объема респирометра. Полученные данные, поэтому, вряд ли могут характеризовать уровень стандартного обмена выюна.

Потребление кислорода (в мг  $O_2/ч$  на 10 г веса) рыбами разных видов в опытах с проточно-замкнутым респирометром

| Вид рыбы        | Вес, г | $T, ^\circ C$ | Количество измерений | Средняя М | Ошибка средней | Коэффициент вариации, % | Крайние значения потребления кислорода |
|-----------------|--------|---------------|----------------------|-----------|----------------|-------------------------|----------------------------------------|
| Осетр           | 37—51  | 15            | 8                    | 1,69      | 0,03           | 5                       | 1,10—2,20                              |
| Полосатый окунь | 21—23  | 16—18         | 34                   | 1,92      | 0,03           | 13                      | 0,87—2,16                              |
| Карп            | 17—35  | 17—18         | 32                   | 2,01      | 0,16           | 30                      | 1,25—4,80                              |
| Тилapia         | 5—7    | 17            | 28                   | 1,20      | 0,03           | 16                      | 0,70—1,90                              |
| Вьюн            | 7—15   | 16            | 20                   | 0,63      | 0,05           | 30                      | 0,20—1,50                              |

Относительно высокий разброс величин интенсивности дыхания у карпа является следствием того, что у исследованных нами рыб этого вида двигательная активность была непостоянной. Если нижние значения потребления кислорода у карпа не очень сильно отличаются от этих значений у других рыб, то верхние крайние значения у карпа превышают подобные величины у других исследованных рыб более, чем в два раза. Крайние значения потребления кислорода осетром, полосатым окунем и тилapiей, выражаются цифрами одного порядка. Следует особо отметить, что приведенные нами данные не являются суммарными величинами потребления кислорода за значительный промежуток времени, а получены как результат измерений интенсивности дыхания за 5—10-минутные интервалы. Вполне естественно, что эти величины отражают кратковременные изменения интенсивности дыхания, обусловленные колебаниями двигательной активности рыб в респирометрах. Средние значения стандартного обмена для разных видов рыб (за исключением вьюна) различаются примерно в 1,5 раза. Принимая во внимание разный видовой состав исследованных рыб, эти результаты можно признать удовлетворительными.

Для точности измерения интенсивности потребления кислорода рыбами во время опыта очень важно постоянство температуры воды в камере с электродом. В опытах с проточным респирометром использовали термостатированную электродную ячейку. Проточно-замкнутый респирометр в лабораторных условиях удобно термостатировать, подключая внешний сосуд к циркуляционной системе ультратермостата. В помещениях со стабильной температурой необходимости в принудительном термостатировании не возникает. При использовании прибора в условиях, приближающихся к полевым, перекалибровки электрода можно избежать, введя в схему регистрирующего прибора термокомпенсирующее устройство (Briggs and Viney, 1964).

## ВЫВОДЫ

Проведенные нами эксперименты показали, что с помощью проточно-замкнутого респирометра со встроенным в него кислородным электродом можно быстро и с достаточной точностью измерять интенсивность дыхания у рыб. Большим достоинством применяемой методики является возможность непрерывной и автоматической регистрации динамики содержания кислорода во времени.

Установки такого типа могут быть широко использованы при рыбохозяйственных исследованиях для определения кормовых потребностей рыб и будут весьма полезны при изучении физиологии рыб.

## ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956.
- Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. Изд-во МГУ, М., 1962а.
- Строганов Н. С. Методика определения дыхания у рыб. Изд-во АН СССР, М., 1962б.
- Ковальцов В. Н., Алексовский В. Б. Определение растворенного в воде кислорода. Госхимиздат, 1961.
- Эпштейн И. М. Опыт определения кислорода в водоеме с помощью кислородного лота. Тр. Всес. Гидробиол. об-ва, 9, 1959.
- Сперанская А. А., Хайдаров И. Ш. Полярограф для определения содержания кислорода в пресных водоемах. Вестн. МГУ, сер. физ., астр., № 5, 1963.
- Соловьев Л. Г. Прибор для определения содержания кислорода в морской воде. «Океанология», № 1, 1964.
- Хайдаров И. Ш. Датчик для определения растворенного кислорода. Вестн. МГУ, серия VI, № 4, 1965.
- Проссер Л. и Браун Ф. Сравнительная физиология животных. Изд-во «Мир», 1968.
- Clark, L. C., R. Wolf, D. Granger and A. Taylor. Continuous recording of blood oxygen tension by polarography. J. Appl. Physiol., 6, 1953.
- Carritt, D. E., Kanmisher, J. W. An electrode system for measuring dissolved oxygen. Analyt. Chem., Vol. 31, No. 5, 1959.
- Briggs, R. and Viney, M. The design and performance of temperature compensated electrodes for oxygen measurement. J. Sci. Instrum., Vol. 41, No. 1, 1954.

### DETERMINATION OF STANDART METABOLISM IN FISH WITH THE USE OF A MEMBRANE ELECTRODE

L. B. Klyashtorin and A. A. Yarzhombek

#### Summary

The use of a membrane platinum-silver-perchloride electrode as an oxygen meter allowed a continuous automatic recording of the oxygen content in respirometers. The suggested method is in no way inferior to the generally accepted methods of chemical determination of oxygen content (the Winkler method).

Using a respirometer with a water-flow blocking device data have been obtained on the standard metabolism in four species of fish as well as on the relationship between the respiration rate in some species of fish and the oxygen content of the water.

УДК 599.562+597—113,4+579—114

**ДИНАМИКА ВЕСА ТЕЛА И ОТДЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ  
БАЛТИЙСКОЙ ТРЕСКИ  
ПРИ СОЗРЕВАНИИ ПОЛОВЫХ ОРГАНОВ**

М. Н. КРИВОБОК, Г. И. ТОКАРЕВА

При изучении экологии рыб в последние годы все шире используются физиологические методы и принципы. Особенно это касается центральной проблемы экологии рыб — динамики численности. Такие вопросы, как созревание, рост, смертность, выживание, регулирование плодовитости не могут быть окончательно решены без знания особенностей обмена веществ и физиолого-биохимической изменчивости.

Со временем достижения половой зрелости, характером роста и генеративного обмена связана продолжительность жизни как отдельных особей, так и целых поколений. Это в конечном счете определяет продолжительность существования поколений в составе нерестового стада и темп их естественной убыли.

В связи с решением таких проблем возникает необходимость комплексных эколого-физиологических исследований, в процессе которых отдельные экологические вопросы изучались бы на основе детального знания обмена веществ.

Известно, что в течение всего жизненного цикла и в онтогенезе вес тела и отдельных органов рыб периодически изменяется, что связано с миграциями, процессами размножения, роста и т. д. (Суворов, 1948; Лебедев, 1940, 1946, 1967; Никольский, 1963).

Однако до настоящего времени не изучена взаимосвязь изменения веса тела и отдельных органов (таких, как гонады, печень и др.) в основные периоды жизни рыб. Слабо изучена также возрастная и половая специфика этих процессов.

Предлагаемая статья является первой попыткой описать исследования подобного рода.

На примере балтийской трески по весовым индексам изучалось соотношение генеративного, пластического и энергетического обмена у самцов и самок разного возраста в период дозревания гонад и нереста, когда формируется нерестовое стадо балтийской трески и определяется характер ее естественного воспроизводства в текущем году. От степени истощения рыб к концу этого периода в значительной степени зависит и естественная смертность.

Материал собирали на промысловых судах Балтрыбфлота, работавших в Клайпедском районе и Готландской впадине. В течение 1970 г. было сделано три рейса: в феврале, когда основная масса самок трески находилась в III, а самцов в IV стадиях зрелости гонад, в мае, в начале нереста, и в июне, когда появилось большое количество отнерестовавших особей. В каждом рейсе обычно анализировали по 500 рыб.



У каждой рыбы определяли абсолютную длину тела  $L$ , длину до конца чешуйного покрова  $l$ , общий вес  $P$ , вес без внутренностей или вес тушки  $p$ , вес гонад, печени. Стадии зрелости половых желез и степень наполнения желудка определяли по шестибалльным шкалам.

Возраст определяли по отолитам. Вес гонад и печени выражался как в абсолютных величинах, так и в процентах от веса всей рыбы и веса тушки. Упитанность определяли по Кларку с той разницей, что в формуле вместо  $l$  использовали абсолютную длину тела  $L$ .

Материал группировали по возрастным группам и размерам (с интервалом в 5 см) отдельно для каждой стадии зрелости, как для самцов, так и для самок.

Чтобы более отчетливо показать влияние созревания половых желез на динамику весовых индексов в пределах каждой возрастной группы, у рыб одинаковой длины в III—IV и последующих стадиях все весовые показатели выражались в процентах от их веса в стадии II.

Основная масса анализируемой трески относилась к третьей — седьмой возрастным группам, ее длина колебалась в пределах 30—60 см. Самки были несколько крупнее самцов. В целом длина особей отдельных возрастных групп без подразделения по полам была близка к той, которая приводится в работах Г. И. Токаревой (1954, 1963), и Н. П. Бирюкова (1970).

Средние длины трески отдельных возрастных групп без подразделения на стадии зрелости, с февраля по июнь свидетельствовали об отсутствии у нее в этот период линейного роста. Критерий достоверности различий между средними, при уровне значимости  $P=0,01$ , ни в одном случае не достигает своего предельного значения в 2,58, при котором они могут считаться реальными (табл. 1).

Таблица 1

Степень достоверности различий в длине одновозрастных самок и самцов, пойманных в феврале и июне 1970 г.

| Возрастные группы | Февраль |                 | Июнь |                 | $M_{diff}$ |
|-------------------|---------|-----------------|------|-----------------|------------|
|                   | $n$     | $M \pm m$       | $n$  | $M \pm m$       |            |
| Трехгодовики      | 60      | $34,9 \pm 0,42$ | 25   | $35,3 \pm 0,67$ | 0,59       |
|                   | 58      | $35,2 \pm 0,42$ | 14   | $36,7 \pm 0,84$ | 1,59       |
| Четырехгодовики   | 65      | $41,0 \pm 0,47$ | 57   | $41,4 \pm 0,32$ | 0,76       |
|                   | 127     | $42,0 \pm 0,35$ | 60   | $41,5 \pm 0,30$ | 1,08       |
| Пятигодовики      | 46      | $50,7 \pm 0,66$ | 103  | $49,7 \pm 0,41$ | 1,40       |
|                   | 110     | $51,5 \pm 0,33$ | 119  | $50,7 \pm 0,36$ | 1,52       |

Примечание. В дробях: числитель — самцы; знаменатель — самки.

В то же время в пределах одной и той же возрастной группы особи с различным состоянием зрелости половых продуктов не во всех случаях характеризовались одинаковой длиной тела. В наибольшей степени эти различия наблюдались у молодых рыб, у старых особей они были выражены менее резко. Сказанное в равной степени относится как к самцам, так и к самкам (табл. 2).

Таблица 2

Длина самцов и самок трески различного возраста по стадиям зрелости ( $L$ , см) в феврале — июне 1970 г.

| Стадии зрелости           | Возраст, годы |      |      |      |      |      |
|---------------------------|---------------|------|------|------|------|------|
|                           | 3             | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    |
| Самки                     |               |      |      |      |      |      |
| II                        | 34,8          | 41,8 | 51,3 | 60,0 | 70,2 |      |
| III                       | 38,5          | 43,1 | 51,1 | 61,9 | 69,0 |      |
| IV                        | 40,5          | 44,2 | 53,0 | 61,6 | 71,2 | 78,5 |
| V                         | 37,4          | 42,2 | 52,0 | 62,1 | 70,3 | 84,5 |
| VI                        |               | 40,5 | 52,5 | 61,5 | 73,1 |      |
| VI—II                     | 34,0          | 42,0 | 51,4 | 64,3 | 71,2 |      |
| В среднем по всем стадиям | 35,8          | 42,5 | 51,8 | 61,8 | 70,8 | 84,2 |
| Самцы                     |               |      |      |      |      |      |
| II                        | 35,2          | 41,5 | 50,2 | 61,3 | 70,0 |      |
| III                       | 35,4          | 40,5 | 48,4 |      |      |      |
| IV                        | 36,9          | 42,2 | 51,1 | 60,7 | 67,0 | 78,5 |
| V                         | 37,3          | 42,0 | 50,0 | 59,5 | 72,8 |      |
| VI                        | 37,4          | 41,7 | 50,8 | 60,6 | 71,0 |      |
| VI—II                     | 39,0          | 48,0 | 51,8 |      |      |      |
| В среднем по всем стадиям | 35,9          | 41,9 | 50,4 | 60,0 | 59,7 |      |

Наименьший вес обычно был у самцов и самок всех возрастных групп (за исключением семигодовиков) во II стадии зрелости, максимальный — в IV и V стадиях. После нереста вес рыбы уменьшался, а при переходе в стадию VI—II вновь несколько возрастал (табл. 3).

Таблица 3

Вес самцов и самок трески различного возраста по стадиям зрелости (в г)

| Стадии зрелости | Возраст, годы |      |      |      |      |
|-----------------|---------------|------|------|------|------|
|                 | 3             | 4    | 5    | 6    | 7    |
| Самки           |               |      |      |      |      |
| II              | 421           | 720  | 1300 | 1980 | 2929 |
| III             | 632           | 856  | 1360 | 2200 | 2620 |
| IV              | 793           | 1000 | 1570 | 2340 | 3340 |
| V               | 595           | 820  | 1550 | 2420 | 3380 |
| VI              | —             | 650  | 1240 | 1905 | 2900 |
| VI—II           | 500           | 700  | 1270 | 2100 | 2660 |

| Стадии зрелости | Возраст, годы |      |      |      |      |
|-----------------|---------------|------|------|------|------|
|                 | 3             | 4    | 5    | 6    | 7    |
| Самцы           |               |      |      |      |      |
| II              | 451           | 693  | 1200 | 2200 | 2310 |
| III             | 483           | 678  | 1140 | —    | —    |
| IV              | 532           | 802  | 1387 | 2230 | 2580 |
| V               | 526           | 742  | 1190 | 1880 | 3100 |
| VI              | 473           | 648  | 1100 | 1620 | 2650 |
| VI—II           | 550           | 1125 | 1230 | —    | —    |

Вес тушки одновозрастных самцов и самок так же увеличивается по мере созревания половых желез и достигает максимума в IV стадии. Затем вес начинает снижаться, достигая минимума в VI стадии, после чего вновь увеличивается. При этом у молодых рыб вес восстанавливается быстрее, чем у старых (табл. 4).

Таблица 4

Вес тушки самцов и самок трески различного возраста по стадиям зрелости (в г)

| Стадии зрелости | Возраст, годы |     |      |      |      |
|-----------------|---------------|-----|------|------|------|
|                 | 3             | 4   | 5    | 6    | 7    |
| Самки           |               |     |      |      |      |
| II              | 362           | 612 | 1126 | 1680 | 2520 |
| III             | 505           | 712 | 1120 | 1820 | 2210 |
| IV              | 580           | 750 | 1240 | 1950 | 2600 |
| V               | 415           | 577 | 1050 | 1650 | 2250 |
| VI              | —             | 535 | 1020 | 1535 | 2480 |
| VI—II           | 400           | 600 | 1080 | 1780 | 2200 |
| Самцы           |               |     |      |      |      |
| II              | 370           | 587 | 1050 | 1930 | 1980 |
| III             | 402           | 575 | 1000 | —    | —    |
| IV              | 421           | 640 | 1117 | 1755 | 2150 |
| V               | 423           | 595 | 946  | 1480 | 2460 |
| VI              | 405           | 541 | 950  | 1420 | 2270 |
| VI—II           | 490           | 983 | 1060 | —    | —    |

Если в пределах каждой возрастной группы трески отобрать особей строго одинаковой длины, а вес их тушки в III, IV и последующих стадиях выразить в процентах от ее веса в стадии II, то максимальное увеличение веса тушки у трехгодовалых самок в IV стадии составит

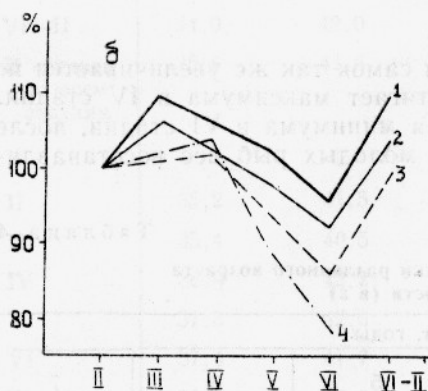
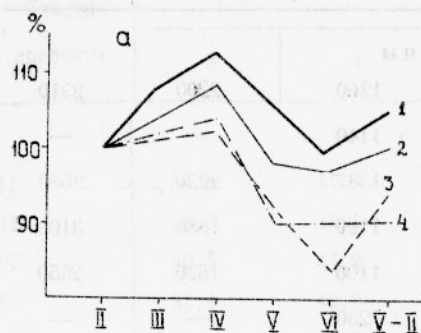


Рис. 1. Изменения веса тушки самцов (а) и самок (б) балтийской трески различного возраста при созревании половых желез (в % к весу тушки в стадии II): 1 — впервые нерестующие трехлетки; 2 — четырехлетки; 3 — пятилетки; 4 — шестилетки.

112%, а у особей старше пяти лет — 102—104%. После нереста вес тушки самок уменьшается до 84—97%. У самцов максимальное увеличение веса тушки приходится не на IV, как у самок, а на III стадию зрелости и выражается величиною 106—109%.

Рыба старшего возраста после нереста обычно истощена в большей степени, чем молодые особи. В результате вес тушки шестигодовиков после нереста составляет 77% от исходного уровня, а трехгодовиков — 90%. Как у самок, так и у самцов в посленерестовый период вес тушки быстрее всего восстанавливается у трехгодовалых особей (рис. 1).

Упитанность трески увеличивается до максимума в стадии III—IV, и уменьшается до минимума в посленерестовый период. Масштабы колебаний упитанности у самок и самцов, а также у особей разного возраста различны (табл. 5).

Если выразить разницу между максимальной и минимальной упитанностью трески в процентах от упитанности во II стадии зрелости, то полученный результат, характеризующий степень истощения рыбы, составит у трех- и четырехгодовалых самок 10 и 13%, а у шести- и семигодовалых — 15—21%; у молодых самцов истощение составит 15%, у самцов старшего возраста — 31%.

Таблица 5

Упитанность самцов и самок трески различного возраста по стадиям зрелости

| Стадии зрелости | Возраст, годы |       |       |       |       |       |
|-----------------|---------------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                 | 3             | 4     | 5     | 6     | 7     | 8     |
| Самки           |               |       |       |       |       |       |
| II              | 0,844         | 0,825 | 0,845 | 0,777 | 0,725 | —     |
| III             | 0,851         | 0,895 | 0,844 | 0,779 | 0,672 | —     |
| IV              | 0,906         | 0,880 | 0,833 | 0,818 | 0,726 | 0,736 |
| V               | 0,819         | 0,777 | 0,747 | 0,692 | 0,650 | 0,628 |
| VI              | —             | 0,779 | 0,723 | 0,644 | 0,637 | 0,634 |
| VI—II           | 1,018         | 0,809 | 0,815 | 0,679 | 0,614 | 0,590 |
| % истощения     | 9,9           | 13,2  | 14,3  | 21,3  | 15,4  | 19,8  |



| Стадии зрелости | Возраст, годы |       |       |       |       |       |
|-----------------|---------------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                 | 3             | 4     | 5     | 6     | 7     | 8     |
|                 | Самцы         |       |       |       |       |       |
| II              | 0,863         | 0,851 | 0,840 | 0,850 | 0,916 | —     |
| III             | 0,937         | 0,898 | 0,904 | —     | —     | —     |
| IV              | 0,831         | 0,863 | 0,839 | 0,773 | 0,714 | 0,714 |
| V               | 0,834         | 0,802 | 0,756 | 0,682 | 0,632 | 0,652 |
| VI              | 0,798         | 0,736 | 0,714 | 0,625 | 0,630 | —     |
| VI—II           | 0,826         | 0,888 | 0,751 | —     | —     | —     |
| % истощения     | 14,8          | 18,0  | 21,0  | 26,4  | 31,2  | —     |

Таким образом, коэффициент упитанности также свидетельствует о большей степени истощения самцов по сравнению с самками и об увеличении степени истощения трески с возрастом после нереста.

Вес яичников во II стадии зрелости составляет от 0,7 до 2,6% веса тушки, в V стадии у трехгодовиков до 27,5% и семигодовиков — до 36%. Вес яичников в стадиях VI и VI—II последовательно уменьшается (табл. 6).

Таблица 6

Изменения веса яичников и семенников трески различного возраста по стадиям зрелости (в % от веса тушки)

| Стадии зрелости | Возраст, годы |      |      |      |      |      |
|-----------------|---------------|------|------|------|------|------|
|                 | 3             | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    |
|                 | Яичники       |      |      |      |      |      |
| II              | 0,7           | 0,8  | 1,3  | 2,6  | 2,6  | —    |
| III             | 5,0           | 4,4  | 4,6  | 6,1  | 4,8  | —    |
| IV              | 18,9          | 16,2 | 9,8  | 10,2 | 13,4 | 12,4 |
| V               | 27,5          | 27,5 | 34,0 | 32,5 | 36,0 | 31,0 |
| VI              | —             | 6,8  | 5,4  | 9,2  | 4,2  | 4,2  |
| VI—II           | 1,5           | 1,1  | 1,6  | 2,7  | 3,1  | 4,8  |
|                 | Семенники     |      |      |      |      |      |
| II              | 0,2           | 0,2  | 0,3  | 0,1  | 0,2  | —    |
| III             | 6,1           | 6,3  | 6,2  | —    | —    | —    |
| IV              | 11,9          | 12,0 | 11,6 | 13,2 | 9,5  | 11,6 |
| V               | 12,1          | 13,1 | 15,2 | 14,6 | 15,4 | 7,0  |
| VI              | 5,2           | 4,5  | 3,6  | 2,8  | 4,7  | —    |
| VI—II           | 3,5           | 4,3  | 8,0  | —    | —    | —    |

У самок, так же как и у самцов, относительный вес гонад на отдельных стадиях зрелости увеличивается с возрастом (табл. 6).

В ходе созревания яичников относительный вес печени самок увеличивается вплоть до IV стадии зрелости, затем начинает снижаться. В процессе созревания семенников до IV стадии зрелости вес печени почти не изменяется. Его снижение отмечается после нереста (табл. 7).

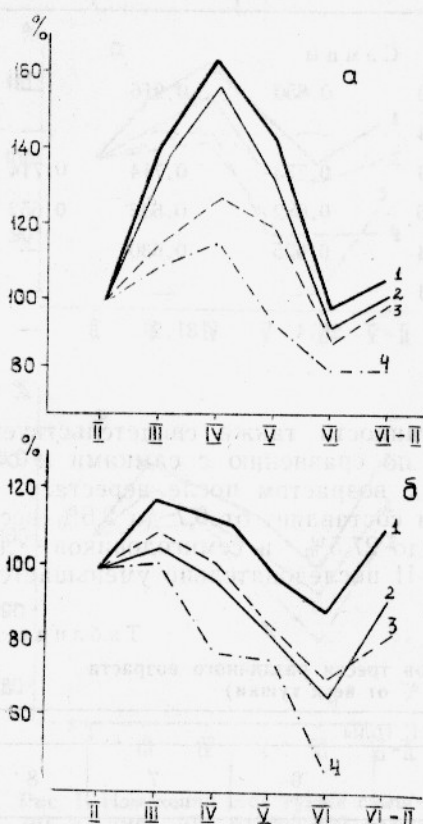


Рис. 2. Изменения веса печени самок (а) и самок (б) балтийской трески различного возраста при созревании половых желез (обозначения те же, что и на рис. 1).

Как следует из таблицы, в пределах отдельных стадий зрелости относительный вес печени самок и самцов уменьшается с возрастом.

Если выразить изменение относительного веса печени трески в процентах от ее веса во II стадии зрелости, нетрудно заметить, что у четырехгодовалых самок вес печени в IV стадии на 65% больше, чем во II стадии, а у шестигодовых на 15%. После нереста относительный вес печени снижается соответственно до 92 и 82%.

У самцов в III стадии зрелости вес печени увеличивается на 103—126% (в соответствии с возрастом), после нереста снижается у молодых рыб до 87%, у старых до 39 (рис. 2).

Большой интерес представляет сравнение весовых индексов у рыб одного возраста, но разных размеров (т. е. у особей одного поколения с разной скоростью линейного роста) (табл. 8).

Таблица 7  
Вес печени трески различного возраста по стадиям зрелости (в % от веса тушки)

| Стадии зрелости | Возраст, годы |     |     |     |     |      |
|-----------------|---------------|-----|-----|-----|-----|------|
|                 | 3             | 4   | 5   | 6   | 7   | 8    |
| Самки           |               |     |     |     |     |      |
| II              | 5,9           | 6,2 | 7,1 | 6,2 | 4,8 | —    |
| III             | 8,1           | 8,3 | 8,2 | 7,8 | 7,8 | —    |
| IV              | 10,2          | 9,7 | 8,7 | 8,0 | 7,3 | 11,4 |
| V               | 8,3           | 8,6 | 9,6 | 8,1 | 8,4 | 7,4  |
| VI              | —             | 6,3 | 5,7 | 7,2 | 4,5 | 4,2  |
| VI—II           | 6,7           | 7,0 | 7,4 | 6,1 | 5,5 | 4,8  |
| Самцы           |               |     |     |     |     |      |
| II              | 5,8           | 6,4 | 6,1 | 6,9 | 7,2 | —    |
| III             | 6,3           | 6,0 | 7,0 | —   | —   | —    |
| IV              | 7,8           | 6,3 | 6,4 | 5,4 | 4,0 | —    |
| V               | 5,6           | 5,5 | 5,8 | 5,9 | 5,2 | —    |
| VI              | 5,8           | 4,6 | 4,5 | 3,3 | 3,3 | —    |
| VI—II           | 5,7           | 5,9 | 5,2 | —   | —   | —    |

Таблица 8

Коэффициент зрелости и характер изменения веса тушки и веса печени  
у пятигодовой трески с разной длиной тела

| Пол                                              | Длина рыбы, см |      |      |      |    |
|--------------------------------------------------|----------------|------|------|------|----|
|                                                  | 40             | 45   | 50   | 55   | 60 |
| Вес тушки в IV стадии в % от ее веса в стадии II |                |      |      |      |    |
| Самки                                            | 100            | 92   | 84   | 76   |    |
| Самцы                                            | 95             | 92   | 87   | 73   |    |
| Вес гонад в V стадии в % от веса тушки           |                |      |      |      |    |
| Самки                                            | 29,4           | 34,3 | 33,5 | 38,5 |    |
| Самцы                                            | 12,3           | 14,6 | 17,3 | 17,5 |    |
| Вес печени в VI стадии в % от веса в стадии II   |                |      |      |      |    |
| Самки                                            | 73             | 70   | 66   | 60   |    |
| Самцы                                            | 73             | 83   | 66   | 42   |    |

Из таблицы следует, что у более крупных пятигодовиков относительный вес гонад больше, чем у мелких. Вследствие этого и у самок и у самцов степень истощения после нереста возрастает по мере увеличения длины рыбы. Аналогичное явление наблюдается и с печенью.

Таким образом, у рыб одного поколения, отличающихся повышенным темпом роста, наблюдается высокий уровень генеративного обмена. Иначе говоря, формируется абсолютно и относительно большая масса половых продуктов. Увеличение доли генеративного обмена у этих рыб приводит к более значительной мобилизации пластических и энергетических ресурсов, а следовательно к большему истощению организма.

Известно, что у балтийской трески III стадия зрелости длится обычно 3—4 мес., а вителлогенез проходит быстро и продолжительность IV стадии зрелости составляет всего 1 мес. (Широкова, 1969). Такой характер созревания, несомненно, отражает особенности обмена веществ этой популяции.

Наиболее интенсивно линейный и весовой рост балтийской трески протекает осенью, а заканчивается линейный рост практически к февралю (см. табл. 1 и 2 и работу Токаревой, 1963).

В течение зимы происходит интенсивное увеличение веса трески (см. табл. 3, 4), которое заканчивается по достижении самками и самцами середины IV стадии зрелости. В это же время треска интенсивно питается (Chrzan, 1962; Strzyzewska, 1962). После накопления в теле и печени достаточного количества резервных веществ (белка и жира) начинается вителлогенез у самок трески. У старших рыб темп накопления резервных веществ в организме ниже, чем у молоди (см. табл. 5, 6).

Переход яичников в V стадию зрелости и вымет половых продуктов сопровождается расходами резервных веществ. При этом у старших особей нерестовой популяции масштабы расходования резервных веществ больше, чем у молодых. С одной стороны, это связано с большой относительной массой гонад у старших особей (см. табл. 6, 7), с другой, — с меньшим количеством резервных веществ в их организме по сравнению с особями среднего и младшего возраста.

\* У самцов период накопления резервных веществ в организме короче, чем у самок. Вес их печени в IV и V стадиях также меньше, чем у самок. Основные потери резервных веществ у них происходят не на IV и V стадии зрелости (как у самок), а при нересте. Старшие самцы в процессе нереста расходуют абсолютно и относительно большее количество резервных веществ по сравнению с молодыми.

Таким образом, как у самок, так и у самцов с увеличением возраста резко уменьшается интенсивность отложения резервных веществ в начальный период созревания половых желез при возрастающем их расходе в период нереста. В результате, нерест старых рыб протекает при прогрессирующем истощении, которое в конечном счете приводит к их смерти (Love, 1970).

Эти данные хорошо согласуются с наблюдениями М. Я. Широковой (1969), которая отмечает, что у балтийской трески, начиная с шестилетнего возраста, заметно увеличивается число особей, пропускающих нерест. По-видимому, более ранняя, чем у самок, смертность самцов вызвана более высокой степенью посленерестового истощения, которое с возрастом прогрессирует.

Заслуживает внимания характер изменения весовых показателей при созревании половых желез у одновозрастных особей, различающихся темпом роста (см. табл. 8). Этот процесс сопровождается прогрессирующим истощением как самой тушки, так и печени. Аналогичная картина наблюдается и у самцов (см. табл. 3). Таким образом, созревание половых желез у особей с повышенным темпом роста в пределах одного и того же поколения сопровождается изменениями аналогичными тем, которые наблюдаются в процессе старения.

## ВЫВОДЫ

1. Отсутствие статистически достоверных различий в длине трех-, четырех- и пятигодовалой половозрелой трески, пойманной с февраля по июнь, указывает на отсутствие у нее линейного роста в этот период года.

2. Отсутствие линейного роста при продолжающемся интенсивном питании обеспечивает в этот период быстрое созревание половых желез и предохраняет организм трески от чрезмерного истощения.

3. Начальный период созревания половых желез сопровождается накоплением резервных веществ как во всем теле трески, так и в ее печени. В завершающий период созревания и во время нереста ранее накопленные резервные вещества расходуются.

4. Характер первоначального накопления резервных веществ и последующего их расходования зависит от возраста и пола рыбы.

5. Как у самцов, так и у самок максимальное увеличение веса тушки и печени за счет накопления в них резервных веществ наблюдается у молодых впервые созревающих особей.

6. С увеличением возраста относительное количество резервных веществ, откладываемых в теле, уменьшается, а степень посленерестового истощения возрастает.

7. Максимальное увеличение веса тушки и печени в преднерестовый период, у самок приходится на IV стадию зрелости половых желез, а у самцов на III стадию. Одновозрастные самцы по сравнению с самками характеризуются большей степенью посленерестового истощения.



## ЛИТЕРАТУРА

- Бирюков Н. П. Балтийская треска. Изд. АтлантНИРО, Калининград, 1970.
- Кривобок М. Н., Тарковская О. И. Обмен веществ у волго-каспийского осетра и севрюги. Сб. «Обмен веществ и биохимия рыб». Изд-во «Наука», 1967.
- Лебедев Н. В. Возможность предсказания сроков миграции азовской хамсы. «Зоолог. журн.» Т. XIX. Вып. 2, 1940.
- Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб. «Зоолог. журн.» Т. XXV. Вып. 2, 1946.
- Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб. М., Пищепромиздат, 1967.
- Никольский Г. В. Экология рыб. М., изд. высшей школы, 1963.
- Суворов Е. К. Основы ихтиологии. М., изд-во «Сов. наука», 1948.
- Токарева Г. И. Рост и возрастной состав трески юго-восточной части Балтийского моря. Тр. ВНИРО. Т. XXVI, 1954.
- Токарева Г. И. Методика определения возраста и особенности роста трески Балтийского моря. Труды АтлантНИРО. Вып. X, 1963.
- Шатуновский М. И. Изменения биохимического состава печени и крови беломорской речной камбалы во время созревания ее половых продуктов в летне-осенний период. «Вестник МГУ», № 2, 1967.
- Широква М. Я. Темп полового созревания поколений трески. Труды АтлантНИРО. Т. 21, 1969.
- Шульман Г. Е. Химический состав азовской хамсы в преднерестовый, нерестовый и преремитрационный периоды годового жизненного цикла. «Вопр. ихтиолог.» Вып. 13, 1959.
- Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в теле рыб. «Успехи современной биологии». Т. XIX. Вып. 2, 1960.
- Chrzan, F. Pokarm i odzywianie sie dorsza w zatoke Gdanskiej. Prace Morsk. Inst. Rybackiego w Gdyni, No. 11/A, 1962.
- Love, R. M. The chemical biology of fishes. Acad. Press, 1970.
- Strzyzewska. Odzywianie sie i pokorm dorsza Baltyku poludniowego. Prace Morsk. Inst. Rybackiego w Gdyni, No. 11/A, 1962.

### DYNAMICS OF WEIGHT VARIATIONS OF THE BODY AND SEPARATE ORGANS OF BALTIC COD DURING THE MATURATION OF GONADS

M. N. Krivobok and G. I. Tokareva

#### Summary

The study of regularities in the weight variations of the body and separate organs in Baltic cod males and females in the prespawning and spawning periods has led to the following conclusions: the initial period of gonad maturation in cod males and females is accompanied by an increase in the body and liver weight. The final maturation period and spawning occur in conditions of a sharp decrease in the body and liver weight caused by the losses of fat and protein for energy- and generative metabolism.

The degree of post-spawning fatigue in males and females, and in individuals of various size and age is different: males and younger fish restore the expended resources of the organism more rapidly than do females and older individuals.

УДК 597.562+597—105(261.24)

**НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ВОЗРАСТНЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ  
В ЖИРОВОМ И УГЛЕВОДНОМ ОБМЕНЕ ТРЕСКИ  
БАЛТИЙСКОГО МОРЯ**

М. П. БОГОЯВЛЕНСКАЯ, И. Ф. ВЕЛЬТИЩЕВА

В настоящее время изучением возрастной физиологии рыб заняты многие исследователи. Вопросы созревания рыб, закономерности их линейного и весового роста, вопросы старения и смертности невозможно решить без глубоких исследований изменений обмена веществ в онтогенезе.

Объектом исследований служила треска Балтийского моря — вид достаточно изученный и доступный для исследований во все сезоны года.

Предлагаемая статья содержит первые предварительные обобщения по возрастным изменениям в жировом и углеводном обмене трески. До настоящего времени таких работ не было. Если о пластическом обмене морских рыб можно судить с достаточной полнотой по ихтиологическим исследованиям весовых приростов, то энергетический обмен (обмен жиров и углеводов) невозможно исследовать без применения специальных физиологических и биохимических методов. Между тем решение вопросов энергетического обмена морских рыб необходимо для выявления закономерностей их созревания, характера миграций, размножения и смертности.

В иностранной литературе данных по возрастной физиологии балтийской трески нет, приводятся лишь общие данные по содержанию жира в печени, гонадах и мышцах у особей модальных размеров, часто даже без разделения по полам (Kordyl, 1951; Bogucki and Trzesinski, 1950; Mengi, 1965; Klenk and Eberhagen, 1962 и др.).

Более полные сведения по динамике жира у балтийской трески по стадиям зрелости и различным сезонам года приведены в отечественных работах (Канд, 1949; Пожогина, 1950; Масленникова, 1968). М. И. Шатуновским (1971) определен фракционный состав жиров балтийской трески.

Литературные данные по содержанию гликогена в печени и мышцах трески немногочисленны. В работе М. И. Шатуновского и Л. И. Денисовой (1968) есть данные по количеству гликогена в печени у беломорской трески в зависимости от пола и размерных групп. Камра (Kamra, 1966) на атлантической треске изучал влияние голодания на количество гликогена в печени и глюкозы в крови. В работе Бемица (Beamich, 1968) есть данные по концентрации гликогена и молочной кислоты у атлантической трески в зависимости от упражнений.

Более полные сведения по изменению количества гликогена у трески разного возраста на разных стадиях развития отсутствуют. Не рассматривалась и взаимосвязь углеводного и жирового обменов.

Материал собирали в районе Лиепай, Клайпеды и Готландской впадины в феврале, мае, июле и начале октября 1969—1970 гг. Исследовали пробы мышц, печени и гонад у рыб размерами 20—110 см. в возрасте от 1 до 10 лет. Пробы на жир фиксировали спиртом с последующей экстракцией жира в аппаратах «Микросокслет» сначала серным эфиром, а затем хлороформом. В этих же пробах определяли влагу и сухое вещество. Для определения гликогена навески фиксировали 5%-ным раствором трихлоруксусной кислоты с последующим его осаждением спиртом. Всего было обработано 1200 проб.

Весь полученный материал рассмотрен в возрастном аспекте по отдельным стадиям зрелости (табл. 1—8). По мере полового созревания на различных стадиях половой зрелости в тканях трески наблюдаются закономерные изменения в содержании жира и гликогена. С увеличением возраста самок от трех до шести—семи лет при изменении размеров от 34 до 60—70 см увеличивается относительный вес их печени, удельное содержание жира и гликогена в их организме. У самцов с увеличением возраста от трех до пяти лет также увеличивается относительное и абсолютное содержание жира и гликогена. По достижении самками шестилетнего возраста, а самцами пятилетнего, темп накопления жира и углеводов в организме замедляется, снижается процентное содержание жира и гликогена в печени, увеличивается обводненность всех тканей. Интересно отметить, что у самок возрастные различия выражены в большей степени, чем у самцов.

Так, у самок III—IV стадии зрелости (табл. 1) относительный вес печени трехгодовиков—5,7, у четырех- и пятигодовиков—8,9—9,7, у шестигодовиков он снижается до 8,2. У самцов (табл. 2) различия между особями младшего возраста, модальных возрастных групп и старшими особями меньше.

Можно отметить закономерную связь между показателями жирового обмена самок и самцов трески и степенью развития их гонад, отражающей интенсивность генеративного обмена (табл. 1—4). Как правило, наибольшая интенсивность генеративного обмена свойственна рыбам в возрасте 5—6 лет, у которых уже заметны признаки сокращения интенсивности энергетического обмена. Такой разрыв между большими потребностями в энергетических веществах для развития гонад и уменьшенным содержанием этих веществ в организме ведет к значительному истощению старших рыб, что отмечено в статье М. Н. Кривобока и Г. И. Токаревой, помещенной в данном сборнике.

Наиболее резко возрастные различия проявляются на IV—V стадиях зрелости. Снижение запаса жира и гликогена и увеличение обводненности наблюдается у самок после шести лет, а у самцов—после пяти (табл. 3—4 и 6—8). Некоторое увеличение содержания жира и гликогена в печени рыб старших возрастных групп (8—10 лет) (табл. 3 и 8), очевидно не свидетельствует об их хорошем состоянии. После нереста на VI—II стадии эта треска оказалась более истощенной. Содержание жира в ее печени было на 9,1% ниже, а содержание влаги на 8,1% выше, чем у рыб модальной возрастной группы (4—5 лет) (табл. 5, 17). Такие большие потери жира, связанные с огромными энергетическими затратами организма на процессы воспроизводства у старших возрастных групп, в конечном итоге вызывают естественную смертность рыб (Love, 1970). Это подтверждается данными Г. И. Токаревой (1967) о предельном возрасте балтийской трески.

Признаки старения у самцов появляются раньше, чем у самок, продолжительность их жизни короче. Из табл. 3 и 6 видна большая сопряженность обмена жиров и углеводов. При увеличении возраста самок от 6 до 7 лет удельное содержание жира в их организме (в г жира на 1 кг веса тела) снижается на 35% (с 24,1 до 15,7 г/кг), а

удельное содержание гликогена — на 54%. У самцов от четырех до пяти — шести лет содержание жира в организме снижается на 21%, удельное содержание гликогена на 41%. Возрастные изменения в относительном и удельном содержании гликогена в организме самок и самцов балтийской трески выражены в большей степени, чем возрастные изменения в содержании жира. Между самками и самцами трески наблюдаются значительные различия в содержании жира и гликогена в отдельных тканях. Причем, если в начальный период созревания гонад (см. табл. 1 и 2) по удельному содержанию жира в организме самки в 1,5 раза превосходят самцов, то к началу нереста картина противоположная (см. табл. 3 и 4).

Таблица 1

Содержание жира в печени самок трески в возрасте трех — восьми лет  
III—IV стадии зрелости (февраль, 1970 г.)

| Показатели               | Возраст, годы |      |      |      |       |
|--------------------------|---------------|------|------|------|-------|
|                          | 3             | 4    | 5    | 6    | 7—8   |
| Число экз.               | 1             | 5    | 5    | 7    | 7     |
| Коэффициент зрелости     | 3,0           | 7,0  | 5,1  | 10,0 | 6,5   |
| Относительный вес печени | 5,7           | 9,7  | 8,9  | 8,2  | 7,4   |
| Содержание жира в печени |               |      |      |      |       |
| г                        | 9,9           | 36,5 | 50,2 | 69,0 | 106,4 |
| г/кг веса рыбы           | 28,0          | 40,5 | 38,0 | 37,6 | 28,5  |
| %                        | 58,0          | 54,6 | 58,0 | 51,0 | 49,5  |
| в мышцах, %              | —             | 0,9  | 0,6  | 0,7  | 0,8   |
| Средний вес рыбы, г      | 350           | 900  | 1320 | 1832 | 3721  |
| Средняя длина, см        | 36            | 44,9 | 50,5 | 62,8 | 76,3  |

Таблица 2

Содержание жира в печени и мышцах самцов трески  
в возрасте трех — семи лет III—IV стадии зрелости  
(февраль, 1970 г.)

| Показатели               | Возраст, годы |      |      |      |
|--------------------------|---------------|------|------|------|
|                          | 3             | 4    | 5    | 6    |
| Число экз.               | 1             | 3    | 4    | 1    |
| Коэффициент зрелости     | 12,6          | 10,8 | 15,5 | 19,4 |
| Относительный вес печени | 5,0           | 6,5  | 7,5  | 5,5  |
| Содержание жира в печени |               |      |      |      |
| г                        | 10,2          | 21,6 | 39,7 | 40,6 |
| г/кг веса рыбы           | 23,7          | 28,8 | 34,2 | 25,4 |
| %                        | 60,0          | 58,3 | 59,2 | 61,5 |
| в мышцах, %              | 1,1           | 1,3  | 1,5  | —    |
| Средний вес рыбы, г      | 430           | 750  | 1162 | 1600 |
| Средняя длина, см        | 35,5          | 42,3 | 50,2 | 59,0 |



Таблица 3

Содержание жира в печени самок трески  
в возрасте трех — одиннадцати лет, IV—V стадии зрелости  
(май, 1970 г.)

| Показатели               | Возраст, годы |      |      |      |      |      |       |       |
|--------------------------|---------------|------|------|------|------|------|-------|-------|
|                          | 3             | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    | 9     | 10    |
| Число экз.               | 2             | 4    | 1    | 1    | 2    | 1    | 4     | 2     |
| Коэффициент зрелости     | 11,3          | 29,3 | 27,7 | 50,0 | 27,5 | 20,0 | 32,5  | 28,0  |
| Относительный вес печени | 6,1           | 7,6  | 8,4  | 8,8  | 7,8  | 4,4  | 6,7   | 7,9   |
| Содержание жира в печени |               |      |      |      |      |      |       |       |
| г                        | 9,1           | 20,3 | 33,7 | 60,4 | 65,0 | 42,7 | 156,3 | 253,6 |
| г/кг веса рыбы           | 19,1          | 26,2 | 25,2 | 24,1 | 15,7 | 12,2 | 18,4  | 23,6  |
| %                        | 43,5          | 46,6 | 43,8 | 44,1 | 29,3 | 27,9 | 40,5  | 44,1  |
| Средний вес рыбы, г      | 475           | 775  | 1300 | 2500 | 4125 | 3500 | 8350  | 10750 |
| Средняя длина, см        | 34            | 42   | 51   | 62   | 76   | 87   | 95,2  | 106   |

Таблица 4

Содержание жира в печени самцов трески  
в возрасте трех — восьми лет на IV—V стадии зрелости  
(май, 1970 г.)

| Показатели               | Возраст, годы |      |      |      |
|--------------------------|---------------|------|------|------|
|                          | 3             | 4    | 5—6  | 7—8  |
| Число проб               | 2             | 2    | 4    | 2    |
| Коэффициент зрелости     | 17,8          | 15,0 | 11,3 | 11,7 |
| Относительный вес печени | 5,8           | 6,7  | 5,0  | 3,3  |
| Содержание жира в печени |               |      |      |      |
| г                        | 19,5          | 30,7 | 41,0 | 45,0 |
| г/кг веса рыбы           | 32,5          | 30,7 | 24,1 | 13,0 |
| %                        | 65,7          | 56,8 | 55,5 | 47,4 |
| Средний вес рыбы, г      | 600           | 1000 | 1550 | 3450 |
| Средняя длина, см        | 40            | 45   | 54,5 | 78   |

Различия по содержанию гликогена в печени и мышцах между самками и самцами трески более значительны. Причем направленность этих различий на отдельных стадиях зрелости неодинакова. На ранних стадиях созревания гонад содержание гликогена в печени и во всем организме самцов трески в 1,5—2 раза выше, чем у самок (см. табл. 5), перед нерестом наблюдается обратная картина (см. табл. 6). Таким образом, если на ранних стадиях зрелости интенсивность жирового обмена выше у самок, чем у самцов, а интенсивность обмена углеводов выше у самцов, то к началу нерестового периода у самок, очевидно, происходят значительные затраты жира организма, у самцов — глико-

гена (см. табл. 7). Однако, несмотря на разнонаправленность процессов жирового и углеводного обмена в ходе созревания гонад, возрастные изменения показателей энергетического обмена носят сопряженный характер.

