

**ВОПРОСЫ
ФИЗИОЛОГИИ РЫБ**



Труды ИНИРО, том 120 "Вопросы физиологии рыб"

Список замеченных опечаток

Стр.	Строка	Написано	Следует читать
33	13 сверху	мл $O_2/g \cdot ч$	мл $O_2/g \cdot ч$
39	15 и 16 снизу	ΔHb $\triangle Hb$ } 51	ΔHb $\triangle Hb$ } 51
46	17 снизу	... эруновой...	... эруновой...
71	9 и 18 снизу	(Сторожук, 1976)	(Сторожук, 1975)
71	16 снизу	(III стадия...	(II стадия...
97	4 сверху	- хищники-засадники.	- хищники-засадники.
98	14 снизу	... в постэмбриональном...	... и постэмбриональном ...
105	Таблица I, головка последней колонки	S_r	$\pm S_r$
	Последняя строка	"Общее" относится к первым четырем видам рыб	
III	5 сверху	<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Notothenia coriiceps</i>

PROCEEDINGS

VOLUME CXX

PROBLEMS OF FISH PHYSIOLOGY

MOSKOW, 1978.

ТРУДЫ

ТОМ СХХ

ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РЫБ

Редакционная коллегия:

Масленникова Н. В. (ответственный редактор),
Кляшторин Л. В., Шатуновский М. И.

Editorial Board:

N. V. Maslennikova (Editor — in Chief),
L. B. Klashtorin, M. I. Shatunovsky



СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие	5
М. И. Шатуновский. Задачи физиологии и биохимии морских и проходных рыб в связи с организацией рационального промысла и искусственного воспроизводства	7
М. И. Шатуновский. Годовые балансы вещества и энергии у отдельных возрастных групп трески, пикши, салаки и камбалы	13
Н. В. Масленникова. Участие печени некоторых видов морских рыб в метаболических процессах организма	20
Л. И. Спешиллов. Физиологические аспекты выращивания лососевых рода <i>Salmo</i> в морской воде	30
М. С. Добрусин. Исследование сезонной динамики фракционного и жирнокислотного состава липидов органов и тканей ставриды <i>Trachurus trachurus</i> L. Северо-Восточной Атлантики	44
И. Ф. Вельтишева, Г. Н. Токарева. Исследования обмена веществ балтийской трески в период полового созревания и нереста	51
А. Я. Сторожук. Связь физиологического состояния рыб с особенностями их поведения на примере сайды Северного моря	64
А. Я. Сторожук, С. А. Петухов, Н. П. Морозов. Изменчивость содержания тяжелых металлов в тканях североморской сайды (<i>Pollachius virens</i> L.) в зависимости от пола, возраста и стадии зрелости	70
А. Н. Козлов. Эколого-физиологические особенности некоторых видов антарктических рыб	75
М. А. Кунин, Н. Б. Маркевич. О качестве икры горбуши, акклиматизированной на Европейском Севере СССР	85
Л. Б. Кляшторин. Способность рыб к регуляции обмена при дефиците кислорода	95
В. И. Чекунова. Энергетический обмен некоторых донных и придонных рыб юго-восточной части Тихого океана	103
И. С. Ажгихин, В. Г. Гандель, В. М. Печенников, Н. В. Серебряников, В. В. Финкель, В. А. Замуреев. Перспективы использования гидробионтов непищевого значения в народном хозяйстве	113

CONTENTS

	Page
Preface	5
Shatunovsky, M. I. Prospects of physiology and biochemistry of marine and anadromous species of fish with special reference to the fishery management and artificial reproduction	7
Shatunovsky, M. I. Annual balance of matter and energy in some age-groups of cod, haddock, Baltic herring and flounder	13
Maslennikova, N. V. The role of the liver of some marine species of fish in metabolic processes	20
Speshilov, L. I. The physiological aspects of salmonids reared in marine water	30
Dobrusin, M. S. Investigations of seasonal dynamics of the fractional and fatty acid composition of lipids in the organs and tissues of horsemackerel from the Northeast Atlantic	44
Veltishcheva, I. F., Tokareva, G. I. Investigations of metabolism in Baltic cod in the maturation and spawning seasons	51
Storozhuk, A. Ya. The relationship of the physiological condition of fish and their behavioural pattern with special reference to saithe from the North Sea	64
Storozhuk, A. Ya., Petukhov, S. A., Morozov, N. P. Variations in the content of heavy and transient metals in tissues of the saithe (<i>Pollachius virens</i> L.) from the North Sea with regard to sex, age and maturity stage	70
Kozlov, A. N. Ecological-physiological characteristics of some Antarctic species of fish	75
Kunin, M. A., Markevich, N. B. To the quality of eggs of pink salmon acclimated off the Soviet European North	85
Klashtorin, L. B. The capability of fish to control metabolism when the oxygen content is low in the environment	95
Chekunova, V. I. Energy metabolism in some bottom and off-bottom species of fish from the Southeast Pacific	103
Azhgikhin, I. S., Gendel, V. G., Pechennikov, V. M., Serebryanikov, N. V., Finkel, V. V., Zamurenko V. A. Prospects for utilization of non-commercial aquatic species in the national economy	113

ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РЫБ

Труды ВНИРО, том СХХ

Редактор Е. А. Каменская

Техн. редактор Т. Г. Таривердиева

Отдел научно-технической информации ВНИРО

Л 107637
Формат 70×108¹/₁₆
Объем 8 п. л.

Заказ 2646

Цена 90 коп.

Подписано к печати 22.05.78 г.
Тираж 600 экз.

Опытно-полиграфическое предприятие ЦНИИТЭИлегпрома
Москва, ул. Вавилова, 69

ПРЕДИСЛОВИЕ

В том трудов включены работы по физиологии ряда морских промысловых рыб.

Сделана попытка рассмотреть некоторые физиологические подходы к решению тех проблем экологии морских рыб, которые связаны с рационализацией промысла и организацией морского рыбозаповедника.

Основные проблемы, стоящие перед океаническим промыслом, заключаются в изучении распределения рыб; устойчивости промысловых скоплений, определении темпов пополнения и убыли популяции и во многом решаются изучением физиологических механизмов, лежащих в основе биологических явлений.

Развитие искусственного воспроизводства проходных и морских рыб связано с исследованиями в области физиологии и биохимии созревания, кормления и роста. Отсюда вытекают следующие задачи: разработка методов подбора производителей, регуляция сроков их нереста и плодовитости в искусственных условиях, разработка физиологических основ эффективности выращивания молоди до жизнестойких стадий, исследование физиологии кормления и роста морских объектов при разных формах товарного выращивания.

В статьях сборника дан ряд интересных выводов. На примере трески, пикши, салаки, камбалы и ряда донных и придонных рыб юго-восточной части Тихого океана показано, что для более эффективного использования физиологических и биохимических исследований при изучении энергетики отдельных экосистем, при организации их рационального использования и воспроизводства человеком следует проводить комплекс полевых и лабораторных исследований, включающих изучение возрастных изменений величин энергетического, пластического и генеративного обмена, а также сезонных ритмов физиологических процессов.

На примере сайды, скумбрии и ставриды показана связь физиологического состояния рыб с особенностями их поведения: некоторые физиологические показатели, такие как индекс печени, удельное содержание липидов в тканях, можно использовать как ориентировочные индикаторы начала миграций рыб, образование промысловых скоплений.

На примере нототении показано, что формированию эколого-физиологических особенностей различных видов антарктических рыб, способствует совокупность абиотических и биотических факторов среды.

Дана характеристика качества икры горбуши, акклиматизированной на Европейском севере СССР.

PREFACE

The issue includes papers on the physiology of some marine species of fish. An attempt is made to consider some physiological approaches to solve ecological problems associated with fishery management and mariculture.

The study of physiological mechanisms will contribute to the solution of many problems of the sea fisheries involving the distribution of fish, density of schools, recruitment rate and fishing mortality rate.

The development of artificial reproduction of anadromous and marine species of fish is associated with the study of physiological and biochemical aspects of maturation, growth and feeding. Hence it was necessary to investigate such problems as principles of selecting spawners, control of the spawning time and fecundity of fish at hatcheries, physiological backgrounds of rearing viable young fish, composition of feeds, growth rate of juveniles, changes in the energetic, plastic and generative metabolism and seasonal fluctuations in the physiological processes.

The content of lipids in the tissues of fish and somatic indices may be used as rough signs of the time when migrations begin.

It is shown that ecological and physiological characteristics of various Antarctic species of fish are associated with abiotic factors of the environment.

The properties of eggs of pink salmon acclimated off the European North of the U.S.S.R. were estimated.

УДК 639.2.639.3 : 597—11 : 597—1.05

ЗАДАЧИ ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ МОРСКИХ И ПРОХОДНЫХ РЫБ В СВЯЗИ С ОРГАНИЗАЦИЕЙ РАЦИОНАЛЬНОГО ПРОМЫСЛА И ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА

М. И. Шатуновский

В связи с разработкой методов рационального использования и воспроизводства биологических ресурсов Мирового океана в последние годы в нашей стране и за рубежом предприняты широкие физиологические и биохимические исследования на популяциях важнейших промысловых видов рыб.

Многие проблемы, стоящие перед океаническим промыслом: изучение распределения рыб, устойчивости промысловых скоплений, определение темпов пополнения и естественной убыли популяций, изучение закономерностей формирования численности и продуктивности популяций,—невозможно в настоящее время решать без знания физиологических механизмов, лежащих в основе биологических явлений.

Все вопросы развивающейся морской аквакультуры — управление созреванием, размножением, развитием и ростом рыб, кормлением и товарным выращиванием, повышение эффективности искусственного разведения полупроходных и проходных рыб — базируются на экспериментальных физиологических и биохимических разработках.

В связи с решением этих проблем в IX пятилетке во ВНИРО и в бассейновых институтах осуществляются широкие эколого-физиологические — на популяциях важнейших промысловых рыб — и физиологические эксперименты по организации искусственного воспроизводства морских рыб и повышению эффективности воспроизводства полупроходных и проходных видов.

Изучались важные промысловые рыбы — треска и салака Балтийского моря, сайда и пикша Северного моря, скумбрия и ставрида Северной Атлантики, кефали Черного моря, осетровые и полупроходные Азовского и Каспийского морей; лососевые рыбы.

Исследования популяций морских рыб осуществляются по четырем направлениям. **Первое из них** — изучение популяционной структуры морских промысловых объектов и сравнительная физиологическая и биохимическая характеристика популяций. Необходимость выявления отдельных единиц запаса — самовоспроизводящихся популяций рыб для организации рационального рыболовства — стала очевидной для исследователей уже в 30-е годы. Однако лишь в начале 50-х годов благодаря развитию методов молекулярной биологии и биохимической генетики стало возможным организовать эти исследования в рыбохозяйственной науке (Алтухов, 1974). Сейчас эти исследования на морских и проходных рыбах осуществляются в АтлантНИРО, ПИНРО, АзНИИРХ, ЦНИОРХ, КаспНИРХ, ТИПРО. Исследования ведутся на сельди, камбалах, мерлузе, скумбрии, ставриде, осетровых Азовского и Каспийского морей, дальневосточных лососях и других рыбах.

Разработаны рабочие схемы популяционной структуры некоторых морских рыб, которые используются сырьевыми подразделениями институтов при оценке запасов и установлении квот вылова.

Другие задачи в этом направлении исследований состоят в уточнении имеющихся схем популяционного состава морских промысловых рыб, в распространении этих исследований на виды рыб, добываемые в открытых районах Мирового океана и в пределах 200-мильных экономических зон с целью уточнения запасов и организации рационального промысла, в выявлении популяционного состава искусственно разводимых проходных рыб (осетровых и лососевых) и перспективных объектов морского рыбоводства.

Второе направление популяционных физиологических исследований — изучение сезонных физиолого-биохимических ритмов и установление причинно-следственных связей между физиологическим состоянием и поведением рыб и промысловых беспозвоночных в связи с миграциями, нерестом и зимовкой на фоне анализа условий среды. Данные этих исследований должны лечь в основу методик краткосрочного прогнозирования состояния сырьевой базы рыбодобывающего флота.

Работы в этой области на морских рыбах ведутся в ПИНРО, БалтНИРХ, АзНИИРХ, ВНИРО в контакте с ихтиологическими, гидрологическими и гидробиологическими лабораториями.

В настоящее время для многих пелагических и донных рыб разработаны простые индикаторные показатели физиологического состояния, которые позволяют прогнозировать сроки образования и распада промысловых скоплений, сроки начала и окончания нереста, миграций, зимовки — это содержание жира в теле, некоторые биохимические показатели крови (содержание гемоглобина, общего белка, тироксина и др.), морфо-физиологические показатели (Шульман, 1972; Шатуновский и др., 1972; Ипатов, 1974; Сторожук, 1975 и др.). Эти показатели используют при прогнозировании сроков образования и распада промысловых скоплений трески, тюльки, хамсы, бычков и других видов.

Были выявлены физиологические и биохимические изменения, предшествующие образованию и распаду промысловых скоплений у скумбрии и началу нерестовой миграции у ставриды Северо-Восточной Атлантики (Домашенко и др., 1975; Чуксин и др., 1977; Назаров, Добрусин, 1977). Исследования сезонной динамики физиологического состояния рыб необходимо проводить параллельно с исследованиями гидрологического режима и в некоторые периоды года — с исследованиями кормовой базы и характера питания рыб. Иными словами, разработка краткосрочных прогнозов состояния сырьевой базы должна быть комплексной. К сожалению, из-за сложности таких исследований в море, не во всех регионах удается создать их действующий комплекс. Тем более ценна инициатива АтлантНИРО и Запрыбпромразведки, которые в течение нескольких лет проводили такие работы в Северо-Восточной Атлантике.

Дальнейшие задачи исследований в этой области: детальные физиолого-биохимические исследования состояния важнейших промысловых рыб и беспозвоночных, в том числе криля, в периоды образования и распада промысловых скоплений; продолжение разработки пригодных к использованию на судах разведок экспресс-методов массового анализа рыб и беспозвоночных для определения их физиологического состояния и разработка вместе с ихтиологами, гидробиологами и гидрологами комплексных методик краткосрочного прогнозирования состояния наиболее важных в промысловом отношении популяций рыб и беспозвоночных как в открытых районах океана, так и в пределах 200-мильной экономической зоны СССР.

Третье направление — изучение физиологических аспектов биопродукционных процессов в естественных популяциях рыб, в основном

тресноводных, исследования морских рыб начаты в последнее пятилетие в БалтНИИРХ и ВНИРО.

Цель этих работ, как полевых, так и лабораторных, — определить биопродукционную роль отдельных поколений, их роль в естественном воспроизводстве, а также те качественные изменения в организме рыб, с которыми связано их половое созревание, скорость роста, начало старения. Определяется также роль отдельных поколений в биопродукционном процессе и в воспроизводстве популяции.

Результаты этих исследований должны быть использованы при разработке схем оптимальной эксплуатации популяций, основанных на получении максимальной продукции наивысшего качества при сохранении устойчивости естественного воспроизводства.

Разработать схемы оптимального и управляемого промысла важнейших популяций рыб можно созданием действующих математических моделей, обязательным элементом которых должны быть физиологические параметры — ассимиляция, интенсивность энергетического, пластического и генеративного обмена. Составление таких моделей для камбал и некоторых видов тресковых начато за рубежом. Несколько разработок в этой области выполнено сотрудниками ВНИРО (Булгакова и др., 1973; Шевченко, 1977 и др.).

Задачи дальнейших исследований в этом направлении — накопление данных по основным звеньям продукционного процесса для важнейших промысловых видов, разработка рекомендаций по оптимальной эксплуатации запасов с учетом физиологических и биохимических параметров.

Четвертое направление — использование данных физиологических исследований при долгосрочном прогнозировании состояния запасов. Речь идет о выявлении физиологических и биохимических индикаторов, определяющих выживание рыб на ранних стадиях онтогенеза, об изучении физиологической изменчивости рыб в отдельных поколениях, на основании которой можно прогнозировать характер их созревания, участия в промысле и естественной смертности. Сюда же относятся и работы по выявлению взаимосвязей между состоянием производителей и качеством потомства.

Исследования физиологических закономерностей созревания и регуляции гаметогенеза, предшествующие прогнозированию характера пополнения промысловых стад, ведутся в БалтНИИРХ, ПИНРО, ВНИРО, АзНИИРХ, АзчерНИРО.

Обнаружена связь между характером развития гонад, морфо-физиологическими и биохимическими показателями у тресковых рыб морей Северо-Восточной Атлантики, позволяющая за несколько месяцев до нереста прогнозировать характер пополнения этих популяций (Вельтишева, Токарева, статья в данном сборнике).

Работы по физиологии размножения модельных, порционнно-нерестящихся черноморских рыб позволили приступить к изучению размножения субтропических и тропических рыб с порционным икрометанием, без чего невозможна рациональная эксплуатация этих видов (Куликова, Фандеева, 1976).

В связи с меняющимся режимом наших южных морей особое значение имеют исследования изменений в обмене веществ проходных и полупроходных рыб, а также в характере их естественного воспроизводства, осуществленные в IX пятилетке в АзНИИРХ, ЦНИОРХ, и КаспНИИРХ.

Были проанализированы многолетние изменения в обмене веществ судака, леща, рыбаца в Азовском море и осетровых Азовского и Каспийского морей в морской период жизни. Данные по жирности осетровых рыб Азовского бассейна предложено использовать для долгосроч-

ного прогнозирования динамики численности поколений и для текущей ориентации воспроизводства и промысла (Баденко и Яковлева, 1976).