Таблица 5

Содержание гликогена у трески разного возраста на II—III стадии зрелости

| Средний<br>вес рыб $P$ , г | Средняя длина,<br>см | Коэффициент<br>зрелости<br>(% от $P$ ) | Вес печени |                                   | Содержание гликогена |                           |          | Вес гонад, г | Возраст, лет | Число проб |
|----------------------------|----------------------|----------------------------------------|------------|-----------------------------------|----------------------|---------------------------|----------|--------------|--------------|------------|
|                            |                      |                                        | г          | относи-<br>тельный<br>(% от $P$ ) | в печени             |                           | в мышцах |              |              |            |
|                            |                      |                                        |            |                                   | %                    | г/кг веса<br>рыбы ( $P$ ) | %        |              |              |            |
| Самки                      |                      |                                        |            |                                   |                      |                           |          |              |              |            |
| 202                        | 28,2                 | 0,5                                    | 8,5        | 4,6                               | 0,95                 | 405                       | 0,005    | 1,0          | 2            | 4          |
| 370                        | 36,6                 | 4,6                                    | 16         | 4,6                               | 1,48                 | 565                       | 0,012    | 2,2          | 3            | 5          |
| 778                        | 44,7                 | 0,8                                    | 45         | 6,6                               | 0,95                 | 472                       | 0,041    | 5,6          | 4            | 13         |
| 1100                       | 50,0                 | 2,8                                    | 68         | 7,8                               | 0,47                 | 343                       | —        | 24,0         | 5            | 5          |
| 3200                       | 78,0                 | 2,3                                    | 240        | 10,0                              | 0,39                 | 292                       | 0,062    | 54,0         | 8            | 1          |
| Самцы                      |                      |                                        |            |                                   |                      |                           |          |              |              |            |
| 485                        | 36,5                 | 0,05                                   | 33         | 8,1                               | 0,82                 | 553                       | 0,003    | 0,2          | 2            | 1          |
| 465                        | 39,0                 | —                                      | 29         | 7,2                               | 1,63                 | 1006                      | 0,027    | —            | 3            | 1          |
| 810                        | 44,0                 | 0,2                                    | 37         | 5,2                               | 2,79                 | 1255                      | 0,003    | 1,4          | 4            | 3          |
| 970                        | 48,7                 | 0,9                                    | 63         | 7,4                               | 1,54                 | 1227                      | 0,042    | 4,7          | 5            | 4          |

Таблица 6

Содержание гликогена у трески разного возраста на IV—V стадии зрелости

| Средний вес рыб<br>( <i>P</i> ) г | Средняя длина ( <i>L</i> ),<br>см | Коэффициент зрелости (% от <i>P</i> ) | Вес печени |                                | Содержание гликогена |                                |          | Вес гонад, г | Содержание гликогена |                                | Возраст | число проб |
|-----------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------------|------------|--------------------------------|----------------------|--------------------------------|----------|--------------|----------------------|--------------------------------|---------|------------|
|                                   |                                   |                                       | г          | относительный (% от <i>P</i> ) | в печени             |                                | в мышцах |              | в гонадах            |                                |         |            |
|                                   |                                   |                                       |            |                                | %                    | г/кг веса<br>рыбы ( <i>P</i> ) | %        |              | %                    | г/кг веса<br>рыбы ( <i>P</i> ) |         |            |
|                                   |                                   |                                       |            |                                |                      |                                |          |              |                      |                                |         |            |
| Самки                             |                                   |                                       |            |                                |                      |                                |          |              |                      |                                |         |            |
| 550                               | 37,0                              | 18,0                                  | 35         | 8,7                            | 1,48                 | 942                            | 0,040    | 72           | 0,107                | 140                            | 3       | 1          |
| 825                               | 43,5                              | 22,1                                  | 55         | 8,3                            | 1,23                 | 831                            | 0,053    | 146          | 0,029                | 67                             | 4       | 2          |
| 1327                              | 49,3                              | 13,5                                  | 99         | 9,6                            | 1,40                 | 1072                           | 0,097    | 141          | 0,053                | 52                             | 5       | 3          |
| 2291                              | 62,2                              | 13,4                                  | 151        | 9,1                            | 1,61                 | 1089                           | 0,048    | 229          | 0,400                | 233                            | 6       | 5          |
| 4464                              | 79,0                              | 14,4                                  | 279        | 8,0                            | 0,73                 | 511                            | 0,113    | 482          | 0,092                | 104                            | 7       | 5          |
| 7000                              | 89,0                              | 12,7                                  | 350        | 6,4                            | 0,64                 | 320                            | 0,100    | 700          | 0,117                | 117                            | 9       | 1          |
| Самцы                             |                                   |                                       |            |                                |                      |                                |          |              |                      |                                |         |            |
| 433                               | 35,7                              | 12,3                                  | 22         | 6,7                            | 1,04                 | 572                            | 0,043    | 41           | —                    | —                              | 3       | 3          |
| 712                               | 42,0                              | 10,5                                  | 34         | 6,1                            | 0,68                 | 340                            | 0,028    | 59           | —                    | —                              | 4       | 4          |
| 1130                              | 50,2                              | 16,8                                  | 69         | 8,2                            | 0,40                 | 277                            | 0,025    | 144          | —                    | —                              | 5       | 5          |
| 1600                              | 58,0                              | 14,9                                  | 72         | 5,9                            | 0,52                 | 307                            | 0,009    | 184          | —                    | —                              | 6       | 3          |
| 3900                              | 80,0                              | 9,4                                   | 103        | 3,1                            | 0,16                 | 42                             | —        | 310          | —                    | —                              | 7       | 1          |

Таблица 7

Количество гликогена в печени (мг на кг веса рыбы)  
у самок и самцов разного возраста на разных стадиях зрелости

| Возраст,<br>годы | Стадии зрелости |      |     |      |      | Накопление<br>или расход<br>гликогена<br>от II до IV<br>стадии |
|------------------|-----------------|------|-----|------|------|----------------------------------------------------------------|
|                  | juv.            | II   | III | IV   | V    |                                                                |
| Самки            |                 |      |     |      |      |                                                                |
| 3                | 175             | 565  | —   | 942  | 1284 | +1,6                                                           |
| 4                | 194             | 742  | 645 | 831  | 1231 | +1,7                                                           |
| 5                | —               | 343  | 520 | 1072 | 2277 | +3,1                                                           |
| 6                | —               | —    | 348 | 1089 | 2706 | —                                                              |
| 7                | —               | —    | 480 | 511  | 1081 | —                                                              |
| Самцы            |                 |      |     |      |      |                                                                |
| 3                | 367             | 1006 | —   | 572  | 575  | —1,8                                                           |
| 4                | 327             | 1255 | —   | 340  | 625  | —3,7                                                           |
| 5                | —               | 1227 | 694 | 277  | 220  | —4,4                                                           |

Таблица 8

Содержание гликогена в мышцах у самок и самцов  
на разных стадиях развития (в %)

| Возраст, годы | Стадии зрелости |       |       |       |       |       |
|---------------|-----------------|-------|-------|-------|-------|-------|
|               | juv.            | II    | III   | IV    | V     | VI—II |
| Самки         |                 |       |       |       |       |       |
| 3             | 0,031           | 0,012 | 0,075 | 0,040 | 0,113 | —     |
| 4             | 0,056           | 0,041 | 0,088 | 0,053 | 0,072 | 0,025 |
| 5             | —               | —     | 0,107 | 0,097 | 0,105 | 0,037 |
| 6             | —               | —     | 0,063 | 0,048 | 0,159 | 0,089 |
| 7             | —               | —     | 0,152 | 0,113 | —     | 0,033 |
| Самцы         |                 |       |       |       |       |       |
| 3             | 0,027           | 0,027 | —     | 0,043 | 0,087 | —     |
| 4             | 0,018           | 0,003 | —     | 0,028 | 0,067 | 0,011 |
| 5             | —               | 0,042 | 0,025 | 0,025 | 0,042 | 0,009 |

Кроме сравнения половых и возрастных особенностей жирового и углеводного обмена, получены материалы по особенностям жирового и углеводного обмена у рыб, различающихся ритмами сезонных физиологических процессов. Особи, у которых гонады созрели раньше в течение сезона, отличались повышенными показателями энергетического

обмена от особей, нерестившихся позднее. Ихтиологические данные (Бирюков и Широкова, 1969; Токарева, 1967) указывают на то, что наиболее быстроросшие особи первыми приходят на нерестилища. А между скоростью линейного роста и уровнем накопления энергетических веществ в организме у рыб обычно наблюдается положительная корреляция.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлены возрастные различия в накоплении жира и гликогена у самцов и самок балтийской трески на разных стадиях зрелости.

Отмечено снижение количества жира и гликогена у самок после шести лет (60—70 см) и у самцов после пяти лет при размерах 50—60 см.

На IV—V стадиях зрелости содержание жира и влаги у самок старших возрастных групп (8—10) гораздо больше, чем у трески модальной группы (4—5 лет).

Отмечено более высокое содержание жира на всех стадиях зрелости у ранее созревающей трески.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бирюков Н. П., Широкова М. Я. О росте трески Балтийского моря. Тр. АтлантНИРО. Вып. 21, 1969.
- Канд М. Э. Содержание жира в печени трески, добываемой в водах Эстонской ССР. «Рыбн. хоз-во». 1949, № 10.
- Масленникова Н. В. Содержание жира в мясе, икре и печени балтийской трески на разных стадиях ее развития. Сб. научно-техн. информ. Вып. 12, ВНИРО. 1966.
- Масленникова Н. В. Связь физиологического состояния балтийской трески с некоторыми показателями химического состава ее мышц, печени и яичников. Автореферат канд. дисс., 1968.
- Похожина П. М. Характеристика печени балтийской трески. «Рыбн. хоз-во». 1950, № 5.
- Токарева Г. И. Динамика популяции балтийской трески в связи с особенностями ее биологии и промысла. Автореферат канд. дисс., 1967.
- Шатуновский М. И., Денисова Л. И. Изменение содержания методов и глюкозы в сыворотке крови и гликогена в печени наваги и трески Белого моря. Научные доклады высшей школы. Биологические науки № 11, 1968.
- Шатуновский М. И. Фракционный состав жиров балтийской трески. «Вопросы ихтиологии», т. 11, № 6, 1971.
- Beamish, F. W. H. Glycogen and lactic acid concentration in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in relation to exercise. J. Fish. Res. Bd. Canada, 25 (5), 1968.
- Bogucki, M., Trzesinski, P. Fluctuations in the water and fat content in the cod. J. Cons. 16 (2), 1950.
- Kamra, S. K. Effect of starvation and re-feeding on some liver and blood constituents of Atlantic cod. J. Fish. Res. Bd. Canada 23 (7), 1966.
- Klenk, E. und Eberhagen, D. Über die Zusammensetzung des fettsäuren gemischen verschiedenen Fischöles. Z. Physiol. Chem. Bd. 328, 1962.
- Kordyl, E. Skład chemiczny dorsza i sledzia baltyckiego w zaleznosci od dojrzalosci pleciovej. Prace Morskiego Inst. Ryb. w. Gdyni, n. 6, 1951.
- Love, R. M. The chemical biology of fishes. Acad. Press, 1970.
- Mengi, T. Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des reifenden Ovariums des Ostseedorsches. Kieler Meeresf. Bd. 21, No. 1, 1965.

## SOME DATA ON AGE CHANGES IN THE FAT AND CARBOHYDRATE METABOLISM IN BALTIC COD

M. P. Bogoyavlenskaya and I. F. Veltishcheva

### Summary

Distinct age changes have been noted in the nature of carbohydrate and fat metabolism in Baltic cod. The share of energy metabolism in the total metabolism of Baltic cod increases with age. Fish of older age groups (females over 5 years and males over 5 years of age) reveal signs of physiological aging, that manifest themselves in the lower intensity of fat and glycogen deposition.



УДК 597.562+597—14+597—105+597—116

**ИЗМЕНЕНИЕ БИОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ИКРЫ  
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКИХ  
ОСОБЕННОСТЕЙ САМОК БАЛТИЙСКОЙ ТРЕСКИ**

Г. Б. ГРАУМАН

Цель работы — определение содержания белка, жира, золы и влаги в гонадах самок трески и выявление связи между биохимическими показателями икры и морфо-биологическими особенностями самок — возрастом и длиной.

В основу работы положены материалы, собранные в Балтийском море в течение трех нерестовых сезонов (1963—1965 гг.) на Гданьском и Готландском нерестилищах. Из уловов отбирали самок трески различных размеров с таким расчетом, чтобы в материале были представлены особи разных возрастов. У каждой самки на IV стадии зрелости брали икру для биохимического анализа, измеряли длину и параллельно брали отолиты для определения возраста. Навески икры, по 20 г каждая, стерилизовали в герметически закрытых пробирках. Затем пробы высушивали в термостате до постоянного веса при температуре 60—70°. Количество жира в икре определяли в аппарате Сокслета по методу Рушковского. Кроме того, в гонадах определяли содержание белка, золы и влаги по общепринятым методикам. Всего было обработано 200 проб икры. Кроме того, у 30-ти самок взвешивали печень. За качественный показатель икры принимали величину икринок и их биохимический состав.

Таблица 1

Биохимический состав гонад трески в 1963—1965 гг.  
(в % к сырому веществу)

| Размеры<br>самок, см | Влага | Белок | Жир  | Зола | Число<br>проб |
|----------------------|-------|-------|------|------|---------------|
| 31—35                | 74,8  | 21,6  | 1,60 | 1,70 | 6             |
| 36—40                | 73,6  | 22,0  | 1,66 | 1,74 | 16            |
| 41—45                | 73,6  | 22,9  | 1,74 | 1,76 | 40            |
| 46—50                | 74,0  | 22,5  | 1,78 | 1,72 | 28            |
| 51—55                | 75,0  | 21,3  | 1,95 | 1,70 | 16            |
| 56—60                | 75,0  | 21,2  | 1,98 | 1,82 | 12            |
| 61—65                | 75,0  | 21,0  | 2,30 | 1,70 | 2             |

Литературных данных о биохимическом составе икры балтийской трески мало. Кордыль (Kordyl, 1951) изучал химический состав икры балтийской трески в Гданьском заливе; Менги (Mengi, 1965) икру трески из Кильской бухты на различных стадиях зрелости; Масленникова (1970) — гонады пятилетних самок из района Лиепай. Однако все эти работы не отражают связи между биохимическим составом икры и возрастом и размером самок.

Данные о биохимическом исследовании гонад трески приведены в табл. 1. Биохимический состав икры неодинаков у самок различной длины. Особенно сильно изменяется количество жира: оно возрастает с увеличением размера самок.

Из таблицы видно, что содержание жира у самок одной размерной группы может быть больше или меньше, чем у самок другой почти в полтора раза, количество белка и золы меняется значительно меньше — в 1,09 раза.

Наши данные согласуются с исследованиями других авторов (Виноградская, 1953; Маляревская и Биргер, 1965), которые указывали, что содержание белка в икре черноморских и днепровских рыб характеризуется значительной стабильностью в отличие от содержания жира. Именно поэтому мы этот показатель изучали более подробно.

Значение жира в биохимическом составе икры трески особенно велико. Это — основной запас питания для эмбрионов и личинок. Кроме того, он еще выполняет гидростатическую функцию: от его количества зависит плавучесть икры (Крыжановский, 1960). У балтийской трески, размножающейся в сильно опресненном море, плавучесть икры играет ведущую роль в выживании эмбрионов. В зависимости от плавучести, икра распределяется на различном расстоянии от грунта. Чем лучше плавучесть икры, тем выше от грунта она находится, тем благоприятнее кислородные условия для развивающегося эмбриона и соответственно процент выжившей икры больше.

Наблюдения показали, что процент жира в гонадах разных самок трески колеблется от 0,6 до 3,9%. Количество жира в икре связано с морфо-биологическими особенностями самок (размером и возрастом). Между размером и количеством жира в икре обнаружена высокая и достоверная корреляционная связь ( $r = +0,92$ ). Содержание жира возрастает в икре с увеличением длины и возраста самок (табл. 2).

Таблица 2  
Содержание жира (%) в икре трески различного размера и возраста ( $n=180$ )

| Показатели              | Годы наблюдений |      |      |
|-------------------------|-----------------|------|------|
|                         | 1963            | 1964 | 1965 |
| <b>Длина, см</b>        |                 |      |      |
| 31—35                   | 1,58            | 1,60 | 1,01 |
| 36—40                   | 1,66            | 1,70 | 1,56 |
| 41—45                   | 1,74            | 1,74 | 1,70 |
| 46—50                   | 1,78            | 1,96 | 1,60 |
| 51—55                   | 1,95            | 1,89 | 2,08 |
| 56—60                   | 1,98            | 1,85 | —    |
| 61—65                   | 2,30            | 1,91 | 2,11 |
| 66—70                   | 1,90            | 1,90 | —    |
| <b>Возраст, лет</b>     |                 |      |      |
| 3                       | 1,60            | 1,50 | 1,44 |
| 4                       | 1,76            | 1,77 | 1,64 |
| 5                       | 1,83            | 1,68 | 1,80 |
| 6                       | 2,00            | 1,93 | 1,95 |
| 7                       | 1,90            | 1,90 | —    |
| Среднее содержание жира | 1,93            | 1,80 | 1,60 |

Аналогичные данные получены по икре воблы (Чепракова, 1960), беломорской камбалы (Шатуновский, 1963), корюшки (Белянина, 1964) и карпа (Привезенцев, 1961).

Сопоставление данных по содержанию жира в гонадах трески за исследуемые годы показало, что наибольшее его количество во всех возрастных группах отмечалось в 1963, наименьшее — в 1965 г. (табл. 2).

Эти различия, видимо, связаны с неодинаковыми условиями нагула и зимовки производителей. На основании сравнения количества жира в икре, средних размеров икры и процентного соотношения крупных икринок на нерестилищах, видимо, можно получить представление об условиях нагула трески в тот или иной сезон. Вероятно, в 1962 г. условия нагула для трески были благоприятнее, чем в последующие два года. Это выразилось в снижении количества жира в гонадах, в уменьшении диаметра и процента крупной икры в 1964 и 1965 г. (табл. 3).

Таблица 3

Качественные показатели икры трески за 1963—1965 гг.

| Годы | Количество<br>жира, % | Средний диаметр<br>икры, мм | Количество круп-<br>ных икринок, % |
|------|-----------------------|-----------------------------|------------------------------------|
| 1963 | 1,93                  | 1,80                        | 52                                 |
| 1964 | 1,80                  | 1,70                        | 37                                 |
| 1965 | 1,60                  | 1,69                        | 41                                 |

Исследуя сезонные изменения жирности гонад у четырех-семилетних самок трески, можно отметить, что количество жира в икре уменьшается от февраля к августу. Это связано с биологическим состоянием рыбы. В преднерестовый период (февраль) жирность икры во всех возрастных группах выше, чем к концу нереста (август), когда энергетические запасы почти израсходованы. В это же время изменяются диаметр икры, количество крупных икринок и процент их выживания (табл. 4).

Таблица 4

Жирность, средние диаметры и выживание икры с февраля по август 1964 г.

| Показатели                      | Месяцы  |        |      |        |
|---------------------------------|---------|--------|------|--------|
|                                 | февраль | апрель | май  | август |
| <b>Возраст, лет</b>             |         |        |      |        |
| 3                               | 1,7     | 1,55   | —    | —      |
| 4                               | 2,4     | 1,60   | —    | 0,5    |
| 5                               | 2,3     | 2,0    | —    | 0,9    |
| 6                               | 2,2     | 1,8    | —    | 1,0    |
| 7                               | 3,0     | —      | —    | 0,8    |
| Итого среднее по ме-<br>сяцам   | 2,3     | 1,7    | —    | 0,8    |
| Число самок, шт.                | 12      | 60     | —    | 15     |
| Средний диаметр икры,<br>мм     | —       | 1,80   | 1,76 | 1,60   |
| Количество крупной ик-<br>ры, % | —       | 50     | 44   | 30     |
| Выживание икры, %               | —       | 52     | 48   | 43     |

Особое внимание было уделено изучению содержания жира у одно-возрастных самок трески (четырёхлетков). В 1963 г. длина самок в четырёхлетнем возрасте значительно колебалась от 41 до 48 см, вес печени — от 22 до 60 г. Содержание жира в гонадах самок также значительно различалось (от 1,24 до 1,97%). Исследования показали, что ни количество жира в икре, ни вес печени у самок четырёхлетнего возраста не связаны с их размером (табл. 5).

Таблица 5

**Количество жира, вес печени у самок четырёхлетнего возраста**

| Показатели            | Размеры самок, см |      |      |      |      |      |      |         |
|-----------------------|-------------------|------|------|------|------|------|------|---------|
|                       | 40 —              | 41 — | 42 — | 43 — | 44 — | 45 — | 46 — | 47 — 48 |
| Средний вес печени, г | 32                | 38   | 52   | 27   | 33   | —    | 47   | 39      |
| Содержание жира, %    | 1,92              | 1,54 | 1,80 | 1,60 | 1,74 | —    | 1,60 | 1,24    |
| Число самок, шт.      | 2                 | 3    | 3    | 3    | 3    | —    | 3    | 2       |

Четкая зависимость установлена между весом печени и количеством жира в гонадах четырёхлетних самок. Печень трески служит основным депо жира в организме, где содержится до 95% жира. Чем больше вес печени, тем больше жира в икре. Эти данные получены на небольшом материале, поэтому требуют дальнейшей проверки.

**Количество жира в икре в зависимости от веса печени**

| Вес печени, г | Количество жира в икре, % |
|---------------|---------------------------|
| 20—30         | 1,70                      |
| 31—40         | 1,66                      |
| 41—50         | 1,75                      |
| 51—60         | 1,92                      |

В заключение интересно сравнить качественные показатели икры трески в зависимости от возраста самки. С возрастом самки повышается содержание жира и белка в икре, увеличивается средний размер икры, сглаживаются колебания их величины, крупных икринок становится больше (табл. 6).

Таблица 6

**Качественные показатели икры в зависимости от возраста самок**

| Возраст самки, лет | Средний диаметр икры, мм | Количество крупной икры, % | Коэффициент вариации размеров икры, СУ | Содержание в икре |       |
|--------------------|--------------------------|----------------------------|----------------------------------------|-------------------|-------|
|                    |                          |                            |                                        | жира              | белка |
| 3                  | 1,72                     | 42                         | 4,0                                    | 1,60              | 20,90 |
| 4                  | 1,75                     | 48                         | 3,6                                    | 1,76              | 21,40 |
| 5                  | 1,80                     | 68                         | 3,1                                    | 1,83              | 22,50 |
| 6                  | 1,83                     | 77                         | 3,2                                    | 2,00              | 22,20 |
| 7                  | 1,83                     | 88                         | —                                      | 1,90              | —     |



Из таблицы видно, что у впервые созревающих самок икра мельче, более изменчива по размерам и менее жирная. У самок среднего возраста (5—6 лет) икра по всем показателям лучше, чем у других возрастных групп. Поэтому очень важно участие в нересте пяти-, шестилетних самок, которые выметывают более 68% крупных икринок с повышенным содержанием жира. Эти икринки при любых условиях выживают лучше, чем мелкие (Грауман, 1967).

Таким образом, исследования показали, что биохимический состав икры связан с длиной и возрастом самок. С возрастом увеличивается процентное содержание жира и белка в икре, возрастает средний диаметр икры, уменьшается вариабельность их размеров.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Белянина Т. Н. О связи жирности самок, плодовитости, качестве икры у беломорской корюшки. «Вопросы ихтиологии». Т. 4, Вып. 3 (32), 1964.
- Виноградская С. С. Изменение химического состава икры некоторых рыб Черного моря в процессе ее созревания. «Зоол. журн.». Т. XXXIII, Вып. 1, 1954.
- Грауман Г. Б. Факторы, определяющие численность балтийской трески. Сб. научно-техн. информ. ВНИРО. Вып. 2, 1957.
- Крыжановский С. Г. О значении жировых включений в яйца рыб. «Зоол. журн.», 39, № 1, 1960.
- Маляревская А. Я., Биргер Т. М. Биохимический состав производителей, икры и личинок тарани и леща. Сб. «Влияние качества производителей на потомство «Наукова думка», 1955.
- Масленникова Н. В. Содержание свободных аминокислот, в мышцах, печени, гонадах балтийской трески при созревании. «Вопросы ихтиологии». Т. 10, Вып. 4 (63), 1970.
- Привезенцев Ю. А. Химический состав сеголетков и двухлетков карпов, полученных от производителей разного возраста. Докл. ТСХА. Вып. 65, 1961.
- Чепракova Ю. И. О связи между содержанием жира в икре и морфологическими особенностями самок воibly. ДАН СССР. Т. 135, № 1, 1960.
- Шатуновский М. И. Некоторые особенности жирового и водного обмена у речной камбалы Кандалакшского залива Белого моря. «Зоол. журн.», Т. 42, Вып. 6, 1963.
- Kordyl, E. Chemical composition of the Baltic cod and herring in relation to the degree of sexual maturity. Rep. Sea Fish. Inst. Gdynia, No 6, 1951.
- Mengi, T. Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des reifenden Ovariums des Ostseedorsches. Kieler Meeresf. Bd. XXI, H. 1, 1965.

#### CHANGES IN THE BIOCHEMICAL COMPOSITION OF EGGS DEPENDING ON THE MORPHOBIOLOGICAL PECULIARITIES IN BALTIC COD FEMALES

G. R. Grauman

#### Summary

A positive correlation has been established ( $r=+0,92$ ) between the size of females and the fat content of their eggs.

Fluctuations have been observed in the fat content values of the cod eggs in various years, which is related to the different feeding and wintering conditions of the spawners.

A positive correlation has also been found between the liver weight and the fat content of the eggs.

УДК 562+597—111

**ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ ЛИПОПРОТЕИДОВ  
В СЫВОРОТКЕ КРОВИ БАЛТИЙСКОЙ ТРЕСКИ**

В. В. ИПАТОВ

К липопротеидам относят комплексы белков и липидов плазмы, близкие к белкам по растворимости, отношению к солям, способности к денатурации. У млекопитающих сывороточные белки, образуя комплексы с липидами, транспортируют их к различным органам и тканям. Исследование липопротеидов сыворотки крови рыб представляет интерес для выяснения их функциональной роли и влияния определенных факторов на их содержание. Для млекопитающих функциональная роль определенных липопротеидов сыворотки крови (переносчики фосфолипидов, холестерина, триглицеридов и пр.) во многом ясны. О липопротеидах сыворотки крови рыб этого сказать нельзя, тем более, что, у рыб большая часть липидов перемещается с быстро движущимися фракциями белков — альбуминами и  $\alpha$ -глобулинами (Morris, 1959; Saito, 1958; Куликова, 1967), а у млекопитающих этого не отмечено.

Данное исследование является попыткой выяснения динамики липопротеидов сыворотки крови балтийской трески в важнейшие периоды годового цикла, в первую очередь в период созревания гонад, а также выяснения влияния некоторых других биотических и абиотических факторов.

Объектом исследования являлась балтийская треска (*Gadus morhua callarias* L.). Материал собран в восточной части Балтики. Пробы взяты у двухсот особей трески размером от 20 до 70 см. Всех рыб подвергали стандартному биологическому анализу. Электрофорез проводили в камере, модифицированной для использования непосредственно в судовых условиях. Электрофореграммы окрашивали спиртовым раствором судана черного Б. Количественное определение отдельных фракций липопротеидов осуществляли методом денситометрии.

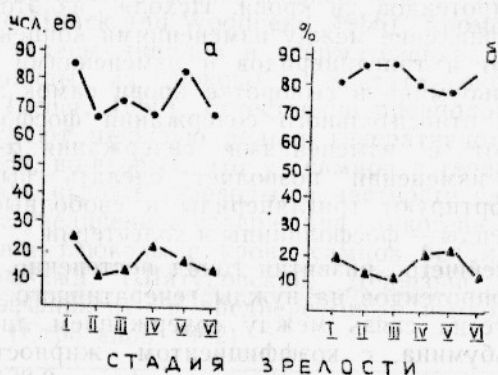
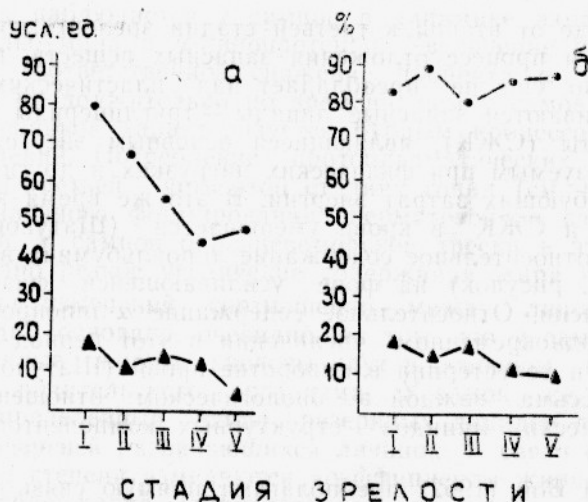
При анализе динамики липопротеидов существенным было выбрать удобный показатель для оценки их количества в пробах. Мы приняли, что количество липопротеидов в пробах при их стандартной обработке должно быть пропорционально количеству красителя, связанного ими, тогда, зная количество связанного красителя, можно получить условные показатели абсолютного содержания липопротеидов в отдельных пробах крови.

Кроме того, так как у трески основным жировым депо является печень, мы сочли необходимым показать все изменения в содержании липопротеидов на фоне изменений коэффициента «жирности» печени (вес печени в процентах к весу тела без внутренностей), ибо изменения веса печени в ходе развития гонад в определенных пределах свидетельствуют об изменениях ее физиологической активности.

Липопротеиды трески характеризуются высокой электрофоретической подвижностью. Основная масса их перемещается в зоне альбу-

минов и  $\alpha$ -глобулинов, причем в отличие от беломорской трески (Шатуновский и др., 1967; Исаев и др., 1969) в зоне альбуминов перемещается от 70 до 100% липопротеидов. Значительно меньшее количество липопротеидов перемещается в зоне  $\alpha$ - и  $\beta$ -липопротеидов, хотя в некоторых случаях, не получивших объяснения, концентрация  $\alpha$ -липопротеидов может повышаться до 50% от общего содержания липопротеидов в сыворотке.

Изменение содержания липопротеидов в сыворотке крови у балтийской трески зависит прежде всего от внутренних физиологических ритмов, тесно связанных с чередованием отдельных периодов годового цикла (созревание гонад, нерест, нагул).



Изменения в абсолютном (а) и относительном (б) содержании липоальбумина (кривые с кружками) и  $\alpha$ -липопротеида (кривые с треугольниками) в ходе созревания гонад у самок (верхние графики) и самцов (нижние графики) балтийской трески.

Ввиду того что в ходе созревания гонад обмен веществ у самок и самцов протекает неодинаково как с количественной, так и с качественной стороны, динамика липопротеидов разобрана отдельно для самцов и для самок.

Прежде всего необходимо указать на обратную связь уровня липопротеидов в сыворотке крови с физиологической активностью печени, совпадающей с увеличением ее веса, содержания жира в ней (Boducki and Trzesinski, 1950). По мере развития гонад уменьшается абсолютное

содержание липопротеидов и усиливается физиологическая активность печени (рисунок, таблица). По нашему мнению, снижение абсолютного содержания липопротеидов не связано со снижением их концентрации, а выражает усиление темпов использования. По-видимому, толчком к увеличению веса печени служит повышение концентрации комплексов альбумина с липидами (Коньшев, 1968), сопровождающееся отложением жира в печени и стимуляцией скорости продукции и секреции ее тканью липопротеидов (Стейнберг и Вон, 1962). Изменение же относительного содержания липопротеидов не может быть мерой их потребления. Эти изменения отражают степень необходимости для организма определенных веществ в определенные моменты жизнедеятельности.

При переходе от второй к третьей стадии зрелости гонад, когда в ооцитах начался процесс отложения запасных веществ, генеративный обмен, очевидно, еще не преобладает над пластическим, так как в печени накапливаются запасные липиды — триглицериды и свободные жирные кислоты (СЖК), являющиеся основным энергетическим резервом, используемым при физических нагрузках и других состояниях организма, требующих затрат энергии. В это же время концентрация триглицеридов и СЖК в крови уменьшается (Шатуновский, 1971). Абсолютное и относительное содержание липоальбумина в этот период снижается (см. рисунок) на фоне усиливающейся физиологической активности печени. Относительное содержание  $\alpha$ -липопротеида увеличивается при одновременном увеличении в этот период содержания фосфолипидов и холестерина в сыворотке крови (Шатуновский, 1971), являющихся весьма важной в биологическом отношении группой протоплазматических липидов — структурных компонентов протоплазмы клеток.

Стейнберг и Вон (1962) предполагают прямую связь между изменениями содержания свободных жирных кислот и изменениями содержания липопротеидов в крови. Исходя из этого, необходимо отметить полное совпадение между изменениями концентрации свободных жирных кислот и триглицеридов и изменениями относительного содержания липоальбумина в сыворотке крови самок трески. В свою очередь изменения относительного содержания фосфолипидов и холестерина совпадают с изменениями содержания  $\alpha$ -липопротеидов. Синхронность этих изменений позволяет сделать вывод о том, что альбумины транспортируют триглицериды и свободные жирные кислоты, а  $\alpha$ -липопротеиды — фосфолипиды и холестерин.

По мере дальнейшего развития гонад постепенно увеличивается использование липопротеидов на нужды генеративного обмена. В этот период наиболее тесна связь между содержанием липопротеидов, в частности, липоальбумина, с коэффициентом жирности печени ( $r = -0,92$ ) и коэффициентом зрелости гонад ( $r = -0,86$ ). Усиливаются процессы вителлогенеза, скорость роста ооцитов резко возрастает и за короткий промежуток времени они достигают окончательного размера. Завершается накопление желтка (Mengi, 1965). Метаболическая активность печени повышается, что приводит к мобилизации и интенсивному использованию веществ, депонированных в печеночных клетках (Равен, 1964). Относительное содержание триглицеридов и свободных жирных кислот в печени снижается при одновременном увеличении их содержания в крови (Шатуновский, 1971). Увеличивается относительная доля липоальбумина при продолжающемся снижении его абсолютного содержания. В сыворотке крови появляется  $\beta$ -липопротеид. Его появление у созревающих самок кижуча, бычка-кругляка зафиксировано некоторыми исследователями (Vanstone and Chung Wai Ho, 1961; Куликова, 1967). Никаких признаков синтетической активности



ооцитов в этот период не отмечено, т. е. вещества желтка поглощаются яйцом из крови в готовом виде; они, как показал Клавер, синтезируются главным образом в печени (цит. по Равен, 1964).

Относительно большая вариабельность содержания  $\beta$ -липопротеидов у некоторых особей трески вызвана, на наш взгляд, быстротечностью процессов вителлогенеза.

На пятой стадии зрелости гонад темпы использования липопротеидов на нужды генеративного обмена снижаются: содержание липоальбумина увеличивается,  $\beta$ -липопротеид исчезает из крови. Формирование ооцитов завершено, происходит обводнение икры (Mengi, 1965).

У самцов статистически достоверных изменений абсолютного содержания липопротеидов в ходе сперматогенеза отмечено не было. Иная картина наблюдается у самцов в динамике изменений соотношения липоальбумина и  $\alpha$ -липопротеида. Увеличение процента липоальбумина и соответственное снижение процента  $\alpha$ -липопротеида у самцов более продолжительно по времени, чем у самок. В это время развитие семенников характеризуется бурным процессом сперматогонияльных делений. Потребление протоплазматических липидов увеличивается на третьей—четвертой стадиях гонад (см. рисунок), т. е. в момент усиленного формирования сперматозоидов из сперматид и сперматоцитов. У самцов баренцевоморской трески в это время продемонстрировано резкое увеличение содержания жира в гонадах.

Своеобразие изменений соотношения между липоальбумином и  $\alpha$ -липопротеидом основано, очевидно, на том, что у самцов триглицериды и свободные жирные кислоты идут в основном на энергетические нужды родительского организма. У самок же, кроме этого, необходим определенный запас резервных липидов в ооцитах для обеспечения энергией развивающихся личинок. В связи с этим у самцов в меньшей степени изменяются коэффициенты жирности печени и абсолютное содержание липопротеидов во время сперматогенеза (см. таблицу и рисунок), а также меньше, чем у самок, концентрация липидов в плазме (Plack and Woodhead, 1966). Кроме того, необходимо учесть меньшие запасы липидов в сперматозоидах и их способность синтезировать липиды из глюкозы и ацетата окружающей среды (Minassian and Tegner, 1966). Естественно предположить, что, во-первых, липиды играют меньшую роль в генеративном обмене самцов, нежели у самок, и, во-вторых, что у самцов в генеративном обмене определенную роль играют углеводы, в частности глюкоза. Обращает на себя внимание увеличенное содержание гликогена в печени и уменьшенное содержание глюкозы в крови самцов беломорской трески по сравнению с самками (Шатуновский, Денисова, 1968) и высокий дыхательный коэффициент в преднерестовый период у самцов рыб некоторых видов (Строганов, 1962).

| Самцы           |                | Самки           |               |
|-----------------|----------------|-----------------|---------------|
| стадия зрелости | $K_n$          | стадия зрелости | $K_n$         |
| II              | $6,4 \pm 0,3$  | II              | $6,0 \pm 0,5$ |
| III             | $9,8 \pm 0,6$  | III             | $6,5 \pm 0,6$ |
| IV              | $13,3 \pm 2,1$ | IV              | $8,1 \pm 1,5$ |
| V               | $9,9 \pm 0,4$  | V               | $5,7 \pm 0,5$ |
| —               | —              | VI              | $4,8 \pm 0,5$ |

Каких-либо возрастных изменений в содержании липопротейдов в ходе гематогенеза отмечено не было.

Содержание липопротейдов как у самок, так и у самцов отличается высокой индивидуальной изменчивостью, что характерно для жирового обмена у рыб. Отмечены высокие индивидуальные колебания общего содержания жира (Шульман, 1969) и содержания отдельных жирных кислот жиров рыб (Jangaard et al., 1967). Характер индивидуальной изменчивости содержания липопротейдов в сыворотке крови подчиняется определенным закономерностям. Например, у самок с гонадами на второй стадии зрелости, когда наблюдается большая разнокачественность особей, обусловленная разновременностью созревания и различной интенсивностью нагула (декабрь — январь), индивидуальная изменчивость содержания липопротейдов велика ( $CU=65\%$ ), а когда рыбы разделяются на готовящихся к нересту в феврале — апреле и неполовозрелых, которые будут нереститься летом, — индивидуальная изменчивость содержания липопротейдов уменьшается ( $CU=20-30\%$ ).

Из всех абиотических факторов внешней среды, влияющих на распространение, образ жизни и развитие водных организмов, наиболее важным является температура воды, тем более, что он определяет и другие факторы как физические (плотность и вязкость воды, концентрация растворенных в ней газов), так и биологические (уровень и направление обмена веществ, распределение кормовых организмов). С помощью дисперсионного анализа удалось установить прямую связь между температурой воды и содержанием липопротейдов в сыворотке крови ( $\eta^2=0,65$ ).

Одной из возможных причин изменения содержания липопротейдов сыворотки крови балтийской трески могут быть различия в степени накормленности и упитанности рыб. В некоторые месяцы нагула отмечена прямая связь между упитанностью рыб и содержанием липопротейдов в крови ( $r=+0,76$ ,  $P=0,999$ ). Уменьшение содержания липопротейдов может быть связано с уменьшением количества белка в сыворотке, а также уменьшением жира в печени, как это отмечено некоторыми авторами (Love, 1958; Kamga, 1966).

Определенное влияние на содержание липопротейдов оказывает и заражение печени паразитами, которое в первую очередь сказывается на упитанности рыб, в частности трески: снижается количество жира в печени и ее вес (Петрушевский, 1954; Канд, 1955; Шульман, 1948). Причем в некоторых случаях между изменениями веса рыб, их упитанности и содержания липопротейдов прямой связи не наблюдается. По всей вероятности, эффект заражения печени паразитами зависит от количества паразитов, от стадии их развития и от возраста зараженной рыбы.

## ВЫВОДЫ

1. При помощи электрофореза на агаре в сыворотке крови у балтийской трески выявлены три фракции липопротейдов, липоальбумин,  $\alpha$ -липопротейд и  $\beta$ -липопротейд.

2. По всей вероятности, липоальбумин является переносчиком триглицеридов и свободных жирных кислот, а  $\alpha$ -липопротейд — фосфолипидов и холестерина.

3. Между самцами и самками в ходе гаметогенеза существуют качественные и количественные различия в динамике содержания липопротейдов в сыворотке крови.

4. На динамику содержания липопротейдов существенное влияние оказывают изменения температуры воды, степень накормленности и упитанность рыб, а также заражение печени трески паразитами.

## ЛИТЕРАТУРА

Исаев Ф. А., Макарова Н. П., Сорвачев К. Ф., Шатуновский М. И. Состав липидов печени, гонад и сывороточных белков беломорской трески и наваги. «Вестник МГУ», 1969, № 4.

Канд М. Э. Содержание жира в печени трески, добываемой в водах Эст. ССР. «Рыбн. хоз-во», 1955, № 10.

Коньшев В. А. Гуморальный фактор регуляции роста печени куриных эмбрионов. «Журн. общ. биологии». Т. 29, № 5, 1968.

Куликова Н. И. О сывороточных липопротеидах крови рыб. Сб. «Обмен веществ и биохимия рыб». М., 1967.

Петрушевский Г. К. Влияние паразитарных заболеваний на упитанность рыб. «Зоол. журн.». Т. 30, № 2, 1954.

Равен Х. Н. Оогенез. М., изд. иностр. лит-ры, 1964.

Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб, М., 1962.

Стейнберг Д., Вон М. Факторы, регулирующие мобилизацию жирных кислот из жировой ткани. Тр. 5-го Международного биохимического конгресса. Биосинтез липидов, симп. 7., 1962.

Шатуновский М. И. Изменения в качественном составе липидов органов и тканей балтийской трески в ходе созревания гонад. «Вопр. ихтиол.». Т. 11, № 6, 1971.

Шатуновский М. И., Сорвачев К. Ф., Исаев Ф. А. Некоторые результаты электрофоретического исследования белков и липопротеидов сыворотки крови наваги и трески Белого моря. «Вестник МГУ», 1967, № 3.