Особенности систем осмотической и ионной регуляции русского осетра говорят о снижении численности этого вида в случае возможного осолонения Каспия (Лукияненко, 1976). Данные по физиологии водно-солевого обмена необходимы при прогнозировании изменений состояния запасов полупроходных и осетровых наших южных морей в новых экологических условиях и при планировании соотношения масштабов искусственного воспроизводства отдельных видов.

Исследования физиологии ранних стадий развития морских рыб во ВНИРО и в ряде бассейновых институтов позволят выявить причины, определяющие выживание и формирование численности отдельных поколений рыб, что важно для долгосрочного прогнозирования состояния запасов. Задачи подобных исследований состоят в совершенствовании методик прогнозирования характера пополнения с использованием физиологических и биохимических индикаторов, более широком использовании физиологических методов при изучении естественной смертности рыб, разработке физиологических и биохимических аспектов проблемы выживания ранних стадий и формирования численности поколений.

Развитие искусственного воспроизводства проходных и морских рыб в последние десятилетия было связано с исследованиями в области физиологии и биохимии созревания, кормления и роста, в которых можно также выделить несколько направлений.

Первое из них — исследования физиологии размножения морских рыб и гормональной регуляции созревания и нереста.

Без гормонального стимулирования созревания и получения полноценных половых продуктов невозможно искусственное разведение некоторых морских рыб. В связи с этим в АзчерНИРО и ВНИРО интенсивно исследуется созревание и его гормональная регуляция у некоторых видов кефалей и камбалы-калкана. Для нескольких видов схемы стимулирования созревания уже разработаны (Апекин, 1976; Воробьева, Таликина, 1976). В частности, обоснованы и внедрены оптимальные методы гормональной стимуляции созревания и нереста черноморских кефалей (Апекин и др., 1976). Создаются эффективные гонадотропные препараты.

Основные задачи исследований в этом направлении: разработка методов подбора производителей, регуляция сроков их нереста и плодовитости в искусственных условиях; разработка оптимальных схем стимулирования созревания морских рыб — будущих объектов искусственного разведения; ускорение полового созревания и гормональная перестройка пола у рыб, что должно способствовать значительной интенсификации морского рыбоводства.

Второе направление — разработка физиологических основ эффективного выращивания молоди до жизнестойких стадий, исследований физиологии кормления и роста морских объектов при разных формах товарного выращивания, создание оптимальных схем кормления, методов повышения продуктивности.

Основа как пресноводной, так и морской аквакультуры — получение жизнестойкой молоди с наименьшими экономическими затратами. Идет ли речь об искусственном разведении морских рыб для пополнения естественных популяций, или о выращивании посадочного материала для садкового или бассейнового товарного выращивания, или о создании маточных стад в полноцикловых хозяйствах, везде основная цель — получение жизнестойкой молоди при наименьших отходах.

Для управления продукционными процессами при выращивании молоди и товарной рыбы в марикультуре необходимо знание процессов ассимиляции, использования пищи на рост, энергетического обмена, т. е. физиологических закономерностей.

Особое внимание следует обратить на организацию кормления личинок морских рыб, которая должна базироваться на знаниях их пищевых потребностей, исследованиях становления пищеварительных ферментов и пищевого поведения, выявлении тех условий (температурных, кормовых, солевых и др.), при которых могут реализовываться потенциальные возможности роста рыб, разработке физиологически полноценных и экономически эффективных кормов и схем кормления, применении стимуляторов роста и обмена веществ.

Исследования в этом направлении начаты совсем недавно и объем их пока невелик. Между тем физиологические, биохимические и биофизические разработки в области кормления и интенсификации роста — научная основа товарного выращивания морских рыб. Можно надеяться, что с вводом в строй морских экспериментальных баз, эти исследования приобретут соответствующий размах.

В связи с увеличением в нашей стране числа заводов по воспроизводству лососевых и осетровых рыб, организуемых для пополнения естественных популяций этих видов, необходимы дальнейшие физиологические и биохимические исследования, направленные на повышение эффективности этих заводов, на обоснование оптимальных навесок и оптимального качественного состояния выпускаемой молоди, которые бы обеспечили ее наилучшее выживание.

Физиологические исследования в этом направлении успешно проводятся в лабораториях ЦНИОРХ, АзНИИРХ, БалтНИИРХ.

Так, в частности, обоснованный физиолого-биохимическими исследованиями возрастно-весовой стандарт молоди каспийских и азовских осетровых обеспечивает получение жизнестойкой молоди, снижает ее отходы при выращивании и, таким образом, повышает эффективность работы осетровых заводов.

Исследования физиологических и биохимических аспектов выращивания молоди балтийского лосося позволили значительно повысить эффективность заводского выращивания этого вида (Маликова, 1976).

Исследования по лососевым рыбам необходимы также в ПИНРО и ТИНРО. Нужно разработать методы физиологической и биохимической оценки искусственно выращиваемой молоди ценных проходных видов, а также рекомендации по дальнейшему повышению эффективности искусственного разведения этих рыб.

Кроме выпуска жизнестойкой молоди осетровых и лососевых рыб для пополнения численности естественных популяций, в ближайшие годы в связи с развитием садкового выращивания должно быть увеличено количество посадочного материала для садковых хозяйств: сеголетков и годовиков кижуча, чавычи, микижи, радужной форели, осетровых и их гибридов. В связи с этим на рыбозаводных заводах и на вновь создаваемых специализированных хозяйствах целесообразно будет выращивать посадочный материал, в физиологическом и биохимическом отношении пригодный для зарыбления морских садков.

Таковы основные направления прикладных физиологических и биохимических исследований на морских и проходных рыбах.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. Изд-во «Пищевая промышленность», 1975, с. 3—245.

Апекин В. С. Исследования по физиологии созревания и нереста морских рыб. Труды ВНИРО, 1976, т. 115, с. 5—12.

Баденко Л. В., Яковлева В. А. Некоторые показатели физиологического состояния азовских осетровых во время весенней нерестовой миграции в р. Дон и Кубань. Тезисы III конференции по экологической физиологии рыб. Киев, «Наукова думка», 1977, ч. 2, с. 5—6.

Булгакова Т. И., Засосов А. В., Шатуновский М. И. О моделировании некоторых хозяйственных систем рыболовства и рыбоводства с учетом эколого-физиологических факторов. Труды ВНИРО, 1973, т. 94, с. 9—23.

Вельтищева И. Ф., Токарева Г. И. Исследования обмена веществ балтийской трески в период полового созревания и нереста. Труды ВНИРО, статья опубликована в данном сборнике.

Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд. Бел. Гос. у-та, 1956, Минск, с. 3—241.

Воробьева Н. К., Таликина М. Г. Результаты анализа созревания самок черноморской камбалы-калкана. Труды ВНИРО, 1976, т. 115, с. 51—56.

Домашенко Г. П., Масленникова Н. В., Провоторова А. Н. Некоторые особенности динамики биологических и физиологических показателей скумбрии в Кельтском море. Труды ВНИРО, 1975, т. 96, с. 101—108.

Ипатов В. В. Динамика ряда физиолого-биохимических показателей крови балтийской трески в связи с ее биологией и распределением. Автореф. дисс. на соискание уч. степ. канд. биол. наук. Рига, 1973, 26 с.

Куликова Н. И., Фандеева В. Н. Анализ формирования разных порций яиц у азовского бычка-кругляка. Труды ВНИРО, 1976, т. 115, с. 70—81.

Лукьяненко В. И. Экологическая биохимия осетровых рыб. Тезисы III Всесоюз. конференции по экологической физиологии рыб. 1976, с. 18—19.

Маликова Е. М. Специфика роста молоди балтийского лосося при искусственном воспроизводстве. Тезисы III Всесоюз. конференции по экологической физиологии рыб, 1976, с. 30.

Назаров Н. А., Добрусин М. С. Некоторые особенности динамики биологических и физиологических показателей ставриды юго-западного шельфа Ирландии и северной части Бискайского залива. Труды ВНИРО, 1977, т. 121, с. 40—48.

Сторожук А. Я. Сезонная динамика физиолого-биохимического состояния сайды Северного моря. Труды ВНИРО, 1975, т. 96, с. 114—120.

Чуксин Ю. В., Ахрамович А. П., Михайлов Ю. А., Архипов А. Ю. Экологические факторы сезонных изменений распределения и поведения скумбрии и ставриды в районах к западу от Британских островов. Труды ВНИРО, 1977, т. 121, с. 11—24.

Шатуновский М. И., Богоявленская М. П., Вельтищева И. Ф., Кривобок М. Н., Масленникова Н. В., Токарева Г. И. Динамика физиолого-биохимического состояния промысловых рыб Северо-Восточной Атлантики в течение жизненного и годовичного циклов. Изд. ОНТИ ВНИРО, 1972, с. 3—68.

Шевченко В. В. Исследование рациональной эксплуатации популяции пикши Северного моря на основе продукционной модели. Труды ВНИРО, 1977, т. 121, с. 93—99.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М. Изд-во «Пищевая промышленность», 1972, с. 3—368.

*Prospects of physiology and biochemistry
of marine and anadromous species of fish
with special reference to the fishery
management and artificial reproduction*

Shatunovsky M. I.

SUMMARY

The laboratories of physiology and biochemistry of marine and anadromous species of fish at various research institutes of marine fisheries and oceanography of the U. S. S. R. investigate the population structure of the main commercial species inhabiting the Pacific and Atlantic as well as the Soviet shelf. The physiological basis of short-term and long-term prediction of maturation, distribution patterns and migrations is provided. Some provisions are made to substantiate a physiological basis for the development of mariculture, e. g. reproduction of fish, nursing and growth of the young, food requirements of the young of reared marine and anadromous species of fish.

УДК 597.553.1+597.562+597.587.9:597—146

ГОДОВЫЕ БАЛАНСЫ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ У ОТДЕЛЬНЫХ ВОЗРАСТНЫХ ГРУПП ТРЕСКИ, ПИКШИ, САЛАКИ и КАМБАЛЫ

М. И. Шатуновский

В предлагаемой статье сделана попытка рассмотреть некоторые физиологические подходы к решению тех проблем экологии морских рыб, которые связаны с рационализацией промысла и организацией морского рыбозаводства.

Изучение и обоснование использования человеком морских экосистем начинается с изучения продуктивности популяций отдельных видов.

Исследование продукционных процессов целиком базируется на анализе физиологических закономерностей, в основном обменного характера: ассимиляции пищи, закономерностей роста, энергетического обмена, процессов воспроизводства (Винберг, 1956, 1966, 1967; Steele, 1965; Уатт, 1970 и мн. др.).

В некоторых работах, опубликованных в последнее десятилетие, рассчитаны годовые балансы вещества (и энергии) для отдельных возрастных групп рыб, причем отдельно подсчитана доля вещества (или энергии), идущая соответственно на рост (увеличение массы тела), энергетический и генеративный обмены — формирование и вымет половых продуктов (Steele, 1965; Lasker, 1970; Everson, 1970). С другой стороны в экспериментах в аквариумах изучены связи характера ассимиляции пищи, энергетического обмена, эффективности использования пищи на рост рыбами с массой тела, температурой, соленостью, качественным составом и распределением кормовых организмов (Rapidian, 1970; Hatanaka et al., 1956). При эксплуатации естественных популяций рыб одна из целей рационального рыболовства — получение максимальной продукции при сохранении устойчивости системы. При решении этих вопросов следует использовать данные по возрастным изменениям параметров продукционного процесса. Еще 10 лет назад Макфедьен отмечал, что при теоретических и практических исследованиях продукционных процессов многовозрастных популяций животных необходимо знать, рыбы каких возрастных групп накапливают в своих организмах наибольшее количество вещества, какие из них наиболее эффективно наращивают ткани, какая часть энергии тратится на поддержание жизнедеятельности и воспроизводства организма, какие возрастные или половые группы наиболее активно усваивают наличные запасы корма. Общая экологическая эффективность популяций определяется отношением снимаемого урожая к потребленному изымаемой частью популяции корму за единицу времени и складывается из экологической эффективности отдельных возрастных групп.

В течение последних лет в лаборатории физиологии и биохимии рыб ВНИРО проводился комплекс полевых и лабораторных исследований, включающий изучение возрастных изменений величин энергетического,

пластического и генеративного обмена ряда бореальных видов рыб (тресковых, камбаловых, сельдевых), изучение закономерностей изменчивости ряда физиологических и биохимических признаков в пределах отдельных генераций, изучение сезонных ритмов физиологических процессов. Были вычислены годовые балансы энергии и вещества для отдельных возрастных групп этих популяций, кроме этого, на основании данных по соотносительной численности отдельных возрастных классов определялась их экологическая эффективность и экологическая эффективность всей популяции в целом (табл. 1—3).

Таблица 1

Годовой баланс вещества у балтийской салаки разного возраста
в г (числитель) и в % (знаменатель)

Показатели	Возрастные группы					
	1	2	3	4	5	6
Масса тела, г	8	16	25	35	45	53
Прирост массы	$\frac{8}{8,5}$	$\frac{9}{6,2}$	$\frac{10}{4,8}$	$\frac{10}{3,9}$	$\frac{10}{3,9}$	$\frac{8}{2,6}$
Траты на обмен энергетический	$\frac{86}{81,5}$	$\frac{130}{88,4}$	$\frac{186}{89,4}$	$\frac{235}{90,0}$	$\frac{235}{90,0}$	$\frac{275}{91,4}$
генеративный	—	$\frac{8}{5,4}$	$\frac{12}{5,8}$	$\frac{16}{6,1}$	$\frac{16}{6,1}$	$\frac{18}{6,0}$

Примечание. 1 г = 1000 кал.

На основании данных табл. 1 вычисляли величину снимаемого урожая и потребленного изымаемой частью популяции корма, причем соотношение численности изымаемых промыслом возрастных групп салаки соответствовало их соотношению в промысловых уловах в восточной части Балтийского моря (табл. 2).

Таблица 2

Урожай и количество корма, потребляемого 1000 особями салаки

Показатели	Возрастные группы					
	1	2	3	4	5	6
Число особей	20	290	400	200	60	30
Средняя масса одной рыбы, г	8	16	25	35	45	53
Урожай, кг	0,2	4,6	10	7	2,7	1,6
Корм, съеденный за год, кг	1,0	55	170	147	70	59
Продукция икры, кг	—	0,4	1,0	0,7	0,3	0,1

У пикши один годовой класс может превышать смежные в десятки и даже сотни раз. Когда такое урожайное поколение входит в промысел, урожай достигает 160—190 кг/1000 шт. при экологической эффективности в 12%, а когда составляет основу уловов в пятилетнем возрасте — соответственно 600 кг/1000 шт. при эффективности 6%.

Таблица 3

Годовые балансы вещества для отдельных возрастных групп различных рыб
в г (числитель) и в % (знаменатель)

Показатели	Возрастные группы					
	1	2	3	4	5	6
<i>Североморская пикша</i>						
Масса тела, г	38	113	310	506	673	792
Приросты массы за год	$\frac{75}{18,8}$	$\frac{197}{18,8}$	$\frac{196}{12,7}$	$\frac{167}{9,1}$	$\frac{119}{6,0}$	
Траты на обмен						
энергетический	$\frac{325}{81,2}$	$\frac{840}{81,2}$	$\frac{1260}{81,8}$	$\frac{1560}{84,7}$	$\frac{1755}{87,5}$	
генеративный	—	—	$\frac{85}{5,5}$	$\frac{113}{6,2}$	$\frac{132}{6,5}$	
Кормовые коэффициенты	6	6	10	14	21	
<i>Треска</i>						
Масса тела, г	100	300	550	850	1200	1600
Прирост массы за год	$\frac{200}{15,5}$	$\frac{250}{8,6}$	$\frac{300}{8,2}$	$\frac{350}{6,8}$	$\frac{400}{6,5}$	
Траты на обмен						
энергетический	$\frac{1094}{84,5}$	$\frac{2358}{84,3}$	$\frac{3120}{85,0}$	$\frac{4400}{85,4}$	$\frac{5220}{85,3}$	
генеративный	—	$\frac{200}{7,1}$	$\frac{250}{6,8}$	$\frac{400}{7,8}$	$\frac{500}{8,2}$	
Кормовые коэффициенты	7	14	15	19	19	
<i>Камбала</i>						
Масса тела, г	40	100	160	200	240	285
Прирост массы за год	$\frac{60}{20}$	$\frac{60}{15,8}$	$\frac{40}{8,4}$	$\frac{40}{7,5}$	$\frac{45}{7,5}$	
Траты на обмен						
энергетический	—	—	$\frac{45}{9,5}$	$\frac{60}{11,1}$	$\frac{75}{12,5}$	
генеративный	$\frac{240}{80}$	$\frac{320}{84,2}$	$\frac{392}{82,1}$	$\frac{438}{81,4}$	$\frac{476}{80}$	
Кормовые коэффициенты	6	8	15	16	16	

Если у пикши Северного моря эффективность использования пищи на рост с возрастом изменяется постепенно, то у трески и камбалы наблюдается несколько иная картина (табл. 3). Кормовые коэффициенты для некоторых возрастных групп рыб исследованных видов несколько условны и усреднены. Они определяются эффективностью использования потребленной пищи на рост, которая в свою очередь зависит от температуры и обеспеченности пищей, от уровня функциональной активности, определяемой коэффициентами в уравнении зависимости стандартного обмена от массы тела и от уровня среднего обмена, определяемого средней двигательной активностью рыб. У некоторых

рыб (камбал) масса тела некоторых возрастных групп значительно колеблется по годам, соответственно у них значительно более изменчивы показатели эффективности использования пищи на рост (табл. 3).