Шатуновский М. И., Денисова Л. И. Изменение содержания липидов и глюкозы в печени наваги и трески Белого моря. Биологические науки, № 11, 1968.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности состояния рыб в различные периоды годового цикла. Автореферат дисс. на соискание степени д-ра биол. наук, М., 1969.

Шульман С. С. Глистное заболевание печени трески. «Рыбн. хоз-во», 1948, № 4.

Bogucki, M. & Trzesinski, P. Fluctuations in the water and fat content of cod. J. Cons., 16 (2), 1950.

Kamra, S. K. Effect of starvation and refeeding on some liver and blood constituents of Atlantic cod (*Gadus morhua*). J. Fish. Res. Bd. Canada, Vol. 23, No. 7, 1966.

Jangaard, P. M., Brockerhoff, H., Burgher, R. D., & Hoyle, R. J. Seasonal changes in general condition and lipid content of cod from inshore waters. J. Fish. Res. Bd. Canada, Vol. 24, 3, 1967.

Love, R. M. Studies on North Sea cod. Effect of starvation. J. Sci. Fd. Agric. No. 9, 1958.

Mengi, E. Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des reifenden Ovariums des Ostseedorsch. Kieler Meeresf. Bd. 21, H. 1, 1965.

Minassian, E. S., Turner, C. Biosynthesis of lipids by human and fish spermatozoa. Am. J. Physiol. 210, 1966.

Morris, B. The proteins and lipids of the plasma of some species of Australian fresh- and salt-water fish. J. Cell. & Comp. Physiol., Vol. 54, No 3, 1959.

Plack, P. A. & Woodhead, P. M. J. Vitamin A compounds and lipids in the blood of cod, *Gadus morhua*, from the Arctic, in relation to gonadal maturation. J. Mar. biol. Ass. U. K., 46, 1966.

Saito, K. Biochemical studies on the fish blood. XIII. On the electrophoretic specificity of serum lipoprotein and glucoprotein. Bull. Jap. Sci. Fish. Vol. 24, NN 6—7, 1958.

Vanstone, W. E. & Chung Wai Ho. Plasma proteins of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, as separated by zone electrophoresis. J. Fish. Res. Bd. Canada, Vol. 18, No. 3, 1961.

Woodhead, A. D. & Woodhead, P. M. J. Seasonal changes in physiology of the Barents Sea cod, *Gadus morhua* L., in relation to its environment. ICNAF Sp. Publ., 6, 1965.

## DYNAMICS OF LIPOPROTEIN CONTENT IN THE BLOOD SERUM OF BALTIC COD

V. V. Ipatov

### Summary

The seasonal and age variability of lipoproteins in the blood serum of Baltic cod has been studied by agar-gel electrophoresis. Fractions of lipoproteins and of  $\alpha$ - and  $\beta$ -lipoproteins have been separated. Changes in water temperature, degree of maturity of fish, their age, degree of satiation, condition factor and the level of liver infection with parasites have been shown to considerably influence the dynamics of lipoprotein content.



УДК 597—105 + (597.08:001.8) + (577.472+539.16)

**ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ МОРСКИХ РЫБ  
С ПРИМЕНЕНИЕМ РАДИОАКТИВНОГО УГЛЕРОДА**М. П. БОГОЯВЛЕНСКАЯ, И. Ф. ВЕЛЬТИЩЕВА, А. И. ЛИТЯГО,  
К. Ф. СОРВАЧЕВ

Одним из методов изучения обмена веществ являются эксперименты с использованием радиоактивных соединений, в том числе меченых по углероду. Японские исследователи (Y. Tsuchiya, Nevenzel, A. Fulco, F. Mead, 1963; M. Kayama, Y. Tsuchiya, 1954; M. Kayama, Y. Tsuchiya, 1968), работавшие с морскими рыбами, изучали включение радиоактивных соединений линолевой кислоты и ацетата натрия в жирные кислоты, а также определяли место включения радиоактивного углерода в их цепи. Хохичка и Хейс (Hochachka P. W., Hayes F. R., 1962) при помощи радиоактивного углерода изучали изменение обмена глюкозы у форели при понижении температуры.

Первые опыты по изучению обмена веществ у морских рыб (трески и камбалы) были проведены с использованием пальмитиновой кислоты, метионина, бикарбоната натрия, меченых по углероду. В задачу исследований входило отработать способы введения радиоактивных веществ в организм рыбы; изучить интенсивность включения радиоактивного углерода в различные органические соединения органов и тканей у двух видов рыб (трески и камбалы), отличающихся по характеру обмена веществ; исследовать степень включения радиоактивного углерода в белые и красные мышцы, отличающиеся по своему функциональному значению.

Для опытов было использовано 24 трески весом от 30 до 540 г, в возрасте от одного до четырех лет, на стадиях *juv* и II, камбала весом от 37 до 280 г, в возрасте четырех—пяти лет, на II, VI и VI—II стадиях зрелости.

Для изучения белкового, жирового, углеводного обмена рыбам вводили метионин, пальмитиновую кислоту и бикарбонат натрия. Способы введения радиоактивных веществ были различны. Пальмитиновую кислоту замешивали в рыбный фарш и давали с кормом приблизительно по 55 мккюри на рыбу. Растворы бикарбоната натрия и метионина инъецировали в мышцы: бикарбоната натрия 175 мккюри на рыбу, метионина 100 мккюри на рыбу.

Треске вводили пальмитиновую кислоту и бикарбонат натрия, камбале — метионин и бикарбонат натрия. Весь материал рассматривали с учетом пола, возраста\* и стадий зрелости.

\* Пользуемся случаем принести глубокую благодарность Г. И. Токаревой за определение возраста трески и М. И. Шатуновскому за определение возраста камбалы.



Для изучения интенсивности включения радиоактивного углерода из различных соединений в белки, жиры, углеводы подопытных рыб брали на анализ через сутки.

Проведенные ранее опыты с другими рыбами в течение двух суток (от 1 до 48 ч) показали, что наиболее сильно активность белков, жиров и углеводов колеблется в первые 12 ч. Самое интенсивное включение радиоактивного углерода бикарбоната натрия в гликоген наблюдалось через 6 ч, что связано с включением минерального углерода в органические соединения через трикарбонный цикл. Активность белков и жиров в это время была значительно ниже. Уровень колебания радиоактивности всех элементов через 24 и 48 ч был гораздо меньше.

Подопытных рыб измеряли, взвешивали и для биохимического анализа брали печень, мышцы и гонады, в которых определяли жир, гликоген и белок (по сухому обезжиренному остатку). Просчитывали препараты на радиометре типа «Волна» со счетной трубкой БФЛ-25. Результаты измерений представлены в распадах-минуту на 100 мг вещества.

Анализ материала показывает, что при созревании самок трески от ювенильной стадии до второй значительно увеличиваются относительное количество сухого вещества, жира, гликогена (табл. 1). Неполовозрелые самцы сильно отличаются от самок более высоким содержанием сухого вещества, жира и гликогена. При сравнении трески и камбалы — рыб с различной биологией — наблюдается отличие в химическом составе тела (табл. 2—3). Содержание сухого вещества и жира в печени трески значительно выше, чем у камбалы. По содержанию гликогена печень камбалы богаче печени трески. Мышцы камбалы содержат несколько больше сухого вещества, жира и гликогена. Эти материалы подтверждают мнение Г. Е. Шульмана (1969) о том, что более подвижные рыбы (например, треска), в качестве главного энергетического источника использует жир, тогда как малоактивные рыбы (камбала) в большей мере использует гликоген.

При сравнении белых и красных мышц камбалы и трески в красных мышцах обнаруживается более высокое содержание сухого вещества и жира (табл. 1). На это же указывает В. И. Лисовская (1967, 1968). Различия между белыми и красными мышцами определяются их функциональным значением. Белые мышцы осуществляют быстрые, но кратковременные сокращения, красные — медленные, но длительные. Помимо более высокого содержания жира и гликогена, в красных мышцах происходят активные дыхательные и ферментативные процессы.

По данным Намаки (Namaki, 1934), в красных мышцах содержится больше органически связанного железа, Маршалл (Marshall, 1963) отмечает, что красные мышцы тунцов имеют такую же сложную систему кровообращения, как и печень. Некоторые авторы считают, что красные мышцы выполняют функцию печени (Braekken, 1956) или почек (Roubal, 1963).

Если содержание тех или иных веществ в организме говорит о количественном их накоплении к определенной стадии развития, то степень включения радиоактивного углерода в белки, жиры, углеводы свидетельствует об интенсивности процесса обмена этих веществ. Рассмотрена интенсивность включения радиоактивного углерода в белки, жиры, гликоген печени, мышц и в некоторых случаях гонад. В табл. 4 приведены данные по треске, которой вводились пальмитиновая кислота и бикарбонат натрия, меченые по  $C^{14}$ . Выявилось более интенсивное включение радиоактивного углерода в органические вещества у молодых, неполовозрелых самок по сравнению с самками во II стадии зрелости.

Относительное содержание (в %) влаги, сухого вещества, жира и гликогена у трески

| Пол                                        | Стадия зрелости | Печень     |       |                |      |          | Мышцы      |                     |                     |                   |                   | Гонады     |       |                |     |
|--------------------------------------------|-----------------|------------|-------|----------------|------|----------|------------|---------------------|---------------------|-------------------|-------------------|------------|-------|----------------|-----|
|                                            |                 | число проб | влага | сухое вещество | жир  | гликоген | число проб | влага               | сухое вещество      | жир               | гликоген          | число проб | влага | сухое вещество | жир |
| Пальмитиновая кислота, заданная с пищей    |                 |            |       |                |      |          |            |                     |                     |                   |                   |            |       |                |     |
| Самки                                      | juv.            | 6          | 59,8  | 40,2           | 29,3 | 0,179    | 5          | $\frac{92,2}{84,3}$ | $\frac{7,8}{15,7}$  | $\frac{0,3}{4,2}$ | $\frac{0,028}{—}$ | 1          | 93,8  | 6,2            | 1,1 |
| Самки                                      | II              | 6          | 46,3  | 53,7           | 40,2 | 0,570    | 5          | $\frac{85,1}{77,3}$ | $\frac{14,9}{22,7}$ | $\frac{0,8}{5,5}$ | $\frac{0,034}{—}$ | 5          | 90,2  | 9,8            | 1,8 |
| Самцы                                      | juv.            | 1          | 48,2  | 51,8           | 34,0 | 0,800    | 1          | —                   | —                   | —                 | 0,088             | —          | —     | —              | —   |
| Инъекция радиоактивного бикарбоната натрия |                 |            |       |                |      |          |            |                     |                     |                   |                   |            |       |                |     |
| Самки                                      | juv.            | 3          | 63,1  | 36,9           | 28,3 | 0,112    | 3          | 83,0                | 17,0                | 0,9               | 0,019             | —          | —     | —              | —   |
| Самки                                      | II              | 3          | 54,2  | 45,8           | 34,4 | 0,285    | 2          | 85,6                | 14,4                | 0,6               | 0,020             | 2          | 89,2  | 10,8           | 0,2 |
| Самцы                                      | juv.            | 4          | 46,7  | 53,3           | 31,2 | 0,493    | 3          | 83,2                | 16,8                | 1,4               | 0,079             | —          | —     | —              | —   |

Примечание. В дробях: числитель — белые мышцы; знаменатель — красные.

Относительное содержание (в %) влаги, сухого вещества, жира и гликогена  
у камбалы после инъекции радиоактивных веществ

| Пол               | Стадия зрелости | Печень     |       |                |      |          | Мышцы      |                     |                     |                   |          |
|-------------------|-----------------|------------|-------|----------------|------|----------|------------|---------------------|---------------------|-------------------|----------|
|                   |                 | число проб | влага | сухое вещество | жир  | гликоген | число проб | влага               | сухое вещество      | жир               | гликоген |
| Бикарбонат натрия |                 |            |       |                |      |          |            |                     |                     |                   |          |
| Самки             | II              | 2          | 72,3  | 27,7           | 15,6 | 1,914    | 2          | 80,3                | 19,7                | 2,3               | 0,165    |
| Самки             | VI              | 1          | 76,8  | 23,2           | 11,5 | 2,111    | 1          | —                   | —                   | —                 | 0,218    |
| Самцы             | juv.            | 1          | 80,7  | 19,3           | 4,3  | —        | 1          | 85,8                | 14,2                | 1,3               | 0,182    |
| Самцы             | VI              | 1          | 44,6  | 55,4           | 19,1 | 1,166    | 1          | 75,7                | 24,3                | 1,9               | 0,345    |
| Самцы             | VI—II           | 1          | —     | —              | —    | 2,530    | 1          | —                   | —                   | —                 | 0,288    |
| Самцы             | II              | 1          | —     | —              | —    | 0,300    | 1          | —                   | —                   | —                 | 0,025    |
| Метноинин         |                 |            |       |                |      |          |            |                     |                     |                   |          |
| Через 1 сутки     |                 |            |       |                |      |          |            |                     |                     |                   |          |
| Самки             | juv.            | 1          | 81,2  | 18,8           | 3,8  | —        | —          | —                   | —                   | —                 | —        |
| Самки             | VI              | 2          | 75,5  | 24,4           | 11,7 | 0,737    | 2          | $\frac{82,8}{80,3}$ | $\frac{17,2}{11,7}$ | $\frac{2,4}{3,2}$ | 0,088    |
| Самки             | VI—II           | 2          | 78,1  | 21,9           | 7,1  | 1,159    | 2          | $\frac{84,2}{78,1}$ | $\frac{15,8}{21,9}$ | $\frac{1,0}{7,9}$ | 0,068    |
| Самцы             | VI—II           | 1          | —     | —              | —    | 1,281    | 1          | —                   | —                   | —                 | 0,015    |
| Самцы             | II              | 1          | —     | —              | —    | 0,021    | 1          | —                   | —                   | —                 | 0,015    |
| Через 3 суток     |                 |            |       |                |      |          |            |                     |                     |                   |          |
| Самки             | juv.            | 1          | 81,2  | 18,8           | 3,8  | —        | 1          | —                   | —                   | —                 | 0,008    |
| Самки             | VI—II           | 4          | 78,1  | 22,3           | 7,1  | 0,145    | 4          | —                   | —                   | —                 | 0,087    |

77 Примечание. В числителе — белые мышцы; в знаменателе — красные.

Таблица 3

## Сравнение относительного содержания (в %) жира и гликогена у трески и камбалы

| Стадия зрелости | Вид рыбы | Жир    |       | Гликоген |       | Число проб |
|-----------------|----------|--------|-------|----------|-------|------------|
|                 |          | печень | мышцы | печень   | мышцы |            |
| II              |          | Самки  |       |          |       |            |
|                 | Треска   | 34,4   | 0,6   | 0,285    | 0,020 | 3          |
|                 | Камбала  | 15,6   | 2,3   | 1,914    | 0,165 | 2          |
| juv             |          | Самцы  |       |          |       |            |
|                 | Треска   | 31,2   | 1,4   | 0,493    | 0,079 | 4          |
|                 | Камбала  | 4,3    | 1,3   | —        | 0,182 | 1          |

Таблица 4

## Интенсивность включения радиоактивного углерода (распадов/мин на 100 мг вещества печени) у трески

| Пол                             | Ста-<br>дия<br>зре-<br>лости | Число | Печень  |               |            | Мышцы                    |          |            | Гонады   |            |
|---------------------------------|------------------------------|-------|---------|---------------|------------|--------------------------|----------|------------|----------|------------|
|                                 |                              |       | жир     | гли-<br>коген | бе-<br>лок | жир                      | гликоген | бе-<br>лок | жир      | бе-<br>лок |
| 175 мккюри бикарбоната натрия   |                              |       |         |               |            |                          |          |            |          |            |
| Самки                           | juv.                         | 4     | 4466267 | 317242        | 40392      | 180000000                | 43651    | —          | —        | —          |
| Самки                           | II                           | 3     | 934395  | 196377        | 25805      | 424242                   | 63517    | 1570       | 16941171 | 5061       |
| Самцы                           | juv.                         | 4     | 423341  | 135781        | 18686      | 538180                   | 102630   | 253        | —        | —          |
| 55 мккюри пальметиновой кислоты |                              |       |         |               |            |                          |          |            |          |            |
| Самки                           | juv.                         | 6     | 2238130 | 14696         | 1115       | $\frac{860202}{1018078}$ | фон      | 31         | —        | —          |
| Самки                           | II                           | 6     | 131120  | 2593          | 690        | $\frac{176109}{640138}$  | фон      | 34         | 442079   | 115        |
| Самцы                           | juv.                         | 1     | 115161  | 340           | 126        | —                        | 490      | —          | —        | —          |

Примечание. В числителе белые мышцы; в знаменателе — красные.

Сравнение ювенильных стадий самцов и самок показало более высокое включение радиоактивного углерода у самок.

Разные возрастные группы внутри каждой стадии несколько отличаются по интенсивности включения радиоактивного углерода в белки, жиры, гликоген (табл. 5). Младшие возрастные группы (1—2 года) характеризуются более интенсивным включением радиоактивного углерода во все органические вещества. С увеличением возраста (до трех—четырех лет) намечается тенденция к снижению обмена веществ. Наиболее четко это прослеживается в жирах, меньше в углеводах и белках. Изучение обмена веществ белых и красных мышц



трески и камбалы с помощью радиоактивного углерода показало, что красные мышцы очень сильно отличаются от белых по интенсивности включения радиоактивного углерода в белки и жиры (табл. 6).

Таблица 5

Интенсивность включения радиоактивного углерода  
(распадов/мин на 100 мг вещества печени) у трески разного возраста

| Пол   | Стадия зрелости | Возраст | Пальмитиновая кислота |          |       | Число проб | Бикарбонат натрия |          |       | Число проб |
|-------|-----------------|---------|-----------------------|----------|-------|------------|-------------------|----------|-------|------------|
|       |                 |         | жир                   | гликоген | белок |            | жир               | гликоген | белок |            |
| Самки | juv.            | 1       | 4199373               | 45900    | 2355  | 2          | 5761944           | 11664    | 34298 | 3          |
|       |                 | 2       | 35433 фон             |          | 232   | 2          | 579250            | 928399   | 58673 | 1          |
|       |                 | 3       | 397615                | 13790    | 140   | 2          | —                 | —        | —     | —          |
| Самки | II              | 2       | 217111                | 2120     | 1355  | 2          | 2012421           | 479250   | 20705 | 1          |
|       |                 | 3       | 73793                 | 3722     | 374   | 3          | 395382            | 54940    | 23855 | 2          |
|       |                 | 4       | 25398                 | 153      | 313   | 1          | —                 | —        | —     | —          |
| Самцы | juv.            | 1       | 115161                | 340      | 126   | 1          | 1009722           | 60840    | 19787 | 1          |
|       |                 | 2       | —                     | —        | —     | —          | 124026            | 8131     | 18028 | 2          |
|       |                 | 3       | —                     | —        | —     | —          | 435592            | 466020   | 18902 | 1          |

Таблица 6

Интенсивность включения радиоактивного углерода  
(распадов в минуту на 100 мг вещества) в белки  
и жиры белых и красных мышц

| Мышцы   | Треска (пальмитиновая кислота) |          | Камбала (метионин) |             |          |
|---------|--------------------------------|----------|--------------------|-------------|----------|
|         | самка—juv                      | самка—II | самка—VI           | самец—VI-II | самец—II |
| Белые   | 860202                         | 176109   | 1499997            | 4565853     | 1828125  |
|         | фон                            | 34       | —                  | 26071       | 17150    |
| Красные | 1018078                        | 640138   | 2553231            | 11458647    | 4699998  |
|         | 61                             | 60       | —                  | 48222       | 37660    |

Примечание. В числителе — жир, в знаменателе — белок.

## ВЫВОДЫ

Первый опыт применения радиоактивного углерода для изучения обмена веществ морских рыб позволил выявить различие в интенсивности обмена у рыб разного возраста и на разных стадиях зрелости. Треска и камбала отличались по направленности обмена веществ. У трески, использующей в качестве основного энергетического источника жир, наблюдается наиболее интенсивное включение в него радиоактивного углерода. Это прослеживается при использовании таких различных радиоактивных соединений, как пальмитиновая кислота и бикарбонат натрия. У камбалы с иным типом обмена

веществ, даже при введении метионина, наряду с высокой степенью включения радиоактивного углерода в жир отмечается повышенное включение его в гликоген.

Учитывая, кроме того, более высокое, чем у трески, содержание гликогена в печени камбалы, можно говорить о том, что у нее повышенный уровень углеводного обмена.

## ЛИТЕРАТУРА

Лисовская В. И. Жировой запас и некоторые показатели жира у планктонных рыб северо-западной части Черного моря. Обмен веществ и биохимия рыб. М., Изд-во «Наука», 1967.

Лисовская В. И., Петкевич Т. А. Биохимический состав мышц некоторых черноморских рыб. «Рыбное хоз-во», 1968, № 9.

Шатуновский М. И. Динамика жирности и обводненности мяса и гонад балтийской речной камбалы (*Pleuronectes flesus*) и ее связь с особенностями созревания гонад. «Вопр. ихтиол.» Т. 3. Вып. 4, (29), 1963.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности состояния рыб в различные периоды годового цикла. (Динамика энергетических резервов, белковый рост и их экономическое значение). Автореферат диссерт. на соискание уч. степ. д-ра биол. наук, М., 1969.

Braekken, O. Function of the red muscle in fish. Nature, Vol. 178, 1956.

Hochachka, P. W., Hayes, F. R. The effects of temperature acclimation on pathways of glucose metabolism in the trout. Can. J. Zool., Vol. 40, 1932.

Kayama, M., Tsuchiya, Y., Nevenzel, J. C., Fulco, A., Mead, J. F. Incorporation of linolenic-1-C<sup>14</sup> acid into eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids in fish. J. Amer. Oil Chem. Soc. Vol. 40. No 9, 1963.

Kayama, M., Tsuchiya, Y. Incorporation of C<sup>14</sup>-labeled acetate into lipid classes of liver oil by intact leopard shark. Tohoku J. Agric. Res., Vol. 15, No. 3, 1964.

Kayama, M., Tsuchiya, Y. Incorporation of acetate 1-C<sup>14</sup> into glyceryl ethers of leopard shark liver oil. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. Vol. 34, No 7, 1968.

Marshall, N. B. Pelagic fishes. AIBS Bull., 1963.

Namaki, S. Über den Kreatin, Kreatinin Eisen und Fettgehalt der Muskulatur von Fischen. Nagoya J. Med. Sci., Vol. 7 (3), 1934.

Roubal, W. Investigations of the composition of raw and processed domestic tuna. J. Amer. Oil Chem. Soc., Vol. 40, 1963.

## AN EXPERIENCE IN THE APPLICATION OF RADIOACTIVE CARBON IN THE STUDIES OF METABOLISM IN MARINE FISHES

M. P. Bogoyavlenskaya, I. F. Veltishcheva,

A. I. Lityago and K. F. Sorvachev

### Summary

A more intensive incorporation of C-labelled palmitic acid and sodium bicarbonate into the lipid fraction is observed in cod as compared to plaice. Along with a fairly high degree of the incorporation of the radioactive label into the lipids, the latter species is characterized by a marked C-label incorporation into the glycogen. An additional administration of methionine has not affected the label distribution pattern in the fractions of lipids and glycogen.

УДК 597.562+597—105

**НЕКОТОРЫЕ МОМЕНТЫ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА  
БАЛТИЙСКОЙ ТРЕСКИ**Н. Я. ЛИПСКАЯ, Д. В. УЗАРС, В. И. ЧЕКУНОВА, М. И. ШАТУНОВСКИЙ  
(ВНИРО — БалтНИИРХ)

В настоящее время в экологических и рыбохозяйственных исследованиях все большее внимание уделяется изучению уровня обмена рыб по количеству утилизируемого кислорода. Отражая общее физиологическое состояние организма, уровень обмена тесно связан с особенностями экологии отдельных видов. Зная энергетические траты на общий обмен и прирост вещества в организме, можно рассчитать пищевые рационы (Винберг, 1956; Ивлев, 1962; Липская, 1965, 1967; Сказкина, 1969 и др.).

Для определения суточных пищевых рационов, кроме респирометрических, применяют и другие методы: метод балансовых опытов, позволяющий определить суточную потребность рыб в азоте, метод непосредственного учета поедаемых, усвояемых, откладываемых и выделяемых веществ в экспериментальных условиях, определение суточных пищевых рационов в полевых условиях на основе знания разовой наполненности желудочно-кишечного тракта, скорости переваривания пищи и характера ее суточного потребления (Kinne, 1960; Карзинкин, 1952; Dawes, 1931; Новикова, 1951; Hatanaka a. all., 1956; Menzel, 1960; Lasker, 1970; Pandian, 1969; Edwards a. other, 1969 и др.).

Палохеймо и Дикки (Paloheimo a. Dickie, 1966) обобщили данные о потреблении рыбами пищи. Еще ранее В. С. Ивлев (1939, 1962) и Джеркинг (Gerking, 1954) показали обратную связь между весом тела, возрастом и эффективностью использования пищи на рост.

В самое последнее время были проведены аналогичные исследования на камбалах и сардине (Edwards a. all., 1969; Lasker, 1970).

Работы Кинне (O. Kinne, 1960) и Пандиана (Pandian, 1969) показали влияние температуры и солености воды на поедаемость рыбами пищи, на эффективность ее усвоения и утилизации в процессах роста.

В предлагаемой статье приведены первые результаты изучения уровня обмена балтийской трески респирометрическим методом и данные полевых и экспериментальных исследований по характеру роста и суточной интенсивности питания этой популяции.

В респираторных камерах объемом 25—30 л из органического стекла определяли потребление кислорода треской весом от 100 до 2000 г в возрасте от 1 до 6 лет. Опыты проводили в сентябре-октябре при средней температуре воды +11°C. Перед экспериментами рыб в течение трех—четырёх суток выдерживали в садках, установленных в бетонном бассейне вместимостью 1600 м<sup>3</sup> Клайпедского отделения Гипрорыбфлота. Насыщение воды кислородом в конце опытов было

не ниже 65% от исходного содержания. Подоштитная треска совершала ограниченные спонтанные движения: полученные величины обмена в целом соответствовали величинам стандартного или основного обмена, как его определяют Бимиш и Мукерджи (Beamish and Mookherji, 1964).

На основании данных по потреблению кислорода были рассчитаны энергетические траты трески разного веса (и возраста) на общий обмен с поправкой на активный обмен, величина стандартного обмена ( $T$ ) удваивалась (Малл, 1965; Липская, 1967). Кроме этого, принималось, что калорийность 1 г тела трески и 1 г ее пищи одинакова и равна 1000 кал.

Траты на генеративный обмен осенью у половозрелой трески ничтожны, поэтому в формуле расчета суточного рациона:

$$P = 1,25(P + T + G),$$

где  $P$  — траты на прирост;

$T$  — траты на поддержание обмена;

$G$  — траты на генеративный обмен ( $G$  принималось равным 0).

Для расчета  $P$  (суточного рациона) принималось, что для двухгодовиков трески на прирост в среднем используется 10% усвоенной пищи. В полевых условиях на судах БалтНИИРХ по методу Н. С. Новиковой (1951) были определены суточные рационы разноразмерной трески. В работе использованы и аналогичные данные польских исследований по суточному потреблению пищи треской (Chrzan, 1962; Strzyzewska, 1962) и любезно сообщенные сотрудниками Клайпедского отделения Гипрорыбфлота данные по характеру весового роста трески в аквариальных условиях.

Как известно (Винберг, 1956), связь обмена животных (в том числе рыб) с весом тела выражается формулой

$$Q = A \cdot w^b,$$

где  $Q$  — величина потребления кислорода одной особью;

$w$  — вес ее тела;

$A$  и  $b$  — коэффициенты.

Методом наименьших квадратов для балтийской трески при температуре  $+11^\circ\text{C}$  были рассчитаны параметры основного уравнения:

$$Q = 0,388 \cdot w^{0,716} \text{ при } r = +0,952 \cdot (P < 0,001).$$

Для трески Норвежского моря путем пересчетов данных Суднесса (Sudness, 1967) было получено равенство  $Q = 0,33^{0,73}$ . При этом фактические величины потребления кислорода для трески весом 1675—1750 г  $42 \pm 2 \text{ мл O}_2/\text{кгч}$  (для норвежской)  $44 \pm 2 \text{ мл O}_2/\text{кгч}$  (для балтийской).

В работе Цейтена (Zeuthen, 1947) приведены данные по зависимости общего обмена от веса тела у молоди некоторых видов морских рыб. Эти графические данные в пересчете Г. Г. Винберга (1956) были представлены формулой  $Q = 0,328w^{0,71}$ .

Таким образом, полученные по балтийской треске результаты близки к результатам Цейтена (Zeuthen, 1947).

Расчет трат на обмен и суточных рационов у балтийской трески показывает снижение суточных рационов с 6 (у годовиков) до 1—2 (у шестигодиков (таблица). 2



Суточные рационы балтийской трески  
(в % от веса тела) при температуре +11°C

| Средний вес<br>рыб, г | Возраст,<br>лет | 2T, % от<br>веса тела | Суточные рационы                     |                                  | Число<br>опытов |
|-----------------------|-----------------|-----------------------|--------------------------------------|----------------------------------|-----------------|
|                       |                 |                       | по респиромет-<br>рическим<br>данным | по данным<br>суточных<br>станций |                 |
| 150                   | 1               | 4,8                   | 6,0                                  | —                                | 5               |
| 350                   | 2               | 3,1                   | 3,9                                  | 3,2                              | 17              |
| 850                   | 4               | 1,9                   | 2,4                                  | 2,2                              | 10              |
| 1600                  | 6               | 1,3                   | 1,6                                  | —                                | 13              |

Нужно отметить, что наши исследования суточных рационов трески в полевых условиях и соответствующие исследования польских ученых (Хршан, 1962; Стрижевска, 1962) дали более низкие величины суточных рационов. Так, осенью 1965 и 1966 гг. при средней температуре воды 7°C суточные рационы двухгодовалой трески варьировали от 1,6 до 2,3%. При +11°C величины суточных рационов двухгодовиков трески составили 3,2%, четырехгодовиков — 2,2%, т. е. величины суточных рационов, полученные при пересчете респирометрических экспериментов, в среднем на 20—30% выше, чем рассчитанные по непосредственно потребленной пище и отложенному в виде прироста в теле рыб веществу. В обстоятельной работе Эдвардса с соавторами (1969) показано, что суточные рационы, рассчитанные по респирометрическим данным, для сеголетков морской камбалы на 20% выше, чем данные по непосредственному экспериментальному определению суточных количеств потребляемой пищи.

Очень важны определения изменений эффективности использования пищи на рост в онтогенезе рыб. Изучая этот вопрос, можно выявить биопродукционную роль отдельных возрастных групп популяции в водоеме.

Зная суточные пищевые рационы и характер весового прироста разновозрастной трески по данным ихтиологических исследований и по данным, полученным при выращивании трески в аквариумах и бассейнах, мы попытались приблизительно определить коэффициенты использования пищи на рост треской разного возраста при средней температуре обитания этой популяции в Балтийском море в 7—8°C.

При среднесуточном рационе двухгодовиков трески в 3,9% при температуре +11° (2,5 при 7,5°C — по таблице температурных поправок — Г. Г. Винберг, 1956) и среднесуточной скорости весового прироста при этой температуре в 0,7 г в Клайпедском аквариуме коэффициент использования пищи на рост для этих рыб был равен 10%. Близкие данные получены для отдельных видов морских рыб в других экспериментальных работах. Так, Хатанака с соавторами (1956) для двухгодовиков камбалы *Limanda yokohama* определил эффективность использования пищи на рост в 16%. Ласкер (1970) для двухгодовиков калифорнийской сардины *Sardinops caerulea* определил этот коэффициент в 9,5%. Эдвардс с соавторами для сеголетков морской камбалы *Pleuronectes platessa* и ершоватки *Limanda limanda* показал, что этот коэффициент ( $K_2$  по Ивлеву, 1962) равен 10%. Для молоди антарктической рыбы *Notothenia neglecta* этот коэффициент тоже равен 6—10% (Everson, 1970).

Для шестигодовиков трески  $K_2$  был определен в 2%\*. Для самок трески этого возраста с коэффициентом зрелости гонад в кошке IV стадии зрелости в 25% были определены затраты на генеративный обмен. Из этого валового количества потребляемой за год энергии 3% пошло на обеспечение созревания яичников, причем 2% из этого количества — на прирост биомассы яичников и 1% — на процессы переноса и синтеза веществ яичников. Для тихоокеанской сардины Ласкер (1970) принимает траты на генеративный обмен в 1% от годового валового потребления энергии, для *N. neglecta*. Эверсон дает величину затрат на генеративный обмен в 0,9%.

## ВЫВОДЫ

Основное уравнение обмена для трески Балтийского моря выражается формулой

$$Q = 0,388w^{0,716}.$$

Она близка к формулам основного уравнения обмена для морских рыб и идентична формуле, приводимой для трески Норвежского моря.

Суточные рационы по мере роста трески уменьшаются с 6% (150-граммовая молодь) до 1,6% (полуторакилограммовые рыбы).

Коэффициенты использования пищи на рост снижаются по мере роста трески от 10% (у двухгодовиков) до 2% (у шестигодовиков).

Траты на генеративный обмен у шестигодовалой трески достигают 3% от годового потребления энергии, причем 66% от этого количества — прирост вещества в гонадах. Эффективность использования энергии на генеративный обмен, таким образом, очень высока и близка к коэффициенту использования энергии на прирост эмбрионов и ранней молоди рыб.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бирюков Н. П. и Широкова М. Я. О росте трески Балтийского моря. Тр. АтлантНИРО. Т. 21, 1969.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд-во Бел. гос. ун-та. Минск, 1956.
- Винберг Г. Г. Пути количественного изучения потребления и усвоения пищи водными животными. «Журн. общей биол.», Т. 25. Вып. 4, 1964.
- Ивлев В. С. Баланс энергии у годовиков карпа. «Зоол. журн.», Т. 18, 1939.
- Ивлев В. С. Метод вычисления количества пищи, потребляемой растущей рыбой. Тр. VII научн. конференции по изучению водоемов Прибалтики, 1962.
- Липская Н. Я. Об оценке энергетических трат на построение половых продуктов у рыб. «Вопр. ихтиол.», Т. 7, № 6, 1967.
- Липская Н. Я. Энергетический баланс барабули в период размножения. Тр. Конференции по физиол. основам экологии водных животных. Севастополь, 1965.
- Новикова Н. С. Определение суточного рациона воibly Северного Каспия непосредственно в море. Вестник МГУ. Сер. Биологии, № 5, 1951.
- Сказкина Е. П. Исследование энергетики азовских бычков в связи с их пищевыми потребностями и распределением в условиях дефицита кислорода. Автореф. канд. дисс. 1969.
- Токарева Г. И. Методика определения возраста и особенности роста трески в Балтийском море. Тр. АтлантНИРО. Вып. 10, 1963.
- Chrzan, F. Pokorm i odzywianie sie dorsza w Zatoke Gdanskieg. Prace Morsk. Inst. Rybac. w Gdyni. n. 11/A, 1962.
- Kinne, O. Growth, food intake and food conversion in a euryplastic fish exposed to different temperature and salinities. Physiol. Zool. 33, 1960.
- Dawes, B. Growth and maintenance in the plaice (*Pleuronectes platessa* L.). J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 17, 1931.

\* Для расчета этого коэффициента были использованы данные по суточным рационам взрослой трески, данные по величинам годовых приростов веса тела (Токарева, 1963; Бирюков и Широкова, 1969), данные по динамике калорийности тела трески.

- Gerking, S. D. The food turnover of a bluegill population. Ecology, 35, 1954.
- Lasker, R. Utilization of zooplankton energy by a Pacific Sardina population in the Californian current. Symp. Food Chain Studies. Pt. 4, 1970.
- Beamish, F. W. H. & Mookherjee, P. S. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. Can. J. Zool., Vol. 42, 1964.
- Mann, K. H. Energy transformations by a population of fish in the River Thames. J. Anim. Ecol. 34, No. 2, 1965.
- Menzel, D. W. Utilization of food by a Bermuda reef fish *Epinephelus guttatus*. J. Cons. 25, 1960.
- Hatanaka, M. M., Kosaka, M. and Sato, G. Growth and food consumption in plaice *Limanda yokohamae* (Günther) Tohoku. J. Agr. Res. Vol. 7, 1956.
- Paloheimo, J. E. and Dickie, L. M. Food and growth of fishes. J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 23, No. 6, 1966.
- Pandian, T. J. Intake and conversion of food in the fish *Limanda limanda* exposed to different temperature. Marine Biol., 5, 1970.
- Sundness, G. Notes on the energy metabolism of the cod (*Gadus callarias* L.) and the coalfish (*Gadus virens* L.) in relation to body size. Fiskeridir Skr. Havundersök. Vol. 11, 1957.
- Zenuthen, E. Body size and metabolic rate in the animal kingdom with microfauna. C. R. Lab. Carlsberg. Chim. 26 (3), 1947.
- Strzyzewska, K. Odżywianie się i pokarm dorza Bałtyku południowego. Prace Morsk. Inst. Ryb. Gdynie, No. H. A, 1962.
- Edwards, R. R., Finlayson, D. A. and Steele, J. H. The ecology of O-group plaice and common dabs in loch Ewe. J. exp. mar. Biol. Ecol., Vol. 3, 1969.
- Everson, I. The population dynamics and energy budget of *Notothenia neglecta* Nybelin at Signy Island, South Orkney Islands. Bull. Brit. Antarct. Surv. No. 23, 1970.

#### SOME ASPECTS OF ENERGY METABOLISM IN BALTIC COD, *GADUS MORHUA CALLARIAS* L.

N. Y. Lipskaya, D. V. Uzarz, V. I. Chekunova  
and M. I. Shatunovsky

##### Summary

Based on the studies of oxygen consumption rate of Baltic cod it has been established that daily rations decrease with growth of fish from 6% (in two-year-olds); to 1.6% (in six-year-olds). Efficiency of food utilization for growth requirements in two-year-old fish amounts to 10%. Generative metabolism expenditures in six-year-old cod account for 3% of the annual caloric value of food. The main equation of metabolism for Baltic cod is expressed by the formula:

$$Q = 0.39 \cdot W^{0.716}$$

УДК 597.553.1+597—219

**К АНАЛИЗУ ВНУТРИВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ САЛАКИ**

Р. Ф. ФЕДЯХИНА

Единого мнения о природе расовых различий сельди нет. Наряду с мнением о генотипической природе различий между весенне- и осенненерестующей расами салаки (Батальянц, 1965; Раннак, 1970 и др.) существует мнение о фенотипической природе наблюдаемых различий между указанными расами, обусловленных воздействием экологических факторов (Кривобок и Тарковская, 1960; Чепурнов, 1963, 1967; Анохина, 1969).

Сложность внутривидовой структуры сельди, в частности ее подвида — салаки Балтийского моря (*Clupea harengus membras* L.), обусловленная разнообразием экологических условий обитания, делает этот вид удобным объектом для исследования внутривидовой структуры, а также для опробования той или иной методики. Мы попытались применить реакцию взаимодействия сыворотки крови с йодным раствором Люголя (Новиков, 1963). Эта методика общедоступна, что позволяет пользоваться ею в полевых условиях.

Ранее на других объектах (некоторые виды рыб Патагонского шельфа, пресноводные виды рыб Куршского залива Балтийского моря, ряд видов рыб Северо-Восточной Атлантики) была показана видоспецифичность этой пробы, независимость ее от пола, размера и веса рыбы, от стадии зрелости половых желез и таких показателей, как степень наполнения желудка и ожирения внутренностей. Вместе с тем была показана географическая изменчивость характера реакции (на примере ставриды и скумбрии Северо-Восточной Атлантики), установлена зависимость реакции от белкового состава крови, в частности от соотношения альбуминовой и  $\gamma$ -глобулиновой фракции.

В связи с тем, что цель работы — выяснить возможность использования йодной реакции для выявления и характеристики различных экологических группировок салаки, рыб для исследования брали произвольно из различных районов Балтийского моря. Эксперименты проводили в 1970 г. в мае—июне (нерестовый период) в Вислинском и Рижском заливах, в июне—июле — в районе Штольпенского желоба ( $55^{\circ}12' - 55^{\circ}17'$  с. ш. и  $16^{\circ}33' - 17^{\circ}06'$  в. д.) и в начале октября — в районе западнее островов Сааремаа и Хийумаа ( $58^{\circ}31' - 58^{\circ}45'$  с. ш. и  $21^{\circ}00' - 21^{\circ}45'$  в. д.). В период исследований в районах Штольпенского желоба и западнее островов Сааремаа и Хийумаа плотных скоплений салаки не было, промысловые суда вылавливали ее в качестве прилова (около 10%) к кильке.

Биологическая характеристика исследуемых проб салаки представлена в табл. 1—3, где средний балл степени наполнения желудка и ожирения внутренностей рассчитывали делением общей суммы бал-



дов на число рыб в выборке. На рисунке представлены размерные характеристики каждой выборки и результаты анализа проб при помощи йодной реакции.

Таблица 1

Некоторые биологические показатели салаки, исследованной в Вислинском и Рижском заливах Балтийского моря (май — июнь 1970 г.)

| Число исследованных рыб |       | Степень наполнения желудка | Степень ожирения внутренних органов | Количество рыб (в %) по стадиям зрелости |       |       |      |
|-------------------------|-------|----------------------------|-------------------------------------|------------------------------------------|-------|-------|------|
| самки                   | самцы |                            |                                     | 2,2—3                                    | 3,3—4 | 4—5,5 | 6—2  |
| Вислинский залив        |       |                            |                                     |                                          |       |       |      |
| 56                      | 52    | 0                          | 0                                   | 6,5                                      | —     | 93,5  | —    |
| 34                      | 30    | 0                          | 0                                   | —                                        | —     | 22,0  | 78,0 |
| 30                      | 35    | 0,5                        | 0                                   | —                                        | —     | 59,5  | 40,5 |
| Рижский залив           |       |                            |                                     |                                          |       |       |      |
| 47                      | 49    | 0                          | 0                                   | 3,9                                      | 6,7   | 86,5  | 2,9  |
| 61                      | 46    | 0                          | 0                                   | 5,4                                      | 10,2  | 68,0  | 16,4 |

Таблица 2

Некоторые биологические показатели салаки, исследованной в районе Штольпенского желоба Балтийского моря (26 июня — 7 июля 1970 г.)

| Координаты выборки тралов, с. ш. — в. д. | Число исследованных рыб | Степень наполнения желудков, баллы | Степень ожирения внутренних органов, баллы | Количество рыб (в %) по стадиям зрелости |      |       |
|------------------------------------------|-------------------------|------------------------------------|--------------------------------------------|------------------------------------------|------|-------|
|                                          |                         |                                    |                                            | 2                                        | 2—3  | 3,3—4 |
| 55°16'—16°58'                            | 12                      | 0,7                                | 1,4                                        | 31,6                                     | 36,8 | 21,2  |
|                                          | 7                       | 0,3                                | 2,0                                        |                                          |      |       |
| 55°17'—17°06'                            | 15                      | 0,3                                | 1,2                                        | 75,5                                     | —    | 24,5  |
|                                          | 22                      | 0,4                                | 1,2                                        |                                          |      |       |
| 55°17'—16°53'                            | 16                      | 0                                  | 3,2                                        | 92,5                                     | 7,5  | —     |
|                                          | 24                      | 0                                  | 3,5                                        |                                          |      |       |
| 55°15'—16°49'                            | 33                      | 0,1                                | 1,3                                        | 69,0                                     | —    | 31,0  |
|                                          | 32                      | 0,1                                | 1,2                                        |                                          |      |       |
| 55°16'—16°53'                            | 46                      | 0                                  | 2,2                                        | 87,5                                     | —    | 12,5  |
|                                          | 43                      | 0                                  | 1,5                                        |                                          |      |       |
| 55°12'—16°33'                            | 27                      | 1,0                                | 2,0                                        | 77,0                                     | 5,2  | 17,8  |
|                                          | 30                      | 0,6                                | 1,8                                        |                                          |      |       |
| 55°17'—16°39'                            | 30                      | 0                                  | 2,3                                        | 80,0                                     | —    | 20,0  |
|                                          | 25                      | 0                                  | 2,0                                        |                                          |      |       |
| 55°17'—16°38'                            | 16                      | 0                                  | 1,6                                        | 70,0                                     | —    | 30,0  |
|                                          | 14                      | 0                                  | 1,8                                        |                                          |      |       |
| 55°16'—16°55'                            | 42                      | 0,4                                | 1,7                                        | 76,0                                     | —    | 24,0  |
|                                          | 24                      | 0,3                                | 1,3                                        |                                          |      |       |
| В целом по району                        | 237                     | 0,22                               | 1,8                                        | 76,0                                     | 3,3  | 20,7  |
|                                          | 221                     |                                    |                                            |                                          |      |       |

Примечание. Числитель — самки, знаменатель — самцы.

Как видно из приведенных данных, наиболее мелкая салака обитает в Рижском заливе, в остальных трех районах сильных различий в модальных размерах исследованных рыб не наблюдалось, но наиболее крупные особи (до 28 см) встречались в районе Штольпенского желоба. Нерестовая салака в Вислинском и Рижском заливах не питалась и не имела жира на внутренностях. Салака в районах Штольпенского желоба и западное о-вов Сааремаа и Хийумаа имела сравнительно большое содержание жира на внутренностях (соответственно 1,8 и 1,7).

Таблица 3

Некоторые биологические показатели салаки, исследованной в районе Балтийского моря западные островов Сааремаа и Хийумаа (октябрь 1970 г.)

| Координаты выборки тралов, с. ш. — в. д. | Число исследованных рыб | Степень наполнения желудков | Степень ожирения внутренностей | Количество рыб (в %) по стадиям зрелости |      |       |
|------------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|--------------------------------|------------------------------------------|------|-------|
|                                          |                         |                             |                                | 2                                        | 2—3  | 3,3—4 |
| 58°40'—21°38'                            | $\frac{49}{41}$         | 0                           | 2,1                            | 45,5                                     | 9,0  | 45,5  |
| 58°31'—21°00'                            | $\frac{45}{45}$         | 1,0                         | 1,5                            | 56,6                                     | 2,2  | 41,2  |
| 58°45'—21°22'                            | $\frac{49}{41}$         | 0,1                         | 1,5                            | 50,0                                     | 14,4 | 35,6  |
| 58°40'—21°25'                            | $\frac{42}{45}$         | 0,3                         | 1,6                            | 52,2                                     | 7,8  | 40,0  |
| 58°44'—20°45'                            | $\frac{52}{39}$         | 0,1                         | 1,7                            | 54,5                                     | 17,8 | 27,7  |
| В целом по району                        | $\frac{237}{214}$       | 0,3                         | 1,7                            | 51,5                                     | 10,7 | 37,8  |

Примечание. Числитель — самки, знаменатель — самцы.

Результаты йодной пробы показывают, что наиболее высокий процент положительных реакций (87—100) отмечается в районе Вислинского залива, более низкий в районах Рижского залива (89—96) и западные островов Сааремаа и Хийумаа (78—89). Наибольшее разнообразие в характере реакций и наименьший процент положительных реакций (10,5—88) наблюдаются в районе Штольпенского желоба.

Предположив, что отрицательный фенотип обусловлен гомозиготным состоянием рецессивного гена, а положительный результат — либо гомозиготным состоянием доминантного гена (в случае резко выраженной положительной реакции), либо гетерозиготным состоянием, т. е. совокупностью доминантного и рецессивного аллеля (в случае слабо положительной и положительной реакции), мы проверили это предположение в соответствии с требованиями закона Харди-Вейнберга по двухаллельной системе (Тихонов, 1965). Результаты анализа для каждой из исследованных проб салаки представлены на рисунке.

Среди исследованных салак оказались как сбалансированные по частоте генотипов, и следовательно, отвечающие закону моногибридного расщепления признака  $(A+a)^2$  в панмиктической популяции, так и не отвечающие этому правилу. В случае генотипически равновесных выборок критерий соответствия  $\chi^2$  (хи-квадрат) фактического количества фенотипов теоретически ожидаемому количеству по каждому из рассматриваемых классов (AA, Aa, aa) не превышает минимального

допустимого значения (3,841), при котором отбрасывается гипотеза о наличии генетического равновесия (при 95%-ном уровне вероятности). В случае генотипически несбалансированных выборок критерий  $\chi^2$  выше этого допустимого значения.

Из трех салак, взятых в Вислинском заливе, две обследованные в мае, оказались генотипически сбалансированными (критерий  $\chi^2$  равен, соответственно, 0,583 и 0,754), и можно считать, что популяции салаки, из которых взяты эти пробы, находятся в генетическом равновесии по рассматриваемому нами признаку — характеру взаимодействия сыворотки крови с йодным раствором Люголя. В то же время подтверждается гипотеза о двухаллельном генном контроле этого признака. Группировка салаки, обследованная в Вислинском заливе в июне, оказывается генотипически несбалансированной ( $\chi^2$  равен 9,713).

В Рижском заливе ни одна из двух исследованных проб салаки не является равновесной по частоте генотипов. В районе Штольпенского желоба равновесными оказываются четыре из девяти обследованных выборок салаки, в районе западные островов Сааремаа и Хийумаа — четыре из пяти. Из четырех обследованных экологических группировок салаки Балтийского моря генотипически сбалансированной оказывается лишь группировка в районе западные островов Сааремаа и Хийумаа со средней частотой рецессивного аллеля, равной  $0,387 \pm 0,054$ .

В связи с тем что в пределах каждой группировки салаки были обнаружены особи с различной стадией зрелости половых желез, можно полагать, что наблюдаемая разнокачественность исследуемых проб обусловлена именно этим смещением рыб с разной степенью зрелости гонад. Для проверки этого предположения мы разделили рыб в пределах каждой из четырех обследованных выборок салаки по стадиям зрелости и анализировали каждую из групп рыб (табл. 4).

Таблица 4

Проверка генетического равновесия и двухаллельности системы генного контроля исследуемого признака у группировок салаки с различными стадиями зрелости

| № пробы          | Стадия зрелости      | Число рыб | Частота рецессивного аллеля | $\pm m$ | $\chi^2$ |      |
|------------------|----------------------|-----------|-----------------------------|---------|----------|------|
| Вислинский залив |                      |           |                             |         |          |      |
| 1                | 5                    | 108       | 0,069                       | 0,019   | 0,583    |      |
| 2                | 6—2,5                | 62        | 0,024                       | 0,011   | 0,754    | 2,05 |
| 3                | 6—2                  | 25        | 0,120                       | 0,053   | 2,217    | 1,82 |
| 3                | 5                    | 38        | 0,275                       | 0,070   | 7,6      |      |
| Рижский залив    |                      |           |                             |         |          |      |
| 1                | 4—5,5                | 41        | 0,060                       | 0,027   | 1,518    |      |
| 1                | 4—5,5<br>менее 15 см | 54        | 0,176                       | 0,045   | 4,594    |      |
| 2                | 6—2                  | 10        | 0,050                       | 0,052   | 0,253    |      |
| 2                | 3,3—4                | 17        | 0,088                       | 0,052   | 1,169    | 0,5  |
| 2                | 4—5,5                | 86        | 0,192                       | 0,036   | 67,87    | 1,6  |
| 2                | 2,2—3                | 14        | 0,357                       | 0,135   | 6,58     |      |

| № проб        | Стадия зрелости                         | Число рыб | Частота рецессивного аллеля | $\pm m$ | $\chi^2$ |       |
|---------------|-----------------------------------------|-----------|-----------------------------|---------|----------|-------|
| Общая выборка | Район Штольпенского желоба              |           |                             |         |          |       |
|               | 3                                       | 236       | 0,494                       | 0,042   | 40,2     |       |
|               | 2—3                                     | 18        | 0,667                       | 0,112   | 10,125   | 1,44  |
|               | 3,3—4                                   | 58        | 0,456                       | 0,082   | 18,66    | 1,51  |
|               | Район западнее о-вов Сааремаа и Хийумаа |           |                             |         |          |       |
|               | 2                                       | 230       | 0,415                       | 0,052   | 1,334    |       |
|               | 2—3                                     | 49        | 0,388                       | 0,087   | 0,963    | 0,025 |
|               | 3,3—4                                   | 170       | 0,347                       | 0,042   | 0,029    | 0,042 |

В Вислинском заливе салака первой пробы была на 5-й стадии зрелости и, как указывалось выше, была генотипически сбалансированной. Большинство (81%) салаки второй пробы находилось на 6—2-й стадии зрелости, небольшая часть рыб на 4—5 и 5-й стадиях зрелости, что не отразилось на сбалансированности пробы. По сообщению Л. С. Шапиро\*, одновременно с нами проводившей морфологический анализ салаки, эти пробы были сравнительно однородными не только по размеру и стадии зрелости, но и по возрасту составлявших их особей. Так, основную массу (96%) первой пробы салаки составляли рыбы двух- и трехлетнего возраста с модальными размерами, соответственно, 14,5—15,5 и 17—18,5 см и с преобладанием 5-й стадии зрелости (80%). Основную массу (98%) второй пробы также составляли двух- и трехлетние особи с модальными размерами 15—16,8 и 17—18,8 см соответственно, но с преобладанием 6—2-й стадии зрелости (81%). Таким образом, однородность пробы по биологическим показателям рыб связана и с ее сбалансированностью по частоте генотипов.

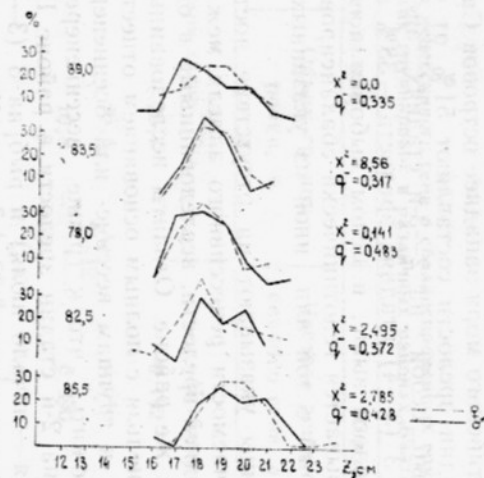
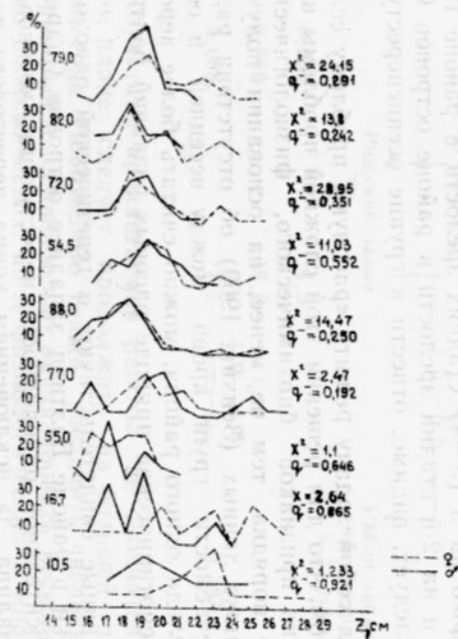
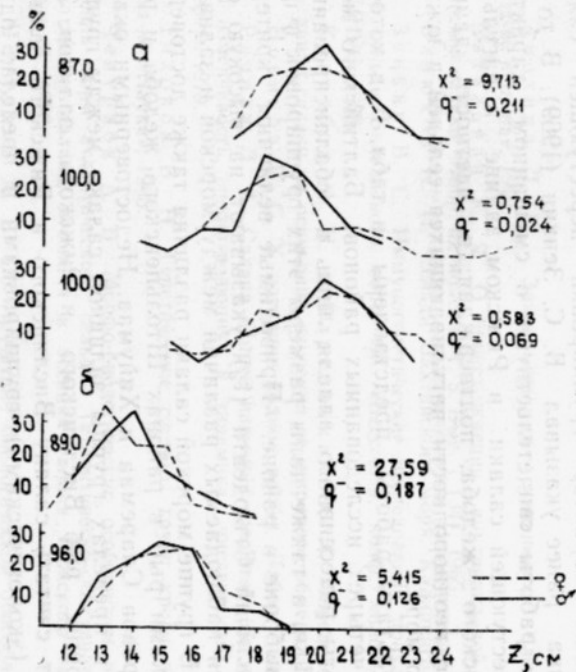
В третьей пробе, обследованной в Вислинском заливе в июне, генотипически сбалансированной оказывается лишь совокупность рыб на 6—2-й стадии зрелости (40%), салака с текучими половыми продуктами сбалансированной совокупности не образует.

В Рижском заливе из первой пробы, состоящей из рыб, находящихся на 4—5 и 5 стадиях зрелости, можно выделить генотипически сбалансированную группу особей размером менее 15 см (43% от общего количества рыб). Во второй пробе сбалансированными оказываются группы рыб на 6—2 и 3, 3—4 стадиях зрелости, составляющие соответственно 8 и 13,5% от общего количества рыб в пробе. Особи на 4—5, 5 и 2, 2—3 стадиях зрелости не образуют генотипически сбалансированных совокупностей.

В районе Штольпенского желоба совокупности рыб с определенной стадией зрелости — 2, 2—3 или 3 (3—4) — оказываются генотипически несбалансированными, если рассматривать в целом всю выборку рыб в этом районе. Однако те же группировки в пределах сбалансированных проб (например, пробы 1 и 2) оказываются также сбалансированными по соотношению генотипов.

\* Автор пользуется случаем выразить признательность Л. С. Шапиро за полученную информацию.





Размерный состав (в %), процент положительных реакций (цифры слева) частота рецессивного гена ( $q^-$ ) и критерий  $\chi^2$  для проб салаки:

*а* — исследованной в Вислинском; *б* — в Рижском заливах; *в* — в районе Штольненского желоба; *г* — в районе Балтийского моря западнее островов Сааремаа и Хийумаа.

В районе Балтийского моря западнее островов Сааремаа и Хийумаа рыбы на 2-й стадии зрелости составляют 51% от общего количества исследованных рыб, особи на 2—3-й стадиях зрелости составляют 11%, а особи на 3 (3—4) стадиях зрелости — 38% от общей выборки. Как уже указывалось выше, в целом выборка исследованных рыб в этом районе оказывается генотипически сбалансированной, так же как и совокупности рыб с той или иной из указанных стадий зрелости (см. табл. 4).

Данные таблицы указывают на отсутствие достоверных различий по частоте встречаемости рецессивного аллеля между совокупностями рыб с разной стадией зрелости, исследованными в одно и то же время и в одном и том же районе. Отолиты исследованных рыб не сравнивались, поэтому нельзя с полным основанием отнести особей с разной стадией зрелости к группам весенне- или осеннерестующей салаки. Можно предположить, что к группе весеннерестующих сельдей относятся рыбы на 2-й стадии зрелости в районе Штольпенского желоба (конец июня — начало июля) и рыб на 3 (3—4) стадиях зрелости в районе западнее островов Сааремаа и Хийумаа (октябрь 1970 г.). В свою очередь, рыб на 3 (3—4) стадиях зрелости в районе Штольпенского желоба и на 2-й стадии зрелости в районе островов Сааремаа и Хийумаа следует, видимо, отнести к группе осеннерестующих сельдей.

Не ставя перед собой задачу решить «расовую» проблему сельди и отдавая отчет о том, что для решения этой сложной проблемы необходим анализ многих признаков биохимического, физиологического и морфологического порядка, тем не менее, на основании полученных результатов, а также данных (Зенкин, 1969) об отсутствии различий по частоте встречаемости групп крови между весенней и осенней группировками сельди одного района, можно считать более вероятной точку зрения о фенотипической природе расовых различий балтийской сельди.

Полученные данные свидетельствуют о генетической однородности группировки салаки в районе Балтики западнее островов Сааремаа и Хийумаа, об относительной однородности нерестующих косяков салаки Вислинского залива, за исключением конца нерестового периода, когда на нерест в залив подходят, вероятно, особи из других популяций. На смешанный характер группировки нерестующей салаки Вислинского залива ранее указывал В. С. Зенкин (1969). В то же время результаты работы свидетельствуют о смешанном характере группировок нерестующей салаки в Рижском заливе и нагульной салаки Штольпенского желоба, подтверждая, в частности, данные (Бирюков, 1970) о неоднородности нагуливающих сельдей в южной части Балтийского моря.

Основные результаты работы представлены в табл. 5, в которой для каждого из четырех исследованных районов Балтийского моря приведены частоты рецессивного аллеля лишь в сбалансированных группировках салаки, а также даны размеры этих группировок в процентах к общей выборке в районе. Приводимые величины критерия достоверности различий Стьюдента ( $t_d$ ) указывают на высокую степень достоверности наблюдаемых различий между морской и заливной формами салаки. В группе морской салаки различия также достоверны между группировками рыб в районах Штольпенского желоба и района западнее островов Сааремаа и Хийумаа. Недостоверными оказываются различия в пределах группы заливной салаки между группировками нерестующих рыб Вислинского и Рижского заливов. Эти данные позволяют считать салаку Вислинского и Рижского заливов фенотипическими (экологическими) группировками в пределах одной популяции заливной салаки.

Таблица 5

Частота рецессивного гена в сбалансированных группировках  
и объем этих группировок в различных районах Балтийского моря

| Заливная салака                |                      | Морская салака                          |                      |
|--------------------------------|----------------------|-----------------------------------------|----------------------|
| Частота рецессивного гена, $q$ | Объем группировки, % | Частота рецессивного гена, $q$          | Объем группировки, % |
| Вислинский залив               |                      | Штольпенский залив                      |                      |
| 0,024                          | 26,7                 | 0,192                                   | 14,2                 |
| 0,069                          | 46,4                 | 0,646                                   | 8,8                  |
| 0,120                          | 10,8                 | 0,890                                   | 12,1                 |
| $t_d = 0,027-0,64$             |                      | $t_d = 3,7-5,3$                         |                      |
| Рижский залив                  |                      | Район западнее о-вов Сааремаа и Хийумаа |                      |
| 0,050                          | 4,5                  |                                         |                      |
| 0,060                          | 18,6                 |                                         |                      |
| 0,088                          | 7,7                  | 0,387                                   | 80-100               |
| $t_d = 4,0-4,6$                |                      |                                         |                      |

Результаты предлагаемой работы не окончательны. Исследования в этом плане следует продолжить на большей акватории и во все сезоны года. Необходимо также увеличить численность исследуемых выборок рыб и одновременно анализировать несколько показателей не только биохимических, но и физиологических и морфологических.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Анохина Л. Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. М., Изд-во «Наука», 1969.
- Батальянц К. Я. О происхождении внутривидовой дифференциации балтийской салаки «Вопр. ихтиол.» Т. 5. Вып. 1 (34), 1965.
- Бирюков Н. П. Сельди Балтийского моря. Калининград. АтлантНИРО, 1970.
- Зенкин В. С. Иммуногенетические исследования популяций весенней и осенней сельди Балтийского моря. Сб. «Всесоюзн. конф. молодых ученых», Мурманск. ГИНРО, 1969.
- Кривобок М. Н. и Тарковская О. Н. Определение сроков нерестовых миграций салаки на основании изучения ее жирового обмена. Тр. ВНИРО. Т. 42, 1960.
- Новиков В. С. К методике йодной пробы. Лабор. дело. № 12, 1963.
- Раппак Л. А. Салака *Clupea harengus membras* (Биологические группировки, их изменчивость, микроэволюция и динамика численности). Автореф. докт. дисс. Тарту., 1970.
- Тихонов В. Н. Генетические системы групп крови животных. Новосибирск, Изд-во «Наука», 1965.
- Чепурнов А. В. Морфо-биологические особенности внутривидовых биологических форм атлантической сельди (атлантическо-скандинавская сельдь, морская балтийская салака, весенняя и осенняя салака Рижского залива), Автореф. канд. дисс. М., 1963.
- Чепурнов А. В. Об отсутствии биологической обособленности сезонных форм салаки Рижского залива. «Вопр. ихтиол.» Т. 7. Вып. 6, 1967.

## R. F. Fedyakhina

## Summary

It has been shown that the group of Baltic herring from the area west of the Saaremaa and Hiiumaa Islands reveals characters of an isolated population. The spawning groups of Baltic herring in the Gulfs of Riga and Finland and in the Stolpe Channel are of a mixed nature.



УДК 597.553.1+597—111(261)

**ОБ ИДЕНТИЧНОСТИ «С» И «А» ЭРИТРОЦИТАРНЫХ АНТИГЕНОВ  
У АТЛАНТИЧЕСКОЙ СЕЛЬДИ И АНАЛИЗ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ  
ГРУПП КРОВИ У СЕЛЬДИ БАНКИ ДЖОРДЖЕС**

В. С. ЗЕНКИН

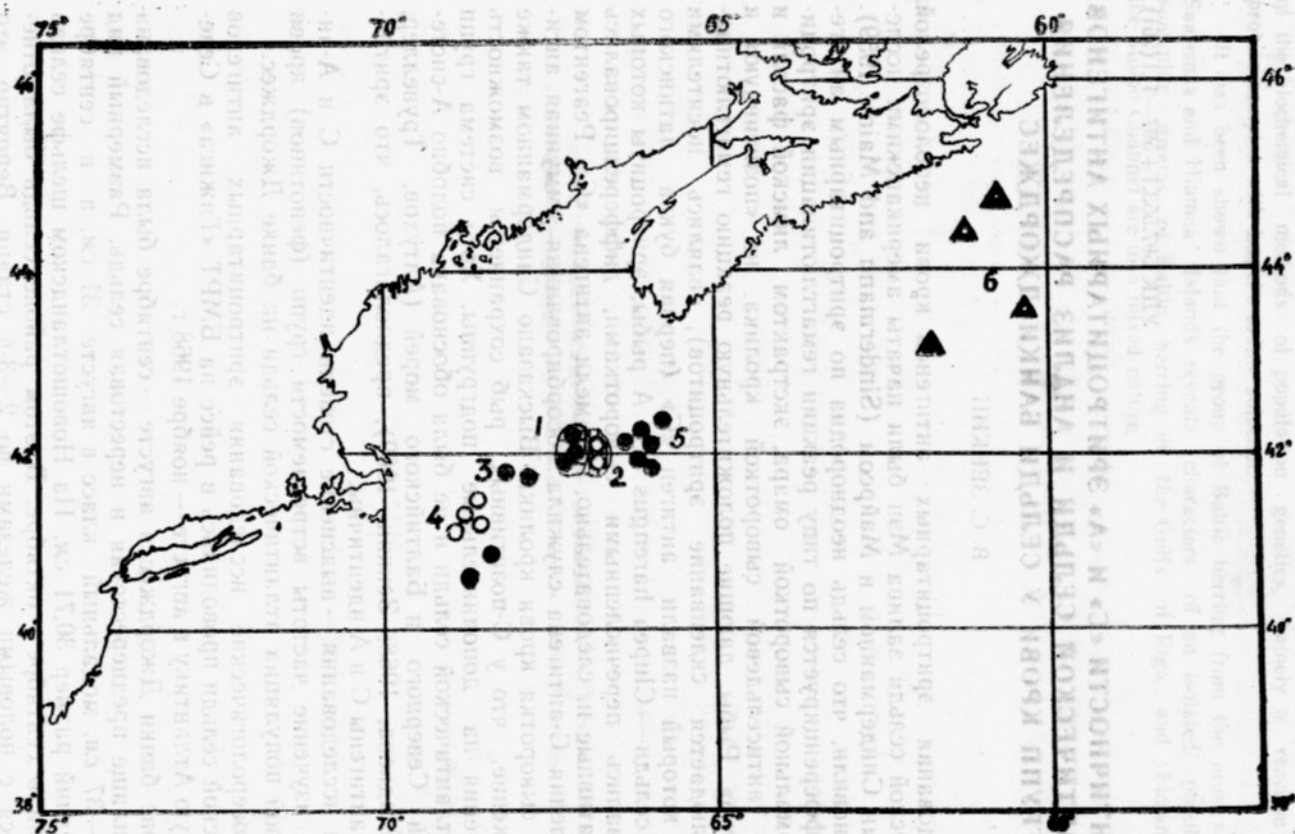
Исследования эритроцитарных антигенов крови неполовозрелой атлантической сельди залива Мэн были начаты американскими исследователями Синдерманном и Майрсом (Sindermann and Mairs, 1959). Они установили, что сельдь неоднородна по эритроцитарным антигенам и дифференцируется по типу реакции гемагглютинации эритроцитов с нормальной сывороткой омара, экстрактом лимской фасоли и иммунной антисельдевой сывороткой кролика на «позитивную» и «негативную». Рыбы, дающие положительную реакцию гемагглютинации (наблюдается склеивание эритроцитов), являлись носителями антигена, который назвали антиген «С» (первая буква латинского названия сельди — *Clupea harengus* L.). А рыбы, эритроциты которых не склеивались перечисленными сыворотками, дифференцировались как С-негативные и, следовательно, не имели антигена «С». Реагентом для выявления С-антигена служила абсорбированная иммунная антисельдевая сыворотка крови кролика. Высказано Синдерманном также предположение, что у С-позитивных рыб сохраняется возможность подразделения на дополнительные подгруппы. Хотя система групп крови у атлантической сельди и не была обоснована подобно А-системе сельдей Северного и Балтийского морей (Алтухов, Трувеллер, Зенкин, Гладкова, 1968; Зенкин, 1969), предполагалось, что эритроцитарные антигены С и А идентичны.

Задача исследования — выяснение степени идентичности С и А-антигенов и изучение частоты встречаемости групп (фенотипов) крови у нерестовой популяции атлантической сельди на банке Джорджес.

Иммуносерологические исследования эритроцитарных антигенов атлантической сельди проводились в рейсе на БМРТ «Гижига» в Северо-Западную Атлантику в августе — ноябре 1968 г.

В районе банки Джорджес в августе — сентябре была исследована на нерестилище преднерестовая и нерестовая сельдь. Размерный ряд сельди 22—37 см, модальный класс в августе 31 см, а в сентябре 32 см, средний размер 30,71 см. На Новошотландском шельфе сельдь исследовали в сентябре — октябре. В этом районе сельдь была отнерестившейся с половыми железами во 2—3-й стадии. Вероятно, это была сельдь осенне-летнего нереста. Размерный ряд сельди 27—40 см, мода 34 см, средний размер 33,53 см.

В октябре — ноябре были изучены отнерестившиеся скопления сельди в районах банки Браунс и на юго-западных склонах банки Джорджес.



Районы взятия проб сельди для иммуносерологического анализа и группировки, выделенные на банке Джорджес.  
 1 и 2 — северные склоны банки (темные кружки — группировка с фенотипами  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_3$ , светлые кружки — группировка с фенотипами  $A_1$  и  $A_2$ ); 3 — северо-западные склоны банки; 4 — западные склоны; 5 — северо-восточные склоны; 6 — треугольники Ново-шотландский шельф.

Всего в Северо-Западной Атлантике была исследована кровь 2020-ти сельдей (1500 преднерестовых и нерестовых и 270 отнерестившихся в районе банки Джорджес), а также 250-ти из района Новошотландского шельфа. Места взятия проб сельди и районы показаны на рисунке.

Эритроцитарные антигены атлантической сельди исследовали при помощи реакции агглютинации на предметном стекле во влажных чашках Петри. Методика постановки опыта и взятия крови у рыб подробно описана ранее (Алтухов, Апекин и Лиманский, 1964; Алтухов, Трувеллер, Зенкин, Гладкова, 1968).

Оценивали реакцию агглютинации через 15 мин. после ее постановки по пятибальной шкале под малым увеличением микроскопа (об.  $\times 8$  ок.  $\times 7$ ) по следующей примерно схеме: «++++» — агглютинировано 100% клеток, «+++» — 75%, «++» — 50%, «+» — 25%, «±» — отдельные комочки из 3—4-х скленных эритроцитов, «—» — реакции нет.

Эритроциты сельдей Северо-Западной Атлантики испытывали в опытах гемагглютинации с нормальными гетероагглютинирующими сыворотками крови человека системы АВО (групп крови А, В, АВ, О) различных серий и с иммунными сыворотками кроликов, полученными на эритроцитарные антигены весенне-нерестующей сельди Вислинского залива и эритроцитарные антигены сельди из Северного моря.

Во время работ в Северо-Западной Атлантике эритроцитарные антигены сельди исследовали полученной в рейсе сывороткой крови омара (*Homarus americanus*).

Для повышения специфичности иммунной сыворотки проводили абсорбцию, суть которой сводится к постепенному истощению антисыворотки определенными антигенами. Абсорбцию проводили в пробирках, куда к разведенной (1:16) антисыворотке добавляли отмытые в физиологическом (0,85%) растворе эритроциты сельди в соотношении 1:4 (на 4 части антисыворотки берется 1 часть эритроцитов). Содержимое пробирки хорошо перемешивали встряхиванием в течение 20—30 мин, затем центрифугировали до полного осаждения хлопьев склеенных эритроцитов. После центрифугирования надосадочную жидкость проверяли на полноту абсорбции и в случае «положительной реакции» абсорбцию повторяли с новой порцией эритроцитов до полного истощения иммунной сыворотки. Абсорбированная антисыворотка служила одним из реагентов для выявления групповых эритроцитарных антигенов (групп крови) у атлантических сельдей.

При определении частоты встречаемости групп крови (фенотипов  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_0$ ) у сельдей Северо-Западной Атлантики брали из траловых уловов по 50-100 экз. Эти выборки вполне реально отражают существующую частоту генов в популяциях исследованных рыб.

Расчет генного равновесия (сбалансированности) исследуемых популяций рыб и статистическая проверка нулевой гипотезы относительно трехаллельной системы групп крови у сельди проводились по закону Харди-Вейнберга и формулам Бернштейна для трехаллельной системы (АВО) групп крови человека (Тихонов, 1965; Штерн, 1965).

Весь собранный материал по сельди Северо-Западной Атлантики был статистически обработан методом  $\chi^2$  (критерий соответствия) по Харди-Вейнбергу.

Данные иммуносерологического исследования эритроцитарных антигенов атлантической сельди банки Джорджес с реагентами на А-антиген, подобранными к эритроцитарным антигенам сельди Северного моря и балтийской салаки и реагентом на С-антиген (сыворотка крови омара) приведены в табл. 1.

Характер реакции гемагглютинации эритроцитов атлантической сельди  
 банки Джорджес с реагентами на А-антиген североморской  
 и балтийской сельди и сыворотки омара

| Сыворотки<br>крови                        | Номер пробы |      |   |      |   |      |      |      |    |      |
|-------------------------------------------|-------------|------|---|------|---|------|------|------|----|------|
|                                           | 1           | 2    | 3 | 4    | 5 | 6    | 7    | 8    | 9  | 10   |
| Человека<br>группы                        |             |      |   |      |   |      |      |      |    |      |
| А                                         | +++         | ++   | — | +++  | ± | +    | ++   | +++  | +  | +++  |
| В                                         | ++++        | +++  | — | ++++ | + | ++++ | ++++ | ++++ | ++ | ++++ |
| АВ                                        | ++++        | ++++ | — | ++++ | + | ++++ | ++++ | ++++ | ++ | ++++ |
| О                                         | ++++        | +++  | — | ++++ | + | ++++ | ++++ | ++++ | ++ | ++++ |
| Антисель-<br>девая:<br>кроличья<br>(1:64) | ++++        | ++++ | — | ++++ | + | ++++ | ++++ | ++++ | ++ | ++++ |
| Омара                                     | ++++        | ++++ | — | ++++ | + | +++  | ++++ | ++++ | ++ | ++++ |

Как видно из табл. 1, использованные реагенты на эритроцитарные антигены североморской и балтийской сельди выявляют у атлантической сельди группы крови, аналогичные группам (фенотипам  $A_1$ ,  $A_2$  и  $A_0$ ), обнаруженным ранее у североморской и балтийской сельди (Алтухов, Трувеллер, Зенкин, Гладкова, 1968). Рыбы (№ 3), дающие негативную реакцию и классифицированные Синдерманном как «С-негативные», описаны нами как  $A_0$ -фенотип крови, дающие позитивную реакцию (№ 1, 2 и 3—10), «С-позитивные» как  $A_1$  и  $A_2$ -фенотипы, так как среди положительно реагирующих рыб наблюдается все же неоднородность по силе и степени склеивания эритроцитов.  $A_1$ -фенотип объединяет рыб, дающих полную агглютинацию эритроцитов (№ 1, 2, 4, 6, 7, 8, 10), а  $A_2$ -фенотип — более слабую (№ 5 и 9). Несомненно,  $A_2$ -фенотип — это та подгруппа, которую предполагали, но не описали Синдерманн и Майрс (1959). Нами также установлено, что сыворотка крови омара по характеру агглютинации (по всей вероятности, детерминантным группам) идентична сывороткам крови человека системы АВО и иммунной антисельдовой сыворотке крови кролика.

Поскольку во всех исследованиях были использованы идентичные реагенты и получены одинаковые типы реакций у атлантической, североморской и балтийской сельди, несомненно, что эритроцитарные антигены идентичны и составляют единую генетическую систему групп крови для всех атлантических сельдей вида.

Выяснив идентичность С- и А-антигенов, мы исследовали частоту встречаемости групп крови (фенотипов  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_0$ ) у нерестовой популяции сельди в районе нерестилища на северо-восточных склонах банки Джорджес в августе—сентябре 1968 г. и у отнерестившихся скоплений сельди в районе банки Джорджес и Новошотландского шельфа (октябрь—ноябрь 1968 г.)

В табл. 2 представлены абсолютные соотношения феногрупп крови атлантической сельди из траловых уловов, выполненных в разных районах Северо-Западной Атлантики в течение всего рейса август—ноябрь 1968 г. Эти данные отражают реальную картину изменения



соотношения фенотипов крови у сельди, которую наблюдали в разных районах банки Джорджес и в разное время года. Однако чтобы получить представление о соотношении феногрупп крови в исследованных скоплениях сельди, необходимо сгруппировать полученный материал по районам и времени работ и рассчитать частоты встречаемости фенотипов крови в этих группах.

**Абсолютное соотношение групп крови А-системы у сельди банки Джорджес и Новошотландского шельфа из траловых уловов (август—ноябрь 1968 г.)**

Таблица 2

| Номер<br>пробы | Координаты |         | Число<br>исследо-<br>ванных<br>рыб | Фенотипы       |                |                |
|----------------|------------|---------|------------------------------------|----------------|----------------|----------------|
|                | Широта     | Долгота |                                    | A <sub>1</sub> | A <sub>2</sub> | A <sub>0</sub> |
| Август         |            |         |                                    |                |                |                |
| 1              | 42°06'0    | 67°19'8 | 50                                 | 49             | 0              | 1              |
| 2              | 41°58'3    | 67°45'4 | 50                                 | 49             | 1              | 0              |
| 3              | 42°12'3    | 67°00'0 | 50                                 | 47             | 2              | 1              |
| 4              | 42°05'5    | 67°07'7 | 50                                 | 46             | 2              | 2              |
| 5              | 42°09'2    | 67°07'7 | 50                                 | 46             | 2              | 2              |
| 6              | 42°03'5    | 67°04'2 | 50                                 | 48             | 0              | 2              |
| Сентябрь       |            |         |                                    |                |                |                |
| 7              | 42°07'0    | 66°56'0 | 50                                 | 50             | 0              | 0              |
| 8              | 41°59'2    | 66°48'4 | 50                                 | 46             | 2              | 2              |
| 9              | 42°03'2    | 66°58'0 | 50                                 | 47             | 3              | 0              |
| 10             | 42°00'0    | 67°03'8 | 50                                 | 47             | 2              | 1              |
| 11             | 41°56'8    | 67°34'5 | 50                                 | 47             | 1              | 2              |
| 12             | 42°01'7    | 66°57'0 | 100                                | 94             | 6              | 0              |
| 13             | 42°04'8    | 67°02'3 | 100                                | 95             | 2              | 3              |
| 14             | 41°57'2    | 67°13'0 | 50                                 | 47             | 3              | 0              |
| 15             | 42°04'4    | 67°01'6 | 50                                 | 48             | 1              | 1              |
| 16             | 42°01'5    | 66°59'5 | 50                                 | 46             | 4              | 0              |
| 17             | 42°04'8    | 67°05'1 | 50                                 | 48             | 1              | 1              |
| 18             | 41°57'7    | 67°07'8 | 50                                 | 47             | 3              | 0              |
| 19             | 41°57'3    | 67°07'6 | 50                                 | 47             | 1              | 2              |
| 20             | 41°59'0    | 67°08'2 | 50                                 | 49             | 1              | 0              |
| 21             | 41°58'0    | 67°08'7 | 50                                 | 48             | 2              | 0              |
| 22             | 41°59'0    | 67°09'0 | 50                                 | 48             | 1              | 1              |
| 23             | 41°16'5    | 68°40'0 | 100                                | 98             | 2              | 0              |
| 24             | 41°06'0    | 68°58'5 | 50                                 | 50             | 0              | 0              |
| 25             | 42°06'0    | 66°13'0 | 50                                 | 49             | 1              | 0              |
| 26             | 43°08'0    | 61°37'0 | 50                                 | 49             | 1              | 0              |
| 27             | 43°29'3    | 60°03'2 | 100                                | 99             | 1              | 0              |

| Номер<br>пробы | Координаты |         | Число<br>исследо-<br>ванных<br>рыб | Фенотипы       |                |                |
|----------------|------------|---------|------------------------------------|----------------|----------------|----------------|
|                | Широта     | Долгота |                                    | A <sub>1</sub> | A <sub>2</sub> | A <sub>0</sub> |
| Н о я б р ь    |            |         |                                    |                |                |                |
| 28             | 44°29'2    | 61°19'0 | 50                                 | 49             | 1              | 0              |
| 29             | 44°29'1    | 60°51'3 | 50                                 | 50             | 0              | 0              |
| 30             | 42°33'0    | 66°10'4 | 50                                 | 46             | 3              | 1              |
| 31             | 42°14'0    | 66°30'0 | 50                                 | 46             | 3              | 1              |
| 32             | 41°34'4    | 65°56'3 | 20                                 | 19             | 1              | 0              |
| 33             | 41°41'9    | 66°04'0 | 50                                 | 50             | 0              | 0              |
| 34             | 42°08'3    | 66°46'9 | 50                                 | 47             | 1              | 2              |
| 35             | 41°31'6    | 68°35'2 | 50                                 | 48             | 1              | 1              |
| 36             | 40°38'0    | 69°29'5 | 50                                 | 48             | 1              | 1              |
| 37             | 40°43'7    | 68°13'7 | 50                                 | 47             | 2              | 1              |
| Всего          |            |         | 2020                               | 1936           | 57             | 27             |

Данные табл. 3 показывают соотношение частот фенотипов в выборках, сделанных на банке Джорджес в районе нерестилища на преднерестовой и нерестовой сельди (№ 1 и 2) и в других районах банки Джорджес и Новошотландского шельфа (№ 3—6). В районе нерестилища на северных склонах банки Джорджес по числу фенотипов и по частоте их встречаемости было выявлено две группировки сельди, одна из них — № 2 (см. табл. 3 и рисунок) характеризуется отсутствием A<sub>0</sub>-фенотипа, который ни разу не встретился среди 450-ти особей, исследованных в этом районе. На рисунке эта группировка оконтурена по местам взятия проб и заштрихована вертикальной штриховкой. Вблизи от этой группировки была выявлена группировка сельди (№ 1, горизонтальная штриховка), в которой постоянно наблюдались все три фенотипа. Расчет генного равновесия для этой группировки методом  $\chi^2$  показывает, что эта популяция сбалансирована ( $\chi^2=2,3796$ ), а система групп крови трехаллельная (нулевая гипотеза о трехаллельности подтверждается расчетом —  $\chi^2<3,841$ ). Выявленные в районе нерестилища группировки сельди имели одинаковый размерный ряд, близкие средние размеры и одинаковое физиологическое состояние особей.

На северо-западных склонах банки Джорджес была выявлена также группа сельди (№ 3), приближающаяся по частоте фенотипов к группе № 1, а на западных склонах группа № 4, близкая к группе № 2, так как тоже не имела A<sub>0</sub>-фенотипа и по характеру кривой размерного ряда и модальному классу совпадала с последней.

На северо-восточных и юго-западных склонах банки Джорджес исследовалась в октябре — ноябре отнерестившаяся сельдь, которая могла смешиваться с другими отнерестившимися группировками для миграции в район зимовки. Эта группировка имела все три фенотипа крови, однако частота их свидетельствовала о смешанности, что вполне вероятно.

Таблица 3

## Порайонное объединение проб сельди и соотношение частот фенотипов в выборках

| Номер пробы | Место взятия проб                      | Время постановки опытов | Число проб | Число исследованных рыб | Частота фенотипов |                |                |
|-------------|----------------------------------------|-------------------------|------------|-------------------------|-------------------|----------------|----------------|
|             |                                        |                         |            |                         | A <sub>1</sub>    | A <sub>2</sub> | A <sub>0</sub> |
|             | Банка Джорджес                         |                         |            |                         |                   |                |                |
| 1           | северные склоны                        | 22.08—18.09             | 12         | 650                     | 0,9478            | 0,0246         | 0,0276         |
| 2           | северные склоны                        | 2.09—18.09              | 8          | 450                     | 0,9510            | 0,0490         | 0,0000         |
| 3           | северо-западные склоны                 | 25.08—7.07              | 2          | 100                     | 0,9600            | 0,0200         | 0,0200         |
| 4           | западные склоны                        | 19.09—22.09             | 3          | 200                     | 0,9850            | 0,0150         | 0,0000         |
| 5           | северо-восточные и юго-западные склоны | 23.10—21.11             | 8          | 370                     | 0,9490            | 0,0310         | 0,0200         |
| 6           | Новошотландский шельф                  | 26.09—11.10             | 4          | 250                     | 0,9880            | 0,0120         | 0,0000         |

На Новошотландском шельфе исследованная сельдь не имела A<sub>0</sub>-фенотипа и отличалась от популяции сельди банки Джорджес повышенной частотой фенотипа A<sub>1</sub>. Данные распределения частот A-антигена по этому району абсолютно совпадают с результатами, полученными Синдерманном (1962) по распределению C-антигена в популяции сельди залива Святого Лаврентия (100%) и близлежащем районе Новошотландского шельфа. Это еще раз свидетельствует об идентичности этих антигенов, т. е. точнее это один и тот же антиген.

Для дальнейшей идентификации популяций и определения «единиц запаса» сельди Северо-Западной Атлантики необходимо продолжить исследования, особенно в районах нерестилищ, для получения сопоставимых данных за несколько лет.

## ВЫВОДЫ

1. Исследования эритроцитарных антигенов атлантической сельди банки Джорджес, проведенные с реагентами на A-антиген североморской сельди и балтийской салаки, показали идентичность C- и A-антигенов. Таким образом, один и тот же антиген, названный по-разному, является общим для всего вида *Clupea harengus* L. и балтийского подвида *Clupea harengus membras* L.

2. По частоте встречаемости и по числу фенотипов (групп) крови было выделено две группировки сельди в районе нерестилища на северо-восточных склонах банки Джорджес.

3. Характер распределения частоты антигена у сельди банки Джорджес и Новошотландского шельфа, полученный нами, близок к данным Синдермана.

## ЛИТЕРАТУРА

Алтухов Ю. П., Трувеллер К. А., Зенкин В. С., Гладкова Н. С. A—система групп крови атлантической сельди (*Clupea harengus* L.). «Генетика». Т. 4, № 2, 1968.

Зенкин В. С. Иммуногенетические исследования популяций весенней и осенней сельди Балтийского моря. Сб. Всесоюзная конференция молодых ученых. ГИНРО, Мурманск, 1969.

Тихонов В. Н. Генетические системы групп крови животных. Новосибирск, изд-во «Наука», 1965.

Штерн К. Основы генетики человека. М., изд-во «Медицина», 1965.

Sindermann, C. J. and Mairs, D. F. A major blood group system in Atlantic herring. *Copeia*, No. 3, 1959.

Sindermann, C. J. Serology of Atlantic Clupeoid fishes. *Amer. Nat.*, Vol. 96, No. 889, 1962.

# ON THE IDENTITY OF «C» AND «A» ERYTHROCYTE ANTIGENS IN ATLANTIC HERRING AND THE ANALYSIS OF BLOOD GROUPS DISTRIBUTION IN GEORGES BANK HERRING

B. S. Zenkin

## Summary

As a result of blood investigations the identity of «C» and «A» erythrocyte antigens in herring has been established and a system has been found of blood groups identical with the three-allelic A-system of the North Sea and Baltic herring, which, in all probability, is common to all Atlantic herrings.