Эффективность использования кормовых ресурсов водоема донными и придонными бентосоядными рыбами выше, чем пелагическими планктоноядными: у них выше средние по популяциям и по отдельным возрастам коэффициенты использования пищи на рост, относительно ниже энергетические затраты (T), хотя у них более длинная пищевая цепь. В общем, считая от первичной продукции до изымаемого человеком улова — эффективность утилизации энергии у донных рыб порядка 0,5—0,8%, а у пелагических — 0,2—0,4%.

Таким образом, в онтогенезе рыб закономерно меняются соотношения между пластическим, энергетическим и генеративным обменом. С увеличением возраста снижается эффективность использования пищи на рост, увеличивается доля генеративного обмена в годовом балансе вещества (энергии). До определенного возраста увеличиваются

Таблица 4

Калорийность организма (включая печень) и икры самок балтийской трески разного возраста

Калорийность, кал/г сырой массы	Возрастные группы					
	1	2	3	4	5	6
Всего организма	680	770	870	840	810	720
Зрелой икры	—	890	930	910	890	830

масштабы накопления липидов в организме, а также относительная масса гонад, их калорийность, масса и содержание липидов и белка в зрелой икре.

Биомасса рыб разного возраста различается не только по метаболической эффективности, с которой она создается, но и по калорийности (табл. 4).

Кроме исследованных возрастных изменений в продукционных расчетах, необходимо учитывать и сезонные физиологические ритмы и тот факт, что у рыб разного возраста они

могут не совпадать во времени. Различны ритмы сезонных физиологических процессов и у рыб разного пола. У самцов многих видов рыб при большей, чем у самок, интенсивности энергетического обмена наблюдаются значительные затраты резервов органических веществ в нерестовый период. В период нагула и накопления биомассы в организме самцов большинства видов меньше масштабы синтеза белка, а интенсивность синтеза липидов выше.

Характер продукционных процессов в течение года меняется с увеличением возраста рыб. Чем старше рыбы, тем медленнее в их организме восстанавливаются израсходованные за зимовку и нерест ресурсы органических веществ, сдвинуты максимальная интенсивность белкового прироста (на вторую половину нагульного периода) и срок начала созревания половых желез. Чем старше рыбы, тем больше у них перед нерестом дисбаланс между увеличенными по абсолютному и относительному значениям масштабами синтеза генеративной ткани возможностями организма обеспечить веществом и энергией эти процессы. В старших возрастных группах интенсивная резорбция белково-липидных комплексов организма часто приводит к необратимому истощению рыб, которые после размножения погибают. В последние годы в некоторых работах были сделаны попытки связать степень встречаемости истощенных в нерестовый и посленерестовый период особей в отдельных возрастных группах с коэффициентами естественной смертности (Борисов, 1973; Борисов, Шатуновский, 1973 и др.).

Таким образом, при построении моделей рациональной эксплуатации популяций рыб, входящих в состав отдельных экосистем, нужно учитывать данные по метаболической эффективности отдельных возрастных групп, данные по химической ценности биомассы рыб разного

возраста в разные сезоны года, а также показатели качества половых продуктов. На рисунке дана принципиальная схема математической модели естественной популяции с учетом обменных характеристик. Для простоты взяты одни самки, не отражены сезонные физиологические изменения, за единицу времени взят год. Подробно показан продуктивный процесс для особей j -ой возрастной группы (N_j — численность; W_j — масса одной особи, г; P_j и G_j — содержание белка и жира одной особи; сплошными линиями показаны потоки вещества или энергии, а пунктирными — функциональные связи).

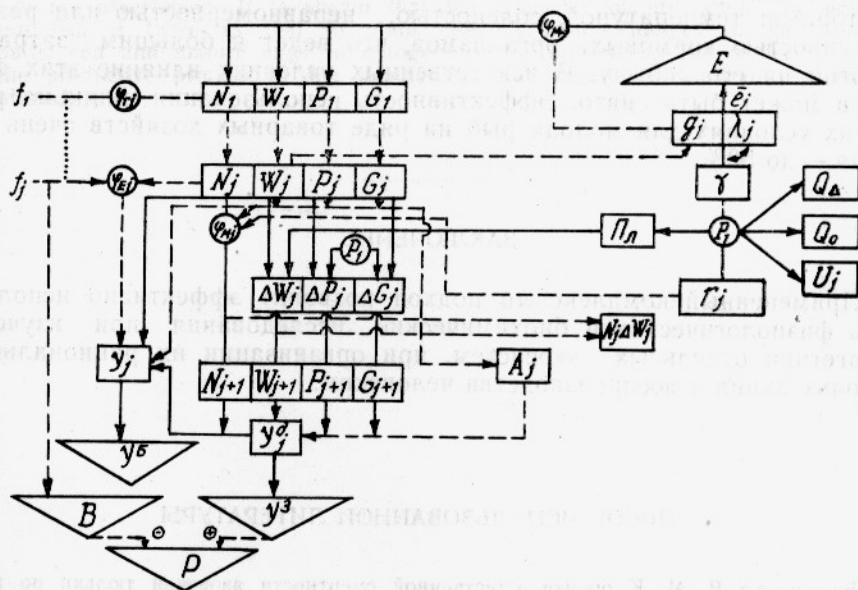


Схема математической модели естественной популяции

Рацион одной особи r_j — распределяется между основным обменом (Q_o) и активным (Q_a), пластическим ($\Pi_{\text{л}}$), генеративным (γ) и неусвоенной частью энергии (U_j).

Распределение вещества (энергии) между разными формами обменов для разных j возрастных групп, как мы видели выше, различно и задается функцией P_1 . Доля вещества, идущего на пластический обмен, подразделяется на собственно вещество (энергию) прироста ΔW . Для разных j соотношение между приростом белка и жира (ΔP) и (ΔG) различно и задается функцией P_2 . Доля вещества, идущего на генеративный обмен — γ — представляет собой вектор, его компонента λ_j — количество продуцируемой одной особью икры, компонента g_i — содержание жира в одной зрелой икринке, которое влияет на ее смертность ϕ_{M_0} (Грауман, 1972). Выжившая молодежь представит первую возрастную группу популяции. На естественную убыль j -ой группы ϕ_{Mj} влияет как численность возрастной группы N_j (факторы смертности, зависящие от плотности), так и качественный состав рыбы, ее калорийность, соотношение в ней белка и липидов P_j/I_j .

Воздействие человека на популяцию f -вектор, составляющая которого f_i представляет собой интенсивность промысла j -ой группы и влияет на промысловую убыль ϕF_j . Вылов j -ой группы, выраженный в биомассе, равен $y_i = N_j \cdot W \cdot \phi F_j$; A_j — «ценность» 1 г биомассы j -ой возрастной груп-

пы (в калорийном выражении) — зависит от структуры этой биомассы и равна $A_j = a \frac{P_j}{W_j} + b \frac{Y_j}{W_j}$, т. е. зависит от процентного содержания белка и липидов. Здесь a и b постоянные величины, соответствующие физиологической калорийности белка и липидов.

Интересны и важные подобные расчеты при моделировании выращивания рыб в системах различной замкнутости. Эти формы хозяйства широко развиваются за рубежом и в нашей стране. Человек получает возможность контролировать весь производственный процесс, управлять ростом и продуктивностью. Рост рыб в естественных условиях ограничивается абиотическими и биотическими факторами: температурой, соленостью, неравномерностью или разной доступностью кормовых организмов, что ведет к большим затратам энергии на его добычу. В искусственных условиях влияние этих факторов может быть снято. Эффективность использования пищи на рост в этих условиях для молоди рыб на ряде товарных хозяйств очень высокая — до 50%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Примененный комплексный подход позволит эффективно использовать физиологические и биохимические исследования при изучении энергетики отдельных экосистем, при организации их рационального использования и воспроизводства человеком.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Борисов В. М. К оценке естественной смертности азовской тюльки по показателю «сухой остаток — вода». Труды ВНИРО, 1973, т. 94, с. 24—30.

Борисов В. М., Шатуновский М. И. О возможности применения показателя влажности для оценки естественной смертности баренцевоморской трески. Труды ВНИРО, 1973, т. 93, с. 309—319.

Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд-во Бел. гос. ун-та, 1956, с. 3—253.

Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных. Успехи совр. биологии, 1966, т. 61, № 2, с. 274—293.

Винберг Г. Г. Особенности водных экологических систем. «Общая биология», 1967, вып. 28, № 5, с. 538—545.

Грауман Г. Б. Изменение биохимического состава икры в зависимости от морфо-биологических особенностей самок балтийской трески. Труды ВНИРО, 1972, т. 85, с. 63—67.

Макфедьен Э. Экология животных. М., «Мир», 1965, с. 5—375.

Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М., «Наука», 1972, с. 3—460.

Everson, I. The population dynamics and energy budget of *Notothenia neglecta* Nybelin at Signy Island, South Orkney Islands. Bull. Brit. Antarct. Surv. 1970, N 23, p. 25—50.

Hatanaka, M., Kosaka, M., Sato, G. Growth and food consumption in plaice (*Limanda yokohamae*). Tohoku. J. Agr. Res. 1956, v. 7, N 2, p. 151—162.

Lasker, R. Utilization of zooplankton energy by a Pacific sardina population in the Californian current. Symp. Food Chain Studies, 1970, Pt. 4, p. 265—284.

Mann, K. H. Energy transformations by a population of fish in the River Thames. 1965. J. Animal Ecol., v. 34, p. 253—275.

Pandian, T. I. Intake and conversion of food in the fish *Limanda limanda* exposed to different temperature. 1970, Mar. Biol., v. 5, p. 1—17.

Steele, J. H. Some problems in the study of marine resources. 1965. Sp. Publ. ICNAF, N 6, p. 463—476.

Shatunovsky M. I.

SUMMARY

Some approaches to the study of productive processes in the populations of marine fish are considered. The annual balances of matter and energy are estimated in certain age-groups of cod, haddock, Baltic herring and flounder. Fractions of matter in the increment of somatic and generative tissues and expenditure on metabolism are estimated. Some regular changes in the ratio of metabolic forms in the ontogenesis of fish are ascertained. It is shown that the efficiency of utilization of energy in bottom fish is twice as that in plankton-eating fish. Changes in the calorificity of Baltic cod and mature eggs in ontogenesis are illustrated. The model of a part of the productive process in the population with regard to metabolic parameters is outlined.

УДК 597—1.05

УЧАСТИЕ ПЕЧЕНИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МОРСКИХ РЫБ В МЕТАБОЛИЧЕСКИХ ПРОЦЕССАХ ОРГАНИЗМА

Н. В. Масленникова

Задача предлагаемой работы — изучение роли печени и доли ее участия в метаболических процессах организма в течение годового цикла развития у самцов и самок скумбрии Ирландского шельфа с одновременным сравнением литературных данных аналогичного направления по некоторым видам морских рыб с различной экологией.

Состояние печени оценивали по нескольким показателям: изменению относительной массы печени (вес печени/вес порки), изменению содержания белка и жира в печени. Жир определяли весовым методом после экстракции жира бинарным растворителем. За белок принимали сухой обезжиренный остаток (Масленникова, 1968).

Объектом исследования печень была выбрана не случайно. В органах пищеварения, в том числе и в печени, осуществляется обмен между организмом и пищей. Печень, функции которой разнообразны, среди органов пищеварительной системы занимает особое место, являясь «химической лабораторией тела». Эмбриологически и топографически связанная с желудочно-кишечным трактом, печень выполняет желчеобразовательную и нейтрализующую функции, участвует во многих видах обмена, в депонировании крови, энергетического и пластического материала на определенных этапах онтогенеза. У многих видов рыб печень является жировым депо. Лабильность количества и фракционного состава жиров печени гораздо выше, чем в других тканях тела, что служит показателем высокой метаболической активности жира печени.

Состояние печени рыб может служить индикатором состояния популяции в целом. Установлено, в частности, что у рыб с жировым депо в печени первыми достигают половой зрелости особи с повышенной способностью накапливать в печени энергетические и пластические вещества. По этому показателю можно предсказывать сроки вступления отдельных поколений в нерестовое стадо. Сезонные изменения массы печени на фоне изменений физиологического состояния рыб помогают предсказывать сроки начала нереста и образования нерестовых скоплений. Так, сопоставление динамики относительной массы печени и упитанности балтийской трески со сроками начала нереста, его продолжительностью, гидрологией и гидрохимией водоема показало, что в годы, когда у трески запас питательных веществ был понижен, нерест ее проходил позже (Шатуновский, 1972).

Надежным показателем уровня метаболических процессов могут служить запасы энергии в организме, представленные в основном запасами жира в форме нейтральных жиров (триглицеридов), которые легко обмениваются при мобилизации и ресинтезе и поэтому четко отражают интенсивность протекающих в организме обменных процессов.

Относительное содержание фракции триглицеридов в липидах печени некоторых рыб достигает значительных величин. Так, в печени мерланга оно составляет 90%; в печени скумбрии, ставриды, шпрота — более 70%.

Жир в качестве основного источника энергии используют в основном животные с высоким уровнем обмена, особенно те, которые совершают большую мышечную работу. Это обусловлено тем, что жир — самый калорийный и следовательно экономичный источник энергии и в то же время биохимически более инертный, чем другие источники энергии в организме (гликоген, белок). Поэтому жир более полно используется при продуцировании энергии. Содержание жира в теле рыб достигает 30% массы тела (Лав, 1976).

Интенсивность мышечной работы — не единственный фактор, определяющий аккумуляцию энергии в организме в виде жира. Жир в качестве источника энергии используется также в период, когда поступление пищи в организм сокращено, и при активизации генеративных процессов. В отличие от других позвоночных, рыбы обладают очень высокой воспроизводительной способностью. Масса половых продуктов у некоторых порционно нерестующих рыб может достигать 100—200% массы тела (Овен, 1976). Именно жир обеспечивает энергией синтез половых продуктов у рыб. Расположение жировых депо в теле неодинаково у рыб различных видов: у малоактивных рыб с богатой жиром печенью, как правило, тощее мясо, у активных с малой массой печени сильно развиты красные латеральные мышцы, обогащенные жиром. Как правило, рыбы каждого вида имеют несколько жировых депо и порядок их использования определяется функциональным назначением депо и характером обменных процессов, поскольку, помимо энергетической функции, жировые резервы играют важную роль в пластическом обмене — в процессе метаболизма они могут служить материалом для синтеза других веществ, в том числе гликогена, являются аккумулятором ряда витаминов, играют защитную роль.

Таким образом, показатели жирового обмена могут служить тонким индикатором состояния популяций рыб в различные периоды годового цикла — обеспеченности рыб пищей, интенсивности созревания и нагула, подготовленности к миграциям и зимовке.

Другим показателем, использованным для характеристики роли печени, послужили белки — наиболее важные в биологическом отношении и сложные по химической структуре из органических веществ, входящих в состав тела животных. Они входят в структурные элементы тканей, разрушение которых приводит к деструкции и гибели ткани. Поэтому количество белка в тканях — величина относительно устойчивая и даже незначительный сдвиг в содержании белка может указывать на значительные изменения в белковом обмене. В качестве энергетического источника белок играет незначительную роль. У взрослых рыб изменение содержания белка в теле в значительной степени связано с образованием половых продуктов. Например, разница в содержании белка в печени самцов и самок скумбрии, составляющая на IV стадии зрелости гонад 2,5% (18,5 у самок и 16% у самцов) указывает на существенные различия в уровне белкового обмена самцов и самок в период интенсивного развития гонад (наши данные).

Исследована скумбрия вида *Scomber scombrus* L. акватории Ирландского шельфа. Была дана оценка массы печени и ее состава у рыб разного пола на разных этапах годового цикла развития и в зависимости от размера рыбы.

Размерно-возрастные различия печени скумбрии обнаружены по следующим показателям. По массе печень наиболее четко различается у самок разных размеров в период максимального развития гонад на V стадии зрелости (рис. 1): выделяется группа рыб размером 37—

39 см с наибольшей относительной массой печени. У самок с половыми продуктами более ранних стадий зрелости (II, III и IV) и у самцов с гонадами на всех стадиях зрелости размерно-возрастные различия относительной массы печени не выражены.

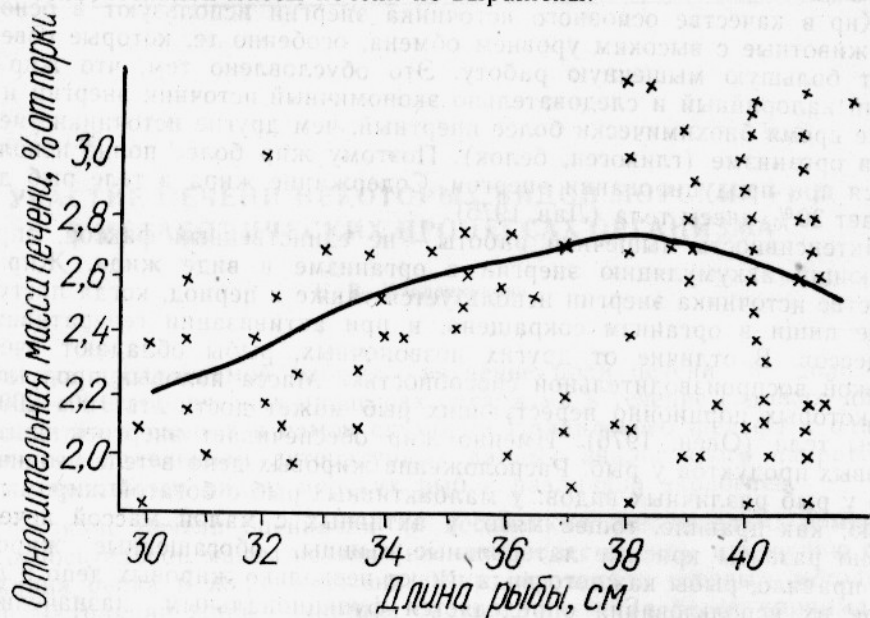


Рис. 1. Относительная масса печени самок скумбрии на V стадии зрелости гонад.