Based on the quantity and frequency of phenotypes (blood groups), two groups of prespawning herring are recognized in the spawning area on the north-eastern slopes of Georges Bank.



УДК 597.553.2+597—111+597—105

**ЗНАЧЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ БЕЛКОВЫХ ФРАКЦИЙ СЫВОРОТКИ  
КРОВИ В РЕГУЛЯЦИИ ВОДНО-СОЛЕВОГО ОБМЕНА  
У ЛОСОСЕВЫХ РЫБ**

Ю. А. КЛЯВСОНС

В период смолтификации молодь лосося приобретает определенную резистентность к изменению солености внешней среды. Было показано, что у проходных рыб, в частности у балтийского лосося, в период активных миграций вырабатывается специфичный механизм водно-солевого обмена, направленный на сохранение гомоосмии (Привольнев и др., 1960; Наточин, Бочаров, 1962; Привольнев, 1966; Клявсонс, 1970а). Такой механизм осморегуляции требует активного сохранения динамического равновесия водно-солевого баланса в разных тканевых системах организма.

Существенную роль в осуществлении постоянства водно-солевого обмена (гомоосмии) играют белки плазмы крови рыб. Некоторые белки в зависимости от молекулярной структуры в разной степени участвуют в процессе связывания воды.

Коллоидно-осмотическое давление у рыб невелико, по данным Р. Мейера (Meuer, 1935), — 146—250 мм вод. ст. Однако несмотря на то, что осмотическое давление, создаваемое белками крови невелико, они влияют на водно-солевой обмен. Так например, в зависимости от изменения равновесия осмотическо-гидростатического давления в кровеносных сосудах происходит или абсорбция или десорбция воды и солей, в ней растворенных.

Основная роль в описываемых процессах у человека и животных принадлежит альбуминам. Именно они поддерживают постоянный объем плазмы, вызывая передвижение воды из сосудов в ткани и наоборот. Альбумины являются также антигемолитическим белком (Kulow, 1966). В молекуле альбумина много полярных диссоциирующих боковых цепей, чем и объясняется способность этого белка связывать и переносить разные вещества и ионы. Интересно, что альбумины связывают и транспортируют ионы кальция (Kulow, 1966). Как известно, ионы кальция способствуют удалению воды из организма. Таким образом, кальций через посредство альбуминов, по-видимому, может играть определенную роль в процессах водно-солевого обмена.

Для более глубокого изучения перестройки осморегуляции у молоди лосося в премиграционный период были сопоставлены данные сезонной динамики белковых фракций и общего белка с количеством осмотически активных веществ сыворотки крови. Особое внимание уделялось периоду смолтификации. Общая картина изменения этих показателей показана в опубликованных ранее работах (Клявсонс, 1968, 1970б).

Объектом исследования служила молодь лосося, выращиваемая на рыбоводном заводе «Карли», с ярко выраженными признаками смолтификации и группа одновозрастной молодежи, не имевшей признаков смолтификации (пестрятки). Пробы крови у смолтов, как правило, брали индивидуально от каждой рыбы. У лососей-пестряток кровь собирали от пяти рыб. В каждой пробе определяли соотношение белковых фракций, общее содержание белка и концентрацию осмотически активных веществ.

Электрофорез и идентификацию отдельных фракций сыворотки крови проводили по методике, описанной ранее (Клявсонс, 1970в). Общий сывороточный белок определяли при помощи рефрактометра ИРФ-22.

Концентрацию осмотически активных веществ определяли по депрессии точки замерзания сыворотки крови ( $\Delta$ ), которую в свою очередь определяли при помощи термоэлементов по модифицированной методике (Клявсонс, 1967).

В период смолтификации в организме лосося изменяются соотношения белковых фракций и точка замерзания сыворотки крови (Клявсонс, 1970б). Исследования сезонной динамики этих показателей в предмиграционный период выявили определенные функциональные связи между ними. Оказалось, что наиболее тесно связаны с точкой замерзания сыворотки крови сывороточные альбумины (табл. 1). Была найдена высокая положительная корреляция ( $r = +0,84$ ),  $p < 0,01$  между содержанием сывороточных альбуминов и концентрацией осмотически активных веществ в крови молодежи лосося в период смолтификации. Такая связь была установлена только в период предмиграционного метаморфоза, длившегося около 3 мес.

Таблица 1

Изменение точки замерзания сыворотки, содержания альбуминовой фракции и белка сыворотки крови у молодежи лосося в процессе смолтификации

| Дата взятия пробы | n  | $\Delta - t^{\circ}\text{C}$ | Содержание альбуминовой фракции, % | Концентрация сывороточного белка, % |
|-------------------|----|------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|
| 10 марта          | 17 | $0,56 \pm 0,01$              | $14,33 \pm 0,53$                   | 3,9                                 |
| 20 марта          | 7  | $0,61 \pm 0,02$              | $15,92 \pm 0,99$                   | 4,0                                 |
| 2 апреля          | 8  | $0,58 \pm 0,01$              | $14,53 \pm 0,53$                   | 4,4                                 |
| 17 апреля         | 9  | $0,62 \pm 0,02$              | $15,02 \pm 0,02$                   | 4,6                                 |
| 7 мая             | 6  | $0,62 \pm 0,01$              | $15,49 \pm 0,27$                   | 5,4                                 |
| 13—17 мая*        | 10 | $0,63 \pm 0,01$              | $16,88 \pm 0,31$                   | 5,5                                 |

\* Заводская молодь лосося во время покатной миграции.

У несеребряющей молодежи-пестряток (табл. 2), подобная закономерность не была констатирована ( $p = +0,36$ ).

Содержание общего белка (см. табл. 1) изменяется аналогично с изменениями точки замерзания сыворотки. В период смолтификации между концентрацией сывороточного белка и дельтой крови молодежи лосося существует высокая положительная зависимость ( $r = +0,79$ ),  $p < 0,01$ . У молодежи, не достигшей смолтификации, подобной связи отмечено не было ( $r = -0,76$ ).

Колебания точки замерзания сыворотки крови,  
содержания альбуминовой фракции  
и белка сыворотки крови у пестряток лосося

| Дата взятия пробы | $\Delta - t^{\circ}\text{C}$ | Содержание<br>альбуминовой<br>фракции, % | Содержание<br>сывороточного<br>белка, % |
|-------------------|------------------------------|------------------------------------------|-----------------------------------------|
| 10 марта          | 0,56                         | 13,10                                    | 4,12                                    |
| 2 апреля          | 0,52                         | 11,76                                    | 4,51                                    |
| 17 апреля         | 0,54                         | 14,10                                    | 4,51                                    |
| 24 апреля         | 0,52                         | 12,31                                    | 4,98                                    |
| 7 мая             | 0,52                         | 13,79                                    | 5,44                                    |

Рядом исследований у молоди лосося в предмиграционный период была отмечена так называемая стабилизация осморегуляционных процессов, иными словами, рыбы в этот период становятся более или менее независимыми от изменения солености внешней среды (Houston, Threagold, 1963; Привольнев, 1965; Conte et al, 1966; Miles, Smith, 1968). Первичным импульсом такого поведения организма в определенный этап онтогенеза проходных рыб является специфичная деятельность гипоталамо-гипофизарной системы (Баранникова, 1965; Baggerman, 1960). Однако сам механизм поддержания гомеостазиса до сих пор не получил должного объяснения. Несомненно, большая роль в этом процессе принадлежит сывороточным белкам, в частности альбуминам. Как было показано, в период смолтификации существуют тождественные колебания уровней осмотически активных веществ и альбуминов сыворотки крови. Такая связь была констатирована только у рыб, имеющих морфологические и поведенческие признаки смолтификации, т. е. серебристую окраску, увеличение прогонистости, присутствие инстинкта ската. Можно предполагать, что в предмиграционный период альбумины под влиянием специфичной гормональной активности организма являются функциональным звеном для создания определенного водно-солевого баланса в зависимости от ионной концентрации окружающей среды.

### ВЫВОДЫ

1. В предмиграционный период у смолтов балтийского лосося наблюдается прямая корреляционная зависимость между величинами депрессии точки замерзания, содержания альбуминовой фракции и общим белком сыворотки крови рыб.

2. У пестряток лосося подобная связь не была констатирована.

3. Отдельные белки сыворотки крови, главным образом альбумины участвуют в сохранении гомеостазиса у проходных рыб в предмиграционный период.

### ЛИТЕРАТУРА

Баранникова И. А. Функциональные основы миграционного поведения анадромных рыб. Сб. «Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных». М., 1965.

Клявсонс Ю. А. К методике криоскопического исследования сыворотки крови с помощью термозлементов. Сб. «Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря», № 3, Рига, 1967.

Клявсонс Ю. А. Физиологическая оценка молоди лосося, выращиваемого на рыбоводных заводах Латвийской ССР. Материалы конференции молодых ученых-биологов, посвященной пятидесятилетию ВЛКСМ, Рига, 1968.

Клявсонс Ю. А. Метаморфоз осморегуляционных процессов балтийского лосося в периоды миграций. Сб. «Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря», № 7, 1970а.

Клявсонс Ю. А. Физиологические изменения в организме балтийского лосося в период смолтификации. «Рыбное хозяйство», 1970б, № 3.

Клявсонс Ю. А. Физиологические функции отдельных белковых фракций сыворотки крови в онтогенезе балтийского лосося (*Salmo Salar*). Труды БалтНИИРХ. Т. IV, Рига, 1970в.

Наточин Ю. В. и Бочаров Г. Д. Активизация экскретирующих натрий клеток в жабрах горбуши и кеты при их адаптации к жизни в морской воде. «Вопр. ихтиологии», № 4, 1962.

Привольнев Т. И., Н. В. Королева, Л. Я. Штерман. Отношение молоди лосося (*Salmo salar*) к солёности воды. ДАН СССР. Т. 132, № 5, 1960.

Привольнев Т. И. Осморегуляция у молоди пресноводных и проходных рыб. Физиологические основы экологии водных животных. Севастополь, 1965.

Привольнев Т. И. Отношение молоди семги к различной солёности воды. Сб. «Воспроизводство и акклиматизация лососевых в Баренцевом и Белом морях». М. — Л., 1966.

Baggerman, B. Salinity preference, thyroid activity and the seaward migration of the four species of Pacific salmon (*Oncorhynchus*). J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 17, No. 3, 1960.

Conte, F. P., H. H. Wagner, J. Fessler and C. Gnose. Development of osmotic and ionic regulation in juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch*. Comp. Biochem. Physiol. Vol. 18, No. 1, 1966.

Houston, A., L. Threagold. Body fluid regulation in smolting Atlantic salmon. J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 20, No. 6, 1963.

Kulow, H. Die Serumproteine der Fische. Dtsch. Fisch.-Ztg. Bd. XIII, No. 12, 1966.

Meyer, P. La pression colloïdo-osmotique du sang des poissons de mer C. R. Colloq. Un. int. Sci. biol. Vol. 120, 1935.

Miles, H. M., Smith, L. S. Ionic regulation in migrating juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch*. Comp. Biochem. Physiol., Vol. 26, No. 2, 1968.

#### **SIGNIFICANCE OF SEPARATE BLOOD SERUM PROTEIN FRACTIONS IN THE REGULATION OF WATER-SALT METABOLISM IN SALMONIDS**

**Y. A. Klyavsons**

##### **Summary**

In the premigration period a positive correlation has been found in salmon smolts between the value of blood serum depression, the total protein content and the relative content of albumin fractions in the serum. No identical correlation has been observed in salmon parr. The albumin fraction of blood serum proteins plays a most important part in maintaining homo-osmosis in anadromous fish in the premigration period.



УДК 597.553.2+597—153

**ПИЩЕВЫЕ ПОТРЕБНОСТИ МОЛОДИ СТАЛЬНОГОЛОВОГО  
ЛОСОСЯ В УСЛОВИЯХ ЧЕРНОРЕЧЕНСКОГО ФОРЕЛЕВОГО  
ХОЗЯЙСТВА**

М. А. АГРБА

В связи с акклиматизацией стальноголового лосося в наших южных морях возникла необходимость разработки биотехники его выращивания (Богданов и др., 1967; Богданов и Дорошев, 1971; Шатуновский, Агрба, Котова, 1970). При разработке биотехники выращивания нового вида необходимо иметь четкое представление о его пищевых потребностях на последовательных этапах онтогенеза в конкретных условиях района акклиматизации.

Цель работы — изучить пищевые потребности сеголетков и годовиков стальноголового лосося в условиях Чернореченского форелевого хозяйства, а также влияние на пищевые потребности, рост и обмен молоди стальноголового лосося состава рационов.

Работы проводились в опорной лаборатории ВНИРО на Чернореченском форелевом хозяйстве в феврале — августе 1970 г. Объектом исследований были сеголетки и годовики стальноголового лосося весом 2,5 г. Молодь была распределена на три группы и выращивалась в бетонных прямооточных питомниках при плотности посадки 30 шт./м<sup>2</sup>. Расход воды в питомнике 70 л/мин, содержание кислорода в воде 9,2—11,7 мг/л, температура воды от 8,7 до 10,4°С. Молодь кормили 3—4 раза в день. Контрольную молодь выращивали на рационе, применявшемся ранее для выращивания форели и черноморского лосося (табл. 1), вторую группу — на смешанном рационе, в состав которого было введено 35% дефростированной пасты криля, третью группу — на рационе, состоящим главным образом из пасты из криля (табл. 1).

Таблица 1

Состав рационов (в %) сеголетков и годовиков,  
применявшихся при выращивании на ЧФХ

| Компоненты корма                      | Варианты опытов |              |              |
|---------------------------------------|-----------------|--------------|--------------|
|                                       | контрольный I   | смешанный II | крилевый III |
| Селезенка                             | 75              | 40           | —            |
| Паста криля                           | —               | 35           | 75           |
| Рыбный фарш                           | 15              | 15           | 15           |
| Крапива (или протококковые водоросли) | 6               | 6            | 6            |
| Рыбий жир                             | 2               | 2            | 2            |
| Мел                                   | 1               | 1            | 1            |
| Соль                                  | 1               | 1            | 1            |

Наилучшими в практике лососеводства считаются кормосмеси, по своему составу соответствующие естественным кормам. Наиболее важным компонентом в этих кормах является белок, причем, чем больше белок рациона сходен с белком организма, тем лучше он используется. Вот почему в наших опытах использовали крилевую пасту.

В последнее время в рационы лососей и форели вводят жиры морского происхождения. Известно, что в рационы искусственно выращиваемых лососей и форели должно входить 5—8% жиров, причем не менее половины должны составлять жиры морского происхождения, стимулирующие рост и обмен веществ.

Во многих случаях показано положительное влияние на рост и выживаемость лососей и форели введения в их рационы продуктов морского происхождения — свежей или консервированной рыбы, беспозвоночных, рыбной муки или муки из беспозвоночных (Leitritz, 1963). В этом отношении перспективны продукты переработки антарктического криля (паста, частично обезжиренная мука). В настоящее время в результате научных экспедиций ВНИРО и АтлантНИРО была показана возможность промысла криля в больших масштабах. По содержанию белка и жира антарктический криль и продукты его переработки превосходят другие продукты морского происхождения.

Поэтому в предлагаемой работе впервые в практике нашего лососеводства описано кормление молоди стальноголового лосося кормосмесями с добавками пасты криля.

В настоящее время существует несколько методик определения величины суточного потребления рыбой пищи. Одной из наиболее точных является методика балансовых опытов по изучению обмена азота у рыб, который дает возможность установить не только величину пищевого рациона, но и величину продуктивного действия съеденной пищи.

Респирационный метод определения суточных рационов в настоящее время используется рядом исследователей (Винберг, 1956; Липская, 1965; Сказкина, 1970 и др.). Чтобы получить наиболее достоверные данные о пищевых потребностях акклиматизанта, исследования и расчеты пищевых рационов проводились двумя методами. Балансовые опыты ставили по методике, предложенной Г. С. Карзинкиным и М. Н. Кривобоком (1962). Наблюдения проводились через каждые 15 дней, для опытов использовали аквариумы из органического стекла емкостью в 5—10 л. Температура воды колебалась от 9 до 10° С. Опыты проводили через каждые 2 ч. Азот в экскретах, экскрементах и в теле лососей определяли модифицированным методом Кьельдаля. Суточные приросты азота рассчитывали по формуле:

$$N = (10_n (\lg N_n - \lg N_0) - 1) \cdot 100,$$

где  $N_n$  и  $N_0$  — содержание азота в теле молоди лососей в начале и в конце рассматриваемого периода;

$n$  — число суток.

Коэффициент усвоения азота принимали равным 80% (Винберг, 1956). Суточный пищевой рацион (в мг на рыбу/сутки) рассчитывался по формуле:

$$X = \frac{A \times 100}{B},$$

где  $A$  — величина суточного потребления азота;

$B$  — содержание азота в сыром веществе корма;

$X$  — суточный рацион, мг.

Всего было поставлено около 60 балансовых опытов для сеголетков и годовиков стальноголового лосося. Пищевые рационы личинок стальноголового лосося были изучены респирационным методом на ЧФУ Е. П. Сказкиной (1970).

Респирационные опыты ставили методом замкнутых сосудов по общепринятой методике (Винберг, 1956). Кислород определялся иодометрическим титрованием по Винклеру (Строганов, 1962). Продолжительность опыта 40—60 мин. Температура воды в респирометрах колебалась в тех же интервалах, что и в питомниках (от 9 до 10°).

Пищевые рационы рассчитывали по данным респирационных опытов и наблюдений за весовым ростом молоди по формуле балансового равенства (Винберг, 1956).

$$0,8P = P + T,$$

где  $P$  — суточный рацион;

$P$  — затраты на прирост;

$T$  — траты на поддерживающий обмен.

Средние веса, среднесуточные величины приростов веса тела рассчитаны по способу, предложенному Г. Г. Винбергом. Всего было поставлено около 100 респирационных опытов. В расчетах использовали оксикалорийный коэффициент, по В. С. Ивлеву (1934) равный 4,836 кал/млО<sub>2</sub>. Калорийность контрольного рациона была рассчитана по его химическому составу и составляла 1160 кал/г. Содержание жира определялось по Рушковскому, содержание азота модифицированным методом Кьельдаля. Калорийность определялась по формуле

$$Q = 41B + 93ж,$$

где  $Q$  — в кал на 1 г;

$B$  и  $ж$  — содержание белка и жира (в % в сыром веществе).

Аналогичным способом была определена калорийность остальных кормосмесей и выращиваемой молоди стальноголового лосося в отдельные периоды экспериментов. Опыты проводились в феврале — сентябре 1970 г.

Пищевые рационы для молоди в контрольном варианте (см. табл. 1 и 2) были рассчитаны двумя методами (респирационным и методом балансовых опытов), для молоди остальных двух — исключительно по данным балансовых опытов (табл. 3 и 4). Летом 1968 г. сотрудница АзчерНИРО Е. П. Сказкина определила пищевые рационы личинок стальноголового лосося и, таким образом, ход изменения пищевых рационов можно проследить от двухмесячных личинок до двухлетков.

За это время величины суточных рационов снижались с 9,5 до 2,9% от веса тела. Нужно отметить, что для рыб соответствующего возраста в условиях Чернореченского форелевого хозяйства величины суточных пищевых рационов в среднем были значительно ниже, чем, например, в американских рыбопитомниках (Лейтритц, 1963). Однако при рассмотрении величин суточных пищевых рационов молоди лососевых рыб при сходной температуре в 9—10°, приводимых японскими и американскими авторами (Канидьев, 1965, Leitritz, 1963), было отмечено сходство величин потребляемой молодью в этих хозяйствах пищи с количеством пищи, потребляемой молодью стальноголового лосося в условиях ЧФХ.

Интересно подчеркнуть, что обоими методами были получены близкие результаты (см. табл. 1 и 2).

Низкие абсолютные величины суточных рационов у молоди с стальноголового лосося в условиях ЧФХ определяют пониженный темп ее роста (Шатуновский, Агрба, Котова, 1970).

Пищевые рационы молодежи стальноголового лосося 1969 г. рождения  
по данным респирационных опытов (февраль — август 1970 г.)

| Показатели                                           | Д а т ы  |        |       |       |       |       |       |        |
|------------------------------------------------------|----------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|
|                                                      | 2/VII-68 | 3/II   | 3/III | 3/IV  | 6/V   | 6/VI  | 6 VII | 6/VIII |
| Средний вес рыб, мг                                  | 200      | 2400   | 3500  | 5200  | 8800  | 10500 | 12400 | 15400  |
| Прирост                                              |          |        |       |       |       |       |       |        |
| в %                                                  | 1,4      | 1,4    | 1,3   | 1,2   | 1,1   | 1,1   | 1,1   |        |
| в мг                                                 | 2,6      | 41,0   | 56,0  | 84,0  | 96,4  | 120,8 | 147,3 |        |
| в кал                                                | 5,4      | 35,6   | 53,8  | 86,1  | 105,2 | 139,6 | 179,1 |        |
| Калорийность 1 г сыро-<br>го вещества мышц           | —        | 809    | 929   | 993   | 1057  | 1127  | 1192  | 1296   |
| Потребление кислорода,<br>мл O <sub>2</sub> /г · час | 0,295    | 0,260  | 0,252 | 0,222 | 0,170 | 0,164 | 0,144 | 0,120  |
| Затраты, кал/сутки                                   |          |        |       |       |       |       |       |        |
| на поддержание<br>обмена                             | 7,0      | 75,9   | 106,0 | 150,0 | 174,0 | 198,9 | 208,9 |        |
| общие                                                | 12,4     | 114,90 | 158,8 | 236,0 | 279,2 | 338,5 | 338,0 |        |
| Рацион                                               |          |        |       |       |       |       |       |        |
| в кал                                                | 15,5     | 145,0  | 198,5 | 295,0 | 349,0 | 423,0 | 485,0 |        |
| в мг                                                 | 18,2     | 125,0  | 171,0 | 256,0 | 301,0 | 365,0 | 410,0 |        |
| в % от веса тела                                     | 9,5      | 4,2    | 4,0   | 3,7   | 3,2   | 3,1   | 2,9   |        |



**Пищевые рационы стальноголового лосося,  
выращенного на контрольном корме по данным балансовых опытов.  
ЧФХ (февраль — август 1970)**

| Показатели                                                     | Д а т ы |       |       |       |        |       |        |
|----------------------------------------------------------------|---------|-------|-------|-------|--------|-------|--------|
|                                                                | 3/II    | 17/II | 3/III | 6/V   | 6/VI   | 6/VII | 6/VIII |
| Средний вес рыбы, мг                                           | 2450    | 2650  | 3450  | 8800  | 10500  | 12400 | 15400  |
| Сухое вещество, %                                              | 20,7    | 21,2  | 22,0  | 23,2  | 24,2   | 25,0  | 25,4   |
| Азот, мг/сутки на одну рыбу                                    |         |       |       |       |        |       |        |
| эксскрект                                                      | 1,1     | 1,1   | 1,3   | 3,1   | 3,3    | 6,4   | 6,5    |
| эксскрементов                                                  | 0,027   | 0,028 | 0,031 | 0,039 | 0,065  | 0,079 | 0,101  |
| Содержание азота в теле<br>в сухом веществе, %                 | 11,67   | 11,63 | 11,50 | 11,34 | 11,22  | 11,10 | 11,0   |
| абсолютное, мг                                                 | 58,0    | 66,2  | 87,0  | 220,9 | 288,80 | 340,0 | 381,0  |
| Прирост азота, мг/сутки                                        |         | 0,55  | 0,52  | 2,29  | 2,79   | 1,88  | 1,08   |
| Азот, потребленный рыбой за сутки<br>(отложенный + выделенный) |         | 1,7   | 2,7   | 4,5   | 6,1    | 6,9   | 7,5    |
| Потребность рыбы в азоте в сутки                               |         | 2,1   | 3,3   | 5,6   | 7,6    | 8,7   | 9,3    |
| Суточный пищевой рацион                                        |         |       |       |       |        |       |        |
| в мг                                                           |         | 80,7  | 92,3  | 215,4 | 315,0  | 350,0 | 380    |
| в % от веса тела                                               |         | 3,2   | 3,1   | 3,5   | 3,2    | 3,0   | 2,8    |

Пищевые рационы стальноголового лосося,  
выращенного на кормосмеси, по данным балансовых опытов  
на ЧФХ (февраль — август 1970 г.)

| Показатели                                                      | Д а т ы |       |       |       |       |       |
|-----------------------------------------------------------------|---------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                                                                 | 3/II    | 17/II | 3/III | 6/V   | 6/VI  | 6/VII |
| Средний вес рыбы, мг                                            | 3390    | 4120  | 5200  | 11000 | 15000 | 18800 |
| Содержание сухого вещества в их теле, %                         | 23,0    | 23,7  | 24,0  | 25,7  | 26,0  | 27,0  |
| Азот, мг в сутки на одну рыбу                                   |         |       |       |       |       |       |
| экскретов                                                       | 0,915   | 0,927 | 0,950 | 2,080 | 3,785 | 3,815 |
| экскрементов                                                    | 0,026   | 0,035 | 0,042 | 0,056 | 0,065 | 0,077 |
| Содержание азота в теле рыбы                                    |         |       |       |       |       |       |
| в сухом веществе, %                                             | 11,60   | 11,55 | 11,40 | 11,30 | 11,20 | 11,00 |
| абсолютное, мг                                                  | 89,3    | 110,4 | 141,0 | 318,0 | 436,0 | 557,0 |
| Среднесуточный прирост азота, мг                                | 1,4     | 1,7   | 2,7   | 3,7   | 3,4   |       |
| Азот, потребленный рыбой за сутки (отложенный + выделенный), мг | 2,3     | 2,6   | 4,2   | 6,6   | 6,7   |       |
| Потребность рыбы в азоте в сутки                                | 2,7     | 3,1   | 5,1   | 8,1   | 8,3   |       |
| Суточный пищевой рацион                                         |         |       |       |       |       |       |
| в мг                                                            | 108,0   | 128,0 | 204,0 | 324,0 | 332,0 |       |
| в % от веса тела                                                | 2,9     | 2,7   | 2,3   | 2,4   | 1,4   |       |

Рассчитанные методом балансовых опытов величины суточных рационов молоди во втором и третьем вариантах были ниже, чем на контрольной кормовой смеси: для 14—19-граммовых годовиков — 1,9 (на крилевой смеси) и 1,4 (на смешанном рационе) (табл. 5 и 6). При этом величины среднесуточных приростов азота в теле годовиков были высокие: 3,4—4,3 по сравнению с 1,1—2,8 мг/азота в сутки у контрольной группы. Это говорит о целесообразности крилевых добавок в корм стальноголового лосося. Так, для рыб весом свыше 10 г суточные нормы на крилевом рационе составляли 302—305 мг (см. табл. 5), на смешанном — 324—332 мг, на контрольном — 350—380 мг. Коэффициент  $K_2$  (Ивлев, 1962) для этих трех вариантов соответствовал 4,5, 5 и 3%. Таким образом, коэффициент эффективности использования пищи на рост при потреблении рационов, основу которых составляет криль в 1,5 раза выше, чем на контрольном, обычно применяемом на наших форелевых хозяйствах, корме.

Это, несомненно, определяется как более высокой калорийностью крилевой пасты, так и более высокой фактической усвояемостью и полноценностью белков криля.

Можно отметить, что в начале применения рациона, основанного, главным образом, на крилевой пасте, величины среднесуточного прироста азота низкие (табл. 5). Отметим, что и общая величина коэффициента  $K_2$  на этом рационе также ниже, чем на смешанном (4,5 и 5%). Ясно, что и с физиологической, и с экономической точки зрения рационы, в которых добавками служат беспозвоночные, рациональны.

Таблица 5

Пищевые рационы стальноголового лосося, выращенного на крилевом корме, по данным балансовых опытов на ЧФХ (февраль — август 1970 г.)

| Показатели                                                     | Дата  |       |       |       |       |       |
|----------------------------------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                                                                | 3/II  | 17/II | 3/III | 6/V   | 6/VI  | 6/VII |
| Средний вес подопытных рыб, мг                                 | 2400  | 3020  | 3350  | 10700 | 14500 | 17100 |
| Содержание сухого вещества в их теле, %                        | 20,0  | 22,0  | 23,0  | 24,2  | 25,2  | 26,9  |
| Азот, мг в сутки на одну рыбу                                  |       |       |       |       |       |       |
| экскретов                                                      | 1,002 | 1,144 | 1,350 | 3,125 | 4,770 | 5,270 |
| экскрементов                                                   | 0,026 | 0,030 | 0,042 | 0,056 | 0,060 | 0,070 |
| Содержание азота в теле рыбы                                   |       |       |       |       |       |       |
| в сухом веществе, %                                            | 11,60 | 11,40 | 11,27 | 10,80 | 10,80 | 10,50 |
| абсолютное, мг                                                 | 63,0  | 76,0  | 90,5  | 268,0 | 397,0 | 493,0 |
| Среднесуточный прирост азота, мг                               |       | 0,89  | 1,07  | 3,40  | 4,30  | 3,10  |
| Азот, потребленный рыбой за сутки (усвоенный + выделенный), мг |       | 2,02  | 2,31  | 5,68  | 8,30  | 8,18  |
| Потребность рыбы в азоте в сутки, мг                           |       | 2,52  | 2,94  | 7,10  | 10,38 | 10,23 |
| Суточный пищевой рацион                                        |       |       |       |       |       |       |
| в мг                                                           | 74,0  | 86,0  | 208,7 | 305,0 | 302,0 |       |
| в % от веса тела                                               | 2,7   | 2,6   | 2,9   | 2,4   | 1,9   |       |

Темп роста стальноголового лосося в условиях низких и постоянных температур реки Черной — низок. За период восьмимесячного выращивания с февраля до октября среднесуточные приросты годовиков в контроле были 0,6, на смешанном рационе 0,7, на крилевом рационе — 0,6%. К концу весеннего выращивания (6.V) годовики лосося на контрольном рационе достигли в среднем 8,8 г, на смешанном рационе 11 г, на крилевом 10,7 г. К началу октября средний вес двухлетков в этих трех партиях был соответственно: 20, 32 и 26 г при общей смертности 24, 16 и 25%.

Рыба, получавшая в своем рационе криль как в смеси, так и в чистом виде, своей окраской резко отличалась от контрольной. У нее были яркие плавники и боковая линия. Видимо это вызвано выходом на поверхность каратиноидных пигментов, в большом количестве содержащихся в криле.

Важнейшим показателем качества выращиваемой молодежи лососевых рыб является химический состав ее тела (табл. 6). В настоящее время во многих работах показаны различия в химическом составе тела лососевых из естественных водоемов и выращенных в рыбопитомниках (Love, 1970; Phillips et al., 1970). Вуд и Язутакэ (Wood, Yasutake et al., 1956) показали, что соотношение «белок : жир : зола» для лососевых рыб, выращенных на искусственных кормах, равно: 68:22:10, а для рыб того же возраста из естественных водоемов — 75:13:12.

Таблица 6

Химический состав тела стальноголового лосося, выращенного на трех рационах (февраль — сентябрь 1970 г.)

| Даты                | Средний вес<br>рыб, мг | Содержание<br>сухого<br>вещества<br>в теле, % | Содержание в сухом веществе, % |      |      |
|---------------------|------------------------|-----------------------------------------------|--------------------------------|------|------|
|                     |                        |                                               | протенна                       | жира | зслы |
| Контрольный вариант |                        |                                               |                                |      |      |
| 3/II                | 2450                   | 20,7                                          | 72,8                           | 11,5 | 12,9 |
| 3/III               | 3450                   | 22,0                                          | 71,9                           | 14,0 | 11,2 |
| 6/V                 | 8800                   | 23,2                                          | 70,6                           | 17,1 | 10,5 |
| 6/VII               | 15400                  | 25,4                                          | 68,8                           | 20,6 | 10,4 |
| 6/X                 | 20000                  | —                                             | —                              | —    | —    |
| Смешанный корм      |                        |                                               |                                |      |      |
| 3/II                | 3390                   | 23,0                                          | 72,6                           | 13,0 | 11,2 |
| 3/III               | 5200                   | 24,0                                          | 71,1                           | 15,2 | 10,9 |
| 6/V                 | 11000                  | 25,7                                          | 70,6                           | 18,5 | 9,5  |
| 6/VII               | 20200                  | 27,5                                          | 67,5                           | 23,2 | 8,6  |
| 6/X                 | 32000                  | —                                             | —                              | —    | —    |
| Крилевый корм       |                        |                                               |                                |      |      |
| 3/II                | 2450                   | 22,0                                          | 72,5                           | 12,9 | 12,9 |
| 3/III               | 3450                   | 23,0                                          | 70,4                           | 20,8 | 9,5  |
| 6/V                 | 10700                  | 24,2                                          | 67,5                           | 23,8 | 9,0  |
| 6/VII               | 17400                  | 27,1                                          | 65,6                           | 27,1 | 8,0  |
| 6/X                 | 26000                  | —                                             | —                              | —    | —    |



Как видно из табл. 6, на контрольном и смешанном рационах содержание жира и белка близки к стандартным величинам для американских лососевых и форелевых хозяйств (Leitritz, 1963).

При выращивании на крилевом рационе содержание белка в теле молоди лосося низкое (65,6%), а содержание жира — ненормально высокое (27,1%), потому что содержание жира в пасте криля достигает 8—9%, т. е. превышает норму содержания жира в рационе лососей (Лейтриц, 1963).

Повышенная смертность молоди в этом варианте опытов также, несомненно, связана с обменными нарушениями. По содержанию сухого вещества, белка и жира в теле физиологически наиболее полноценны рыбы, выращенные на смешанном рационе с 35-процентной добавкой крилевой пасты (см. табл. 6). Это подтверждает и низкий процент смертности в этой группе за период выращивания (16%).

Анализируя данные по суточным рационам, можно отметить, что добавление крилевой пасты в рационы стимулирует рост и повышает выживаемость молоди стальноголового лосося. При этом снижаются кормовые коэффициенты.

## ВЫВОДЫ

1. Суточные пищевые рационы в ходе выращивания сеголетков и годовиков стальноголового лосося в условиях ЧФХ снижаются от 7 до 2—3% от веса тела. Низкие суточные рационы свидетельствуют о том, что в условиях постоянных и низких температур реки Черной пищевые потребности молоди лосося низкие. В соответствии с этим понижен и темп роста.

2. Величина суточных количеств потребляемой пищи зависит от состава кормовых смесей: суточные рационы сеголетков и годовиков, выросших на кормовых смесях, содержащих от 35 до 75% пасты криля, были в 1,5—2 раза ниже, а коэффициенты использования пищи на рост выше, чем у рыб из контрольного варианта, выросших в основном на селезенке.

3. Включение в состав рациона молоди стальноголового лосося пасты криля в качестве дополнительного компонента стимулирует весовой рост молоди, вызывает улучшение физиологического состояния и в конечном счете повышает выживаемость выращиваемой молоди.

## ЛИТЕРАТУРА

Богданов А. С., Дорошев С. И. и Карпевич А. Ф. Опытная перевозка *Salmo gairdneri* и *Morone saxatilis* из США для акклиматизации в водоемах СССР. «Вопросы ихтиологии». Т. 7. Вып. 1, 1967.

Богданов А. С. и Дорошев С. И. Результаты исследований ВНИРО в области транскеанической акклиматизации рыб. Тр. ВНИРО. Т. 84, 1971.

Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд-во Бел. Гос. ун-та, Минск, 1956.

Ивлев В. С. Метод вычисления количества пищи, потребляемой растущей рыбой. Лимнологической станции в Косино. Вып. 18, 1934.

Ивлев В. С. Метод вычисления количества пищи потребляемой растущей рыбой. Тр. VII научн. конференции по изучению водоемов Прибалтики, 1962.

Карзинкин Г. С. и Кривобок М. Н. Методика постановки балансовых опытов по изучению обмена азота у рыб. Руководство по методике исследований физиологии рыб. 1962.

Канидьева А. Н. Опыт выращивания лососевых в Японии. Мировое рыболовство, № 5. ЦНИИТЭИРХ, 1969.

Строганов Н. С. Методики определения дыхания у рыб. Руководство по методике исследований физиологии рыб. М., 1962.

Шатуновский М. И., Агрба М. А. и Котова Н. И. Перевозка и выращивание стальноголового лосося в СССР. Тр. ВНИРО. Т. 76, 1970.

Leitritz, E. Trout and salmon culture. Fish. Bull. No. 107, 1963.

Löve, R. M. The chemical biology of fishes. Acad. Press, 1970.

Phillips, A. M. Trout feeds and feeding. Manual of Fish Culture. Part. 3, Chapter 5, 1970.

Wood, E. M., Yasutake, W. T., Woodal, A. N. & Halver, J. E. The nutrition of salmonoid fishes. I. Chemical and histological studies of wild and domestic fish. J. Nutr. 61, 1957.

# **NUTRITIONAL REQUIREMENTS OF YOUNG STEELHEAD IN CONDITIONS OF THE CHERNORECHENSKOYE TROUT FARM**

**M. A. Agrba**

## **Summary**

With the use of respirometric and balance method, the daily food rations of steelhead fingerlings and yearlings have been shown to constitute from 2 to 7% of their body weight.

The low values of daily rations of food testify to the fact that at low water temperatures the nutritional requirements of young salmon are at a low, the rate of growth decreasing accordingly. The addition of krill paste to the food rations has resulted in lower food conversion efficiencies, an increased efficiency of food utilization for growth, and in a higher survival rate of young salmon.

|     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|
| 115 | 116 | 117 | 118 | 119 | 120 | 121 | 122 | 123 | 124 | 125 | 126 | 127 | 128 | 129 | 130 | 131 | 132 | 133 | 134 | 135 | 136 | 137 | 138 | 139 | 140 | 141 | 142 | 143 | 144 | 145 | 146 | 147 | 148 | 149 | 150 | 151 | 152 | 153 | 154 | 155 | 156 | 157 | 158 | 159 | 160 | 161 | 162 | 163 | 164 | 165 | 166 | 167 | 168 | 169 | 170 | 171 | 172 | 173 | 174 | 175 | 176 | 177 | 178 | 179 | 180 | 181 | 182 | 183 | 184 | 185 | 186 | 187 | 188 | 189 | 190 | 191 | 192 | 193 | 194 | 195 | 196 | 197 | 198 | 199 | 200 | 201 | 202 | 203 | 204 | 205 | 206 | 207 | 208 | 209 | 210 | 211 | 212 | 213 | 214 | 215 | 216 | 217 | 218 | 219 | 220 | 221 | 222 | 223 | 224 | 225 | 226 | 227 | 228 | 229 | 230 | 231 | 232 | 233 | 234 | 235 | 236 | 237 | 238 | 239 | 240 | 241 | 242 | 243 | 244 | 245 | 246 | 247 | 248 | 249 | 250 | 251 | 252 | 253 | 254 | 255 | 256 | 257 | 258 | 259 | 260 | 261 | 262 | 263 | 264 | 265 | 266 | 267 | 268 | 269 | 270 | 271 | 272 | 273 | 274 | 275 | 276 | 277 | 278 | 279 | 280 | 281 | 282 | 283 | 284 | 285 | 286 | 287 | 288 | 289 | 290 | 291 | 292 | 293 | 294 | 295 | 296 | 297 | 298 | 299 | 300 | 301 | 302 | 303 | 304 | 305 | 306 | 307 | 308 | 309 | 310 | 311 | 312 | 313 | 314 | 315 | 316 | 317 | 318 | 319 | 320 | 321 | 322 | 323 | 324 | 325 | 326 | 327 | 328 | 329 | 330 | 331 | 332 | 333 | 334 | 335 | 336 | 337 | 338 | 339 | 340 | 341 | 342 | 343 | 344 | 345 | 346 | 347 | 348 | 349 | 350 | 351 | 352 | 353 | 354 | 355 | 356 | 357 | 358 | 359 | 360 | 361 | 362 | 363 | 364 | 365 | 366 | 367 | 368 | 369 | 370 | 371 | 372 | 373 | 374 | 375 | 376 | 377 | 378 | 379 | 380 | 381 | 382 | 383 | 384 | 385 | 386 | 387 | 388 | 389 | 390 | 391 | 392 | 393 | 394 | 395 | 396 | 397 | 398 | 399 | 400 | 401 | 402 | 403 | 404 | 405 | 406 | 407 | 408 | 409 | 410 | 411 | 412 | 413 | 414 | 415 | 416 | 417 | 418 | 419 | 420 | 421 | 422 | 423 | 424 | 425 | 426 | 427 | 428 | 429 | 430 | 431 | 432 | 433 | 434 | 435 | 436 | 437 | 438 | 439 | 440 | 441 | 442 | 443 | 444 | 445 | 446 | 447 | 448 | 449 | 450 | 451 | 452 | 453 | 454 | 455 | 456 | 457 | 458 | 459 | 460 | 461 | 462 | 463 | 464 | 465 | 466 | 467 | 468 | 469 | 470 | 471 | 472 | 473 | 474 | 475 | 476 | 477 | 478 | 479 | 480 | 481 | 482 | 483 | 484 | 485 | 486 | 487 | 488 | 489 | 490 | 491 | 492 | 493 | 494 | 495 | 496 | 497 | 498 | 499 | 500 | 501 | 502 | 503 | 504 | 505 | 506 | 507 | 508 | 509 | 510 | 511 | 512 | 513 | 514 | 515 | 516 | 517 | 518 | 519 | 520 | 521 | 522 | 523 | 524 | 525 | 526 | 527 | 528 | 529 | 530 | 531 | 532 | 533 | 534 | 535 | 536 | 537 | 538 | 539 | 540 | 541 | 542 | 543 | 544 | 545 | 546 | 547 | 548 | 549 | 550 | 551 | 552 | 553 | 554 | 555 | 556 | 557 | 558 | 559 | 560 | 561 | 562 | 563 | 564 | 565 | 566 | 567 | 568 | 569 | 570 | 571 | 572 | 573 | 574 | 575 | 576 | 577 | 578 | 579 | 580 | 581 | 582 | 583 | 584 | 585 | 586 | 587 | 588 | 589 | 590 | 591 | 592 | 593 | 594 | 595 | 596 | 597 | 598 | 599 | 600 | 601 | 602 | 603 | 604 | 605 | 606 | 607 | 608 | 609 | 610 | 611 | 612 | 613 | 614 | 615 | 616 | 617 | 618 | 619 | 620 | 621 | 622 | 623 | 624 | 625 | 626 | 627 | 628 | 629 | 630 | 631 | 632 | 633 | 634 | 635 | 636 | 637 | 638 | 639 | 640 | 641 | 642 | 643 | 644 | 645 | 646 | 647 | 648 | 649 | 650 | 651 | 652 | 653 | 654 | 655 | 656 | 657 | 658 | 659 | 660 | 661 | 662 | 663 | 664 | 665 | 666 | 667 | 668 | 669 | 670 | 671 | 672 | 673 | 674 | 675 | 676 | 677 | 678 | 679 | 680 | 681 | 682 | 683 | 684 | 685 | 686 | 687 | 688 | 689 | 690 | 691 | 692 | 693 | 694 | 695 | 696 | 697 | 698 | 699 | 700 | 701 | 702 | 703 | 704 | 705 | 706 | 707 | 708 | 709 | 710 | 711 | 712 | 713 | 714 | 715 | 716 | 717 | 718 | 719 | 720 | 721 | 722 | 723 | 724 | 725 | 726 | 727 | 728 | 729 | 730 | 731 | 732 | 733 | 734 | 735 | 736 | 737 | 738 | 739 | 740 | 741 | 742 | 743 | 744 | 745 | 746 | 747 | 748 | 749 | 750 | 751 | 752 | 753 | 754 | 755 | 756 | 757 | 758 | 759 | 760 | 761 | 762 | 763 | 764 | 765 | 766 | 767 | 768 | 769 | 770 | 771 | 772 | 773 | 774 | 775 | 776 | 777 | 778 | 779 | 780 | 781 | 782 | 783 | 784 | 785 | 786 | 787 | 788 | 789 | 790 | 791 | 792 | 793 | 794 | 795 | 796 | 797 | 798 | 799 | 800 | 801 | 802 | 803 | 804 | 805 | 806 | 807 | 808 | 809 | 810 | 811 | 812 | 813 | 814 | 815 | 816 | 817 | 818 | 819 | 820 | 821 | 822 | 823 | 824 | 825 | 826 | 827 | 828 | 829 | 830 | 831 | 832 | 833 | 834 | 835 | 836 | 837 | 838 | 839 | 840 | 841 | 842 | 843 | 844 | 845 | 846 | 847 | 848 | 849 | 850 | 851 | 852 | 853 | 854 | 855 | 856 | 857 | 858 | 859 | 860 | 861 | 862 | 863 | 864 | 865 | 866 | 867 | 868 | 869 | 870 | 871 | 872 | 873 | 874 | 875 | 876 | 877 | 878 | 879 | 880 | 881 | 882 | 883 | 884 | 885 | 886 | 887 | 888 | 889 | 890 | 891 | 892 | 893 | 894 | 895 | 896 | 897 | 898 | 899 | 900 | 901 | 902 | 903 | 904 | 905 | 906 | 907 | 908 | 909 | 910 | 911 | 912 | 913 | 914 | 915 | 916 | 917 | 918 | 919 | 920 | 921 | 922 | 923 | 924 | 925 | 926 | 927 | 928 | 929 | 930 | 931 | 932 | 933 | 934 | 935 | 936 | 937 | 938 | 939 | 940 | 941 | 942 | 943 | 944 | 945 | 946 | 947 | 948 | 949 | 950 | 951 | 952 | 953 | 954 | 955 | 956 | 957 | 958 | 959 | 960 | 961 | 962 | 963 | 964 | 965 | 966 | 967 | 968 | 969 | 970 | 971 | 972 | 973 | 974 | 975 | 976 | 977 | 978 | 979 | 980 | 981 | 982 | 983 | 984 | 985 | 986 | 987 | 988 | 989 | 990 | 991 | 992 | 993 | 994 | 995 | 996 | 997 | 998 | 999 | 1000 |
|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|

УДК 597+597—113.31+597—154.343

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЖИРОВОГО ОБМЕНА МРАМОРНОЙ НОТОТЕНИИ (*NOTOTENIA ROSSI MARMORATA*, FISHER) В ПРЕДНЕРЕСТОВЫЙ ПЕРИОД

А. Н. КОЗЛОВ

Начало систематическому изучению сырьевых ресурсов приантарктических вод было положено экспедицией ВНИРО на НПС «Академик Книпович» в 1965 г. В результате дальнейших исследований в 1967—1970 гг. были выявлены некоторые специфические черты биологии антарктических рыб — особенности поведения и размножения, характер питания и т. д. (Шуст, Сильянова, 1971; Пермитин, Тарвердиева, 1972). В связи с изучением биологии возникает необходимость физиолого-биохимических исследований для решения таких важных проблем, как динамика энергетических резервов, использование пищи для роста, закономерности созревания.

Известно, что в процессе роста и полового созревания в организме рыб накапливаются определенные запасы пластических и энергетических веществ, обеспечивающих развитие половых продуктов. Основным источником энергии для метаболических процессов у рыб является жир. Особенности динамики жира накопления определяют характер созревания, качество и количество половых продуктов, время вступления отдельных поколений в нерестовое стадо, а также подготовленность рыб к сезонным изменениям условий их существования. Изучение динамики физиологического состояния рыб в течение жизненного цикла даст возможность выяснить закономерности их естественного воспроизводства, характер распределения и сроки промысла.

При исследованиях обмена веществ антарктических рыб были поставлены следующие задачи:

- 1) дать общую биологическую и физиолого-биохимическую характеристику состояния мраморной нототении в преднерестовый период;
- 2) выявить особенности ее жирового и белкового обмена в связи с ростом, полом и условиями существования.

Материал по жирности мраморной нототении был собран в экспедиции на НПС «Академик Книпович» в марте — начале мая 1970 г. в водах шельфа о-ва Южная Георгия.

На биологический и биохимический анализ было взято 110 рыб. Определяли длину, вес тела потрошенной и непотрошенной рыбы, а также гонад и печени, стадию зрелости половых продуктов.

Для характеристики физиологического состояния мраморной нототении на биохимический анализ было взято 310 проб мышц, печени и половых продуктов. В связи с тем что по результатам технологических исследований жир у нототении распределяется равномерно по всему

телу, для биохимического анализа у всех особей вырезали участок мышц между дорзальными плавниками.

Взятые на анализ пробы помещали в пробирки, закрывали ватно-марлевым тампоном и стерилизовали в автоклаве при температуре 100—105°C и давлении 1 атм в течение 30 мин, после чего пробирки закрывали резиновыми сосками и хранили в холодильнике. В лабораторных условиях пробы гомогенизировали с последующей экстракцией липидов по методу Фолча (Folch and all., 1951). Растворитель выпаривали при температуре 75°C в широких бюксах. Обезжиренный сухой остаток на фильтре доводили до постоянного веса при температуре 100°C по методике А. А. Лазаревского (1955). Количество жира, сухого обезжиренного остатка и влаги в пробе пересчитывали на весь орган или ткань.

Относительный вес мышечной ткани в тушке был рассчитан на основании технологического анализа массового состава мраморной нототении. У рыб длиной 40—60 см относительный вес мышечной ткани в тушке составляет 54%, у крупных рыб (более 60 см) — 48%.

По показателю сухого обезжиренного остатка ориентировочно судили о содержании белка в органах и тканях и его динамике. Были вычислены абсолютное содержание жира и сухого обезжиренного остатка в мышцах, печени и половых продуктах, абсолютное содержание жира в организме рыб, приходящиеся на 1 кг веса. Поскольку изменения, которые происходят в организме рыбы при созревании половых продуктов, отчетливее проявляются при сравнении особей одинаковой длины, исследования проводились по отдельным размерным группам. Каждая группа объединяла рыб, различающихся длиной тела не более чем на  $\pm 5$  см.

Мраморная нототения *Notothenia rossi marmorata* относится к широко распространенному в водах Антарктики надсемейству *Nototheniidae*. По литературным данным, она встречается в шельфовых водах моря Скоттия у о-ва Южная Георгия и Южно-Оркнейских островов (Norman, 1938). В настоящее время наиболее изучена популяция мраморной нототении, обитающая в районе шельфа о-ва Южная Георгия (Olsen, 1954; Шуст, Сильянова, 1971). Как установил Олсен (1954) и подтвердили дальнейшие исследования ВНИРО, неполовозрелая часть этой популяции держится в прибрежной части шельфа и в заливах острова. Это — особи длиной 20—45 см и в возрасте 2—4 года. Половозрелая часть популяции обитает в водах северной части шельфа о-ва Южная Георгия. Основные этапы жизненного цикла этой части популяции — нагул и размножение — протекают в пределах шельфа. Нерест происходит в осенне-зимний период (май — июнь).

Мраморная нототения — рыба с многовозрастной структурой стада и поздним наступлением половой зрелости в возрасте 5—6 лет при длине тела 45—55 см. Общая продолжительность жизни до 15 лет. Нерестовая часть популяции мраморной нототении состоит из особей в возрасте 5—12 лет, длиной 45—90 см и весом 1—9 кг. Основу составляют особи длиной 60—70 см в возрасте 7—9 лет. Средняя длина половозрелых самок — 65—67 см, вес 5 кг, самцов — 62 см, вес 4 кг. Соотношение полов в преднерестовый период приближается к 1:1,2 с преобладанием самок.

Основу питания мраморной нототении составляют планктонные (*Euphausia superba*) и донные (мизиды, гаммариды) ракообразные, а также гребневики и отчасти рыба.

Нами было исследовано 80 самок и 30 самцов мраморной нототении из района о-ва Южная Георгия в преднерестовый период (март — начало мая 1970 г.). Длина самок в среднем составляла 67,5 см (от 46 до 82 см), самцов — 61,9 см (от 45 до 77 см). Средний вес самок —



5 кг, самцов — 3,8 кг. Изменение веса тела потрошенной и непотрошенной рыбы у самцов и самок в исследуемый период в зависимости от размера представлено в табл. 1.

Таблица 1

Изменение веса тела, порки и коэффициента упитанности у самок и самцов мраморной нототении в зависимости от длины тела

| Показатели                       | Размер, см |      |      |      |      |      |      |      |      |      | Сред. |
|----------------------------------|------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|
|                                  | 40—        | 45—  | 50—  | 55—  | 60—  | 65—  | 70—  | 75—  | 80—  | 85—  |       |
| М а р т                          |            |      |      |      |      |      |      |      |      |      |       |
| Вес рыбы, г<br>непотроше-<br>ной | —          | 1240 | 2141 | 2646 | 3565 | 4679 | 5818 | 6100 | 6630 | 3961 |       |
|                                  | —          | 1800 | 2260 | 2817 | 3550 | 4300 | 5080 | 6680 | —    | 3036 |       |
| потрошенной                      | —          | 1120 | 1760 | 1969 | 2560 | 3270 | 3994 | 4353 | 4830 | 2790 |       |
|                                  | —          | 1417 | 1715 | 1893 | 2350 | 2730 | 3240 | 3850 | —    | 2069 |       |
| Коэффициент<br>упитанности       | —          | 1,15 | 1,18 | 1,02 | 1,03 | 1,02 | 1,01 | 0,91 | 0,91 | 1,04 |       |
|                                  | —          | 1,20 | 1,10 | 1,03 | 1,03 | 0,95 | 0,90 | 0,88 | —    | 1,06 |       |
| Число экземпля-<br>ров           | —          | 1    | 8    | 7    | 4    | 8    | 5    | 3    | 1    | 37   |       |
|                                  | —          | 3    | 4    | 3    | 1    | 1    | 1    | 1    | —    | 14   |       |
| А п р е л ь                      |            |      |      |      |      |      |      |      |      |      |       |
| Вес рыбы, г<br>непотроше-<br>ной | —          | —    | 2610 | 3682 | 4143 | 5413 | 7000 | 7036 | 8373 | 5872 |       |
|                                  | 1150       | —    | 2085 | —    | 3854 | 4857 | 5512 | 6610 | —    | 4239 |       |
| потрошенной                      | —          | —    | 1870 | 2507 | 2767 | 3343 | 4056 | 4190 | 4867 | 3559 |       |
|                                  | 950        | —    | 1575 | —    | 2510 | 3057 | 3600 | 4240 | —    | 2780 |       |
| Коэффициент<br>упитанности       | —          | —    | 1,12 | 1,22 | 1,11 | 1,06 | 1,03 | 0,87 | 0,89 | 1,03 |       |
|                                  | 1,10       | —    | 1,08 | —    | 1,00 | 0,90 | 0,90 | 0,93 | —    | 0,97 |       |
| Число экземпля-<br>ров           | —          | —    | 1    | 4    | 9    | 6    | 13   | 7    | 3    | 43   |       |
|                                  | 1          | —    | 2    | —    | 5    | 3    | 4    | 1    | —    | 16   |       |

Примечание. Здесь и в табл. 2—6 в дробях: в числителе — самки, в знаменателе — самцы.

Отмечено также изменение коэффициента упитанности рыб в зависимости от возраста. Наибольшая упитанность наблюдалась у молодых рыб обоих полов, у старых особей она уменьшается.

Уже визуальные наблюдения показали, что печень у самцов мраморной нототении меньше, чем у самок. Взвешивание печени и вычисление отношения ее веса к весу порки подтвердило это наблюдение. Относительный вес печени у самок составлял в среднем 6,8, у самцов — 3,7%, а средний абсолютный вес соответственно 230 и 90 г. За период наших исследований (март — начало мая) относительный вес печени у самцов не изменился, в то время как у самок несколько увеличился (табл. 2). При сравнении относительного веса печени двух подвидов *Notothenia rossi marmorata*, *N. rossi rossi*, и близкого вида *Notothenia neglecta* можно отметить общие закономерности изменения относительного веса печени в определенные периоды их жизненного цикла (рис. 1). Эти виды, обитающие в сходных условиях среды и

размножающиеся приблизительно в одни и те же сроки, характеризуются, видимо, аналогичной направленностью процессов обмена веществ.

## % ОТ ВЕСА ТЕЛА

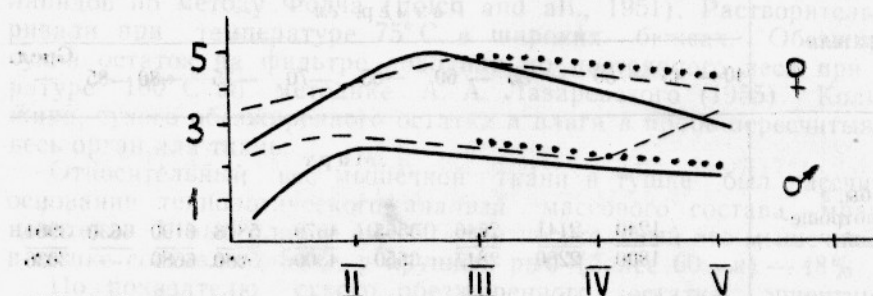


Рис. 1. Изменения относительного веса печени у трех видов нототении по сезонам:

а — *N. rossii* (Hureau, 1970); б — *N. neglecta* (Eversan, 1970); в — *N. marmorata* (данные автора, 1970).

Таблица 2

Изменение абсолютного и относительного веса печени у самцов и самок мраморной нототении в зависимости от длины тела

| Показатели                               | Размеры, см |     |     |     |     |     |     |     |   |     |
|------------------------------------------|-------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|---|-----|
|                                          | 45—50       | —55 | 60  | —65 | —70 | —75 | —80 | —85 | — | Ср. |
| Март                                     |             |     |     |     |     |     |     |     |   |     |
| Вес печени абсолютный, г                 | —           | 88  | 113 | 181 | 255 | 288 | 310 | 300 | — | 206 |
| относительный в % к весу потрошеной рыбы | —           | 5,2 | 5,8 | 7,0 | 7,8 | 7,2 | 6,0 | 6,2 | — | 6,6 |
| Число экземпляров                        | —           | 5   | 7   | 4   | 8   | 5   | 3   | 1   | — | 33  |
| Апрель                                   |             |     |     |     |     |     |     |     |   |     |
| Вес печени абсолютный, г                 | —           | 150 | 138 | 198 | 250 | 294 | 277 | 415 | — | 256 |
| относительный в % к весу потрошеной рыбы | —           | 8,0 | 5,3 | 7,1 | 7,4 | 7,3 | 6,7 | 8,6 | — | 7,1 |
| Число экземпляров                        | —           | 1   | 4   | 9   | 6   | 13  | 7   | 3   | — | 43  |

В преднерестовый период у мраморной нототении были отмечены следующие особенности созревания половых продуктов. Среди самок в основном встречались рыбы III—IV, IV и IV—V стадий зрелости. В начале периода исследований (март) почти все проанализированные рыбы находились на IV стадии зрелости, а в конце (начало мая) — на IV—V стадиях. По степени зрелости гонад самцы распределялись

несколько иначе. В марте гонады самцов находились в IV стадии зрелости, а в начале апреля в переходном состоянии от IV к V стадии. Первые текущие особи появляются в конце апреля, а в начале мая гонады почти всех проанализированных самцов были на V стадии зрелости.

Рассмотрим изменения, происходящие в гонадах самцов и самок мраморной нототении в процессе созревания. В марте вес гонад и коэффициент зрелости у самцов был значительно выше, чем у самок. К началу мая вес и коэффициент зрелости половых продуктов у самцов увеличился вдвое, у самок за этот же период наблюдалось только некоторое увеличение этих показателей, что свидетельствует о более раннем созревании самцов по сравнению с самками (табл. 3). Аналогичное резкое увеличение коэффициента зрелости половых продуктов самок в преднерестовый период было отмечено и у *Notothenia neglecta* из района Южно-Оркнейских островов (Everson, 1970a). Следовательно, эта особенность присуща не только мраморной нототении.

Таблица 3

Изменение веса половых продуктов и коэффициентов зрелости у самок и самцов мраморной нототении в зависимости от длины тела

| Показатели               | Размеры, см |              |              |              |              |              |              |           |              |     |
|--------------------------|-------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-----------|--------------|-----|
|                          | 45 —        | 50 —         | 55 —         | 60 —         | 65 —         | 70 —         | 75 —         | 80 —      | 85 —         | Ср. |
| Март                     |             |              |              |              |              |              |              |           |              |     |
| Вес половых продуктов, г | —<br>223    | 178<br>315   | 324<br>700   | 500<br>860   | 691<br>950   | 797<br>1450  | 767<br>2290  | 850<br>—  | 540<br>680   |     |
| Коэффициент зрелости     | —<br>17,7   | 11,3<br>18,6 | 16,5<br>36,8 | 19,2<br>34,0 | 21,3<br>34,8 | 20,1<br>44,7 | 17,7<br>59,4 | 17,6<br>— | 17,9<br>29,3 |     |
| Число экземпляров        | —<br>3      | 5<br>4       | 7<br>3       | 4<br>1       | 8<br>1       | 5<br>1       | 3<br>1       | 1<br>—    | 33<br>14     |     |
| Апрель                   |             |              |              |              |              |              |              |           |              |     |
| Вес половых продуктов, г | —           | 300<br>484   | 625<br>—     | 965<br>908   | 1146<br>1320 | 1771<br>1418 | 1637<br>1760 | 1903<br>— | 1361<br>787  |     |
| Коэффициент зрелости     | —           | 16,0<br>30,7 | 25,1<br>—    | 32,8<br>36,7 | 34,1<br>42,9 | 42,9<br>40,5 | 39,8<br>41,5 | 39,2<br>— | 36,5<br>38,5 |     |
| Число экземпляров        | —           | 1<br>2       | 4<br>—       | 9<br>5       | 6<br>3       | 13<br>4      | 7<br>1       | 3<br>—    | 43<br>15     |     |

В преднерестовый период мраморная нототения активно питалась. Средний балл наполнения желудков по пятибалльной шкале был равен — 2. Основу питания составляли гребневники, криль, мизиды и гаммариды.

Классификация разных рыб по степени жирности мяса была дана И. Я. Клейменовым (1952) и Г. Е. Шульманом (1960).

Согласно результатам технологических исследований ВНИРО по содержанию жира и типу его распределения в теле, мраморную нототению следует отнести к группе «жирных» рыб, у которых жир накапливается прежде всего в мышцах, в отличие от «тощих» рыб, у которых жир сосредоточен в других тканях и органах, например, в печени (у тресковых).

Результаты исследований отражают физиологическое состояние мраморной нототении в преднерестовый период. Содержание жира в тканях и органах нототении дается по сырому веществу.

Мраморная нототения характеризуется высоким содержанием жира в мышцах тела. Средняя жирность всех исследованных самок перед нерестом составила 11,1% (от 7,5 до 15,2%), самцов — 10,8% (от 6,3 до 15,7%). За период с марта по начало мая среднее относительное содержание жира в мышцах самок и самцов почти не изменилось (табл. 4).

Таблица 4

Содержание жира, сухого обезжиренного остатка и влаги (в %) в мышцах самок и самцов мраморной нототении в зависимости от длины тела

| Показатели           | Размеры, см |              |              |              |              |              |              |           |               |     |
|----------------------|-------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-----------|---------------|-----|
|                      | 45          | 50           | 55           | 60           | 65           | 70           | 75           | 80        | 85            | Ср. |
| Март                 |             |              |              |              |              |              |              |           |               |     |
| Жир                  | —<br>8,6    | 9,2<br>9,9   | 9,7<br>10,4  | 11,2<br>12,0 | 12,1<br>12,7 | 11,8<br>13,7 | 11,7<br>10,6 | 10,5<br>— | 10,95<br>10,8 |     |
| Обезжиренный остаток | —<br>17,0   | 17,2<br>17,6 | 17,5<br>16,7 | 17,6<br>16,2 | 17,1<br>16,6 | 17,1<br>16,0 | 17,6<br>16,6 | 15,4<br>— | 17,2<br>16,9  |     |
| Вода                 | —<br>74,4   | 73,6<br>72,4 | 72,4<br>72,9 | 71,2<br>71,9 | 70,8<br>70,7 | 71,1<br>70,3 | 70,7<br>72,8 | 74,1<br>— | 71,7<br>72,6  |     |
| Число экземпляров    | —<br>3      | 5<br>4       | 6<br>3       | 4<br>1       | 8<br>1       | 5<br>1       | 3<br>1       | 1<br>—    | 32<br>14      |     |
| Апрель               |             |              |              |              |              |              |              |           |               |     |
| Жир                  | —           | 7,5<br>7,8   | 9,6<br>—     | 11,5<br>10,0 | 12,5<br>12,5 | 11,7<br>12,4 | 10,5<br>12,8 | 11,2<br>— | 11,2<br>11,0  |     |
| Обезжиренный остаток | —           | 16,7<br>19,0 | 18,0<br>—    | 18,0<br>19,0 | 17,5<br>16,4 | 17,2<br>16,8 | 17,7<br>15,0 | 17,0<br>— | 17,5<br>17,6  |     |
| Вода                 | —           | 75,8<br>73,2 | 72,3<br>—    | 70,4<br>71,0 | 70,0<br>71,1 | 71,1<br>70,8 | 71,8<br>72,2 | 71,2<br>— | 71,2<br>71,4  |     |
| Число экземпляров    | —           | 1<br>2       | 3<br>—       | 9<br>5       | 5<br>3       | 13<br>4      | 7<br>1       | 3<br>—    | 41<br>15      |     |

Рассмотрим особенности жирового и белкового обмена мраморной нототении в зависимости от длины тела, которые отражают и возрастные изменения. Наименьшая жирность мышц тела у самых младших особей. В дальнейшем по мере роста у самцов и самок отмечается тенденция к увеличению содержания жира в мышцах тела (см. табл. 4).

Небольшое количество жира отмечено на внутренностях. Средний балл содержания жира на них (по пятибалльной шкале) в течение исследуемого периода не изменился и был равен — 2. Поскольку после нереста содержание жира на внутренностях у мраморной нототении осталось почти на уровне преднерестового состояния (средний балл 1—2 по данным экспедиции НПС «Аргус»), можно предположить, что жир на внутренностях практически не участвует в генеративном обмене.

Как уже отмечалось выше, у самок мраморной нототении печень крупнее, чем у самцов. Биохимический анализ показал, что меньший размер печени у самцов как бы компенсируется более высоким содер-



жанием в ней жира. Средняя относительная жирность печени самцов достигает 15,3%, а у самок равна 7,4%. Изменения содержания жира, сухого обезжиренного остатка и влаги в печени самок и самцов в исследуемый период в зависимости от длины тела представлены в табл. 5.

В период созревания половых продуктов (март — начало мая) среднее относительное содержание жира в печени самок и самцов несколько снизилось (см. табл. 5), что указывает на возможность участия печени в генеративном обмене.

Таблица 5  
Содержание жира, сухого обезжиренного остатка и влаги (в %) в печени самцов и самок мраморной нототении в зависимости от длины тела

| Показатели              | Размеры, см |              |              |              |              |              |              |           |              |     |
|-------------------------|-------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-----------|--------------|-----|
|                         | 45—         | 50—          | 55—          | 60—          | 65—          | 70—          | 75—          | 80—       | 85—          | Ср. |
| Март                    |             |              |              |              |              |              |              |           |              |     |
| Жир                     | —<br>17,1   | 9,5<br>16,5  | 8,0<br>15,0  | 8,6<br>18,2  | 8,1<br>15,3  | 6,7<br>19,5  | 7,8<br>12,8  | 8,0<br>—  | 8,1<br>16,3  |     |
| Обезжиренный<br>остаток | —<br>18,7   | 17,9<br>19,7 | 19,6<br>19,6 | 17,5<br>21,7 | 18,6<br>18,1 | 17,7<br>18,8 | 18,9<br>18,5 | 19,8<br>— | 18,5<br>19,3 |     |
| Вода                    | —<br>64,2   | 72,6<br>63,6 | 72,4<br>65,4 | 73,9<br>60,0 | 73,3<br>66,6 | 75,6<br>61,6 | 73,3<br>68,6 | 72,1<br>— | 73,4<br>64,4 |     |
| Число экземпля-<br>ров  | —<br>3      | 5<br>4       | 7<br>3       | 4<br>1       | 8<br>1       | 5<br>1       | 3<br>1       | 1<br>—    | 33<br>14     |     |
| Апрель                  |             |              |              |              |              |              |              |           |              |     |
| Жир                     | —<br>16,7   | 6,5<br>16,7  | 6,6<br>—     | 7,2<br>14,5  | 7,2<br>13,7  | 7,0<br>13,7  | 5,8<br>16,7  | 7,8<br>—  | 6,8<br>14,5  |     |
| Обезжиренный<br>остаток | —<br>19,5   | 21,0<br>19,5 | 21,0<br>—    | 20,8<br>20,1 | 19,7<br>17,0 | 19,0<br>17,2 | 20,1<br>19,9 | 19,5<br>— | 19,8<br>18,7 |     |
| Вода                    | —<br>63,7   | 72,5<br>63,7 | 72,4<br>—    | 72,0<br>65,3 | 73,1<br>69,2 | 73,9<br>69,0 | 74,1<br>63,3 | 72,7<br>— | 73,2<br>66,7 |     |
| Число экземпля-<br>ров  | —<br>2      | 1<br>2       | 3<br>—       | 7<br>5       | 5<br>3       | 8<br>4       | 7<br>1       | 3<br>—    | 34<br>15     |     |

Средняя жирность половых продуктов в преднерестовый период была у самок 2,7, у самцов — 1,6%. В процессе созревания изменялась жирность половых продуктов, содержание в них сухого обезжиренного остатка и влаги. У самок к концу исследуемого периода (начало мая) наблюдалось уменьшение среднего содержания жира в сыром веществе икры с 2,9 до 2,6%, сухого обезжиренного остатка с 23,5 до 20,7% и увеличение содержания влаги с 73,6 до 76,7%. Содержание жира в сухом веществе икры не изменилось (11%). Колебания значений жирности, сухого обезжиренного остатка и влаги в гонадах самцов значительно меньше (табл. 6). Из приведенных в таблице данных следует, что у самцов половые продукты перед нерестом содержат меньше жира и больше влаги, чем у самок.

Меньшие затраты жира на созревании половых продуктов обуславливают более высокую жирность самцов в преднерестовый период. В течение нереста они расходуют больше энергии, чем самки. Средняя жирность крупных самцов перед нерестом была 12,4, самок — 11,2%.

Абсолютное содержание жира и белка (по сухому веществу) в семенниках самцов в 1,5 раза меньше, чем в яичниках самок. По данным технологических анализов, относительное содержание жира в мышцах некоторых самцов доходило до 20 (март 1969) и 17,4% (начало мая 1970). После нереста (по данным экспедиции НПС «Аргус») жирность одноразмерных самцов была ниже (8,9), чем у самок (10,3%).

Таблица 6

Содержание жира, сухого обезжиренного остатка и влаги (в %) в половых продуктах мраморной нототении в зависимости от длины тела

| Показатели                    | Размеры, см |              |              |              |              |              |              |           |              |     |
|-------------------------------|-------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-----------|--------------|-----|
|                               | 45 —        | 50 —         | 55 —         | 60 —         | 65 —         | 70 —         | 75 —         | 80 —      | 85 —         | Ср. |
| Март                          |             |              |              |              |              |              |              |           |              |     |
| Жир                           | —<br>1,3    | 2,9<br>1,6   | 2,8<br>1,7   | 2,8<br>1,8   | 2,9<br>1,5   | 3,2<br>1,6   | 3,0<br>1,8   | 2,7<br>—  | 2,9<br>1,6   |     |
| Обезжиренный<br>сухой остаток | —<br>12,5   | 23,3<br>13,1 | 22,9<br>12,4 | 24,0<br>12,4 | 23,0<br>13,0 | 23,9<br>13,2 | 24,7<br>12,1 | 25,1<br>— | 23,5<br>12,7 |     |
| Вода                          | —<br>86,1   | 73,7<br>85,3 | 74,3<br>85,9 | 73,1<br>85,7 | 74,0<br>85,5 | 72,8<br>85,2 | 72,3<br>86,0 | 71,1<br>— | 73,5<br>85,7 |     |
| Число экземпля-<br>ров        | —<br>3      | 5<br>4       | 7<br>3       | 4<br>1       | 8<br>1       | 5<br>1       | 3<br>1       | 1<br>—    | 33<br>14     |     |
| Апрель                        |             |              |              |              |              |              |              |           |              |     |
| Жир                           | —           | 2,7<br>1,2   | 2,5<br>—     | 2,6<br>1,8   | 2,8<br>1,7   | 2,6<br>1,8   | 2,5<br>1,7   | 2,7<br>—  | 2,6<br>1,7   |     |
| Обезжиренный<br>сухой остаток | —           | 21,5<br>14,5 | 19,1<br>—    | 22,1<br>13,1 | 21,4<br>12,3 | 19,6<br>12,7 | 20,3<br>12,1 | 22,1<br>— | 20,7<br>12,9 |     |
| Вода                          | —           | 75,7<br>84,2 | 78,3<br>—    | 75,3<br>85,0 | 75,8<br>85,9 | 77,8<br>85,4 | 77,2<br>86,1 | 75,1<br>— | 76,7<br>85,4 |     |
| Число экземпля-<br>ров        | —           | 1<br>2       | 4<br>—       | 8<br>4       | 6<br>2       | 12<br>4      | 7<br>1       | 3<br>—    | 41<br>13     |     |

При сопоставлении удельного содержания жира (г/кг веса тушки), а также абсолютного содержания жира и сухого обезжиренного остатка в теле самцов и самок мраморной нототении можно отметить, что созревание половых продуктов завершается при положительном жировом и белковом балансе, т. е. энергия, получаемая с пищей, с избытком компенсирует затраты организма на созревании половых продуктов (рис. 2, 3, 4).

Таким образом, преднерестовый период у мраморной нототении характеризуется высоким уровнем обмена веществ и накоплением больших жировых запасов.

Изменения содержания жира в теле характеризуют особенности жирового обмена рыб, связанного как с физиологическими особенностями организма, так и с условиями существования.

В настоящее время в работах по физиологии антарктических рыб большое внимание уделяется температуре среды (Wohlshlag, 1960; Everson, 1970). У рыб как пойкилотермных животных температурные приспособления (потребление кислорода, определенный уровень обмена веществ, антифриз в крови некоторых нототеноидных рыб) являются

адаптивным свойством, позволяющим существовать виду или отдельным его популяциям в этом суровом районе Мирового океана. Температура среды, как отмечал Г. Е. Шульман (1960), является важным фактором, влияющим на направленность жирового обмена. Согласно исследованию М. И. Шатуновского (1970), существование рыб в течение большей части годового цикла при сравнительно низких температурах приводит к замедлению белкового роста и интенсификации жирового обмена.

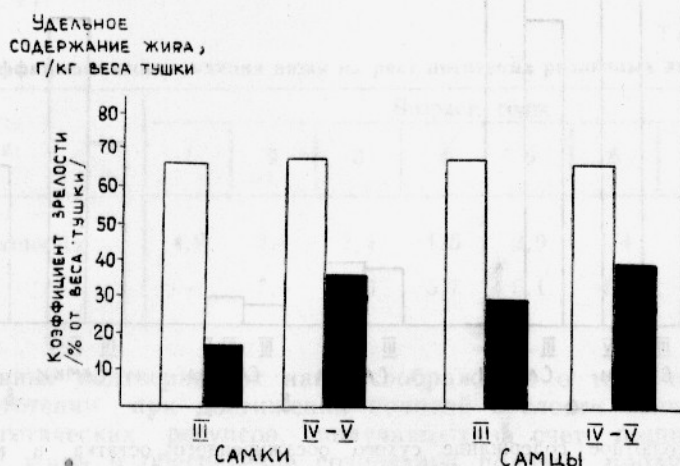


Рис. 2. Удельное содержание жира в г на 1 кг сырого веса тушки в теле мраморной нототении в процессе созревания половых продуктов: а — удельное содержание жира в теле нототении; б — коэффициенты зрелости гонад в % от веса тушки.

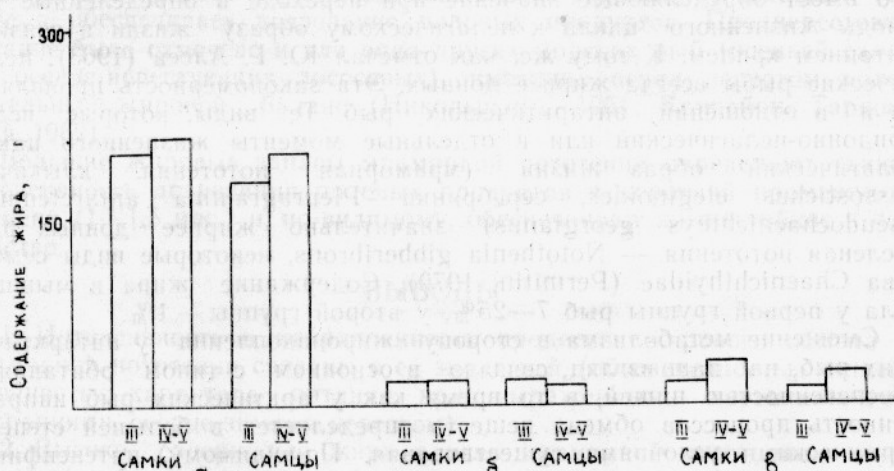


Рис. 3. Абсолютное содержание жира в мышцах (а), печени (б) и половых продуктах (в) мраморной нототении в преднерестовый период (римскими цифрами обозначены месяцы).

Адаптивные изменения в жировом обмене, связанные с термическими условиями, видны при сравнении жирности икры мраморной нототении и близкого к ней вида, *Notothenia neglecta*, обитающей в более суровых температурных условиях в районе Южно-Оркнейских островов. По данным И. Эверсона (1970), жирность зрелых половых продуктов у *Notothenia neglecta* выше (у самок 4,39, у самцов —

2,63%), чем у мраморной нототении. Такая же закономерность изменения жирности половых продуктов в связи с разными термическими условиями существования была отмечена при сравнении весенней и осенней салаки Балтийского моря (Шатуновский, 1970).

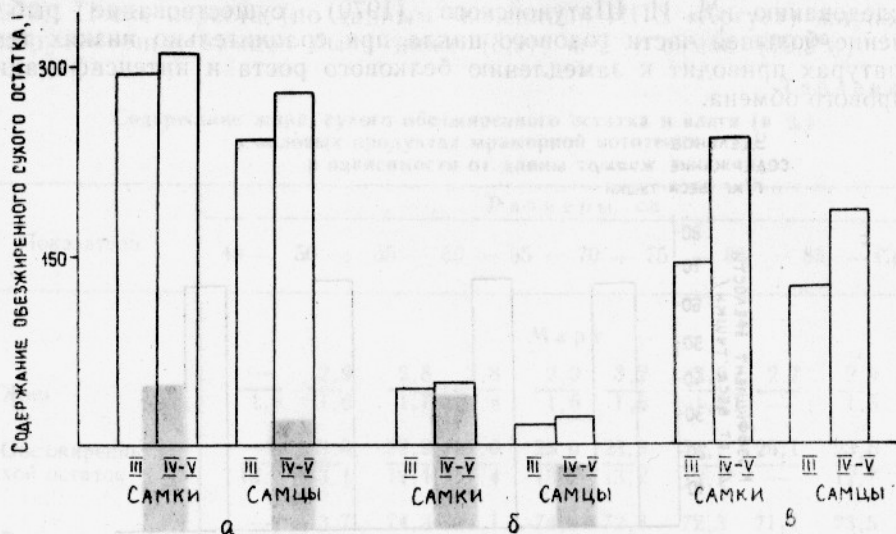


Рис. 4. Абсолютное содержание сухого обезжиренного остатка в мышцах (а), печени (б) и половых продуктах (в) мраморной нототении в преднерестовый период (средние показатели).

Высокое содержание жира в теле мраморной нототении может быть одним из приспособлений, обеспечивающих увеличение ее плавучести, что имеет определяющее значение при переходе в определенные периоды жизненного цикла к пелагическому образу жизни в связи с питанием крилем. К тому же, как отмечал Ю. Г. Алеев (1963), пелагические рыбы всегда жирнее донных. Эта закономерность проявляется и в отношении антарктических рыб. Те виды, которые ведут придонно-пелагический или в отдельные моменты жизненного цикла пелагический образ жизни (мраморная нототения, клякач — *Dissostichus eleginoides*, серебрянка — *Pleuragramma antarcticum* и *Pseudochaenichthys georgianus*) значительно жирнее донных рыб (зеленая нототения — *Notothenia gibberifrons*, некоторые виды семейства *Chaenichthyidae* (Permitin, 1970). Содержание жира в мышцах тела у первой группы рыб 7—25%, у второй группы — 1%.

Смещение метаболизма в сторону жиронакопления у антарктических рыб, на наш взгляд, связано в основном с типом обитания и обеспеченностью пищей, в то время как у арктических рыб направленность процессов обмена веществ определяется в большей степени термическими условиями существования. По-видимому, интенсификация процессов жиронакопления у мраморной нототении связана с питанием *Euphasia superba*, большие концентрации которой образуются в шельфовых водах о-ва Южная Георгия. В энергетическом отношении криль более эффективен, чем бентос (Everson, 1970). Таким образом, направленность и интенсивность жировых процессов у антарктических рыб определяются следующими факторами: обеспеченностью пищей, характером питания и типом обитания у дна или пелагиали.

Как уже отмечалось выше, старые особи мраморной нототении жирнее молодых. Это связано с тем, что у неполовозрелой молодежи все основные пищевые ресурсы расходуются в основном на белковый рост, в связи с чем жиры не накапливаются. С возрастом интенсивность



белкового обмена уменьшается и метаболизм сдвигается в сторону накопления жира (см. табл. 4). Старшие особи накапливают больше жира, так как жировые запасы при созревании половых продуктов расходуются у них более интенсивно, чем у молодых.

Согласно данным Олсена (Olsen, 1954), которые были использованы И. Эверсоном (Everson, 1970), мраморная нототения незначительное количество энергии, получаемой за счет пищи, использует на рост (табл. 7).

Таблица 7

Коэффициент использования пищи на рост нототении различных видов

| Вид                       | Возраст, годы |     |     |     |     |     |     |     |
|---------------------------|---------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|                           | 1             | 2   | 3   | 4   | 5   | 6   | 7   | 8   |
| <i>N. rossi marmorata</i> | 4,9           | 3,4 | 2,4 | 1,5 | 2,9 | 1,4 | 1,4 | 0,7 |
| <i>N. neglecta</i>        | —             | 7,1 | 6,6 | 5,7 | 5,1 | 4,4 | 3,9 | 3,5 |

Эти данные подтверждают наши соображения о том, что у мраморной нототении при достижении половой зрелости значительная часть энергетических ресурсов, получаемых за счет пищи, идет на накопление жира и обеспечение созревания половых продуктов. Высокий уровень жировых запасов мраморной нототении и, видимо, незначительные колебания содержания жира в теле в течение годового цикла (наши данные и данные экспедиции НПС «Аргус») говорят о высокой обеспеченности рыб кормом. Активное преднерестовое питание поддерживает в этот период положительный жировой и белковый баланс и обеспечивает дозревание половых продуктов. Преднерестовое питание было отмечено и для ряда других морских рыб (осенней салаки, осенне-переступающих лососевых), имеющих перед нерестом положительный жировой баланс (Никольский, 1961; Кривобок, Тарковская, 1962).

Большие жировые запасы мраморной нототении определяют также интенсивность дозревания половых продуктов в короткий промежуток времени (1—1,5 мес.) и, по-видимому, обеспечивают жизнестойкое потомство.

## ВЫВОДЫ

1. Интенсивность и направленность процессов жирового обмена у мраморной нототении связаны с ее экологией (обеспеченностью пищей, сезонностью характера питания, ярко выраженными вертикальными миграциями, осенне-зимним нерестом).

2. Высокое содержание жира в теле мраморной нототении — одно из приспособлений, увеличивающих ее плавучесть и обеспечивающих ей переход в определенные периоды жизненного цикла к пелагическому образу жизни. Эта особенность свойственна и другим нототеноидным рыбам, совершающим вертикальные миграции.

3. Период завершения созревания половых продуктов у мраморной нототении проходит на фоне увеличения содержания жира и белка в организме, что связано с ее интенсивным преднерестовым питанием. Большие энергетические резервы в организме мраморной нототении определяют ускоренное дозревание ее половых продуктов в течение короткого промежутка времени (1—1,5 мес.).

4. Содержание жира в мышцах и печени самцов мраморной нототении выше, чем у самок. С большими запасами энергетических ве-

ществ в организме самцов связано более ускоренное созревание их половых продуктов. Затраты на созревание гонад у самцов меньше, чем у самок, о чем свидетельствует более низкое содержание жира и белка в семенниках, чем в яичниках (в 1,5 раза меньше по сухому весу).

5. Содержание жира в мышцах самок и самцов мраморной нототении увеличивается с возрастом (длиной).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. Изв. АН СССР, М., 1963.
- Клейменов И. Я. Химический и весовой состав основных промысловых рыб. М., Пищепромиздат, 1952.
- Кривобок М. Н., Тарковская О. И. Физиологическая характеристика салаки различной плодовитости. «Вопр. ихтиол.» Т. 2. Вып. 3, 1962.
- Лазаревский А. А. Технично-экономический контроль в рыбодобывающей промышленности. М., Пищепромиздат, 1955.
- Никольский Г. В. Экология рыб. Высшая школа. 1961.
- Пермитин Ю. Е., Тарвердиева М. И. Питание некоторых видов антарктических рыб в районе о-ва Южная Георгия. «Вопр. ихтиол.» Т. 12, № 1, 1972.
- Шатуновский М. И. Особенности качественного состава жиров икры, молоди и нерестовых самок весенней и осенней салаки Рижского залива Балтийского моря. «Вопр. ихтиол.» Т. 10. Вып. 6, 1970.
- Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в теле рыб. «Успехи современной биологии». Т. 49, Вып. 2, 1960.
- Шуст К. В., Сильянова З. С. Новые данные по биологии некоторых видов рыб Юго-Западной Атлантики. Труды молодых ученых ВНИРО. Вып. 5, 1971.
- Everson, I. The population dynamics and energy of *Notothenia neglecta* Nybelin at Signy Island, South Orkney Islands. Brit. Antarct. Surv. Bull. No. 23, 1970.
- Everson, I. Reproduction in *Notothenia neglecta* Nybelin. Bull. Brit. Antarct. Surv. No. 23, 1970.
- Folch, I. et al. Preparation of lipid extracts from brain tissue. J. Biol. Chem. Vol. 191, No. 2, 1951.
- Hureau, J. C. Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (*Nototheniidae*). Bull. Inst. Oceanogr. Monaco. Vol. 58, 1970.
- Norman, J. R. Coast fishes. Part III. The Antarctic zone. Discovery Rep., Vol. 18, 1938.
- Olsen, S. South Georgian cod. Norsk Hvalfangst-Tidende. Vol. 43, No. 7, 1945.
- Permitin, Y. E. The consumption of krill by Antarctic fishes. Antarctic Ecol. Vol. 1, 1970.
- Wohlshlag, D. E. Metabolism of an Antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation. Ecology, 41, No. 2, 1960.

#### DISTINCTIVE CHARACTERISTICS OF FAT METABOLISM IN NOTOTHENIA ROSSII MARMORATA IN THE PRESPAWNING PERIOD

A. N. Kozlov

##### Summary

The sexual products of *Notothenia* mature in the presence of an increased absolute fat and protein content in the organism, as is the case with many other autumn- and winter spawners. The high specific fat content in *Notothenia* is believed to depend on the species' living conditions in the pre-Antarctic regions (a higher energy metabolism, vertical feeding migrations and low water temperatures).

УДК 597+597—116+597—112.31

**ПЛОДОВИТОСТЬ МРАМОРНОЙ НОТОТЕНИИ  
И ЕЕ СВЯЗЬ С ЖИРНОСТЬЮ**

З. С. СИЛЬЯНОВА, А. Н. КОЗЛОВ

Как известно, изучение плодовитости рыб и факторов, ее определяющих, является необходимым условием для познания закономерностей формирования биологических особенностей того или иного вида. В связи с этим некоторые новые данные о плодовитости мраморной нототении (*Notothenia rossi marmorata* Fischer) представляют определенный интерес при дальнейшем изучении биологии ихтиофауны моря Скотия.

В настоящей работе рассматриваются результаты, полученные при обработке 100 проб икры, взятых в разные годы во время экспедиций на НПС «Академик Книпович» в море Скотия.

Основное количество материала (80 проб) приходится на сборы 1968 и 1970 г. В 1970 г. (50 проб) у одних и тех же особей определяли как плодовитость, так и жирность гонад и мяса, что позволило провести сравнительный анализ полученных данных.