Такая же закономерность прослеживается и в отношении содержания белка в печени рыб разных размеров: у самцов статистически достоверных различий между содержанием белка в печени и размером рыбы не обнаружено, а у самок в период наибольшей метаболической активности печени (стадии зрелости гонад IV—V) выделяется по содержанию белка в печени группа рыб модальных размеров длиной 37—38 см (рис. 2).

Между содержанием жира в печени самцов и самок скумбрии и размером рыбы на ранних стадиях зрелости гонад (II) прослеживается прямая положительная корреляция (рис. 3). По мере развития гонад от III стадии зрелости до вымета половых продуктов относительное содержание жира в печени не зависит от размера рыбы. Вероятно, крупные рыбы по мере развития гонад интенсивнее расходуют жир печени.

Интенсивное созревание гонад скумбрии Ирландского шельфа начинается весной с февраля—марта. В это время рыба переходит на активное питание, линейный рост у нее прекращается, усиливается деятельность гонадотропных гормонов, усиливающих обмен, что способствует созреванию гонад.

Особую роль в этот период играет печень, которая у рыб разного пола в процессе развития гонад несет различную функциональную нагрузку, в связи с чем компоненты ткани печени расходуются и накапливаются неодинаково. На печень самок воздействует фолликулин — гормон яичников, она продуцирует и поставляет основной белок яичников — овоцителлин. У самцов печень в основном служит источником энергии. Функциональное различие печени самцов и самок находит отражение также в весовой характеристике их печени (см. рис. 5 в). Для самок скумбрии модальных размеров характерна прямая положительная корреляция между изменением массы печени и степенью зрелости гонад: масса печени самок модальных размеров 34—37 см возрастает с 1,2% на II стадии зрелости гонад до 2,5% на V стадии. У самцов

скумбрии между массой печени и степенью зрелости гонад зависимость обратная: масса печени самцов модальных размеров 34—37 см понижается от 1,2% на II стадии зрелости гонад до 0,9% на IV стадии, а на V и VI стадии возвращается к исходной величине.

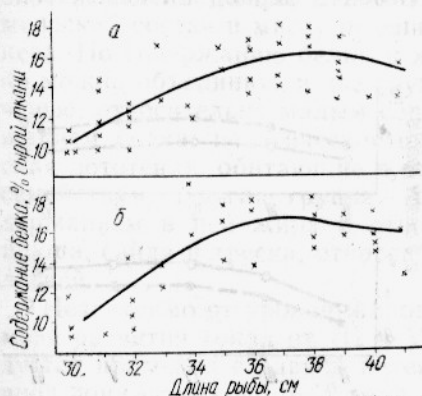
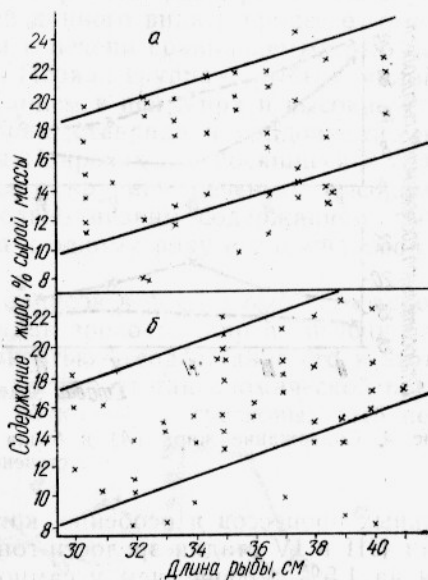


Рис. 2. Содержание белка в печени скумбрии разных размеров с половыми продуктами на IV (а) и V (б) стадиях зрелости.

Рис. 3. Содержание жира в печени скумбрии разной длины с половыми продуктами II стадии зрелости: а — самки; б — самцы.



Различия между самцами и самками наблюдаются не только в динамике изменения массы печени на каждой стадии зрелости гонад. В период интенсивного развития гонад (III, IV и V стадии) масса печени самок в связи с повышенной метаболической активностью вдвое больше массы печени самцов.

Изменение массы органов рыб в онтогенезе в большой мере определяется изменением содержания в них энергетических и пластических веществ, в основном белка и жира.

По относительному содержанию жира печень стоит на первом месте среди других тканей тела скумбрии. Лишь на короткий период (к моменту выбоя половых продуктов) содержание жира в печени снижается до 5—7% от сырой массы. В остальное время оно колеблется между 10—20% в зависимости от пола, размера рыбы и времени года. Однако поскольку относительные размеры печени скумбрии невелики (2—5% от массы порки) абсолютное содержание в ней жира составляет лишь 5—10% от общего содержания жира в организме. Основным депо жира у скумбрии, как и у большинства пелагических рыб, являются мышцы: в них содержится около 70% общего запаса жира в организме.

Изменение содержания жира в печени самцов и самок скумбрии в процессе развития гонад выглядит следующим образом (рис. 4). В августе — сентябре, когда половые продукты находятся на II стадии зрелости, жирность печени составляет у самок 16% от сырой массы, у самцов — 18%. В апреле — мае жир в печени самок, достигших V стадии зрелости, падает до 4,7%, в печени самцов — до 7,4%. Сравнение данных по расходу жира в разных тканях тела скумбрии в период интенсивного созревания гонад (стадии зрелости IV, V) показало, что печень скумбрии в этот период истощается значительно больше других тканей тела, причем печень самок истощается больше печени самцов. Жир печени самок используется, вероятно, не только как источник энергии, но и трансформируется в жиры ичников.

В процессе развития гонад четкие половые различия наблюдаются также в динамике содержания белка в печени скумбрии модальных размеров (см. рис. 4). В печени самок на всех стадиях зрелости гонад белка больше, чем в печени самцов. Это обусловлено более высокой метаболической активностью печени самок в период активных генера-

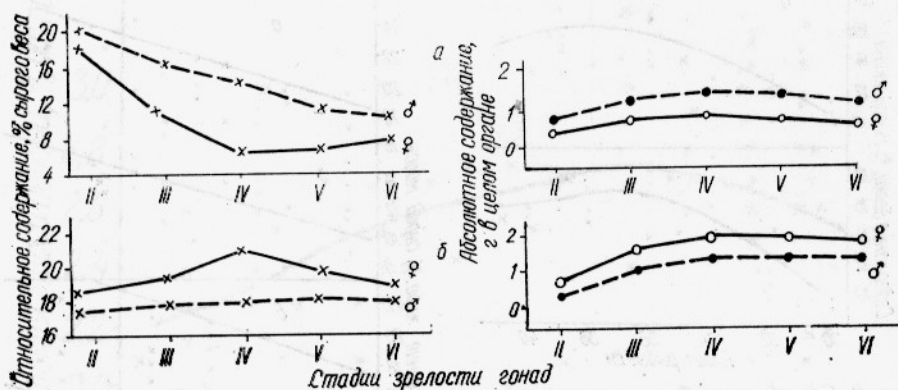


Рис. 4. Содержание жира (А) и белка (Б) в печени скумбрии с гонадами разной степени зрелости.

тивных процессов и особенно, когда в печени продуцируется оовителлин (III и IV стадии зрелости гонад). Белка в печени самок в это время на 1,5% больше, чем у самцов на III стадии зрелости гонад и на 2,5% на IV стадии. На V стадии зрелости гонад, когда продуцирование оовителлина в печени прекращается, содержание белка в печени самок и самцов различается мало (17,6 и 17% соответственно).

Обнаружена значительная индивидуальная вариабильность всех исследованных физиолого-биохимических показателей печени скумбрии. Более всего изменялось содержание жира и относительной массы печени при развитии гонад. Так, на II стадии зрелости гонад относительная масса печени самок колебалась от 0,9 до 3,2%, на III стадии — от 1,3 до 3,3%; содержание жира в печени — от 9,8 до 26,6% на II стадии и от 5,1 до 21,3% на IV стадии. У самцов эти колебания несколько меньше. Подобная вариабильность характерна для такого подвижного показателя, как содержание жира в тканях, и свидетельствует о разноразличности особей в популяции, обусловленной различиями в ритме их жизнедеятельности, интенсивности питания, отыскании пищи и т. д.

Роль печени в метаболических процессах организма неодинакова у рыб разных видов. На видовую изменчивость биохимических показателей тканей тела рыб влияет множество биотических и абиотических факторов: климатический режим, обеспеченность пищей, активность рыб. Известно, что у активных мигрантов повышен энергетический и пластический обмен, повышено потребление кислорода и экскреция азота. У малоподвижных рыб в энергетическом обмене большее значение имеет белок, у подвижных — жир. Этим определяется то, что у активных рыб общее содержание жира в теле выше и жирность на протяжении годового цикла колеблется более резко, чем у малоподвижных рыб. Основные запасы жира и гликогена — важнейших энергетических источников — у активных рыб локализуются в мышцах и брюшной полости, у малоподвижных — чаще в печени.

С учетом этих положений на основании собственного материала и литературных данных мы сравнили физиолого-биохимические показатели печени морских рыб некоторых видов различной экологической принадлежности: сайды *Pollachius virens* (Сторожук, 1975), пикши

Melanogrammus aeglefinus (Шевченко, 1972), балтийской трески *Gadus morhua callarias* (Шатуновский и др., 1972), нототении *Notothenia rossi marmorata* (Козлов, 1972), ставриды *Trachurus trachurus* (Добрусин, 1975), скумбрии *Scomber scombrus* (наши данные). Исследовали особой модальных для данного вида и района размеров, оценивали химический состав и массу печени рыб данного вида в процессе гаметогенеза. По содержанию белка и жира в печени сравниваемых рыб условно можно объединить в две группы. Первая группа — рыбы с малой печенью, относительно малым содержанием в ней жира и высоким содержанием белка: пелагические скумбрия, ставрида и придонно-пелагическая нототения, обитающие в разных широтах и относящиеся к разным семействам. Другая группа — рыбы с крупной печенью, высоким содержанием в ней жира и относительно низким содержанием белка: пикша, сайда и треска, относящиеся к одному роду и с одинаковой экологией.

Независимо от уровня жировых запасов в печени рыб всех видов по мере развития гонад от III к V стадии зрелости жир в печени расходуется примерно с равной интенсивностью — содержание его в этот период понижается в 1,5–2 раза независимо от таксономической принадлежности рыбы (рис. 5А). Однако, поскольку у тресковых рыб печень

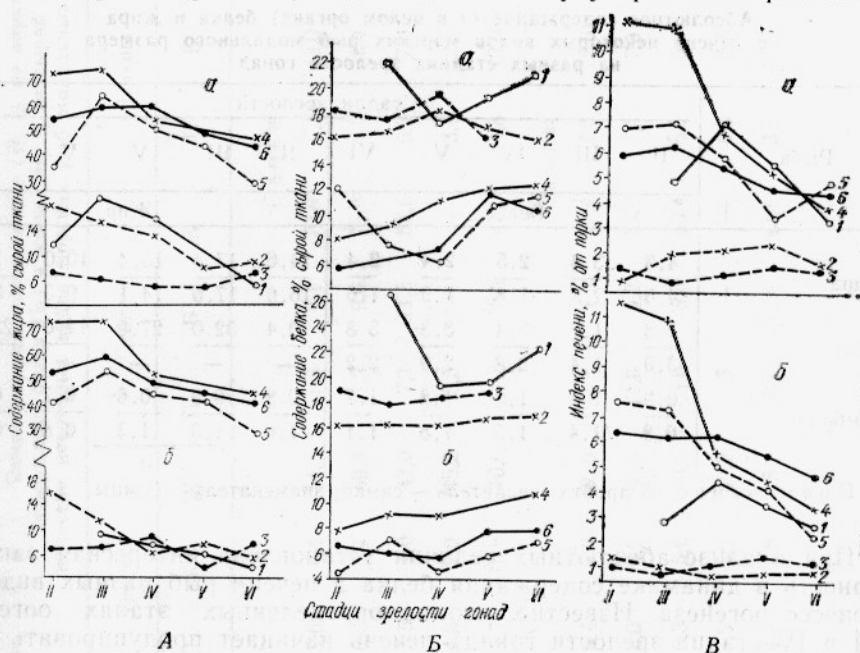


Рис. 5. Содержание жира (А), белка (Б) в печени и индекс печени (В) морских рыб некоторых видов модального размера на разных стадиях зрелости: а — самки, б — самцы; 1 — нототения, 2 — скумбрия, 3 — ставрида, 4 — сайда, 5 — пикша, 6 — балтийская треска.

является энергетическим депо, абсолютные потери жира из печени у этих рыб значительно выше, чем у скумбрии, ставриды и нототении, у которых основными энергетическими депо служат мышцы и брюшная полость.

Таким образом, по динамике жира в печени на разных стадиях зрелости гонад и по интенсивности его использования от III стадии к V сравниваемые рыбы очень близки, хотя общее содержание жира в печени трески, пикши и сайды в 3–4 раза больше, чем у скумбрии, ставриды и нототении: перед началом активного созревания гонад (II–III стадии зрелости) жирность печени ставриды, скумбрии и нототении

составляет 7—14%, пикши, сайды и трески — 60—75% сырой массы.

Очевидно, для вступления в нерест рыбам необходим определенный запас жира в печени, величина которого зависит от биологических особенностей рыбы.

При сравнении содержания белка в печени рыб разных видов по относительным и абсолютным показателям (рис. 5Б) (табл. 1) установлено, что абсолютное содержание белка в печени самцов в период интенсивного развития гонад несколько ниже, чем в печени самок всех рыб, сравниваемых нами. Это определяется повышенной метаболической активностью печени самок в связи с продуцированием в ней овоцителлина. Генеративные процессы, видимо,— основная причина различий в содержании белка в печени самцов и самок. На II стадии зрелости гонад в период относительного затухания генеративного обмена содержание белка в печени самцов и самок приближается к одному уровню, хотя и нельзя считать, что в этот период все остальные метаболические процессы протекают пассивно. В это время продолжаются линейный рост рыб, протоплазматический рост ооцитов и сперматогенез, начавшиеся сразу после нереста (Сакун, Буцкая, 1968).

Таблица 1

Абсолютное содержание (г в целом органе) белка и жира
в печени некоторых видов морских рыб модаьного размера
на разных стадиях зрелости гонад

Рыба	Стадии зрелости									
	II	III	IV	V	VI	II	III	IV	V	VI
	Белок					Жир				
Пикша	4,3	3,4	2,5	2,4	2,4	14,6	17,4	13,4	10,0	7,9
	4,6	2,9	1,8	1,9	1,6	16,6	17,5	14,1	9,3	3,9
Треска	2,8	1,7	5,4	3,3	3,8	30,4	32,0	27,0	14,0	22,0
	3,0	1,4	2,8	2,9	2,2	—	—	—	—	—
Скумбрия	0,9	1,5	1,8	1,8	1,7	0,8	0,9	0,6	0,7	0,4
	0,8	1,4	1,5	1,8	1,1	1,0	1,3	1,3	0,8	0,6

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

При анализе абсолютных величин установлена интересная закономерность в динамике содержания белка в печени рыб разных видов в процессе оогенеза. Известно, что на определенных этапах оогенеза (III и IV стадии зрелости гонад) печень начинает продуцировать специфические белки икры, в связи с чем можно предположить и увеличение содержания белка в печени. Для некоторых рыб подобная закономерность подтверждена (Чеченков, 1973; Масленникова, 1968). Однако анализы печени пикши Северного моря (Шевченко, 1972) показали, что абсолютное содержание белка в печени по мере развития гонад от II стадии к V уменьшается как у самцов, так и у самок. Поскольку усиление метаболической активности печени пикши в этот период несомненно, можно предполагать, что оно не всегда сопровождается увеличением в печени концентрации белка. Можно полагать также, что существует определенный оптимальный объем белка в печени, обеспечивающий нормальное развитие гонад, различный у рыб разных видов и зависящий от общей массы продуцируемых половых продуктов. Если объем половых продуктов относительно невелик, увеличение содержания белка в печени в период продуцирования в ней овоцителлина не обязательно.

Таблица 2

Относительная масса печени (П, % от порки),
содержание белка (Б) и жира (Ж, % от сырой ткани)
в печени некоторых видов морских рыб модальных размеров

Стадия зрелости	Нототения			Треска			Сайда			Пикша			Ставрида			Скумбрия		
	П	Б	Ж	П	Б	Ж	П	Б	Ж	П	Б	Ж	П	Б	Ж	П	Б	Ж
Самки																		
II	—	—	—	5,6	6,4	54,3	11,3	8,1	72,6	7,1	13,0	40,5	1,5	19,0	7,0	1,3	16,6	16,3
III	5,1	23,5	9,2	6,5	2,7	59,3	11,2	9,6	73,0	8,0	8,4	52,4	1,2	18,1	8,0	2,2	17,5	10,7
IV	7,2	18,3	8,0	5,5	9,0	47,0	7,1	11,5	52,6	6,2	7,0	50,0	1,4	20,2	8,0	2,4	18,5	6,0
V	6,0	20,1	7,1	4,8	7,0	45,2	5,5	—	—	3,8	12,1	43,1	1,8	17,0	4,0	2,6	17,6	7,0
VI	3,8	21,9	4,3	4,7	10,6	40,6	4,3	12,2	45,0	4,8	12,0	25,2	1,5	—	7,0	1,6	17,1	6,0
Самцы																		
II	—	—	—	6,4	7,9	50,0	11,6	7,9	75,4	7,5	12,5	33,0	1,2	19,2	7,0	1,3	16,0	18,4
III	3,0	27,0	11,2	6,0	6,6	60,0	11,0	9,2	73,1	7,5	7,3	60,0	1,1	18,0	6,0	1,0	16,0	15,1
IV	4,5	19,0	21,0	6,3	5,6	56,6	5,6	8,6	63,4	5,3	5,4	50,0	1,2	19,0	5,5	0,9	16,0	13,1
V	3,8	18,1	15,5	5,5	6,9	49,2	4,5	—	—	4,0	8,6	43,0	1,7	20,0	5,5	1,0	17,0	7,4
VI	3,0	22,5	5,0	4,6	4,6	46,2	3,4	11,6	43,1	2,5	16,0	20,1	1,2	—	7,0	1,1	17,0	2,2

Анализ весовых характеристик печени сравниваемых рыб показал (табл. 2), что в течение годового цикла динамика массы печени, содержащей большое количество жира, определяется изменением содержания в ней жира (пикша, сайда, треска) — относительная масса печени по мере развития гонад от II стадии зрелости к VI понижается у самцов и самок сайды и пикши в 2—3 раза, у самцов и самок трески — в 1,5 раза.

Изменение содержания белка в печени этих же видов рыб настолько сильно затушевывается изменением содержания в ней жира, что практически не влияет на изменение массы печени. Следовательно, по изменению массы жирной печени можно судить лишь об изменении уровня жирового обмена в организме.

Изменение относительной массы тощей печени (скумбрия, ставрида, нототения) отражает сложные иногда разнонаправленные изменения в ней белка и жира в процессе созревания гонад. Так, у самок в период активного развития яичников уменьшается содержание жира и возрастает содержание белка. У самцов этой группы рыб уменьшается содержание жира и остается неизменным (скумбрия, ставрида) или уменьшается (нототения) содержание белка. Очевидно, изменение массы тощей печени не может служить для оценки интенсивности метаболических процессов в организме.

ВЫВОДЫ

1. На состав и массу печени скумбрии Ирландского шельфа влияет размер рыбы, состояние ее половых продуктов, пол.

Масса печени самок скумбрии по мере развития гонад возрастает вдвое, самцов — понижается. Увеличивается масса печени самок за счет увеличения в ней содержания белка. Содержание жира в печени самцов и самок скумбрии понижается по мере развития гонад.

2. Масса печени у самок скумбрии на завершающих стадиях развития гонад (IV и V) почти вдвое больше, чем у самцов. В период относительного покоя половых продуктов (II стадия) масса печени самцов и самок одинакова.

Печень у самцов скумбрии богаче жиром и беднее белком, чем у самок.

3. Динамика содержания жира в печени и интенсивность его использования в период развития гонад от III стадии к V у пикши, сайды, трески, скумбрии, ставриды и нототении различаются мало при больших различиях жировых запасов печени.

Для вступления в нерест рыбам необходим запас жира в печени, определенный для каждого вида.

Абсолютное содержание белка в печени самцов всех рыб исследованных видов в период интенсивного развития гонад ниже, чем у самок. Генеративные процессы — основная причина различий количества белка в печени самцов и самок.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Добрусин М. С., Назаров Н. А. Морфологическая характеристика ставриды Ирландского шельфа в период зимовки и подготовки к нересту. Труды ВНИРО, 1975, т. 96, с. 109—113.

Кривобок М. Н. О роли печени в процессе созревания яичников салаки. «Вопр. ихтиологии», 1964, т. 4, вып. 3 (32), с. 20—23.

Козлов А. Н. Некоторые особенности жирового обмена мраморной нототении в преднерестовый период. Труды ВНИРО, 1972, т. 85, с. 117—127.

Лав М. Химическая биология рыб. М. Изд-во «Пищевая пром-сть», 1976, 325 с.

Масленникова Н. В. Связь физиологического состояния балтийской трески с некоторыми показателями химического состава ее мышц, печени и гонад. Автореферат диссертации на соискание уч. степ. канд. биол. наук, 1968, 24 с.

Овен Л. С. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев. «Наукова думка», 1976, 270 с.

Сторожук А. Я. Динамика физиолого-биохимического состояния сайды Северного моря в течение жизненного и годовичного циклов. М., Автореферат диссертации на соискание уч. степ. канд. биол. наук, 1975, 25 с.

Сакун О. Ф., Буцкая Н. А. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск. ПИНРО, 1968, 85 с.

Чеченков А. А. Изменение физиологического состояния ряпушки во время созревания гонад. «Вопр. ихтиологии», 1973, т. 13, вып. 3 (80) с. 436—441.

Шатуновский М. И., Б. П. Богоявленская, И. Ф. Вельтищева, М. Н. Кривобок, Н. В. Масленникова, Г. И. Токарева. Характеристика физиологического состояния балтийской трески. М., ОНТИ ВНИРО, 1972, 68 с.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., Изд-во «Пищевая пром-сть», 1972, 365 с.

Шевченко В. В. Динамика содержания сухого обезжиренного остатка и жира в тушке и органах североморской пикши в процессе нереста и созревания гонад. «Вопр. ихтиологии», 1972, т. 12, вып. 5 (76), с. 908—916.

*The role of the liver of some marine species
of fish in metabolic processes*

Maslennikova N. V.

SUMMARY

The biochemical composition (the content of protein and fat) and weight of the liver of mackerel inhabiting the Ireland shelf were investigated with regard to metabolic processes. The characteristics obtained were compared with those of *Notothenia*, *horse mackerel*, *haddock*, *saithe* and *Baltic cod*. It is ascertained that the weight and composition of the liver are dependent upon the size of fish, sex and condition of their sexual products. The generation processes are the main cause of variations in the protein content in the liver in males and females. Fish need a certain reserve of fat in the liver to start spawning. Although the variations in the fat content in *haddock*, *saithe*, *Baltic cod*, *mackerel*, *horse mackerel* and *Notothenia* are great the dynamics of the fat content and intensity of utilization in the period of the development of gonads from stage III to stage V differ insignificantly.

УДК 639.371.12 : 639.32

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЫРАЩИВАНИЯ ЛОСОСЕВЫХ РОДА *SALMO* В МОРСКОЙ ВОДЕ

Л. И. Спешилов

Одно из наиболее перспективных направлений марикультуры — промышленное выращивание форели, лосося и других ценных видов проходных рыб в морских заливах и лиманах. Главной предпосылкой к этому является активизация обмена веществ и роста у проходных рыб в морской воде, отмеченная многими советскими и зарубежными исследователями (Никифоров, 1959; Строганов, 1963; Акулин и др., 1964; Canagaratnam, 1959; Mahnken, Novotny, Joynes, 1973 и др.). Интенсификация белкового обмена у лососевых в морской воде представляет не только теоретический, но и практический интерес, так как обуславливает быстрый рост рыб, культивируемых в морской воде, сокращая сроки выращивания и затраты на единицу получаемой продукции. Интересны также закономерности жиронакопления лососевых в морской воде, обеспечивающие получение ценной пищевой продукции — лососей с розовым жирным мясом, богатым каротиноидами. Интенсивное жиронакопление обуславливается переходом молоди проходных лососей в соленую воду, сопряженным со сменой придонного образа жизни в пресной воде на более активный, связанный с большими миграциями в морской пелагиали (Никольский, 1961), требующий высоких энергетических затрат. Это и предопределяет концентрацию наиболее калорийного «топлива» в мышечной ткани многих пелагических рыб (Шульман, 1971). Все это делает необычайно привлекательным культивирование лососевых рыб в морской воде, которое успешно развивается в США, Японии, Норвегии, СССР и других странах (Спешилов, 1976). Предпочтение при этом отдается таким наиболее «технологичным» видам, как радужная форель и кижуч, а также более «капризным», но в то же время, более ценным — атлантическому лососю и чавыче (Норвегия, США).

Культивирование форели и лососей в море часто осложняется такими проблемами, как солеустойчивость молоди на разных этапах развития, влияние морской среды на различные стороны физиологии рыб, подверженность их заболеваниям в новой среде. Поэтому возникает потребность во всестороннем изучении влияния солёности среды на организмы разновозрастных и разноразмерных рыб. Она дополняется еще и тем, что становится все более очевидной необходимость экономного, рационального использования пресноводных источников водоснабжения и пока не лимитируемой морской воды для выращивания молоди и товарной продукции. Это обуславливается способностью молоди переносить те или иные осмотические нагрузки и расти в солоноватой воде заливов и лиманов задолго до естественного ската в море. Поэтому знания о допустимых, предпочитаемых и оптимальных для развития со-

леностях среды позволят не только форсировать перевод молоди лососевых на выращивание в соленую воду, но и сократить время достижения покатного или товарного веса, снизить отходы посадочного материала и затраты, увеличить мощность проектируемых рыбопитомников без повышения расходов пресной воды.

В связи с этим основная цель данной работы — выяснение возможности более раннего, чем в природных условиях и на рыбоводных хозяйствах, перевода молоди лососевых в морскую воду разной солености для выращивания и выяснение некоторых физиологических аспектов воздействия новой среды на организм рыб.

Эксперименты осуществлялись в 1969—1972 гг. в опорной лаборатории ВНИРО при Чернореченском форелевом хозяйстве (ЧФХ) и в 1972—1975 гг. на Пярнуском опорном пункте ВНИРО. Материалом исследований на ЧФХ служил стальноголовый лосось, полученный из икры от местного стада производителей и из икры, привезенной из США, на Пярнуском опорном пункте — радужная форель из рыбхоза «Пылула».

Работа включала следующие аспекты.

1. Определение солеустойчивости молоди стальноголового лосося разного возраста и средней массы при прямом переводе рыб из пресной воды в соленую. Критериями ее служили выживание личинок и сеголетков в средах соленостью 0 (контроль), 6, 8, 9, 12, 16, 17‰ и осморегуляция сеголетков, годовиков и двухлетков в средах 0 (контроль), 8, 12, 16, 17, 20, 25‰.

2. Выяснение степени предпочтения сред с разной соленостью разной размерной и разновозрастной молодью стальноголового лосося в условиях свободного выбора (от 0 до 16‰).

3. Выращивание молоди стальноголового лосося и радужной форели в средах с безопасными солевыми концентрациями и выяснение влияния солености воды на энергетический обмен (интенсивность дыхания, гематологические показатели) и пластический обмен (темп роста и скорость смолтификации).

Количество обработанного материала по каждому разделу работы представлено в таблице.

Материалы, использованные в работе (молодь стальноголового лосося и радужной форели)

Показатели	Число	Личинки	Сеголетки	Годовики	Двухлетки	Трехлетки
Выживание	Лососей	30	850	76	—	—
	Опытов	3	29	4	—	—
	Лососей	—	247	35	122	—
Осморегуляция	Определений	—	76	165	488	—
	температур					
Поведение в условиях солевого градиента	Лососей	16	55	20	8	—
	Наблюдений	13	12	12	13	—
Энергетический обмен	Лососей	—	308	132	49	—
	Проб	—	154	66	49	—
	Наблюдений	—	—	98	—	—
	Лососей	—	34	47	—	—
	Форелей	—	—	—	44	142
Пластический обмен	Лососей	—	480	102	—	—
	Форелей	—	—	100	150	800
	Лососей	—	221	76	—	—
	Форелей	—	—	100	—	—

Технические условия экспериментов были следующими.

1. При изучении выживания и осморегуляции рыб (3—5 суток) использовали непроточные аквариумы с термостатированием (9,5—10,9°C) емкостью 5,5—60 л с интенсивной аэрацией воды, обеспечивающей почти 100%-ное насыщение ее кислородом.

2. Поведение рыб в условиях свободного выбора сред с разной соленостью исследовали в градиентном лотке, представляющем собой прямоугольный ящик, разделенный на три отсека, в которые подавалась пресная, солоноватая (8‰) и неразбавленная черноморская вода (16‰). В связи с неполной изоляцией отсеков, позволяющей рыбам свободно передвигаться в них, соленость среды колебалась в пределах 0—3‰ (первый отсек), 6—9‰ (второй отсек) и 14—16‰ (третий отсек).

3. Сеголетков стальноголового лосося выращивали в трех вариантах: 1) четыре группы рыб средней массой от 0,37 до 0,48 г содержали в четырех термостатируемых (10—8,2°C) непроточных заводских лотках емкостью 90 л в среде соленостью 0, 4, 8, 12‰ при интенсивной аэрации, очистке воды сифоном и угольно-гравийным фильтром в течение 37 дней; 2) в аналогичных условиях культивировали четыре группы рыб средней массой от 2,13 до 2,36 г; 3) четыре группы рыб средней массой от 1,60 до 2,17 г содержали в четырех выстланных полиэтиленом прудах размером 3,5×0,6 м при снижении температуры воды от начала к концу выращивания от 19,7 до 13°C и при проточности, обеспечивающей насыщение воды кислородом около 90%; солености среды те же, срок выращивания — 31 сутки.

4. Годовиков стальноголового лосося средней массой 43,7—45,6 г культивировали в тех же прудах весной при повышении температуры воды в течение 32 суток выращивания с 14 до 25,3°C в средах соленостью 0, 8, 12 и 15‰.

5. Радужную форель (1+, 2+) выращивали в плавающих садках конструкции ВНИРО в бухте Тыстамаа Рижского залива при естественных колебаниях температур в течение 150-суточного периода от 6 до 25°C и соленостях среды 5—7‰ при благоприятном кислородном режиме.

Различия в температурах воды между аквариумами и лотками при термостатировании были не выше 0,3°C, колебания солености в каждой емкости не превышали 0,2‰. При выращивании рыб в прудах разница в температуре воды между ними не превышала 1, изредка 2°C, солености воды поддерживалась с точностью до 1,0‰.

При лотковом выращивании рыб кормили дафниями, при прудовом — свежей рыбой до полного насыщения. Радужная форель получала пастообразный корм, состоящий из малоценной рыбы (50%), рыбной муки (10%), крилевой муки (10%), порошка снятого молока (5%), отрубей (14%), свежих пивных дрожжей (10%) и витаминного премикса (1%) по нормам, предложенным для форели, выращиваемой в пресной воде и нормам, превышающим пресноводный рацион в 1,25 и 1,5 раза.

Выживание личинок и сеголетков изучали после перевода без предварительной акклимации рыб в запланированные среды или после солевой адаптации в средах с промежуточной соленостью. При этом в течение соответственно 3—5 и 12—37 суток регистрировали отходы и время гибели рыб.

Осморегуляцию рыб изучали в течение 3—5 суток после прямого перевода рыб в среды с разной соленостью методом криоскопирования, т. е. определения температуры замерзания (депрессии — $\Delta^\circ\text{C}$) плазмы крови рыб (Гинецинский и др., 1962; Привольнев, 1962) через определенные промежутки времени.

Поведение рыб в условиях солевого градиента исследовали посредством наблюдений за двигательной активностью рыб, их перемещения-

ми между отсеками и регистрации числа заходов в среды с той или иной соленостью через каждые 10—15 мин в течение 2 ч после прямого перевода или после 20-часовой акклимации к условиям градиентного лотка.

Респирационные опыты проводили с использованием метода замкнутых сосудов (Карпевич, 1960) и йодометрическим титрованием проб по Винклеру. При этом получали данные по стандартному обмену у молоди стальноголового лосося, одновременно выращиваемой в средах соленостью 0, 4, 8, 12‰ (сеголетки) и 0, 8, 12, 15‰ (годовики). Данные получали по четыре раза за каждый период культивирования рыб: в начале, середине (2 раза) и конце его. Интенсивность потребления количества кислорода рыбами (ИПК) выражалась в абсолютных (мл O_2 г·ч) и относительных величинах, когда ИПК рыбами в пресной воде принималась за 100%. Перед сопоставлением контрольных и опытных величин ИПК значение их приводили к единой температуре 20°C по Г. В. Винбергу (1956).

Гематологический анализ рыб при выращивании стальноголового лосося в прудах и форели в садках состоял из определения концентрации гемоглобина (в г %) при помощи гемометра Сали, подсчета числа эритроцитов в 1 мм³ крови в камере Горяева, определения соотношения юных и зрелых форм эритроцитов (Канидьеv, 1970). Мазки крови обрабатывали методом Гимза-Романовского.

Контролировали рост молоди стальноголового лосося путем тотальных взвешиваний рыб из каждой выростной емкости в начале, середине и конце выращивания (по 25—60 экз.). Рост радужной форели в садках оценивали путем ежемесячных индивидуальных взвешиваний рыб (размер проб из каждого садка — 25—100 экз.). О темпе роста судили по показателям относительного (процентного) прироста рыб за определенные промежутки времени. Относительный прирост вычисляли по формуле:

$$\Delta Q = \frac{(Q_2 - Q_1) \cdot 100}{Q_1},$$

где ΔQ — прирост средней массы рыб за определенный промежуток времени;

Q_1 и Q_2 — средняя масса рыб в начале и в конце указанного промежутка.

Скорость смолтификации в средах разной солености визуально оценивали по процентному соотношению рыб с разной степенью серебрения от начала к концу их выращивания.

Данные по осморегуляции, респирометрии и гематологии обработаны статистически (Плохинский, 1961).

Выживание молоди стальноголового лосося в воде разной солености

При прямом переводе рыб в солевые среды установлено, что отход личинок с нерассосавшимся желточным мешком (0,15 г) в средах соленостью 8 и 12‰ составил соответственно 40 и 80% через 3 суток. Таким образом, обе солевые концентрации оказались для них летальными (рис. 1); сеголетки выживали без отхода в течение 5 суток в следующих солевых средах в зависимости от массы рыб: 0,5—0,7 г — 0, 6, 9‰; 1,5 г — 0, 9, 12‰; 2,5 г — 0, 9, 12, 16‰. Солености сред выше указанных для каждого размера вызывали отходы, которые резко возрастали при дальнейшем повышении концентрации солей — до 80% 0,7-граммовых рыб в среде соленостью 17‰ (см. рис. 1).