Методика определения плодовитости нототеноидных рыб подробно дана в работе Ю. Е. Пермитина и З. С. Сильяновой (1971), а сбор и обработка материалов, касающихся жирового обмена мраморной нототении изложена в статье А. Н. Козлова, опубликованной в данном сборнике.

В предлагаемом сообщении приведены основные показатели индивидуальной абсолютной и относительной плодовитости мраморной нототении, определен характер изменения этих величин по отношению к длине и весу рыб, а также прослежена связь плодовитости этого вида с жирностью.

Мраморная нототения относится к эндемичному семейству *Notothenidae* (Norman, 1938) и описана для шельфовых вод островной дуги моря Скотия (за исключением Южных Сандвичевых островов). Биология этого вида, включая основные этапы жизненного цикла, была впервые изложена Олсеном (Olsen, 1954). Наши наблюдения (в период с февраля до начала мая) касаются мраморной нототении, распространенной в шельфовых водах о-ва Южная Георгия. Размерный состав особей в этот период изменяется от 45 до 85 см (в среднем — 65—67 см), вес — от 1,5 до 9 кг (в среднем — 4—5 кг).

Половозрелым особям наименьшего размера соответствует возраст 5—6 лет, среднего размера — 7—11 лет, экземпляры длиной 85—90 см в возрасте 15—16 лет встречаются единично (Шуст, Сильянова, 1971).

Как показали исследования последних лет, мраморная нототения в конце антарктического лета и осени находится в преднерестовом состоянии. Половые продукты у самок в феврале находятся на III стадии



зрелости, в начале марта — на III—IV, в конце марта — начале апреля — на IV, а в конце апреля — начале мая — на IV—V стадиях.

Вес гонад, печени, содержание жира в полости тела самцов и самок мраморной нототении в исследуемый период говорят о постепенной подготовке рыбы к нересту.

Средний вес гонад самок в феврале равен 500 г, в марте — повышается до 600 г, а в апреле и начале мая достигает 1500 г. Соответственно увеличивается и коэффициент зрелости (табл. 1), причем его величина в апреле — мае составляет 40,4% (вдвое больше, чем в марте). Интересно отметить, что резкое увеличение коэффициента зрелости в этот же период указано также Эверсоном (Everson, 1970) для *Notothenia neglecta* — вида, сходного с мраморной нототенией по ряду биологических данных.

Таблица 1  
Изменение коэффициента зрелости, общего веса и величины гонад мраморной нототении в преднерестовый период (февраль — май)

| Месяц               | Вес, г |                |       | Коэффициент зрелости |                    |
|---------------------|--------|----------------|-------|----------------------|--------------------|
|                     | общий  | без внутренних | гонад | к весу порки         | к общему весу рыбы |
| Февраль             | 4500   | —              | 500   | —                    | 10,4               |
| Март                | 5150   | 3050           | 600   | 17,9                 | 14,2               |
| Апрель — начало мая | 5950   | 3600           | 1500  | 40,4                 | 24,2               |

К середине апреля у самок мраморной нототении резко увеличиваются как вес, так и объем яичников. Средний диаметр овоцитов достигает к этому времени 3,3 мм, при колебании от 2,5 до 4,5 мм. В начале мая была встречена одна текущая самка. Средний диаметр овоцитов этой особи равнялся 4,7 мм при колебании от 4,5 до 5,7 мм. Готовая к вымету икра однородна, прозрачна, плотно заполняет полость яичника.

Перед нерестом у самок наряду с однородными икринками диаметром 2,5—4,5 мм и массой прозрачных овоцитов запасного фонда в яичниках имеется довольно большое количество мелких, заполненных желтком овоцитов, диаметром 0,7—1,4 мм. Их число в пробах соответствует количеству зрелых икринок (табл. 2). Мелкие овоциты встречаются в яичниках на протяжении всего периода наблюдений и в начале нереста (у текущих самок). Можно предположить, что овоциты диаметром 0,7—1,4 мм остаются в яичниках после нереста и не будут выметаны в текущем нерестовом сезоне.

Видимо, этот запас овоцитов обеспечивает у мраморной нототении необходимое количество продуцируемой икры на следующий год, так же как и у некоторых других нототеноидных рыб. Так, по данным Юро (Nureau, 1970) в яичниках отнерестившихся трематомусов (сем. *Nototheniidae*) имеются икринки диаметром 1 мм, что подтверждает наше предположение. Сходный состав овоцитов в яичниках *N. neglecta* отмечает Эверсон (Everson, 1970). Он указывает на возможность двухгодичного цикла созревания икры у этого вида. Одновременное развитие двух генераций икры с участием в наступающем нересте только одной из них, отмечалось также для лососевых (Смирнов, цит. по Дрягину, 1949).

В связи с этим при определении плодовитости мраморной нототении, мелкие овоциты диаметром 0,7—1,4 мм не учитывались.



Количество и размеры «мелких» и «крупных» овоцитов в пробах из яичников  
мраморной нототении

| Длина. | Вес, г |       | Овоциты     |         |         |        | Абсолютная<br>плодови-<br>тость,<br>тыс. шт. |
|--------|--------|-------|-------------|---------|---------|--------|----------------------------------------------|
|        |        |       | диаметр, мм |         | число   |        |                                              |
|        | рыбы   | гонад | крупные     | мелкие  | крупные | мелкие |                                              |
| 52     | 2080   | 171   | 2,2—3,0     | 0,7—1,0 | 504     | 624    | 20,3                                         |
| 58     | 3080   | 400   | 2,2—3,3     | 0,7—1,0 | 495     | 477    | 39,6                                         |
| 61     | 3230   | 464   | 2,2—2,7     | 0,7—1,1 | 508     | 557    | 47,1                                         |
| 62     | 3590   | 500   | 2,3—3,0     | 0,7—1,3 | 403     | 462    | 40,3                                         |
| 64     | 3230   | 450   | 2,1—2,8     | 0,7—1,0 | 541     | 381    | 48,7                                         |
| 68     | 4320   | 730   | 2,3—3,3     | 0,7—1,2 | 367     | 287    | 53,6                                         |
| 68     | 4810   | 720   | 2,1—3,2     | 0,7—1,2 | 536     | 358    | 77,2                                         |
| 71     | 5070   | 810   | 2,3—3,2     | 0,7—1,2 | 403     | 403    | 65,3                                         |
| 71     | 5700   | 951   | 2,5—4,0     | 0,7—1,1 | 345     | 551    | 65,6                                         |
| 73     | 4070   | 874   | 2,4—3,0     | 0,7—1,4 | 377     | 463    | 65,9                                         |
| 74     | 6070   | 1009  | 2,5—3,3     | 0,7—1,2 | 362     | 358    | 73,0                                         |

Абсолютная плодовитость у особей длиной 50—85 см и средним весом 2—5 кг колебалась от 20,1 до 124 тыс. икринок, что подтверждает наши данные (Пермитин, Сильянова, 1971). Средние ее величины по размерным группам представлены в табл. 3. Зависимость средней абсолютной плодовитости от размера и веса рыб изображена графически на рис. 1. Кривые, выражающие связь индивидуальной абсо-

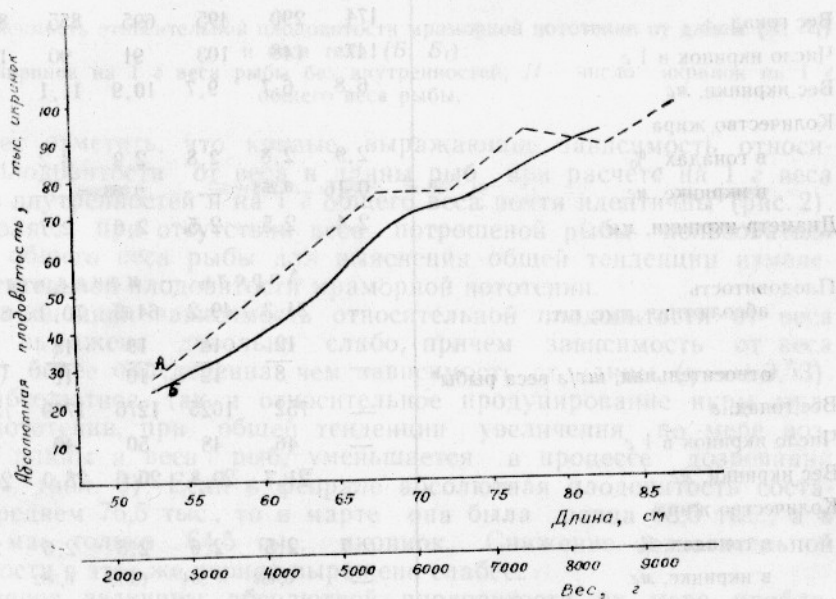


Рис. 1. Зависимость абсолютной индивидуальной плодовитости от размера (А) и веса (Б) мраморной нототении.

плотной плодовитости мраморной нототении с весом и длиной, имеют одну и ту же тенденцию к плавному нарастанию и носят сходный характер.

Корреляционная зависимость абсолютной плодовитости мраморной нототении от веса и длины также указывает на тесную связь этой величины как с длиной —  $\gamma$  (коэффициент корреляции) равен  $+0,86$ , так и с весом рыб —  $\gamma = +0,79$ . Некоторое уменьшение величины коэффициента корреляции с весом, видимо, отражает отмеченное ранее, несколько большее изменение веса рыб по сравнению с длиной.

Таблица 2

Изменение плодовитости, веса гонад, диаметра и веса икринок и содержания в них жира у мраморной нототении в период с февраля до начала мая

| Показатели                        | Длина, см       |                 |                 |                 |                 |                 |                 |
|-----------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
|                                   | 50—55           | 60—65           | 70—75           | 80—85           | 85—90           | 90—95           | 95—100          |
| Февраль                           |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |
| Плодовитость абсолютная, тыс. шт. | 20,1            | —               | 55,7            | 74,9            | 78,6            | 92,4            | 85,3            |
| относительная, шт/г веса рыбы*    | $\frac{8}{—}$   | —               | $\frac{14}{—}$  | $\frac{14}{—}$  | $\frac{15}{—}$  | $\frac{14}{—}$  | $\frac{11}{—}$  |
| Вес гонад, г                      | 124             | —               | 315             | 560             | 641             | 731             | 605             |
| Число икринок в 1 г               | 162             | —               | 177             | 134             | 124             | 126             | 141             |
| Вес икринок, мг                   | 6,1             | —               | 5,6             | 7,4             | 8,0             | 7,9             | 7,0             |
| Количество жира в гонадах, %      | —               | —               | —               | —               | —               | —               | —               |
| в икринке, мг                     | —               | —               | —               | —               | —               | —               | —               |
| Диаметр икринки, мм               | 2,1             | —               | —               | 2,2             | 2,4             | 2,2             | 2,3             |
| Март                              |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |
| Плодовитость абсолютная, тыс. шт. | 25,3            | 34,0            | 47,1            | 67,4            | 77,1            | 86,9            | 100,1           |
| относительная, шт/г веса рыбы*    | $\frac{14}{12}$ | $\frac{15}{11}$ | $\frac{17}{11}$ | $\frac{20}{14}$ | $\frac{22}{13}$ | $\frac{19}{13}$ | $\frac{—}{13}$  |
| Вес гонад, г                      | 174             | 290             | 495             | 695             | 855             | 852             | 912             |
| Число икринок в 1 г               | 147             | 148             | 103             | 91              | 90              | 101             | 110             |
| Вес икринок, мг                   | 6,8             | 6,7             | 9,7             | 10,9            | 11,1            | 9,9             | 9,0             |
| Количество жира в гонадах, %      | 2,9             | 2,8             | 2,8             | 2,9             | 3,2             | 3,0             | 2,7             |
| в икринке, мг                     | 0,16            | 0,253           | —               | 0,358           | —               | 0,360           | —               |
| Диаметр икринки, мм               | 2,4             | 2,5             | 2,5             | 2,6             | 2,7             | 2,4             | 2,4             |
| Апрель — начало мая               |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |
| Плодовитость абсолютная, тыс. шт. | —               | 31,3            | 49,2            | 64,9            | 70,9            | 80,9            | 90,6            |
| относительная, шт/г веса рыбы*    | —               | $\frac{12}{8}$  | $\frac{16}{12}$ | $\frac{19}{10}$ | $\frac{18}{10}$ | $\frac{19}{11}$ | $\frac{20}{11}$ |
| Вес гонад, г                      | —               | 752             | 1025            | 1276            | 1769            | 1844            | 1915            |
| Число икринок в 1 г               | —               | 46              | 48              | 50              | 40              | 44              | 45              |
| Вес икринок, мг                   | —               | 21,7            | 20,8            | 20,0            | 25,0            | 22,7            | 21,2            |
| Количество жира в гонадах, %      | 2,7             | 2,5             | 2,6             | 2,8             | 2,6             | 2,5             | 2,7             |
| в икринке, мг                     | —               | 0,452           | 0,554           | 0,579           | 0,582           | 0,558           | 0,572           |
| Диаметр икринки, мм               | —               | 3,1             | 3,2             | 3,2             | 3,4             | 3,6             | 3,3             |

\* В числителе — рыбы, без внутренностей, в знаменателе — целой.

Анализ этих данных показывает, что абсолютная индивидуальная плодовитость мраморной нототении, как и у большинства других рыб, постепенно увеличивается с нарастанием длины и веса, что уже отмечалось у этого вида (Пермитин, Сильянова, 1971).

Относительная индивидуальная плодовитость мраморной нототении изменялась от 10 до 26 икринок при расчете на 1 г веса рыбы без внутренностей и от 8 до 16 икринок при расчете на 1 г общего веса рыбы. И в том, и в другом случае относительная плодовитость повышалась с увеличением размера рыб, достигая максимума при длине 65—70 см и весе 5—6 кг. Величина относительной плодовитости несколько уменьшалась у самых молодых (52—57 см длиной) и старых рыб. Снижение плодовитости у этих групп может быть связано с возрастными изменениями в ходе обмена веществ.

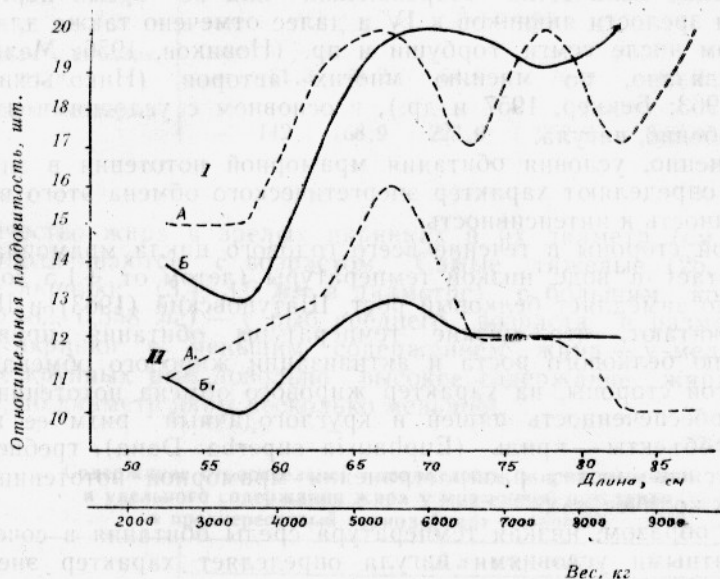


Рис. 2. Зависимость относительной плодовитости мраморной нототении от длины (A; A<sub>1</sub>) и веса тела (B; B<sub>1</sub>): I — число икринок на 1 г веса рыбы без внутренностей; II — число икринок на 1 г общего веса рыбы.

Следует отметить, что кривые, выражающие зависимость относительной плодовитости от веса и длины рыб при расчете на 1 г веса рыбы без внутренностей и на 1 г общего веса почти идентичны (рис. 2). Это позволяет при отсутствии веса потрошеной рыбы пользоваться данными общего веса рыбы для выяснения общей тенденции изменения относительной плодовитости мраморной нототении.

Корреляционная зависимость относительной плодовитости от веса и длины выражена довольно слабо, причем зависимость от веса ( $\gamma = +0,6$ ) более определена, чем зависимость от длины ( $\gamma = +0,53$ ).

Как абсолютное, так и относительное продуцирование икры мраморной нототении, при общей тенденции увеличения по мере возрастания длины и веса рыб, уменьшается в процессе созревания гонад (см. табл. 3). Если в феврале абсолютная плодовитость составила в среднем 76,5 тыс., то в марте она была равна 68,5 тыс., а в апреле — мае только 64,5 тыс. икринок. Снижение относительной плодовитости в этот же период выражено слабее.

Изменение величины абсолютной плодовитости по мере приближения нереста связано с уменьшением количества икринок в навеске (1 г). Число икринок за этот же период у рыб всех размерных групп

уменьшается в 2,5—3 раза (см. табл. 3). Несколько больше изменяется количество икринок у особей младших возрастов, что, видимо, связано у них с более интенсивной резорбцией.

По мере уменьшения количества икринок в гонадах увеличивается их вес и диаметр. Средний размер овоцитов изменяется у рыб младших возрастов от 2,1 мм (февраль) до 3,1 мм (май). Диаметр овоцитов у рыб длиной 70—75 см достигает в феврале 2,4 мм, а в мае он увеличивается до 3,4 мм. У самых крупных экземпляров диаметр икры изменяется за это время от 2,3 до 3,3 мм.

Вес икринок также увеличивается к моменту вымета икры за счет накопления питательных веществ и, в первую очередь, жира. Его количество в каждой икринке значительно повышается в апреле по сравнению с мартом (см. табл. 3).

Изменение количества созревающих яиц во время перехода от III стадии зрелости яичников к IV и далее отмечено также для других рыб, в том числе семги, горбуши и пр. (Новиков, 1956; Мельникова, 1964) и связано, по мнению многих авторов (Никольский, 1965; Персов, 1963; Беккер, 1957 и др.), в основном с условиями их обитания и, особенно, нагула.

Несомненно, условия обитания мраморной нототении в значительной мере определяют характер энергетического обмена этого вида, его направленность и интенсивность.

С одной стороны в течение всего годового цикла мраморная нототения обитает в воде низкой температуры (летом от +1,5 до +4,5°), что обычно замедляет белковый рост. Шатуновский (1963) и Шульман (1960) считают, что низкие температуры обитания приводят к замедлению белкового роста и активизации жирового обмена.

С другой стороны, на характер жирового обмена нототении влияет высокая обеспеченность пищей и круглогодичный ритм ее питания. Пищевые объекты — криль (*Euphausia superba* Dana), гребневики — встречаются в местах распространения мраморной нототении в значительных количествах.

Таким образом, низкая температура среды обитания в сочетании с благоприятными условиями нагула определяет характер энергетического и, в особенности, жирового обмена мраморной нототении.

Мраморная нототения характеризуется высоким содержанием жира в мышцах тела. У отдельных самок жирность мышц достигает 16% (по сырому веществу).

Преднерестовый период у нототении проходит при высоком уровне энергетического обмена и накоплении значительных жировых запасов. Это сказывается на качестве и количестве созревающих половых продуктов.

Как известно, характер жирового обмена у рыб разного возраста различен. У мраморной нототении с изменением возраста уменьшается интенсивность белкового обмена и повышается интенсивность жирового накопления. Старшие особи накапливают больше жира, так как жировые запасы у них при созревании половых продуктов расходуются более интенсивно, чем у молодых.

С ростом и возрастом рыб меняется и их плодовитость. Если проследить изменение плодовитости, жирности (в % по сырому веществу) и абсолютного содержания жира в теле (в г) у мраморной нототении по размерным группам, то наименее жирными оказываются молодые особи. Они же имеют и меньшую плодовитость. У особей средних размеров более высокое содержание жира и к нересту продуцируется большее количество яиц. Для старших рыб в апреле — мае характерно максимальное содержание жира и наибольшая плодовитость как абсолютная, так и относительная (табл. 4).



Таблица 4

Соотношение абсолютной плодовитости и абсолютного содержания жира в теле у мраморной нототении в преднерестовый период (март — апрель)

| Показатели                        | Длина, см |       |       |       |       |       |       |
|-----------------------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                                   | 50        | 55    | 60    | 65    | 70    | 75    | 80—85 |
| Март                              |           |       |       |       |       |       |       |
| Абсолютная плодовитость, тыс. шт. | 25,3      | 34,0  | 47,1  | 67,4  | 77,1  | 86,9  | 100,1 |
| Абсолютное содержание жира, г     | 94,2      | 109,7 | 152,4 | 207,8 | 258,2 | 273,1 | 266,5 |
| Апрель                            |           |       |       |       |       |       |       |
| Абсолютная плодовитость, тыс. шт. | —         | 31,3  | 49,2  | 64,9  | 70,9  | 80,9  | 90,0  |
| Абсолютное содержание жира, г     | —         | 142,1 | 168,9 | 223,6 | 252,2 | 228,0 | 310,7 |

Количество жира в зрелых икринках и их диаметр (см. табл. 3) также увеличиваются с возрастом. Самые тяжелые (25, 22,7 мг), крупные икринки (3,4, 3,6 мм в диаметре) с большим количеством жира (0,582, 0,558 мг) — у рыб среднего возраста и размера, более мелкие икринки с меньшим содержанием жира — у мелких рыб. У самых крупных рыб довольно высокое содержание жира в одной икринке, но диаметр икры несколько меньший.

Таблица 5

Содержание относительной плодовитости, жирности мышц и удельного содержания жира у мраморной нототении в преднерестовый период (март — апрель)

| Показатели                                       | Длина, см       |                 |                 |                 |                 |                 |                 |
|--------------------------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
|                                                  | 50              | 55              | 60              | 65              | 70              | 75              | 80—85           |
| Март                                             |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |
| Относительная плодовитость, икринки/г веса рыбы* | $\frac{14}{12}$ | $\frac{15}{11}$ | $\frac{17}{11}$ | $\frac{20}{14}$ | $\frac{22}{13}$ | $\frac{19}{13}$ | $\frac{—}{18}$  |
| Жирность мышц, %                                 | 9,2             | 9,7             | 11,2            | 12,1            | 11,8            | 11,7            | 10,5            |
| Удельное содержание жира, г/кг тушки             | 60,1            | 62,2            | 66,2            | 69,7            | 67,4            | 68,2            | 61,1            |
| Апрель                                           |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |
| Относительная плодовитость, икринки/г веса рыбы* | —               | $\frac{12}{8}$  | $\frac{16}{12}$ | $\frac{19}{10}$ | $\frac{18}{10}$ | $\frac{19}{11}$ | $\frac{20}{11}$ |
| Жирность мышц, %                                 | —               | 9,6             | 11,5            | 12,5            | 11,7            | 10,5            | 11,2            |
| Удельное содержание жира, г/кг тушки             | —               | 62,2            | 66,8            | 72,6            | 67,4            | 60,1            | 66,2            |

\* В числителе — рыбы без внутренностей, в знаменателе — целой.

Интересно отметить, что при сопоставлении удельного содержания жира (в г), приходящегося на 1 кг веса тушки, и относительной плодовитости видно, что с возрастом относительная плодовитость и удельное содержание жира увеличиваются, достигая максимума у рыб 65—70 см длиной. У самых крупных особей эти величины уменьшаются (табл. 5).

Таким образом, между плодовитостью (абсолютной и относительной) и жирностью (в % по сырому веществу), а также количеством жира в теле (в г) у мраморной нототении выявлена положительная связь. В преднерестовый период у самок одноразмерных групп при большей жирности наблюдается и большая плодовитость.

## ВЫВОДЫ

1. В процессе развития икры мраморной нототении отмечается наличие двух генераций желтковых овоцитов в яичниках самок, из которых в нересте участвует только одна.

2. Индивидуальная абсолютная плодовитость этого вида изменяется в широких пределах (20,1—124 тыс. икринок), возрастая с увеличением длины и веса рыб.

Относительная плодовитость также увеличивается с длиной и весом рыб, однако эти изменения выражены слабее.

3. Плодовитость, особенно абсолютная, уменьшается в процессе созревания икры (при переходе от III стадии зрелости гонад к IV и далее).

4. Обнаружена положительная корреляция между жирностью тела нототений и величинами абсолютной и относительной плодовитости: в преднерестовый период среди одноразмерных самок особи с большей жирностью тела характеризуются и большей плодовитостью.

## ЛИТЕРАТУРА

Беккер В. Э. О влиянии условий существования на развитие гонад и порциональность икротетания у золотого карася (*Carassius carassius* L.). ДАН СССР. Т. 117, № 5, 1957.

Дрягин П. А. Половые циклы и нерест рыб. Изв. ВНИОРХ. Т. 28, 1949.

Мельникова М. Н. Плодовитость семги (*Salmo Salar* L.) р. Варзуги. «Вопр. ихтиолог.» Т. 4. Вып. 3 (32), 1964.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., изд-во «Наука», 1965.

Новиков П. И. Семга р. Печоры. Фонды ВНИОРХ, 1956.

Персов Г. М. «Потенциальная» и «конечная» плодовитость рыб на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) акклиматизируемой в бассейне Белого и Баренцева морей. «Вопр. ихтиолог.» Т. 3. Вып. 3 (28), 1963.

Пермитин Ю. Е., Сильянова З. С. Некоторые данные по биологии размножения и плодовитости рыб рода *Notothenia* Rich. моря Скоша (Антарктика). «Вопр. ихтиолог.» (в печати).

Шатуновский М. И. Некоторые особенности жирового и водного обмена речной камбалы Кандалакшского залива Белого моря. «Зоолог. журн.» Т. 42, Вып. 6, 1963.

Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в теле рыб. Успехи современной биологии. Т. 49, Вып. 2, 1960.

Шуст К. В., Сильянова З. С. Новые данные по биологии некоторых видов рыб юго-западной Атлантики. Труды молодых ученых ВНИРО. Вып. 5, 1971.

Everson, L. Reproduction in *Notothenia neglecta* Nybelin. Bull. Brit. Antarct. Surv. No. 23, 1970.

Hureau, J. C. Biologie comparée de quelques Poissons antarctiques (*Nototheniidae*). Bull. Inst. Oceanogr. Monaco. Vol. 68, 1970.

Norman, J. R. Coast fishes. Part III. The Antarctic zone. Discovery Rep. Vol. 18, 1938.

Olsen, S. South Georgian cod. Norsk Hvalfangst-tid. No. 7, 1954.

# FECUNDITY OF NOTOTHENIA ROSSII MARMORATA AND ITS RELATION TO THE FAT CONTENT

Z. S. Silyanova and A. N. Kozlov

## Summary

There are two generations of yolky oocytes in the ovaries of *Notothenia rossii marmorata* of which only one is spawned. The individual absolute and relative fecundity of *Notothenia* increases with the length and weight of fish. The fecundity of this species, its absolute value in particular, decreases during egg ripening. A fall in the absolute fecundity is followed by a decrease in the number of eggs in the gonads, an increase in the weight and diameter of eggs and in their fat content. A positive correlation has been noted between the absolute fecundity and fat content of the species investigated.

УДК 597.585.1+597—105

## ОБ АКТИВНОМ ОБМЕНЕ АЗОВСКИХ БЫЧКОВ

Е. П. СКАЗКИНА

Количественные показатели энергетического обмена рыб (L. Bertalanffy, 1951; E. Zeuten, 1953; S. Job, 1955; Винберг, F. Fry, 1957) характеризуют в основном стандартный или обычный обмен рыб в состоянии относительного покоя. Активный обмен рыб во время плавания исследован главным образом у лососей и сельдей и других быстро плавающих рыб (Ивлев, 1962; J. Brett, 1964, 1964, 1967; Алексеева, 1967). Для изучения энергетических процессов у рыб необходимо знать средний уровень энергетического обмена рыб определенных видов, который складывается из обмена во время движения и покоя.

В специально сконструированном аппарате активного обмена были исследованы четыре вида азовских бычков рода *Gobius*. После регулирования стока Дона бычки стали основными представителями донного комплекса ихтиофауны этого водоема. Их биомасса в последние годы оценивается в 2 млн. ц с лишним, а уловы достигают 900 тыс. ц в год (Карневич, 1965; Костюченко, 1966). 90% в уловах составляет бычок-кругляк. В связи с установлением величины пищевых потребностей кругляка, играющего важную роль в трофических цепях Азовского моря, возникла необходимость выяснения среднего уровня его энергетического обмена в условиях, приближающихся к природным, а следовательно и установления уровня активного обмена и его соотношения со стандартным.

Как уже говорилось, данное исследование выполнено на азовских бычках: кругляке — *Gobius melanostomus*, песочнике — *G. fluviatilis*, мартовике — *G. batrachocephalus* и сирмане — *G. syrtan*. Длина рыб была 75—110 мм, вес — от 19,2 до 34,6 г, стадии зрелости — II и III. Опыты проводили в аквариальной АзчерНИРО в мае — июне 1968 г. при температуре воды 19—21°С и солености 14‰.

Аппарат для опытов был изготовлен по принципиальной схеме К. Блажки (K. Blaska, M. Volf, M. Cepela, 1960) и состоял из двух концентрических цилиндров, внутренний из которых меньшего диаметра (74 мм) и короче внешнего. Пропеллер, помещенный в начале аппарата и соединенный ременной передачей через Латр-2 с двигателем от швейной машины, гонит воду во внутренний цилиндр, а система регулирующих пластин, установленная непосредственно за пропеллером, гасит завихрения и создает ток воды параллельный продольной оси аппарата. Дойдя до конца внутреннего цилиндра, вода возвращается к венту в пространстве между цилиндрами. Длина аппарата — 250 мм, емкость — 1200 мл; скорость потока (от 20 до 70 см/сек) определяли по разности уровней в трубках манометра, установленного в аппарате.



Перед опытом рыбу помещали во внутренний цилиндр аппарата и в течение 1—1,5 суток выдерживали в проточной воде. Затем перекрывали поступление и выход воды из аппарата и измеряли величину стандартного обмена. После опыта, включив подачу воды на 20—30 мин, пока вода полностью не сменится, определяли уровень активного обмена. Для этого вновь перекрывали поступление и выход воды из аппарата и включали двигатель на заданную скорость. Так как на малые скорости потока рыбы не реагировали, а большие сносили их к задней стенке аппарата, то для бычков разных видов предварительно были установлены оптимальные скорости потока, при которых рыбы могли бы сопротивляться току воды, либо плавать, либо удерживаясь на месте при помощи присоски. После прекращения мышечной нагрузки находили величину энергетических затрат подопытных рыб за время плавания. Величину «кислородного долга» определяли в течение 5 ч после мышечной нагрузки, измеряя количество потребленного кислорода через каждый час — так же как и при установлении величины сирмана устанавливали на рыбах, пойманных за 1—2 суток до опыта.

По окончании опытов проводили полный биологический анализ. Результаты опытов обрабатывали статистически.

Соотношение периодов покоя и плавания у кругляка, песочника и сирмана устанавливали на рыбах, пойманных за 1—2 суток до опыта и помещенных в большие аквариумы (около 4 м<sup>3</sup>) с естественным грунтом. Отсчеты фиксировали по секундомеру в течение 10—15 мин. Весной, летом и осенью хронометрирование проводили 6 раз в сутки через каждые 4 ч.

Поскольку уровень активного обмена непосредственно зависит от величины мышечной нагрузки, охарактеризуем скорость и продолжительность плавания бычков в аппарате. В литературе отсутствуют данные по скорости плавания бычков, исключение составляет единичное измерение максимальной скорости бычка-кругляка в желобе (Радаков, 1964).

Наибольшие скорости развивал песочник (48—50 см/сек), несколько меньше — сирман (44 см/сек), самые низкие — кругляк (не более 34 см/сек) (табл. 1). Мартовик в аппарате не плыл — при скорости потока около 30 см/сек, он мог сопротивляться току воды, удерживаясь на месте. Продолжительность плавания в аппарате для каждого из этих видов также оказалась неодинаковой. Песочник мог плыть 10—15 мин, кругляк — 3—4 мин, а затем, как и мартовик удерживался на месте, сирман — 8—10 мин. По скорости и продолжительности плавания наилучшим пловцом среди исследуемых видов оказался песочник, затем следует сирман и кругляк, и, наконец, мартовик. Хронометрирование периодов покоя и плавания у бычков в аквариуме также показало, что песочник и сирман находятся в движении большую часть суток (42—37% времени) по сравнению с кругляком (28,6%).

Интересно сопоставить полученные данные с некоторыми биохимическими показателями крови бычков.

М. Беде (M. Bede, 1959) установил, что относительная величина альбуминовой фракции крови рыб связана с их подвижностью. Так, у пелагических рыб, тунцов и скумбрии, — альбуминовая фракция составляет 60% от общего белка, у донных мигрирующих форм собственно окуневых — 40% и у ведущих малоподвижный образ жизни скорпеп — 5%. По данным Н. И. Куликовой (1970), исследовавшей сывороточные белки крови бычков, максимальное количество альбумина (27%) содержится в сыворотке крови песочника, несколько меньшее (26,2%) — у сирмана, минимальное у кругляка (22,6%) и у мартовика (16,8%). Следовательно, по содержанию альбумина бычки

располагаются в той же последовательности, которая установлена нами.

Обмен бычков во время плавания резко возрастает. Так, интенсивность обмена песочников весом 20—30 г во время движения составляет 0,381 мл/г-ч ( $Q_a$ ) против 0,139 мл/г-ч, потребляемых в относительно неподвижном состоянии ( $Q_{ст}$ ). Столь же значительное увеличение обмена отмечено и для второй весовой группы песочников 30—40 г. Аналогичные изменения в обмене происходят у мартовика, сирмана и кругляка (см. табл. 1).

Таблица 1  
Стандартный ( $Q_{ст}$ ) и активный обмен ( $Q_a$ ) песочника, сирмана, кругляка и мартовки при температуре 19—20°C

| Вид      | Средний вес, г | Длина, мм | Потребление кислорода, мл/г-ч |             | $Q_a$    |       | $n$ | Скорость потока, см/сек | Продолжительность плавания, мин |
|----------|----------------|-----------|-------------------------------|-------------|----------|-------|-----|-------------------------|---------------------------------|
|          |                |           | $Q_{ст}$                      | $Q_a$       | $Q_{ст}$ | $Q_a$ |     |                         |                                 |
| Песочник | 26,2           | 85        | 0,139±0,003                   | 0,381±0,022 | 2,74     |       | 7   |                         |                                 |
|          | 31,5           | 92        | 0,119±0,006                   | 0,355±0,015 | 2,98     | 2,86  | 6   | 48—50                   | 10—15                           |
| Сирман   | 19,2           | 102       | 0,127±0,010                   | 0,297±0,022 | 2,33     |       | 3   |                         |                                 |
|          | 27,5           | 107       | 0,103±0,015                   | 0,308±0,010 | 2,99     | 2,66  | 8   | 40—44                   | До 8                            |
| Кругляк  | 19,0           | 75        | 0,200                         | 0,374±0,006 | 1,87     |       | 4   |                         |                                 |
|          | 26,6           | 90        | 0,122±0,004                   | 0,293±0,028 | 2,39     | 2,11  | 8   | 30—33                   | 3—4                             |
|          | 35,6           | 96        | 0,109±0,004                   | 0,227±0,019 | 2,09     |       | 10  |                         |                                 |
| Мартовик | 29,2           | 102       | 0,143±0,011                   | 0,299±0,009 | 2,09     |       | 5   |                         |                                 |
|          | 34,6           | 110       | 0,132±0,008                   | 0,256±0,006 | 1,94     | 2,01  | 5   | 28—30                   | * Не плав                       |

Так как для характеристики активного обмена рыб важны не абсолютные его показатели, а соотношения со стандартным обменом, проведены соответствующие расчеты. У песочника и сирмана обмен во время плавания повышается по сравнению со стандартным в 2,66 и в 2,86 раза, у кругляка и мартовика — в 2,11 и 2,01 раза. По литературным данным, у рыб соотношение  $Q_a/Q_{ст}$  — меняется в довольно значительных пределах (от 2 до 14 раз) и зависит как от скорости плавания, так и от экологических особенностей вида (W. Sproog, 1946; H. Smit, 1965; Ивлев, 1962; J. Graham, 1949; S. Job, 1955; Алексеева, 1965, 1967). Как видим, у бычков возрастание обмена во время плавания невелико. Не исключено, что это связано с малыми нагрузками в наших опытах.

Кислородный долг после плавания изучали у бычка-кругляка. Как видно из табл. 2, обмен бычков не сразу снижался до уровня стандартного: у семи рыб из 13-ти величина обмена в течение первых 40—50 мин после мышечной нагрузки ( $Q_1$ ) превышала стандартный обмен ( $Q_{ст}$ ) на 8,2—22,5%. У остальных рыб  $Q_2$  почти не отличалось от  $Q_{ст}$  (разница не превышала ошибку опыта).

Наблюдения за обменом в последующие 2—5 ч после нагрузки показали, что величины, характеризующие обмен в это время —  $Q_2$  —  $Q_5$ , практически не отличались от стандартного обмена до опыта.

Сравнение величин потребления кислорода бычком-кругляком  
до мышечной нагрузки ( $Q_{ст.}$ ) во время ее ( $Q_a$ )  
и на протяжении 5 ч после нагрузки ( $Q-Q_5$ )

| Вес, г | Потребление кислорода, мл/г-ч |       |                        |       |       |       |       | $B = Q - Q_{ст.}$ |                  |              |
|--------|-------------------------------|-------|------------------------|-------|-------|-------|-------|-------------------|------------------|--------------|
|        | $Q_{ст.}$                     | $Q_a$ | $Q$ через<br>40—50 мин | $Q_2$ | $Q_3$ | $Q_4$ | $Q_5$ | в мл              | в % от $Q_{ст.}$ | в % от $Q_a$ |
| 9,0    | 0,220                         | 0,380 | 0,211                  | —     | —     | —     | —     | —0,009            | —4,0             | —2,4*        |
| 25,0   | 0,149                         | 0,282 | 0,171                  | 0,157 | 0,151 | 0,148 | 0,154 | 0,022             | 14,8             | 7,8          |
| 27,5   | 0,110                         | 0,192 | 0,119                  | —     | —     | —     | —     | 0,009             | 8,2              | 4,7          |
| 36,5   | 0,124                         | 0,207 | 0,119                  | 0,096 | 0,096 | 0,116 | 0,122 | —0,005            | —4,0             | —2,4*        |
| 39,0   | 0,093                         | 0,183 | 0,114                  | 0,095 | —     | —     | —     | 0,021             | 22,5             | 11,5         |
| 42,0   | 0,123                         | 0,278 | 0,139                  | 0,127 | 0,138 | 0,120 | 0,124 | 0,016             | 13,0             | 5,7          |
| 42,0   | 0,122                         | 0,218 | 0,119                  | 0,129 | 0,912 | 0,123 | 0,130 | —0,003            | —2,4             | —1,4*        |
| 44,0   | 0,093                         | 0,263 | 0,085                  | 0,074 | 0,087 | 0,092 | 0,081 | —0,007            | —7,5             | —2,7*        |
| 44,5   | 0,092                         | 0,146 | 0,089                  | 0,078 | 0,098 | 0,093 | 0,077 | —0,003            | —3,26            | —2,0*        |
| 46,0   | 0,135                         | 0,278 | 0,148                  | 0,133 | 0,140 | 0,141 | 0,138 | 0,013             | 9,6              | 4,5          |
| 46,0   | 0,116                         | 0,176 | 0,118                  | 0,115 | 0,114 | 0,120 | 0,110 | 0,002             | 1,5              | 0,9*         |
| 44,0   | 0,093                         | 0,316 | 0,112                  | —     | —     | —     | —     | 0,019             | 20,4             | 6,0          |
| 41,0   | 0,127                         | 0,231 | 0,123                  | 0,123 | 0,131 | 0,126 | 0,130 | —0,004            | —3,2             | 1,7*         |

\* Величины менее 3% не учитывались.

Опыты позволяют рассчитать поправку к активному обмену на кислородную задолженность. Кислородный долг, образовавшийся в результате 8—10-минутной нагрузки, ликвидировался в течение 40—50 мин. Если считать, что в течение всего этого времени у кругляка  $Q_1$  превышало  $Q_{ст}$  в среднем на 3,2% от величины активного обмена, то поправка на кислородный долг к активному обмену во времени десятиминутного плавания должна составить 15—20% от активного обмена. При больших и длительных нагрузках кислородный долг у рыб достигает огромных величин (70%) и ликвидируется в течение 10—24 ч (A. Heat and Pritchard, 1962; J. Brett, 1964). В ряде работ Блейка с сотрудниками (E. Black, 1957; E. Black and oth., 1960, 1962) исследовано изменение содержания молочной кислоты и других продуктов обмена в крови рыб после интенсивной мышечной работы. Ими показано, что для ликвидации кислородного долга требуется не менее 6—8 ч. По данным К. Д. Алексеевой (1967), кислородный долг у кефалей и смарид исчезает в течение часа. Очевидно, кислородный долг существенно дополняет активный обмен и должен учитываться при балансовых расчетах. Так, поправка введенная нами в кислородный долг, увеличила соотношение активного и стандартного обмена с 2,11 до 2,4.

На основании данных по стандартному обмену (Сказкина, 1969), активному обмену и кислородному долгу, а также по хронометрированию периодов покоя и плавания была рассчитана средняя величина энергетического обмена в условиях, приближающихся к природным, которая составила 140% от величины стандартного обмена и 50% — от активного обмена. Впоследствии эта характеристика была использована для балансовых расчетов при установлении величин пищевых рационов кругляка в Азовском море (Сказкина, Костюченко, 1968).

Г. Г. Винберг (1956) на основании сопоставления величин рационов, полученных прямыми методами и рассчитанными по обмену, пришел к выводу, что средний уровень энергетического обмена рыб в природных условиях примерно в два раза выше стандартного, причем у малоподвижных рыб  $Q_{ср}$  будет приближаться к  $Q_{ст}$ , а у хороших пловцов, ведущих активный образ жизни, существенно превышать его.

На основании наших данных можно заключить, что характеристика среднего уровня энергетического обмена рыб в условиях, приближающихся к природным, должна устанавливаться в каждом конкретном случае экспериментальным путем, а именно, по уровню стандартного и активного обмена с поправкой на кислородный долг и по хронометрированию периодов покоя и плавания.

## ВЫВОДЫ

1. В аппарате, специально сконструированном для определения активного обмена бычков, песочник мог развивать скорость 48—50 см/сек в течение 10—15 мин, сирман — 44 см/сек в течение 8—10 мин, кругляк — 34 см/сек в течение 3—4 мин. Мартовик при помощи присоски удерживался на месте при скорости потока 30 см/сек в течение 10—15 мин.

2. По сравнению с обменом покоя обмен во время плавания возрастал у песочника в 2,56 раза, у сирмана — в 2,86, у кругляка — в 2,11 и мартовика — в 2,01 раза.

3. Кислородный долг у кругляка в среднем составлял около 20% от величины активного обмена и ликвидировался в течение часа. Введение поправки на кислородный долг изменило соотношение  $Q_a/Q_{ст}$  с 2,11 до 2,4.



4. Средний уровень энергетического обмена бычка-кругляка в условиях, приближающихся к естественным, рассчитанный на основании хронометрирования периодов покоя и плавания по стандартному и активному обмену с учетом кислородного долга, составляет  $1,4Q_{ст}$ .

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева К. Д. Активный обмен водных животных. В кн. «Физиологические основы экологии водных животных». Севастополь, Изд. АН СССР, 1965.
- Алексеева К. Д. Влияние мышечной работы на энергетический обмен у рыб. М., изд-во «Наука», 1967.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, Изд-во Бел. гос. ун-та, 1956.
- Ивлев В. С. Техника измерения активного обмена. Сб. «Руководство по методике исследований физиологии рыб». М., Изд. АН СССР, 1962.
- Ивлев В. С. Активный энергетический обмен у мальков балтийского лосося (*Salmo salar*) «Вопр. ихтиол.» Т. 2, 1962.
- Карпевич А. Ф. Изменение продуктивности Азовского моря в условиях зарегулированного стока рек. «Гидробиологический журнал». Вып. 2, 3, Киев, 1965.
- Костюченко В. А. Влияние промысла на популяцию азовского бычка-кругляка. Труды АзчерНИРО. Вып. 24, 1966.
- Куликова Н. И. Исследования сывороточных белков азовских бычков методом электрофореза в агаровом геле. Труды ВНИРО. Т. XIX, 1970.
- Радаков Д. В. Скорости движения рыб. Сб. «Скорости движения и некоторые особенности зрения рыб». М., изд-во «Наука», 1964.
- Сказкина Е. П., Костюченко В. А. Пищевые рационы азовского бычка-кругляка. «Вопр. ихтиол.» Т. 8. Вып. 2, 1968.
- Сказкина Е. П. О сезонных изменениях стандартного обмена у бычка-кругляка Труды АзчерНИРО. Т. 26, 1969.
- Bede, M. The proteins and lipids of the plasma of some species of Australian fresh and salt-water fish. J. Cell. Comp. Physiol. Vol. 54, No. 3, 1959.
- Bertalanffy, L. Metabolism types and growth types. Amer. Nat. Vol. 85, 1951.
- Black, E. C. Alterations of the blood level of lactic acid in certain salmonid fishes following muscular activity. J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 14, No. 6, 1957.
- Black, E. C., Robertson, A. C., Hanslip, A. R. and Chiu, W. G. Alterations in glycogen, glucose and lactate in rainbow and Kamloops trout, *Salmo gairdneri*, following muscular activity. J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 17, No. 4, 1960.
- Black, E. C., Connor, A. R., Lam, K. C. and Chiu, W. G. Changes in glycogen pyruvate and lactate in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) during and following muscular activity. J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 19, No. 3, 1962.
- Blazka, P., Volf, M., Cepela, M. A new type of respirometer for the determination of the metabolism of fish in an active state. Physiol. Biochem. Vol. 9, Prague, 1960.
- Brett, J. R. Some consideration in the study of respiratory metabolism in fish, particularly salmon. J. Fish. Res. Bd. Can. 1962, Vol. 19, No. 6.
- Brett, J. R. The swimming energetics of salmon. Sci. Amer. Vol. 213, No. 2, 1965.
- Brett, J. R. Swimming performance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to fatigue, time and temperature. J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 24, No. 8, 1967.
- Fry, F. E. The aquatic respiration of fish. Physiol. of Fishes. N.-Y. Vol. 1, Part 1, 1957.
- Graham, J. M. Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of the speckled trout, *Salvelinus fontinalis*. Can. J. Res., Vol. 27, No. 5, 1949.
- Heat, A. G. and Prichard, A. W. Changes in the metabolic rate and blood lactic acid of bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. Raf., following severe muscular activity. Physiol. Zool., Vol. 35, No. 4, 1962.
- Job, S. V. The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*. Univ. Toronto biol. Ser. 61, 1955.
- Smit, H. Some experiments on the oxygen consumption of goldfish (*Carassius auratus*) in relation to swimming speed. Can. J. Zool., Vol. 43, No. 4, 1965.
- Spoor, W. A. A quantitative study of the relationships between the activity and oxygen consumption of the goldfish and its application to the measurements of respiratory metabolism in fishes. Biol. Bull. Vol. 91, No. 3, 1946.
- Zeuten, E. Oxygen uptake as related to body size in organisms. Quart. Rev. Biol. Vol. 28, No. 1, 1953.

## Summary

The active metabolism in goby was studied with the help of a specially constructed hydrodynamic unit at the current velocity of 37 to 50 cm/sec. Under these conditions the level of active metabolism exceeded the level of resting metabolism by 2.7 times for monkey goby, *Gobius fluviatilis*, 2.9 times for syrmian goby, *Gobius syrmian*, 2.1 times for round goby, *Gobius melanostomus*, and was twice that of toad goby, *Gobius batrachocephalus*. The average oxygen debt amounted to 20% of the level of active metabolism and was replaced within an hour. The mean level of metabolism in goby, typical of their way of life in a body of water, constituted 1.4 of their standard metabolism value.

УДК 597.554.3+597—105+597—111

**ВЛИЯНИЕ АНЕСТЕЗИРУЮЩИХ ВЕЩЕСТВ НА ОБМЕН АЗОТА  
В СЫВОРОТКЕ КРОВИ СЕГОЛЕТКОВ БЕЛОГО АМУРА**

Т. П. СТРЕБКОВА

В замкнутых емкостях смертность рыб часто наступает в присутствии благоприятного кислородного содержания, от совместного действия углекислоты, рН и аммиака (Mc. Farland, Norris, 1958; Fry, Norris, 1962). Аммиак в настоящее время признан главным летальным фактором. Для того чтобы замедлить его накопление пользуются анестезирующими средствами.

Наркоз снижает реакцию рыбы на внешние раздражения, уменьшает возможность физического повреждения, ослабляет все обменные процессы, в результате чего рыбы меньше потребляют кислорода, а в воде медленнее накапливаются конечные продукты метаболизма.

Анестезиология в рыбохозяйственной практике — вопрос новый и малозученный. Экспериментами на животных было выяснено, что при применении наркотических веществ нарушаются процессы обмена (Мехедова, 1959). Об интенсивности обмена веществ часто судят по изменению крови, так как кровеносная система, так же как и нервная система, принимает активное участие во всех жизненных отправлениях и отражает многие отклонения от нормы, возникающие в организме под влиянием условий внешней среды.

Одним из показателей физиологического состояния рыб во время наркоза является интенсивность накопления азотсодержащих веществ в крови. Эти вопросы освещены довольно полно в медицинской литературе, но полученные данные разноречивы.

Одни авторы (Майстрах и Милюшкевич, цит. по Юхтиной, 1962), изучая белковый обмен у собак, находящихся в состоянии эфирно-кислородного наркоза, обнаружили уменьшение белков в крови. Другие (Алиев с соавторами, 1955) указывают, что гексенал, применяемый вместе с новокаиновой анестезией не оказывает значительного воздействия на содержание белков плазмы крови, а влияет на соотношение их отдельных фракций. Уменьшается количество глобулинов, увеличивается содержание альбуминов с увеличением А/Г коэффициента примерно до 2,57.

Противоречивость полученных результатов авторы объясняют тем, что наркотический эффект зависит в основном от возбудимости нервной системы, от возраста и питания организма.

Задача нашего исследования — изучить влияние анестезирующих средств на накопление азотсодержащих веществ в сыворотке крови рыб и окружающей среде.

В качестве анестезирующего средства применялся барбитал натрия ( $C_8H_{11}N_2NaO_3$ ), который относится к препаратам барбитуровой кислоты (синонимы: мединал, Barbitol sodium и др.). Это белый кри-

сталлический порошок горького вкуса, без запаха, легко растворимый в воде. Водный раствор имеет щелочную реакцию (Машковский, 1967). Барбитал натрий испытывался в концентрациях 0,15 и 0,30 г/л.

Подопытным материалом служили сеголетки белого амура средним весом 15 г, которых помещали непосредственно в раствор анестетика.

Опыты проводили в полиэтиленовых пакетах, в четырехкратной повторности. Соотношение воды к кислороду 1:1, а к рыбе—7:1. Ежедневно из каждого пакета пять рыб выпускали в свежую отстоявшуюся воду и наблюдали за ее поведением и выживаемостью, а десять рыб брали на анализ крови. Температура воды 22° С.

Определяли содержание общего белкового и остаточного азота в сыворотке крови подопытных рыб и в воде (Белоносов, 1964).

Прежде чем начать описывать изменения гематологических показателей, необходимо отметить, что в нашем опыте контрольные рыбы прожили в пакетах всего 48 ч, а в концентрации анестетика 0,15 и 0,30 г/л—72 ч.

Результаты исследования различных форм азота сведены в таблицу.

Содержание общего, остаточного и белкового азота в воде и сыворотке крови подопытных рыб (мг %)

| Концентрации барбитал натрия, г/л | Изменение азотсодержащих веществ |             |               |                   |             |               |
|-----------------------------------|----------------------------------|-------------|---------------|-------------------|-------------|---------------|
|                                   | в воде                           |             |               | в сыворотке крови |             |               |
|                                   | начало опыта                     | через сутки | через 2 суток | начало опыта      | через сутки | через 2 суток |
| Общий азот                        |                                  |             |               |                   |             |               |
| Контроль                          | 0,9                              | 5,5         | 60,2          | 210               | 232,4       | 308,0         |
| 0,15                              | 0,9                              | 5,0         | 22,9          | 210               | 280,0       | 375,0         |
| 0,30                              | 0,9                              | 4,2         | 9,7           | 210               | 294,0       | 381,5         |
| Остаточный азот                   |                                  |             |               |                   |             |               |
| Контроль                          | 0,7                              | 3,5         | 7,2           | 35                | 56,0        | 112,0         |
| 0,15                              | 0,7                              | 3,0         | 5,7           | 35                | 38,2        | 65,0          |
| 0,30                              | 0,7                              | 2,8         | 7,8           | 35                | 42,0        | 80,6          |
| Белковый азот                     |                                  |             |               |                   |             |               |
| Контроль                          | 0,2                              | 2,0         | 52,9          | 175               | 176,4       | 196,0         |
| 0,15                              | 0,2                              | 2,0         | 17,2          | 175               | 241,8       | 310,0         |
| 0,30                              | 0,2                              | 1,4         | 1,9           | 175               | 252,0       | 300,9         |

Перед началом опыта количество общего азота в воде и в сыворотке крови соответственно составляло 0,9 и 210 мг%. Постепенно его количество возрастает. Через 48 ч в воде контрольных пакетов и в растворах 0,15 и 0,30 г/л оно увеличилось в 66,1, 25,5 и 10,7 раза, а в сыворотке крови в 1,4, 1,7 и 1,8 раза по сравнению с исходными данными.

Из сопоставления данных видно, что накопление общего азота в растворе находится в обратной зависимости от концентрации анесте-



зирующего вещества, а в сыворотке крови в прямой. Чем выше концентрация анестезирующего вещества, тем меньше общего азота в растворе и больше в сыворотке крови.

Однако в сыворотке крови у контрольных рыб интенсивнее накапливается остаточный азот, а у анестезированных — белковый.

По-видимому, накопление в крови продуктов метаболизма вызывает отравление у рыб, что согласуется с данными Силтамаа (Siltamaa, 1955), А. Е. Пора и О. Прекупа (1960). В сыворотке крови контрольных рыб продукты выделения накапливаются быстрее, поэтому и явление автоинтоксикации начинается раньше на сутки, чем у анестезированных. Кроме этого, можно предположить, что содержание белкового азота в крови анестезированных рыб повышается за счет увеличения антител, образующихся в организме, накапливающихся в сыворотке крови и служащих для нейтрализации токсинов.

#### ЛИТЕРАТУРА

Алиев Г. К., Зохранбеков З. З., Касум-Заде З. Н., Кязимова М. Н. Некоторые клинические и биохимические показатели при комбинированном обезболивании внутримышечным введением гексаналя и местной новокаиновой анестезией. Сб. трудов Азерб. ин-та усоверш. врачей. Вып. 2, 1955.

Белоносов И. С. Количественное определение белкового и остаточного азота в сыворотке крови по Кьельдалю. Методическое руководство к практическим занятиям по биохимии, 1964.

Машковский М. Д. Лекарственные средства. Ч. I, М., 1967.

Мехедова А. Я. Состояние процессов дыхания в мозгу животных после амитал-натриевого сна с применением поливитаминов. Труды ин-та высшей нервной деят. (АН СССР), Серия физиол. Т. 3, 1959.

Пора А. Е., Прекуп О. Об изучении выделительных процессов у пресноводных рыб. Влияние объема воды на экскреторные процессы (сообщ. I). «Вопр. ихтиол.» Вып. 14, 1960.

Юхтина Е. М. Показатели белкового и углеводного обмена во время эндотрахеального наркоза. «Хирургия», 1962, № 4.

McFarland, W. N., Norris, K. S. The control of pH by buffers in fish transport. Calif. Fish Game. Vol. 44, No. 4, 1958.

Fry, F. E. I., Norris, K. S. The transportation of live fish. Fish as Food. Vol. 2, Lond. 1962.

Siltamaa, E. Humaavien aineiden Kaytio calanpoikasten Kuljetukssesse, Suomen Kalastusl. Vol. 26, No. 4, 1955.

#### EFFECT OF ANAESTHETICS ON NITROGEN METABOLISM IN THE BLOOD SERUM OF GRASS CARP FINGERLINGS

T. P. Strebkova

##### Summary

The effect was studied of barbital-sodium on the accumulation of nitrogen-containing substances in the blood serum of grass carp fingerlings, during continuous transportation in sealed containers. The addition of 0.15 g/l of barbital-sodium hindered the accumulation of end products of nitrogen metabolism in the blood serum of young fish. A higher level of protein nitrogen in the blood of anaesthetized fish is supposed to occur due to an increase in the amount of antibodies.

УДК (597.08:001.8) + 597—13

**КАРОТИНОИДНЫЕ ПИГМЕНТЫ И СИСТЕМАТИКА  
ЛОСОСЕВЫХ РЫБ**

А. А. ЯРЖОМБЕК

Пигментация внешних покровов служит важным систематическим признаком. Есть группы рыб со специфически пигментированными тканями, например, в костях саргановых рыб накапливаются производные желчных пигментов, печень некоторых окуневых рыб концентрирует красный каротиноидный пигмент, многие рыбы накапливают специфические каротиноиды, птерины и меланины в коже, большинство рыб концентрирует каротиноиды в викре. Интенсивная каротиноидная пигментация мышц лососевых — характерная черта рыб этой группы. Качественный состав каротиноидных пигментов мышц, икринок и кожи лососевых исследован довольно обстоятельно (Steven, 1948; Логинова, 1966; Bayley, 1937; Kanemitsu, Aoe, 1958). По мере выхода в свет работ, посвященных метаболизму каротиноидных пигментов лососей (Яржомбек, 1964, 1966, 1970), у автора накопился материал, характеризующий качественный состав пигментов ряда лососевых рыб Европы, Азии и Северной Америки. В данной статье сделана попытка сравнить пигментацию различных тканей лососевых и существующее в настоящее время систематическое деление этих рыб. Автора интересовал вопрос, какому рангу в таксономии могут соответствовать различия в пигментации.

Были исследованы лососи, принадлежащие к четырем родам: таймень сахалинский (*Hucho perryi* (Brevoort)) кунджа жилая и проходная (*Salvelinus leucomaenis* (Vallas)) мальма жилая и проходная (*S. malma* (Walbaum)) благородный лосось кольский и балтийский (*Salmo salar* (L.)) лосось курийский (*S. trutta caspius* (Kessler)); радужная форель (*S. irideus* (Gibbons)); микижа (*S. mykiss* (Walbaum)), семга камчатская (*S. penshinensis* (Pallas)), форель Кларка (*S. clarkii* (Richardson)), стальноголовый лосось (*S. gairdnerii* (Richardson)); севанская форель (*S. ischchan* (Kessler)); горбуша *Onconrhynchus gorbuscha* (Walbaum) кета (*O. keta* (Walbaum)), кижуч (*O. kisutch* (Walbaum)); нерка проходная и остаточная (*O. nerka* (Walbaum)) чавыча (*O. tshawytscha* (Walbaum)), сима (*O. mason* (Brevoort)).

Качественный состав каротиноидов кожи, мышц и икры рыб был исследован по методу Канемитсу и Аое (Kanemitsu, Aoe, 1958). Идентифицировали пигменты спектрами поглощения. Наличие и расположение пигментных клеток в коже определяли микроскопическим исследованием кожи.

В кожу лососевых включены два типа липофоров (эритрофоры и ксантофоры) и внелипидные пигментные гранулы. Ксантофоры встречаются в коже всех исследованных рыб во все периоды постэмбрионального развития, эритрофоры и внеэритрофорные пигментные

гранулы — не у всех видов и не на всех стадиях онтогенеза. Ксантофоры довольно равномерно распределены по поверхности кожи, расположение эритрофоров и пигментных гранул может быть различным (табл. 1). Красный пигмент эритрофоров и пигментных гранул неизменно представлен атаксантином.

Таблица 1

Наличие красного пигмента в коже лососевых рыб

| Вид                   | Период         |         |                 | Локализация красного пигмента                                                |
|-----------------------|----------------|---------|-----------------|------------------------------------------------------------------------------|
|                       | маль-<br>ковый | морской | нере-<br>стовый |                                                                              |
| Таймень               | +              |         | +               | Диффузно расположенные эритрофоры на теле и плавниках                        |
| Мальма                | +              | +       | +               | Эритрофоры, расположенные пятнами и диффузно разбросанные в коже и плавниках |
| Кунджа                | +              | +       | +               | То же                                                                        |
| Семга                 | +              | —       | +               | » »                                                                          |
| Лосось куринский      | +              | —       | +               | » »                                                                          |
| Форель севанская      | +              |         | +               | » »                                                                          |
| Микижа                | +              |         | +               | Скопление эритрофоров вдоль боковой линии и на плавниках                     |
| Семга камчатская      |                | —       | +               | » »                                                                          |
| Форель радужная       | +              |         | +               | » »                                                                          |
| Форель кларка         | +              |         | +               | » »                                                                          |
| Лосось стальноголовый | +              | —       | +               | » »                                                                          |
| Кижуч                 | +              | —       | +               | Зоны пигментных гранул и эритрофоров на боках и плавниках                    |
| Нерка                 | +              | —       | +               | То же                                                                        |
| Сима                  |                | —       |                 | » »                                                                          |
| Кета                  |                | —       | +               | » »                                                                          |
| Горбуша               |                | —       | +               | » »                                                                          |
|                       | +              |         | +               | Скопление эритрофоров в виде красных пятен на боках (по данным 1962)         |

Примечание. «+» — есть красный пигмент; «—» — красный пигмент отсутствует

В мышцах и яйцеклетках лососевых найдены три каротиноидных пигмента-ксантофила: атаксантин, лютеин и зеаксантин. Атаксантин присутствует в мышцах всех исследованных видов. Кроме него, в мышцах может присутствовать лютеин или зеаксантин. Качественный состав пигментов мышц и яйцеклеток обычно одинаков (табл. 2).

Разнообразие типов распределения красного пигмента по поверхности тела можно разделить на четыре группы (табл. 3).

1. Пигмент сосредоточен в эритрофорах, диффузно разбросанных на значительных участках кожи и плавников (молодь кижуча, сеголетки красной, гольцы, форели, таймень, т. е. представители всех рассмотренных родов). Этот тип пигментации может сочетаться с другими типами.

Таблица 2

## Ксантофилы мышц и яйцеклеток лососевых

| Вид            | Мышцы       |        |              | Яйцеклетки  |        |              |
|----------------|-------------|--------|--------------|-------------|--------|--------------|
|                | зеа-ксантин | лютеин | аста-ксантин | зеа-ксантин | лютеин | аста-ксантин |
| Гаймень        | +           | —      | +            | +           | —      | +            |
| Мальма         | +           | —      | +            | +           | —      | —            |
| Кунджа         | +           | —      | +            | +           | —      | +            |
| Микижа         | +           | —      | +            | +           | —      | +            |
| Форель         |             |        |              |             |        |              |
| севанская      | +           | —      | +            | +           | —      | +            |
| радужная       | —           | +      | +            | —           | +      | +            |
| кларка         | —           | —      | —            | —           | +      | +            |
| бурая          | —           | +      | +            | —           | +      | +            |
| Лосось         |             |        |              |             |        |              |
| стальноголовый | —           | —      | +            | —           | —      | +            |
| куринский      | —           | +      | +            | —           | +      | +            |
| балтийский     | —           | —      | —            | —           | +      | +            |
| кольский       | —           | —      | +            | —           | —      | —            |
| Семга          |             |        |              |             |        |              |
| кольская       | —           | —      | —            | —           | —      | +            |
| камчатская     | —           | —      | +            | —           | —      | +            |
| Горбуша        | —           | —      | +            | —           | —      | +            |
| Кета           | —           | —      | +            | —           | —      | +            |
| Кижуч          | —           | —      | +            | —           | —      | +            |
| Нерка          | —           | —      | +            | —           | —      | +            |
| Сима           | —           | —      | +            | —           | —      | +            |
| Чавыча         | —           | —      | +            | —           | —      | +            |

\* Подобные данные получены также Логиновой (1966).

\*\* Данные Стивена (Steven, 1948).

\*\*\* Данные Бейли (Bailey, 1938).

\*\*\*\* Подобные данные получены также Конемиту и Аоэ (Kanemitsu, Aoe, 1958).

Таблица 3

## Виды, подвиды или формы с различными типами распределения красного пигмента в коже у лососевых разных родов

| Род          | Тип пигментации |   |   |   |
|--------------|-----------------|---|---|---|
|              | 1               | 2 | 3 | 4 |
| Chucho       | +               | — | — | — |
| Salvelinus   | +               | + | — | — |
| Salmo        | +               | + | + | — |
| Oncorhynchus | +               | + | + | + |



2. Пигмент сосредоточен в эритрофорах, собранных в круглые и овальные скопления величиной с глаз рыбы и меньше (гольцы, атлантические лососи, форели, японский эндемик *O. rhodurus*).

3. Пигмент сосредоточен в эритрофорах, пруппирующихся вдоль боковой линии (тихоокеанские представители рода *Salmo*, по Владыкову Parasalmo) и, кроме того, нерестующая карликовая красная оз. Дальнего на Камчатке.

4. Пигмент сосредоточен в красных зонах, образованных эритрофорами и внелипофорными пигментными гранулами (представители рода *Oncorhynchus* во время нерестового периода — брачный наряд).

Таким образом, у представителей рода дальневосточных лососей встречаются все четыре типа пигментации. Первый тип наблюдается у молоди красной и кижуча, второй — у жилого *O. rhodurus* третий — у производителей остаточной красной и четвертый — у большинства видов этого рода во время нерестового периода. У представителей рода благородных лососей встречается три типа пигментации: первый и второй у атлантических представителей и первый и третий у тихоокеанских. Гольцы обладают только двумя типами — первым и вторым, а таймени только первым. Наличие одинаковых типов пигментации у представителей разных родов нельзя объяснить конвергенцией, так как пришлось бы предположить наличие одинаковых мутаций в генетическом аппарате разных популяций в разное время, что совершенно невероятно. Скорее признак, присущий представителям двух и более разных родов указывает на наличие общего предка, обладавшего подобным признаком. Все четыре рода объединяет наличие первого типа пигментации, возможно, свойственной их общему предку. Для всех родов, кроме тайменей, характерно наличие пигментации второго типа, т. е. гольцы, благородные лососи и дальневосточные лососи могли иметь общего предка только после становления тайменей как репродуктивно изолированной группы. Благородные лососи и дальневосточные лососи могли иметь общего предка только «моложе», чем род гольцов, так как у этих последних не встречается третий тип пигментации. Четвертый тип пигментации встречается только в роде дальневосточных лососей, что заставляет поставить их на вершину эволюционной лестницы рассматриваемой группы. К таким же выводам пришли Норден (Norden, 1961) и Раунсфелл (Rownsfell, 1962).

Пигментный состав икры и мышечной ткани также дает возможность сделать интересные обобщения, так как спорные вопросы систематики лососевых в ряде случаев касаются рыб с разным пигментным составом; в частности, это относится к роду благородных лососей.

1. Балтийский лосось содержит в икре два пигмента, кольская семга — один. Обе рыбы относятся сейчас к одному виду.

2. Радужная форель (пресноводная) содержит в икре и мышцах два пигмента, стальноголовый лосось (проходной) — один. Эти рыбы считаются американскими исследователями (Vladykow, 1963) подвидами одного вида.

3. Камчатская семга содержит в мышцах и икре только атаксантин, а в мышцах микижи содержится еще и зеаксантин. Есть основания считать, что эти рыбы принадлежат к одному виду (Саввантова, Лебедев, 1966).

4. Севанская форель отличается от ручьевой по морфологическим признакам не более чем форели из разных водоемов (Владимиров, 1948). Оба вида содержат в мышцах и икре два пигмента — желтый и красный, только желтый пигмент у ручьевой форели — лютин, а у севанской форели — зеаксантин.

Таким образом, различия в пигментном составе могут наблюдаться у рыб, относимых к одному виду, однако различающиеся по этому признаку рыбы всегда относятся к разным популяциям. Нельзя забывать, что критерий вида весьма условен. Ни достоверные различия в морфологии, ни различия в образе жизни, ни даже различия в числе хромосом часто не дают оснований для выделения самостоятельных видов (Дорофеева, 1965). Автор также не считает различия в пигментации мышц и яйцеклеток основанием для разделения таксономических единиц, несмотря на исключительное постоянство этого признака. Однако следует полагать, что различия в пигментации мышц или яйцеклеток указывает на наличие репродуктивной изоляции между исследуемыми популяциями. Спонтанные мутации, вызывающие изменение пигментации, встречаются в природе, хотя и не часто. Известны «хромисы» каспийских сельдей, карповых, сигов, хариусов и т. д. Встречаются даже экземпляры трески и минтая с мясом красным, как у лосося (Baalsrood). Оказавшись целесообразными или даже безразличными эти мутации образуют аллель, которая в результате генетико-автоматических процессов и отбора может оказаться преобладающей у отдельной популяции, формы, подвида, вида и даже рода. Набор генов, управляющий качественным составом каротиноидных пигментов в мышцах и овариях, наиболее удачен в том случае, когда состав каротиноидов пищи близок к запрограммированному в генотипе. Так, дальневосточные лососи и проходные семги получают в море с пищей большое количество красного пигмента ракообразных — астаксантина, и наиболее выгодно для них накопление именно этого пигмента. Жилые форели и гольцы питаются в значительной мере моллюсками и насекомыми, богатыми желтыми пигментами, что соответствует их генетической программе.

## ВЫВОДЫ

1. Каротиноидная пигментация внешних покровов лососевых рыб меняется в течение жизненного цикла, а также в зависимости от физиологического состояния, образа жизни и питания, хотя и специфическим для каждого вида образом. Разные виды и даже роды имеют сходные черты пигментации, что, однако, следует расценивать не как конвергенцию, а как сохранение черт предков.
2. Различия в качественном составе каротиноидных пигментов мышц и икры указывают на репродуктивную изоляцию популяций.
3. На основании распределения красного пигмента в коже лососей разных родов сделан вывод о порядке становления родов во времени: 1 — таймени, 2 — гольцы, 3 — благородные лососи, 4 — дальневосточные лососи.

## ЛИТЕРАТУРА

- Владимиров В. И. Ручьевая форель Армении и ее отношение к другим представителям рода *Salmo*. Труды Севан. гидр. ст. Т. X, 1948.
- Дорофеева Е. А. Картиологические обоснования положения каспийского и черноморского лососей (*Salmo trutta caspius* (Kessler), *S. trutta labrax* (Pallas)). «Вопр. ихтиолог.» Т. 5. Вып. 1 (34), 1965.
- Логинова Т. А. Каротиноиды радужной форели. Всесоюзное совещание по экологической физиологии рыб. Тезисы докладов, 1966.
- Саввантова К. А., Лебедев В. Д. О систематическом положении камчатской семги *S. penshynensis* (Pallas) и микижи *S. mykiss* (Walbaum) и их взаимоотношение с американскими представителями рода *Salmo*. «Вопр. ихтиолог.» Т. 6. Вып. 4 (41), 1966.
- Яржомбек А. А. Каротиноиды и форелеводство. Сб. ОНТИ ВНИРО. Вып. 6, 1964.
- Яржомбек А. А. Динамика жира и каротиноидного пигмента в гонадах дальневосточных лососей. «Вопр. ихтиолог.» Т. 6. Вып. 1, 1966.

Яржомбек А. А. Каротиноиды лососевых и их связь с воспроизводством этих рыб. Труды ВНИРО. Т. 59, 1970.

Bayley, B. E. The pigments of salmon. J. Biol. Bd. Can. Vol. 3, 1937.

Baalsrud, K. Astaxanthin in the muscle of cod. Nature. No. 178, London, 1956.

Hikita, T. Ecological and morphological studies of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae) with particular consideration on phylogeny. Sci. Rept. Hokkaido. Salm. Hatch., No. 17, 1962.

Norden, C. R. Comparative osteology of representative salmonid fishes with particular reference to Grauling (*Thimalus arcticus*) and its phylogeny. J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 18, No. 5, 1961.

Rounseiffell, G. Relationships among North American Salmonidae. U. S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull. Vol. 62, No. 209, 1962.

Slastenenko, E. P. Freshwater fishes of Canada. Kiev Printers, Toronto, 1963.

Steven, D. M. Carotenoid pigmentation of trout. Nature, No. 160, London, 1947.

Vladykov, V. D. A review of salmonid genera and their broad geographical distribution. Trans. Roy. Soc. Canada, Ser. 4, Vol. 1, Ottawa, 1963.

Kanemitsu, T., Aoe, H. Studies of the carotenoids of salmon. I. Identification of the muscle pigment. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., Vol. 24, No. 3, 1958.

## CAROTENOID PIGMENTS AND THE TAXONOMIC STATUS OF SALMONIDS

A. A. Yarzhombek

### Summary

Differences in the qualitative composition of carotenoid pigments of the muscle tissue and ovocytes in the family Salmonidae can be observed at any level of taxonomic differences, the population level included, which is indicative of reproductive isolation in fish. Four distribution patterns have been found of the red pigment in the skin of salmonids. The presence or absence of these pigmentation patterns is discussed from the evolutionary point of view.



**Результаты влияния хронического воздействия разных концентраций радионуклидов на эмбриогенез рыб.** В. Л. Печуренков, И. А. Шеханова, И. Г. Тельшева. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 5—8.

Анализ экспериментальных данных, проведенный статистическими методами, показал, что по количеству погибшей икры и появлению уродливых личинок не было зарегистрировано достоверных отличий во всех вариантах опыта по сравнению с нерadioактивным контролем. Количество aberrантных анафаз в клетках тканей личинок достоверно увеличивается при инкубировании икры в растворах радионуклидов активностью  $2 \cdot 10^{-3}$  *кюри/л*. Метод учета хромосомных aberrаций обладает большей чувствительностью, чем метод определения процента гибели икры или способ учета личинок с морфологическими аномалиями.

Табл. 5, илл. 16.

УДК 597.554.3+597—13+ (577.472:539.16)

**О влиянии радиоактивного стронция на интенсивность дыхания эмбрионов выюна.** Л. Б. Кляшторин, И. А. Шеханова, А. А. Яржомбек. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 27—30.

Измерение манометрическим методом интенсивности дыхания развивающейся икры выюна в растворах радиоактивного стронция ( $Str^{90}—I^{90}$ ) показало, что при удельной активности радионуклида от  $10^{-11}$  до  $10^{-6}$  *кюри/л* не происходит статистически достоверных изменений интенсивности обмена эмбрионов выюна. При активности радионуклида  $10^{-4}—10^{-3}$  *кюри/л* у развивающейся икры наблюдается тенденция к увеличению интенсивности потребления кислорода.

Табл. 1, библ. 15.

УДК 597.583.1+597—113.4+ (577.472:539.16)

**Динамика весового и линейного роста тилапий (*Tilapia mossambica* Peter), выращенных в аквариумах с различным содержанием стронция-90 — иттрия-90.** Э. А. Воронина. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 31—35.

В первые месяцы содержания в растворах радионуклидов активностью  $10^{-10}—10^{-6}$  *кюри/л* рыбы подопытной группы прибавляют в весе быстрее, чем контрольные. К концу первого года жизни темп весового роста подопытных рыб замедляется и вес рыб контрольных и опытных групп уравнивается.

Табл. 1, илл. 3, библ. 4.

УДК 597—105+ (597.08:001.8)

**Определение стандартного обмена у рыб с использованием мембранного электрода.** Л. Б. Кляшторин, А. А. Яржомбек. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 36—45.

Применение в качестве кислородного датчика мембранного платиново-хлоросеребряного электрода позволило проводить непрерывную и автоматическую запись изменений содержания кислорода в респирометрах. По чувствительности и воспроизводимости предложенный метод не уступает обычно применяемой методике, химического определения содержания кислорода (по Винклеру).

Благодаря использованию проточно-замкнутого респирометра получены данные по стандартному обмену у четырех видов рыб, а также по зависимости интенсивности дыхания у ряда видов рыб от содержания кислорода в воде.

Табл. 1, илл. 8, библ. 12.

УДК 597.562+597—113.4+597—114

**Динамика изменений веса тела и отдельных органов Балтийской трески при созревании половых желез.** М. Н. Кривобок, Г. И. Токарева, Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 46—55.

В начале периода созревания гонад у трески отмечается увеличение абсолютного веса тела и относительного веса печени. В период созревания гонад (с февраля по июнь) линейный рост у рыб отсутствует. Отмечено значительное снижение упитанности у самок старших возрастных групп трески.

Табл. 8, илл. 2, библ. 16.



УДК 597.562+597—105(261.24)

**Некоторые данные о возрастных изменениях в жировом и углеводном обмене трески Балтийского моря.** М. П. Богоявленская, И. Ф. Вельтищева. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 56—62.

Отмечены четкие возрастные изменения в характере углеводного и жирового обмена. Доля энергетического обмена в общем обмене балтийской трески с увеличением возраста рыб повышается. У рыб старших возрастных групп (самок старше 5 лет) отмечены признаки физиологического старения, заключающиеся в снижении интенсивности накопления жира и гликогена.

Табл. 8, библ. 13.

УДК 597.562+597—14+597—105+597—116

**Изменение биохимического состава икры в зависимости от морфо-биологических особенностей самок балтийской трески.** Г. Б. Грауман. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 63—67.

Исследованиями установлена положительная корреляция ( $r=+0,92$ ) между размерами самок трески и жирностью их икры.

В различные годы содержание жира в икре трески было неодинаковым, что связано с различными условиями нагула и зимовки производителей.

Установлена также положительная корреляция между весом печени и жирностью икры самок трески.

Табл. 7, библ. 11.

УДК 597.562+597—111

**Динамика содержания липопротеидов в сыворотке крови балтийской трески.** В. В. Ипатов. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 68—73.

Сезонная и возрастная изменчивость липопротеидов в сыворотке крови балтийской трески изучали при помощи электрофореза на агаре. Выявлены фракции липоальбуминов, альфа- и бета-липопротеидов. На динамику содержания липопротеидов влияют изменения температуры воды, степень зрелости, возраст, степень накормленности рыб, их упитанность и уровень зараженности печени паразитами.

Табл. 1, илл. 2, библ. 24.

УДК 597—105+ (597.08:001.8) + (577.472+539.16)

**Применение радиоактивных изотопов для изучения обмена веществ у морских рыб.** М. П. Богоявленская, И. Ф. Вельтищева, А. И. Литяго, К. Ф. Сорвачев. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 74—80.

У трески наблюдаются более интенсивные включения в состав жиров, меченых по углероду пальмитиновой кислоты и бикарбоната натрия, по сравнению с такими же показателями у камбалы. У последней меченый углерод включен не только в состав жиров, но и в состав гликогена. Дополнительное введение метионина не изменяло картины распределения метки во фракциях жиров и гликогена.

Табл. 7, библ. 12.

УДК 597.562+597—105

**Некоторые моменты энергетического обмена балтийской трески (*Gadus morhua callarias*).** Н. Я. Липская, Д. В. Узарс, В. И. Чекунова, М. И. Шатуновский. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 81—85.

На основе исследования интенсивности потребления кислорода балтийской треской было установлено, что суточные рационы по мере роста рыб уменьшаются с 6% (у двухгодовиков) до 1,6% (у шестигодовиков). Коэффициент использования пищи на рост у двухгодовиков составляет 10%.

Траты на генеративный обмен у шестигодовиков трески достигают 3% от годового калорийности пищи. Основное уравнение обмена для балтийской трески выражается формулой.

Табл. 1, библ. 26.

УДК 597.553.1+597—2/9

**К анализу внутривидовой структуры салаки Балтийского моря.** Р. Ф. Федяхина. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 86—94.

Изучена генетическая структура популяции балтийской салаки при помощи одного из биохимических методов популяционной генетики — реакции комплекса сывороточных белков с иодным раствором Люголя.

Было показано, что группировка морской салаки из района к западу от островов Саарема и Хийумаа имеет признаки изолированной популяции. Некоторые нерестовые группировки салаки в Рижском заливе, Финском заливе и в Штольенском желобе имеют смешанный характер.

Табл. 5, илл. 1, библ. 10.

УДК 597.553.1+597—111(261)

**Об идентичности «С» и «А» эритроцитарных антигенов у атлантической сельди и анализ распределения групп крови у сельди банки Джорджес.** В. С. Зенкин. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 95—102.

В результате исследования крови сельди установлена идентичность «С» и «А» эритроцитарных антигенов и обнаружена система групп крови, аналогичная трехал-

лельной А-системе сельди Северного моря и балтийской салаки, что является, очевидно, общим для всех атлантических сельдей.

По количеству и частоте встречаемости фенотипов (групп крови) выделены две группировки преднерестовой сельди в районе нерестилища на северо-восточных склонах банки Джорджес.

Табл. 2, илл. 1.

УДК 597.553.2+597—111+597—105

**Значение отдельных белковых фракций сыворотки крови в регуляции водно-солевого обмена у лососевых.** Ю. А. Клявсонс. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 103—106.

В предмиграционный период у смолтов балтийского лосося выявлена положительная корреляция между величиной депрессии сыворотки крови, содержанием общего белка и относительным содержанием фракции альбуминов в сыворотке. У пестряток лосося подобной связи обнаружено не было. В сохранении гомосмии у проходных рыб в предмиграционный период наибольшую роль играет альбуминовая фракция белков сыворотки крови.

Табл. 2, библ. 6.

УДК 597.553.2+597—153

**Пищевые потребности молоди стальноголового лосося в условиях Чернореченского форелевого хозяйства.** М. А. Агрба. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 107—116.

При помощи респирометрического и балансового методов определено, что суточные пищевые рационы сеголетков и годовиков стальноголового лосося составляли от 7 до 2% от веса тела.

Малые величины суточных рационов свидетельствуют о том, что при низких температурах воды реки Черной пищевые потребности молоди лосося находятся на низком уровне. В соответствии с этим понижен и темп роста рыб. Включение в состав кормовых рационов пасты криля приводило к снижению кормовых коэффициентов, увеличению эффективности использования пищи на рост и выживаемость молоди лосося.

Табл. 6, библ. 13.

УДК 597+597—113.31+597—154.343

**Особенности жирового обмена мраморной нототении в преднерестовый период.** А. Н. Козлов. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 117—128.

Созревание половых продуктов у нототении проходит при увеличении абсолютного содержания жира и белка в организме, как у многих других осенне- и зимне-нерестящихся рыб. Высокое удельное содержание жира в организме нототении связано с особенностями жизни этого вида в приантарктических районах (повышенным энергетическим обменом, вертикальными кормовыми миграциями, низкими температурами воды).

Табл. 7, илл. 4, библ. 17.

УДК 597+597—116+597—112.31

**Плодовитость мраморной нототении и ее связь с жирностью.** З. С. Сильянова, А. Н. Козлов. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 129—137.

В яичниках мраморной нототении отмечается две генерации желтковых овоцитов, из которых в нересте участвуют только одна. Индивидуальная абсолютная и относительная плодовитость нототении возрастает с увеличением длины и веса рыб. Плодовитость этого вида (особенно ее абсолютная величина) уменьшается в процессе созревания икры. Снижение абсолютной плодовитости сопровождается уменьшением количества икринок и содержания в них жира. Между жирностью и плодовитостью мраморной нототении выявлена положительная связь.

Табл. 5, илл. 2, библ. 12.

УДК 597.585.1+597—105

**Об активном обмене азовских бычков.** Е. П. Сказкина. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 138—144.

Изучение активного обмена у бычков проводилось на специально сконструированной гидродинамической установке при скоростях течения 37—50 см/сек. Уровень активного обмена у рыб при этих условиях превышал уровень обмена покоя у бычка-песочника в 2,7, у бычка-сирмана — в 2,9, у бычка-кругляка — в 2,1 и у мартовника — в 2 раза. Кислородная задолженность составляла в среднем 20% от уровня активного обмена и ликвидировалась в течение 1 ч. Средний уровень обмена у бычков, характерный для их образа жизни в водоеме, составляет 1,4 величины их стандартного обмена.

Табл. 2, библ. 25.

УДК 597.554.3+597—105+597—111

**Влияние анестезирующих веществ на обмен азота в сыворотке крови сеголетков белого амура.** Т. П. Стребкова. Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 145—147.

Изучено влияние барбитала натрия на накопление азотсодержащих веществ в сыворотке крови сеголетков белого амура при длительной перевозке рыб в замкнутых емкостях. Добавление 0,15 г/л барбитала натрия задерживало накопление в сыворотке крови молоди амура конечных продуктов азотистого обмена. Предполагается,

что повышение белкового азота в крови анестезированных рыб происходит за счет увеличения содержания антител.

Табл. 1, библ. 9.

УДК 597.553.2+597—117.6

**Каротиноидные пигменты и систематика лососевых рыб.** А. А. Яржомбек, Труды ВНИРО. Т. LXXXV, 1972, стр. 148.

Различия в качественном составе каротиноидных пигментов мышечной ткани и овоцитов сем. Salmonidae наблюдаются при любых рангах таксономических различий вплоть до популяционного, что указывает на наличие репродуктивной изоляции рыб. Обнаружено четыре типа распределения красного пигмента в коже лососевых. Наличие или отсутствие этих типов пигментации у рыб, относящихся к разным родам, прослеживается в эволюционном аспекте.

Табл. 3, библ. 15.



**Редакционная коллегия:**

М. И. Шатуновский (отв. редактор), Е. А. Каменская, Л. Б. Кляшторин, В. М. Мунтян, И. А. Шеханова

**Editorial Board:**

M. I. Shatunovsky (chief editor), E. A. Kamenskaya, L. B. Klyashtorin, V. M. Muntyan, I. A. Shekhanova

Л 59165  
Формат 70/108

Подписано к печати 9/11-72 г.  
Заказ № 716                      Объем 20,0

Тираж 700  
Цена 2 руб.

Типография ЦНИИТЭИ легкой промышленности. Москва, ул. Вавилова, д. 69



ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ  
Труды ВНИРО, том LXXXV «Вопросы физиологии рыб».

| Стр. | Строка                            | Напечатано                                                                | Следует читать                                                   |
|------|-----------------------------------|---------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|
| 9    | 15-ая сверху                      | Musqurnus                                                                 | Misgurnus                                                        |
| 10   | 17-ая сверху                      | $n \cdot 10^{-4}$                                                         | $n \cdot 10^{-11}$                                               |
| 10   | 22-ая сверху                      | Cr <sup>90</sup>                                                          | Sr <sup>90</sup>                                                 |
| 10   | 25-ая сверху                      | $1,4 \cdot 10^{-10}$ , $1,4 \cdot 10^{-6}$                                | $1,4 \cdot 10^{-10}$ , $1,4 \cdot 10^{-8}$ , $1,4 \cdot 10^{-6}$ |
| 28   | Таблица                           | Cr <sup>137</sup>                                                         | Cs <sup>137</sup>                                                |
| 60   | Таблица 5                         | г/кг веса рыбы (P)                                                        | мг/кг веса рыбы (P)                                              |
| 108  | 11-ая снизу                       | $N = (10_n (\lg N_N - \lg N_o) - 1) \cdot 100$                            | $N = (10 \frac{1}{n} (\lg N_N - \lg N_o) - 1) \cdot 100$         |
| 115  | 21-ая снизу                       | sakatilis                                                                 | saxatilis                                                        |
| 117  | Название статьи                   | NOTOTENIA                                                                 | NOTOTHENIA                                                       |
| 119  | 3-я снизу                         | negleta                                                                   | neglecta                                                         |
| 126  | 21-ая снизу                       | antartcum                                                                 | antarcticum                                                      |
| 126  | 19-ая снизу                       | gibberibrons                                                              | gibberifrons                                                     |
| 127  | 19-ая снизу                       | жизнестойкое и потомство                                                  | жизнестойкое потомство                                           |
| 148  | 19-ая снизу                       | (Vallas)                                                                  | (Pallas)                                                         |
| 148  | 13-ая снизу                       | Oncorhynchus                                                              | Oncorhynchus                                                     |
| 148  | 10-ая снизу                       | O. mason                                                                  | O. masu                                                          |
| 139  | 17-ая сверху                      | сирмана устанавливали на ры-<br>бах, пойманных за 1—2 су-<br>ток до опыта | стандартного обмена                                              |
| 149  | Таблица,<br>послед-<br>няя строка | + + по данным 1962                                                        | O. rhodurus + +<br>по данным<br>Hikita, 1962                     |
| 151  | 10-ая сверху                      | Oncorhynchis                                                              | Oncorhynchus                                                     |
| 152  | 16-ая сверху                      | (Baalsrood)                                                               | (Baalsrud, 1956)                                                 |