Трехсуточная акклимация сеголетков (0,4—0,7 г) в воде соленостью 6 или 8‰ повышала соленость безопасной для них среды до 12‰, т. е. на 3‰. Отход сеголетков (0,4 г) в течение 37 суток в этой среде составил всего 6,6%, в пресноводном контроле отхода не было.

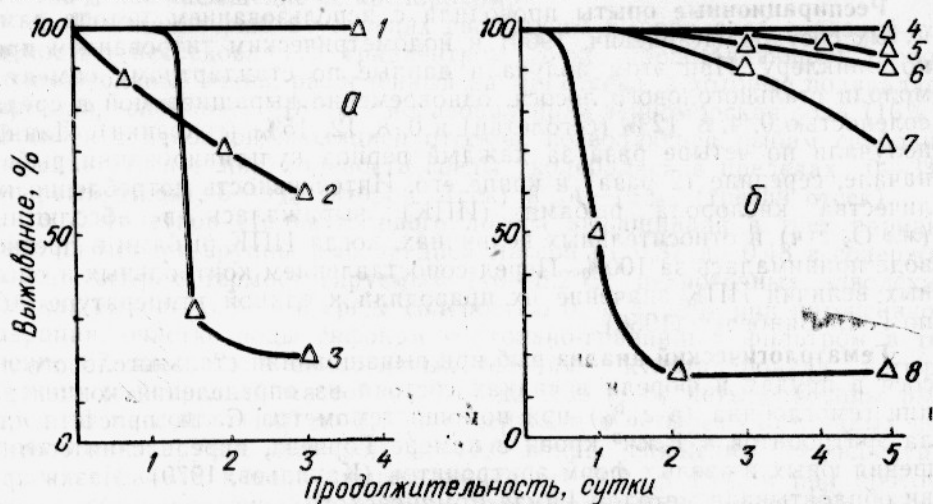


Рис. 1. Выживание молоди стальноголового лосося (а — личинки; б — сеголетки) в средах разной солености: (Δ — процент выживших рыб):

Позиция	Соленость сред, ‰	Средняя масса рыб, г	Позиция	Соленость сред, ‰	Средняя масса рыб, г
1	0	0,15	5	16	1,5
2	8	0,15	6	12	0,5
3	12	0,15	7	16	0,5
4	0, 6, 9	0,5—0,7	8	17	0,7
	0, 9, 12	1,5			
	0, 9, 12, 16	2,5			

Осморегуляция молоди стальноголового лосося в воде разной солености

Изучение осморегуляции различающихся по средней массе групп сеголетков показало, что во всех средах, признанных ранее безопасными, эффективно поддерживался гомеостаз рыб, за исключением среды соленостью 16 и 12‰ (только для сеголетков 0,5 г). У сеголетков 0,7—2,5 г в средах 9 и 12‰ осмотическое давление плазмы крови повысилось не более, чем на 24%, и возвращалось к уровню, близкому к исходному, через 1—4 суток ($-0,57$ — $-0,59^{\circ}\text{C}$ в пресной воде, $-0,61$ — $-0,64^{\circ}\text{C}$ — в опытных средах) (рис. 2).



Рис. 2. Динамика депрессии ($-\Delta^{\circ}\text{C}$) плазмы крови сеголетков стальноголового лосося разной средней массы (а — 0,5; б — 1,5; в — 2,5 г) в средах разной солености (1 — 0; 2 — 9; 3 — 12; 4 — 16‰) (вертикальные линии — доверительные интервалы при $P = 0,95$)

В средах соленостью 12‰ (0,5-граммовые рыбы) и 16‰ (все группы сеголетков) организм не справляется с предложенной солевой нагрузкой. Депрессия плазмы крови повысилась от $-0,58$ — $-0,59^{\circ}\text{C}$ в пресной воде (контроль) до $-0,75$ — $-0,83^{\circ}\text{C}$ — в среде соленостью 16‰, т. е. на 29—44 %. Отходы 0,5—1,5-граммовых рыб в этой среде достигли на пятые сутки соответственно 30 и 6 % с тенденцией к дальнейшему росту. Несмотря на отсутствие отходов 2,5-граммовых рыб в среде соленостью 16‰ она была признана потенциально опасной, что проявилось в сохранении точки замерзания плазмы на высоком уровне до конца опыта ($-0,72^{\circ}\text{C}$), вялости рыб, потемнения окраски тела, свидетельствующих о скором появлении отходов.

Способность годовиков средней массой 5 г к осморегуляции была высокой, они не давали отхода в черноморской воде соленостью 16‰ в течение пяти суток. Через 12 ч после прямого перевода депрессия плазмы крови возрастала до $-0,82^{\circ}\text{C}$ (превышение пресноводного уровня составляло 34 %), на вторые сутки она снизилась до $-0,68^{\circ}\text{C}$, на четвертые — до $-0,64^{\circ}\text{C}$ (рис. 3).

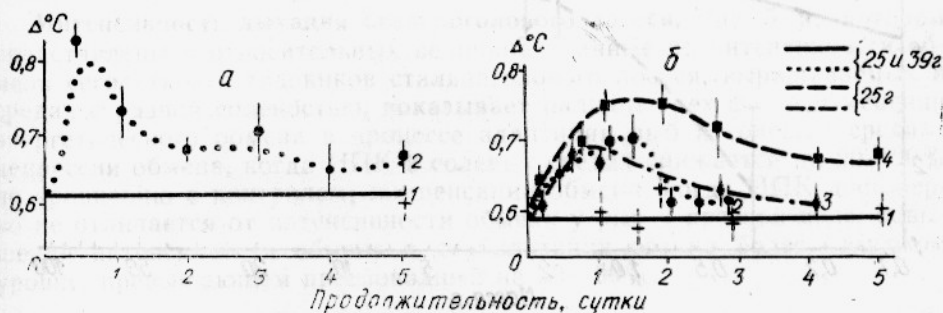


Рис. 3. Динамика депрессии ($-\Delta^{\circ}\text{C}$) плазмы крови годовиков средней массой 5 г (а) и двухлетков средней массой 25 и 39 г (б) стальноголового лосося в средах разной солености (1—0; 2—16—17; 3—20; 4—25‰) (вертикальные линии — доверительные интервалы при $P=0,95$)

Двухлетки средней массой 25 и 39 г за двое суток снизили осмотическое давление плазмы крови в солевых средах 17 и 20‰ до безопасного уровня $-0,61$ — $-0,63^{\circ}\text{C}$. В среде соленостью 25‰ после двухсуточного повышения депрессии плазмы крови до $-0,76^{\circ}\text{C}$ (повышение — 29 %) наблюдается та же тенденция — снижение осмотического давления плазмы крови, однако его нормализация наметилась лишь на пятые сутки. В этой среде 25-граммовые двухлетки продемонстрировали предел своих осморегуляторных возможностей (см. рис. 3).

Изучение осморегуляции молоди стальноголового лосося подтвердило четкую положительную взаимосвязь между выживаемостью рыб и способностью снижать осмотическое давление крови в тех или иных солевых средах. Осморегуляция наблюдается у сеголетков пестряток средней массой 0, 5 г задолго до срока естественной поклатной миграции. С увеличением массы подопытных рыб возрастают солевые нагрузки, с которыми они справляются.

По собственным и литературным данным (рис. 4), была определена зависимость предельно допустимых соленостей среды при переводе рыб из пресной воды в соленую от их массы. Критерием допустимости той или иной среды для рыб каждой весовой категории служили или 95 %-ная выживаемость этих рыб в течение пяти и более суток, или снижение депрессии плазмы крови до безопасного уровня в течение пяти суток пребывания в солевых средах.

Закономерное повышение солевой резистентности молоди при увеличении рыб хорошо аппроксимируется степенной зависимостью, вычисленной по методу наименьших квадратов (Спешиллов, 1977). После обработки данных на ЭВМ зависимость приняла следующий вид:

$$S = 10,83 \cdot W^{0,24},$$

где S — предельно допустимая соленость среды при прямом переводе рыб из пресной воды в соленую, в ‰;

W — средняя масса рыб, г.

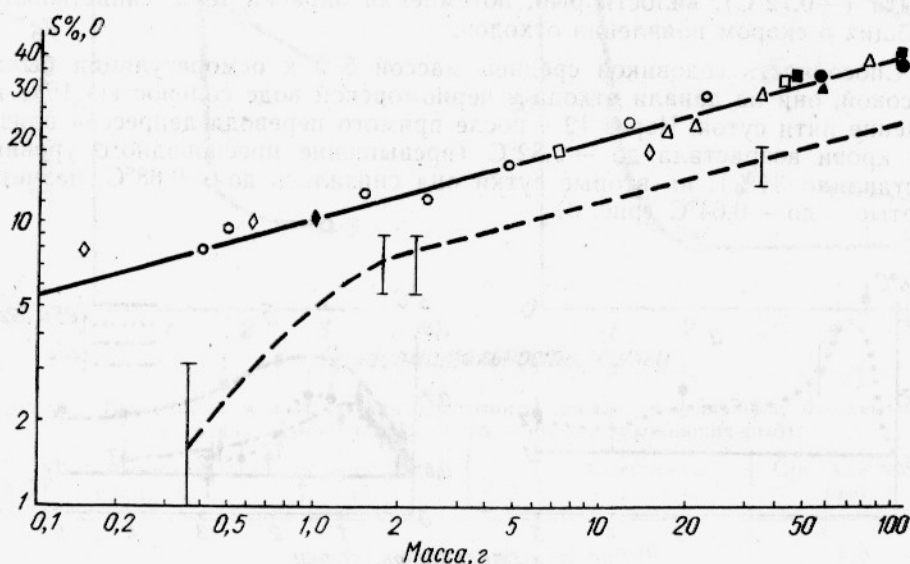


Рис. 4. Предпочитаемые (---) и предельно допустимые (—) солености среды при прямом переносе разноразмерной молоди стальноголового лосося и радужной форели. По экспериментальным (□ — Parry, 1960; ○ — Holmes, 1960; ◇ — Landein, 1973; I ○ — данные автора, 1970—1972; △ — Lendless, 1976) и по данным товарного выращивания (■ — Jensen, 1967; ● — Михеев, 1971; ▲ — Takeshi and Andrews, 1972; ◆ — Sanders, 1973).

На рис. 3 в логарифмическом масштабе она выглядит как прямая линия в диапазоне соленостей среды 6—35‰ и диапазоне средней массы рыб 0,15—100 г.

Нанесенные на график данные свидетельствуют об отсутствии существенных различий между солеустойчивостью стальноголового лосося и радужной форели (обозначена светлыми ромбами и черными значками). Данные товарного выращивания форели не всегда дополнялись сведениями о режиме перевода рыб из пресной воды в морскую. Тем не менее, высокая солеустойчивость форели очевидна.

Полученную зависимость можно применять только в марте — мае и сентябре — ноябре, когда в организме рыб повышена активность тироидной железы, а также, видимо, остальных звеньев комплекса водно-солевого обмена, а температура воды равна 5—15°C. Известно, что осморегуляторный процесс резко нарушается при температуре ниже плюс 1 и выше плюс 20°C, что вызывает массовую гибель рыб.

При переводе рыб из пресной воды в морскую соответствующей солености следует тщательно сортировать рыб по размерам, использовать рыб нормальной упитанности (коэффициент упитанности по Фульто-ну 0,9—1,2) и выдерживать молодь без кормлений 1—2 суток до перевода.

Поведение молоди стальноголового лосося в условиях солевого градиента

Распределение разноразмерной молоди стальноголового лосося в условиях свободного выбора пресной, солоноватой или черноморской воды после 20-часовой акклимации к условиям градиентного лотка свидетельствует о положительной коррелятивной связи между средней массой рыб и предпочитаемой соленостью среды. На рис. 3 предпочитаемые солености среды для разных по массе групп рыб соединены условно прямой пунктирной линией в пределах от 1,8 до 35 г, которая параллельна линии предельно допустимых соленостей среды при прямом переводе.

Молодь перед пересадкой в среды с высокой соленостью желательно акклимировать в среде с предпочитаемой соленостью.

Энергетический обмен молоди стальноголового лосося и радужной форели в воде разной солености

Интенсивность дыхания стальноголового лосося. Рис. 5, на котором представлены в относительных величинах данные по интенсивности обмена сеголетков и годовиков стальноголового лосося, выращиваемых в средах с разной соленостью, показывает наличие трех фаз в изменении энергетического обмена в процессе адаптации рыб к солевым средам: депрессии обмена, когда ИПК в солевых средах снижается на 20—30% по сравнению с контролем; компенсации обмена, когда ИПК достоверно не отличается от интенсивности обмена у рыб в пресной воде; повышения интенсивности обмена и стабилизации его на более высоком уровне, превышающем пресноводный на 20—30%.

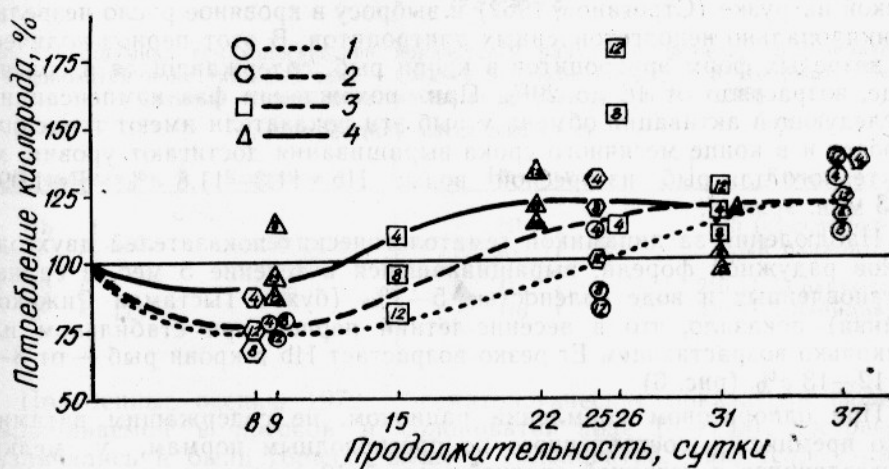


Рис. 5. Относительное потребление кислорода молодью стальноголового лосося в средах разной солености (цифры внутри знаков); интенсивность потребления кислорода (ИПК) в пресной воде принята за 100%:

1 и 2 — сеголетков в лотках массой соответственно 0,25—1,27 и 1,03—6,30 г; 3 — сеголетков массой 2,00—5,25 г в прудах; 4 — годовиков массой 34,7—74,5 г в прудах, каждый знак — среднее значение из 3—8 опытов.

Ход кривых ИПК свидетельствует о том, что период депрессии и компенсации обмена у мелких сеголетков (0,25—1,27 г) — около 20 суток, у крупных сеголетков (1,03—6,30 г) — более двух недель и у годовиков (34,7—74,5 г) — до 10—14 дней. При стабильном оптимальном

температурном режиме (12—15°C) эти фазы, по-видимому, короче. Снижение обмена менее значительно и менее длительно в слабосоленых средах: у сеголетков в среде соленостью 4‰, у годовиков — 8‰.

Отмечено, что при снижении температур воды ИПК у рыб в пресной воде падает резче, чем в соленой (см. показатели ИПК в средах 8 и 12‰ на 26 суток выращивания на рис. 5).

Абсолютные значения ИПК (в мл $O_2/g \cdot ч$) в пресной воде мало отличались от данных, приведенных для лососей и форели Г. В. Винбергом (1956). В зависимости от температуры воды ИПК сеголетков колебалась в течение опытов от 0,180 до 0,453 мл $O_2/g \cdot ч$, у годовиков от 0,142 до 0,280 мл $O_2/g \cdot ч$.

Гематологические показатели молоди стальноголового лосося и радужной форели. Изменения энергетического обмена у молоди в процессе солевой адаптации обусловлены как лабильными приспособлениями, например изменением частоты дыхания, так и глубокой перестройкой морфологических характеристик крови. Частота дыхания годовиков стальноголового лосося при выращивании оказалась более высокой в соленой воде. Если число движений жаберной крышки у рыб в пресной воде повышалось в процессе выращивания от 100 до 116 раз в минуту по мере постепенного повышения температуры среды, то в солевых средах при том же режиме повышения температуры — от 112 до 134 раз в минуту, различия между начальной и конечной частотой дыхания в контроле и опыте (в пресной и соленой воде) оказались достоверными ($P=0,99$).

У годовиков стальноголового лосося в пресной воде концентрация гемоглобина (Hb) и содержание эритроцитов в 1 мм³ крови (Er) начинали повышаться сразу после начала опыта, а в солевых средах в период депрессии обмена — снижались (Hb — с 9,9 до 9,2—9,6 г%) вследствие гемолиза части старых эритроцитов, подвергшихся осмотической нагрузке (Строганов, 1962) и выбросу в кровяное русло незрелых, функционально неподготовленных эритроцитов. В этот период количество незрелых форм эритроцитов в крови рыб, содержащихся в соленой воде, возрастало от 16 до 29%. При прохождении фаз компенсации и последующей активации обмена у рыб эти показатели имеют тенденцию к росту и в конце месячного срока выращивания достигают уровня, характерного для рыб из пресной воды: Hb 11,3—11,8 г%, Er 1,09—1,13 млн. эр./мм³.

Наблюдения за динамикой гематологических показателей двухгодовиков радужной форели, выращивавшейся в течение 5 мес. в садках, установленных в воде соленостью 5—7‰ (бухта Тыстамаа Рижского залива) показало, что в весенне-летний период при стабильном или несколько возрастающем Er резко возрастает Hb в крови рыб — от 8—9 до 12—13 г% (рис. 6).

При одноразовом кормлении рационом, не содержащим витаминного премикса и составленного по пресноводным нормам, у мелких двухгодовиков с исходной средней массой 40 г осенью при температурах 6—7°C Hb достоверно снижается с $10,8 \pm 0,28$ до $9,5 \pm 0,42$ г%. Наоборот, у крупных двухгодовиков с исходной массой 185 г на том же рационе и у мелких годовиков (51 г), получавших при двухразовом кормлении витаминный премикс, Hb сохранилось на высоком «летнем» уровне — 11,1 г%. У мелких двухгодовиков (51 г), получавших 1,25 и 1,5 пресноводной нормы корма с премиксом, Hb в середине октября 1975 г. было соответственно 12,9 и 11,9 г%.

Следовательно, при улучшении кормления осенью концентрация гемоглобина рыб, выращиваемых в солоноватой воде, сохраняется высокой, несмотря на значительное охлаждение воды. В пресной воде у лососевых при понижении температуры этот показатель снижается.

Высокая насыщенность крови гемоглобином поддерживает высокий жизненный тонус и обеспечивает удовлетворительный темп роста даже после резкого осеннего похолодания.

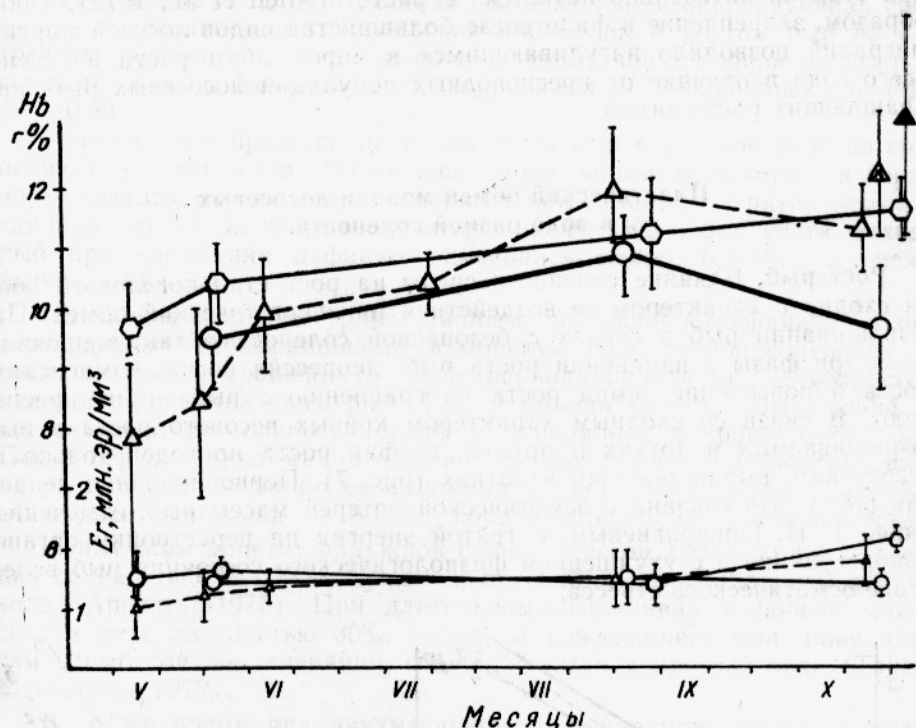


Рис. 6. Динамика гематологических показателей радужной форели, выращиваемой в солоноватой воде (каждый знак — среднее значение пробы из 8—10 рыб). (Вертикальные линии — доверительные интервалы при $P = 0,95$).

Средняя масса рыб (в г)

Начальная		Конечная	Начальная		Конечная
○ Hb	185	450	△ Hb	51	215 (пресноводный рацион)
○ Eг	175	175	△ Eг	51	216 (1,25 рациона)
● Hb	185	450	▲ Hb	51	350 (1,5 рациона)
● Eг	175	175	▲ Eг	51	350 (1,5 рациона)

Полученные осенью 1972 г. гематологические показатели форели, выращиваемой в пресной и солоноватой воде (5—7‰), достоверно различались и были гораздо выше в солоноватой. Так, если у двухлетков форели в пресной воде Hb было $7,4 \pm 0,7$ г%, то у форели из садков в солоноватой воде — $8,8 \pm 0,3$ г%; у трехлетков эти цифры были соответственно $9,1 \pm 0,5$ и $10,0 \pm 0,15$ г%. Eг также было осенью достоверно выше у рыб из солоноватой воды (1,1—1,2 млн. эр./мм³ по сравнению с 1,0 млн. эр./мм³ у пресноводных рыб). Статистическая значимость различий по Hb — $P = 0,99$, по Eг для трехлетков — $P = 0,95$, так же, как и для большей части двухлетков.

Данные по динамике красной крови в солоноватой воде в значительной степени способствует пониманию феноменального роста проходных лососевых рыб в морской воде при низких температурах. Это обусловлено тем, что закрепленный в филогенезе проходных лососевых рыб переход в морскую среду обитания связан с адаптацией к

более суровым термическим условиям по сравнению с пресноводной средой в вегетационный период. Так, атлантический лосось летом и зимой нагуливается в интервале поверхностных температур 2,3—9,6°C, при этом он интенсивно питается и растет (Allen et al., 1972). Таким образом, закрепление в филогенезе большинства видов лососей морских миграций позволило нагуливающимся в море рыбам расти в течение всего года в отличие от пресноводных популяций лососевых рыб, прекращающих расти зимой.

Пластический обмен молоди лососевых в воде разной солености

Рост рыб. Влияние солености среды на рост стальноголового лосося сходно с характером ее воздействия на энергетический обмен. При выращивании рыб в средах с безопасной соленостью также проявляются три фазы в изменении роста рыб: депрессия роста; компенсация роста и повышение темпа роста по сравнению с рыбами из пресной воды. В связи со сходным характером кривых весового роста у рыб, выращиваемых в лотках и прудах, график роста приведен только по сеголеткам, выращиваемым в лотках (рис. 7). Первоначальная депрессия роста рыб связана с осмотической потерей массы рыб, отмеченной ранее Т. И. Привольным, с тратой энергии на перестройку органов осморегуляции и с ухудшением физиологического состояния рыб вследствие осмотического стресса.

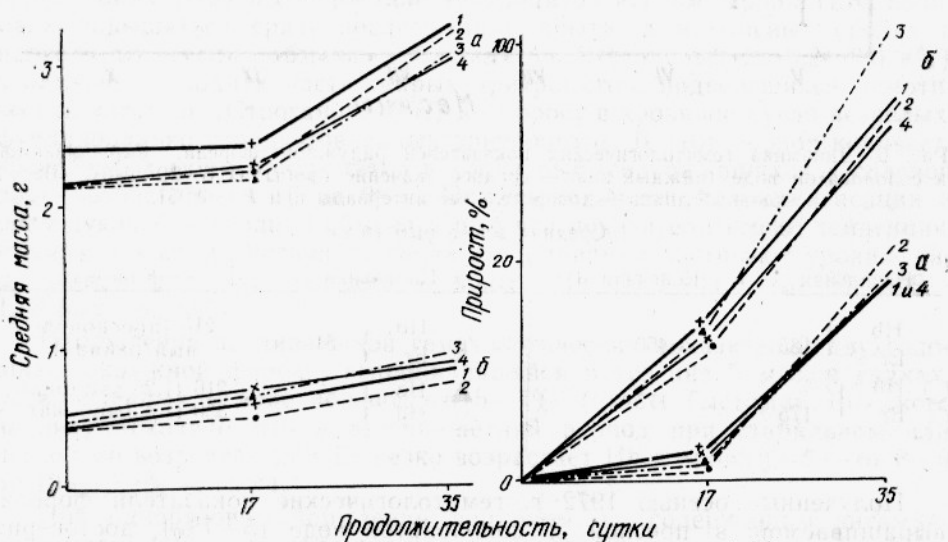


Рис. 7. Рост сеголетков стальноголового лосося в воде разной солености (1—0; 2—4; 3—8; 4—12‰) осенью 1970 г.:
а — крупные; б — мелкие сеголетки

Последующие фазы компенсации и активизации пластического обмена на более высоком, чем в пресной воде, уровне, свидетельствуют о завершении адаптивной перестройки органов осморегуляции. Компенсация роста в соленой воде наблюдалась уже через одну (годовики) или две (сеголетки) недели после перевода в нее рыб из пресной воды.

В средах соленостью 4 и 8‰ у сеголетков стальноголового лосося прирост в конце выращивания оказался на 10—18% выше, чем в пресной воде, у годовиков из сред соленостью 12 и 15‰ — соответственно

на 12 и 22%. В ряде солевых сред к концу сроков выращивания рыбы в связи с существенным снижением темпа роста в период депрессии лишь догоняли в росте контрольных рыб.

Установлена средняя и сильная положительная коррелятивная связь между интенсивностью потребления кислорода и ростом рыб во всех трех экспериментах по выращиванию сеголетков и годовиков стальноголового лосося. Коэффициенты корреляции (r) колебались от +0,67 до +0,89.

Значительное превышение темпа роста рыб в соленой воде по сравнению с пресной было обусловлено возрастанием их аппетита в период нормализации обмена и в дальнейшем при сходных затратах корма на единицу прироста. Кормовой коэффициент (КК) без учета отходов рыб при кормлении дафниями колебался между 8,4—9,1, а свежей рыбой — 4,6—5,0.

По нашим и литературным данным, кормовой коэффициент у рыб, переведенных на выращивание в морскую воду разной солености, зависит от срока, прошедшего после периода адаптации, от возраста и видовой принадлежности рыб. Так, у молоди кижуча потребление пищи зависело от солености среды и изменялось в процессе ее роста. После периода акклимации пищевая активность и использование пищи на рост оказались наиболее высокими в средах соленостью 5 и 10‰ и снижались в пресной и более концентрированных солевых средах.

Наилучшим аппетит радужной форели массой 100—150 г был в средах соленостью 15—28‰, хуже — в пресной и неразбавленной морской воде (Анопин, 1975). При длительном выращивании форели массой 60 г в воде соленостью 30‰ кормовой коэффициент был даже ниже, чем у рыб той же генерации, содержащихся в пресной воде (Takeshi & Andrews, 1972).

В то же время при двухмесячном выращивании годовиков атлантического лосося массой 20—30 г в морской неразбавленной воде эффективность использования пищи на рост была почти такой же, как в пресной, или слегка повышенной (Shaw et al., 1975). Это свидетельствует о том, что у рыб с ярко выраженной смолтификацией (атлантический лосось, кижуч) полная адаптация к морской воде зависит от оптимизации многих абиотических факторов среды (температуры, длительности светового дня и др.) и слаженности работы нейро-эндокринной и осморегуляторной систем и т. д. Поэтому эффективность усвоения пищи у них, видимо, повышается в морской воде несколько позже. Во всяком случае, то что по истечении месячного срока после ската молоди лососей (кеты) тиреотропная функция гипофиза снижалась, а самототропная доминировала не только у неполовозрелых, но и у созревающих рыб (Nagahama, 1973), может косвенно свидетельствовать об активизации пластического обмена и улучшения использования пищи на рост в морской воде.

Это обуславливает необходимость улучшения кормления рыб, выращиваемых в морской воде. Опыт, проведенный в бухте Тыстамаа показал, что увеличение пресноводной нормы в полтора раза обеспечивает прирост в 1,8 раза больший, чем при скармливании одинарной нормы. Так, если контрольные рыбы за лето выросли от 51 до 215 г, то получавшие полуторную норму — до 350 г. Отходы составили соответственно 23 и 6%.

Скорость смолтификации. Соленость среды оказалась одним из действенных факторов, влияющих на ускорение процесса серебрения рыб как свойства, способствующего повышению выживаемости их (за счет маскировки) в морской среде. Установлено, что в средах разной солености серебрение рыб проходит активнее, чем в пресной воде: если в контроле (пресная вода) оно наблюдалось у 47,3 сеголетков и 64,7%

годовиков стальноголового лосося, то в соленой воде соответственно 93—96 у сеголетков и 90—100% — у годовиков (Спешилов, 1974).

Годовики радужной форели в бухте Тыстамаа также серебрились в течение месяца, после чего рыб с заметными крупными пятнами по бокам тела осталось всего шесть (6%).

ВЫВОДЫ

1. Молодь стальноголового лосося и радужной форели можно переводить на выращивание в соленую воду задолго до завершения процесса смолтификации. Использовать морскую воду в качестве природного стимулятора и энергетического обмена и роста следует с учетом адаптационных возможностей разных размерно-возрастных групп рыб.

2. Закономерное повышение солеустойчивости молоди стальноголового лосося и радужной форели при увеличении массы рыб хорошо аппроксимируется степенной зависимостью:

$$S = 10,83 \cdot W^{0,24},$$

где S — предельно допустимая соленость среды при прямом переводе рыб из пресной воды в соленую, ‰;

W — средняя масса рыб, г.

Зависимость применима для температурного диапазона 5—15°C (весна и осень).

3. Существует положительная взаимосвязь между средней массой молоди стальноголового лосося и предпочитаемой соленостью среды, которая ниже предельно допустимой для той или иной массы рыб на 3—6‰.

4. Оптимальны для выращивания рыб, по-видимому, предельно допустимые солености среды при прямом переводе рыб. Поэтому по мере роста рыб ее необходимо повышать, применяя приведенную зависимость. Желательно, однако, акклиматизировать рыб в среде с предпочитаемой соленостью 7—10 ‰, после чего переводить их в среду с предельно допустимой солевой концентрацией и в дальнейшем повышать ее по мере роста рыб.

5. После перевода рыб в среды с соленостями, не превышающими предельно допустимые, акклиматизация проходит через фазы депрессии энергетического и пластического обмена, адаптивной компенсации обмена и стабилизации на более высоком, чем в пресной воде, уровне. Энергетический и пластический обмен понижены в течение 1—3 недель после перевода в зависимости от солености и навески рыб. Отклонения интенсивности потребления кислорода составляли 20—30% как при снижении, так и при повышении обмена.

6. Прирост к концу 31—35-суточного выращивания в средах соленостью 4 и 8‰ у сеголетков стальноголового лосося был выше, чем у рыб из пресной воды на 10 и 18%, и в средах 12 и 15‰ у годовиков соответственно на 12 и 22%. Установлена положительная связь между интенсивностью потребления кислорода и темпом роста рыб.

7. Изменения энергетического обмена у молоди стальноголового лосося при солевой акклиматизации обусловлены возрастанием частоты дыхательных движений (жаберной крышки) и изменениями картины красной крови, нормализующейся при прохождении фаз компенсации и активации обмена.

8. Достоверные различия в темпе роста и физиологическом состоянии радужной форели, выращиваемой в пресной и морской воде, а также на обычных пресноводных и обогащенных рационах свидетельствуют о выгоде высокоинтенсивной культуры лососевых рыб, выращиваемых в морских садках.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Акулин В., Бакштанский Э. Л., Яржомбек А. А. Изменение обмена веществ у лососей при изменении солености воды. Сб. научн.-техн. инф. ВНИРО, 1963, вып. 14, с.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд. Бел. ГУ, Минск, 1956, 253 с.
- Гинецинский А. Г., Васильева В. Ф., Закс М. Г., Наточкин Ю. В., Соколова М. Методы исследования осморегуляции системы рыб. Руководство по метод. исслед. физиологии рыб. М., Изд. АН СССР, 1962, 204—215 с.
- Канидьева А. Н. Методы качественной оценки молоди рыб по составу крови. Сб. ВНИИПРХ, № 5, 1970, с. 236—267.
- Карпевич А. Ф. Выносливость рыб и беспозвоночных при изменении солености среды и методики ее определения. Тр. Карадаг. биол. ст. АН УССР, 1960, вып. 16, с.
- Кичагов А. Выращивание ручьевой форели в море. «Рыбн. хоз-во», 1934, № 4, с. 35—36.
- Никифоров Н. Д. Влияние солености среды на газовый обмен и выживаемость молодой семги. Труды ВНИОРХ, 1959, т. XLVIII, с. 108—121.
- Плохинский Н. А. Биометрия. Изд. Сиб. отд. АН ССР. Новосибирск, 1961.
- Привольнев Т. И. Определение температуры замерзания сыворотки крови микроэлектротермометром. Рук. по метод. исслед. физиол. рыб. Изд. АН СССР, М., 1962, с. 216—221.
- Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. Изд. МГУ, 1962, 443 с.
- Спешиллов Л. И. Морское товарное выращивание рыб. Современное сост. и зарубежный опыт в области марикультуры. Гл. 5. ЦНИИТЭИРХ, М., 1976, с. 26—42.
- Спешиллов Л. И. Условия перевода молоди лососевых из пресной воды в соленую. «Рыбн. хоз-во», 1977, № 8, с. 22—26.
- Аноним. Pan-size salmon. A romantic beginning. Pas. North Sea, 1972, v. 5, N 1, 3—8, 12, 13 pp.
- Allen, K. R., Saunders P. F., Elson P. P. Marine growth of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Northwest Atlantic. J. Fish. Res. Bd. Can., 1972, v. 29, N 10, p. 1373—1380.
- Nagahama, Y. Histo-physiological studies on the pituitary gland of some teleost fishes, with special reference to the classification of hormone-producing cells in the adenohypophysis. Mem Fac. Fish. Hok. Univ., 1973, v 21, N 1, p. 1—63.
- Canagaratnam, P. Growth of fishes in different salinities. J. Fish. Res. Bd. Can. 1959, 16, (1).
- Mahnken, T. Novotny, A. S., Joyner, T. Salmon mariculture potential assessed. Amer. Fish. Farm., 1970, 2 (1), 12—15 pp.
- Shaw, H. M., Saunders, R. L., Hall, H. C. Environmental salinity: its failure to influence growth of Atlantic salmon *Salmo salar* L. J. Fish. Res. Bd. Can. 1975, v. 32, N 10.
- Takeshi Murai, Games W. Andrews. Growth and food conversion of rainbow trout reared in brackish and fresh water. Fish. Bull., 1972, v. N 4, 1293—1295 pp.

The physiological aspects of salmonids reared in marine water

Speshilov L. I.

SUMMARY

The osmoregulation, energy and plastic metabolism were studied when the young of steelhead and rainbow trout were transferred from fresh water to marine water. They may be transferred there much earlier before they are developed into smolts. A positive relationship between the mean weight of fish and a preferable salinity is ascertained.

The acclimation of the young to marine water passes through several phases: depression of the energy and plastic metabolism, adaptive compensation of metabolism and stabilization of the metabolic rate on a higher level than in fresh water. Deviations in the intensity of oxygen consumption were 20—30% both at a lower and higher metabolic rates.

The increments of one-summer-olds reared in the waters with the salinity of 4 and 8‰ for 31—35 days were higher by 10 and 18%, respectively. The increments of yearlings reared at the salinities of 12 and 15‰ were higher by 12 and 22%.

УДК 597.587.1 : 597—1.05 (261.1)

ИССЛЕДОВАНИЕ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ФРАКЦИОННОГО И ЖИРНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА ЛИПИДОВ ОРГАНОВ И ТКАНЕЙ СТАВРИДЫ *TRACHURUS TRACHURUS* L. СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АТЛАНТИКИ

М. С. Добрусин

Важная роль липидов в обеспечении нормальной жизнедеятельности организма рыб установлена многими исследователями (Шатуновский, 1972, 1975; Кривобок, 1964; Белянина, 1966; Сторожук, 1976; Лапин, 1973 и др.).

Для лучшего понимания особенностей жирового обмена рыб в последнее время, помимо определения общего содержания липидов, исследуют изменение их качественного состава в различных органах и тканях в течение годового цикла (Щепкин, 1971, 1971а; Кларо и Лапин, 1973; Toyomizu, Nakamura, Shono, 1975; Kondo, 1974 и др.).

В данной работе приведены результаты исследований фракционного и жирнокислотного состава липидов и их динамики в процессе нагула, зимовки, нереста ставриды — *Trachurus trachurus* L. Северо-Восточной Атлантики. Материал для исследования собран в 1975—1976 гг. на научно-поисковых и промысловых судах. Пробы полостного жира, белых скелетных и красных латеральных мышц фиксировали хлороформ-метанолом (2:1) и хранили в холодильнике; в лабораторных условиях липиды экстрагировали по методу Фолча, затем анализировали их фракционный и жирнокислотный состав. Массовый анализ материалов по фракционному составу липидов произведен на тонкослойных пластинках «Silufol». Экспериментальным путем была подобрана система растворителей, с помощью которой добились наилучшего деления на фракции: гексан-диэтиловый эфир — уксусная кислота в соотношении 90:20:1. Количественное определение фракций с пластинок «Silufol» обработанных 5%-ным раствором фосфорно-молибденовой кислоты, проводили с помощью автоматического интегрирующего денситометра, разработанного на кафедре автоматизации пищевых производств МТИПП. Для изучения состава жирных кислот липидов ставриды использовали газо-жидкостный хроматограф модели «Цвет-101». Процентный состав жирных кислот в липидах определяли, используя произведение высоты пика на время удерживания по формуле:

$$Si = \frac{hi \cdot Vi}{\sum hi \cdot Vi} \cdot 100\%,$$

где Si — процентное содержание отдельной жирной кислоты от суммы всех определяемых кислот;

hi — высота пика;

Vi — время удерживания.

Фракционный и жирнокислотный состав определяли на одних и тех же пробах. Анализировали только половозрелых особей ставриды модальных размеров 32—36 см.

В течение годовичного цикла соотношение липидных фракций значительно изменяется. Во второй половине октября — начале ноября ставрида прекращает активное питание и образует плотные зимовальные скопления. В это время у ставриды наблюдается самый высокий коэффициент упитанности и высокое содержание полостного жира. В это же время отмечается и самая высокая жирность мышц. Половые железы ставриды находятся в этот период на третьей стадии зрелости. В зимовальный период ставрида практически не питается. Организм рыб в период зимовки вынужден перейти на эндогенное питание с использованием накопленных липидных резервов, важнейшим из которых является полостной жир. По нашим данным, основной фракцией липидов полостного жира являются триглицериды, содержание фосфолипидов, диглицеридов, НЭЖК, стериннов и эфиров стериннов в полостном жире рыб незначительно.

Фракционный состав липидов полостного жира ставриды (в %)

Фосфолипиды	4,9
	6,1
Моно-, диглицериды	0,7
	0,9
Стерины	2,6
	2,1
Жирные кислоты	0,6
	0,5
Триглицериды	87,7
	86,2
Эфиры стериннов	3,5
	4,2

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

Исследования полостного жира ряпушки (Лизенко, 1975) и мезентериального жира *Lutianus synagris* L. (Лапин, 1971) показали, что основной фракцией этой ткани являются триглицериды.

Жирнокислотный состав липидов полостного жира ставриды представлен следующими жирными кислотами: миристиновой ($C_{14:0}$), пальмитиновой ($C_{16:0}$), олеиновой ($C_{18:0}$), козеновой ($C_{20:1}$), эруковой ($C_{22:1}$), докозагексаеновой ($C_{22:6}$). Преобладают в этой ткани пальмитиновая, олеиновая и докозагексаеновая кислоты; содержание эйкозапентаеновой кислоты ($C_{20:5}$) в полостных липидах выше, чем в мышечной ткани. Значительный процент от суммы всех жирных кислот приходится на долю полиненасыщенных и мононенасыщенных жирных кислот (таблица). Такой фракционный и жирнокислотный состав липидов полостного жира объясняется функциональными особенностями этой ткани в организме ставриды. Жиры этой ткани обладают большой лабильностью и представлены такими энергоемкими соединениями, как триглицериды. Качественный состав липидов этой ткани указывает на то, что они образуются непосредственно из липидов пищи. Ставрида питается зоопланктоном и мелкой рыбой. По данным К. Масаера (Масер, 1976), в период нагула основу питания ставриды составляют

эвфаузииды (*Nyctiphanes couchi* (Bell)), копеподы (*Calanus* и *Centropages*) и личинки декапод. По сведениям Д. Ловерна (Lovern, 1953), основными жирными кислотами липидов *Calanus finmarchicus* являются кислоты с 20 и 22 атомами углерода; по сведениям Р. А. Кржечковского (Krzeczowski, 1970), липиды мяса креветки также содержат большой процент эйкозопентаеновой и докозгексаеновой кислот. Таким образом, жирнокислотный состав липидов полостного жира сходен с жирнокислотным составом объектов питания ставриды. Полостной жир расходуется в процессе всего зимовального периода, но наиболее резко его содержание уменьшается в момент перехода ооцитов к трофоплазматическому росту, а затем продолжает снижаться до начала активного питания. С момента завершения нереста и начала нагульного периода количество полостного жира начинает увеличиваться.

Состав жирных кислот липидов полостного жира ставриды
(в % от суммы всех кислот)

Кислота	% от суммы всех кислот	Кислота	% от суммы всех кислот	Кислота	% от суммы всех кислот
C _{12:0}	0,10	C _{18:1}	15,53	C _{20:5}	9,58
C _{14:0}	7,05	C _{18:2}	2,06	C _{22:3}	1,44
C _{15:0}	0,47	C _{20:0}	0,12	C _{22:4}	0,46
C _{16:0}	16,42	C _{20:1}	7,20	C _{22:5}	1,67
C _{16:1}	4,38	C _{18:4}	3,92	C _{22:6}	16,78
C _{17:0}	0,42	C _{22:0}	0,07	Σ _{n=0}	27,19
C _{16:2}	0,32	C _{22:1}	8,50	Σ _{n=1}	35,61
C _{18:0}	2,54	C _{20:4}	0,97	Σ _{n=2-6}	37,20

Помимо полостного жира, значительная часть липидов депонируется у ставриды в красной латеральной и белой скелетной мускулатуре. Основной фракцией жиров мышц ставриды являются триглицериды, составляющие в различные сезоны года от 45 до 85% от общей суммы липидов. Значительную часть липидов мышц составляют фосфолипиды и стерины, отмечено также высокое содержание неэстерифицированных жирных кислот и эфиров стерина. Относительное содержание фракций, перечисленных выше, в красной латеральной и белой скелетной мускулатуре очень сходно, и изменения в их годичном цикле ставриды носят синхронный характер (рис. 1). Жирнокислотный состав липидов мускулатуры ставриды представлен следующими основными кислотами: пальмитиновой (C_{16:0}), стеариновой (C_{18:0}), олеиновой (C_{18:1}), козеиновой (C_{20:1}), эруновой (C_{22:1}), эйкозопентаеновой (C_{20:5}) и докозгексаеновой (C_{22:6}).

Японскими исследователями (Toyomizu et al., 1976) показана зависимость между содержанием нейтральных липидов, свободных жирных кислот и фосфолипидов мышц японской ставриды — *Trachurus japonicus* и содержанием общих липидов, а также проанализирован состав жирных кислот названных липидных фракций мышц японской ставриды различной жирности. Ими установлено, что при увеличении общей жирности мышц увеличивается доля нейтральных липидов в основном за счет триглицеридов и уменьшается доля фосфолипидов, более высоким содержанием полиненасыщенных жирных кислот характеризуются фосфолипиды, в основном здесь преобладает докозопентаеновая кислота (C_{22:6}). Наши данные в основном совпадают с данными японских исследователей, но, поскольку мы не изучали жирнокислотный состав отдельных фракций липидов, то анализировали изменения не отдельных жирных кислот, а содержание насыщенных, мононенасыщенных и полиненасыщенных жирных кислот вместе.

Качественный состав липидов мышц ставриды изменяется в течение годового цикла следующим образом. В ноябре — декабре в мышцах ставриды накапливается наибольшее количество липидов, основной фракцией которых являются запасные липиды — триглицериды (см. рис. 1). Сумма полиненасыщенных жирных кислот достигает своего ми-

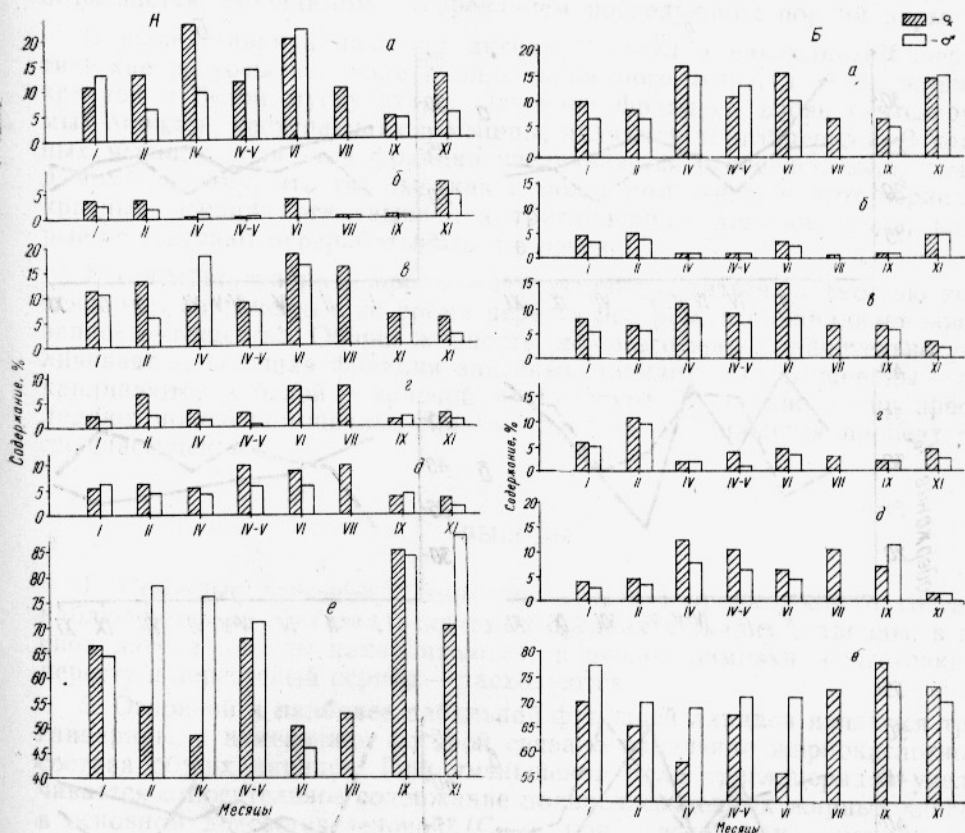


Рис. 1. Сезонная динамика относительного содержания отдельных фракций липидов (А) в белых скелетных мышцах и (Б) в красных латеральных мышцах ставриды: а — фосфолипидов, б — диглицеридов, в — НЭЖК, д — эфиров стерина, е — триглицеридов.

нимума, а насыщенных — максимума (рис. 2). В дальнейшем расходуются триглицериды, так как ставрида прекращает питание и траты на пластический и энергетический обмен покрываются за счет эндогенных источников. В апреле при наибольшей трате запасов липидов мышц резко возрастают масштабы синтетических процессов в гонадах, что еще более снижает долю триглицеридов в липидах мышц. При этом повышается относительное, но не абсолютное содержание фосфолипидов в мышцах. Эти изменения в большей степени касаются самок ставриды, так как именно в их мышцах так резко снижается доля триглицеридов; у самцов этот процесс несколько сдвинут по времени и минимум содержания триглицеридов у них приходится на разгар нереста (июнь). По нашему мнению, разница в расходовании запасных энергетических веществ у самок и самок объясняется тем, что на построение яичников требуется гораздо больше ресурсов, чем на построение семенников, в то же время в период нереста энергетические затраты самцов гораздо выше, так как они участвуют в нересте более продолжительно и многократно (Шатуновский и др., 1972).

Жирнокислотный состав липидов мышц в описываемый период изменяется в соответствии с отмеченной выше закономерностью. При уменьшении доли триглицеридов и снижении общего содержания липидов возрастает сумма полиненасыщенных жирных кислот в основном за счет увеличения доли докозагексаеновой кислоты ($C_{22:6}$).

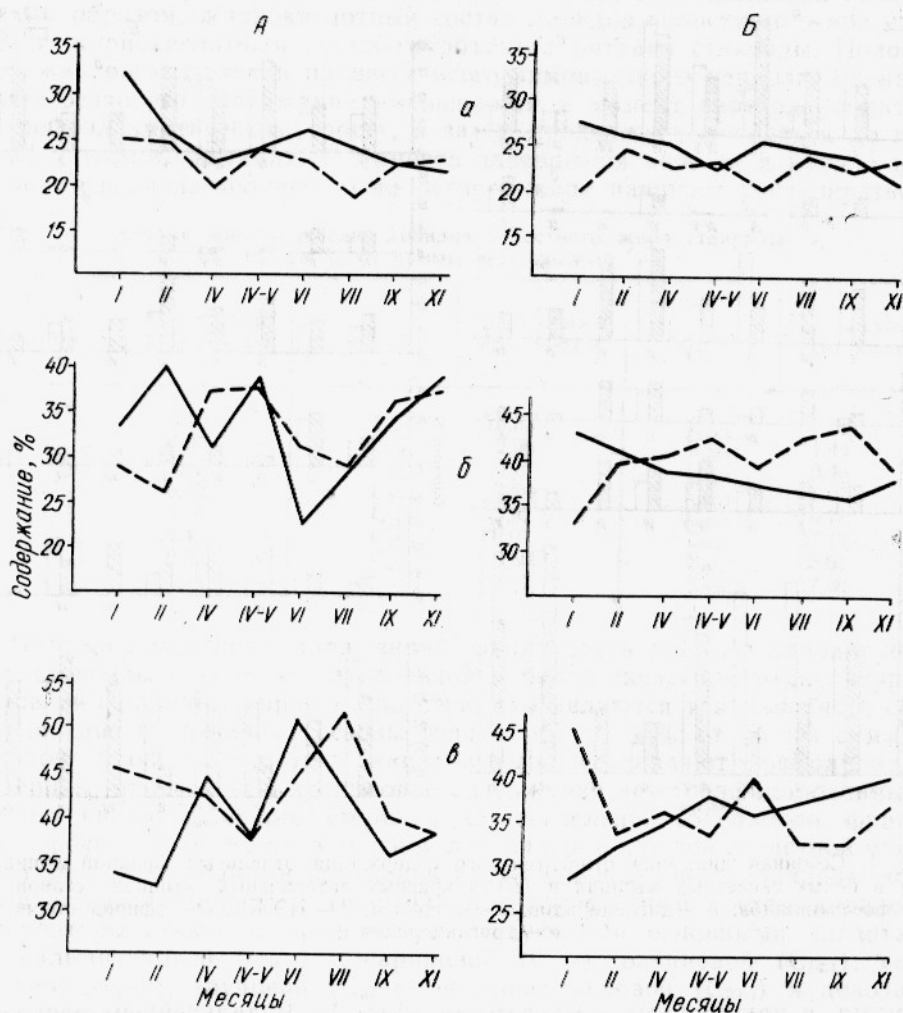


Рис. 2. Сезонная динамика относительного содержания суммы насыщенных (а), мононенасыщенных (б) и полиненасыщенных (в) жирных кислот общих липидов красных (Б) и белых (А) мышц ставриды (— — — — самки; — — — — самцы).

В середине весны в созревающие половые продукты из красных и белых мышц ставриды в больших количествах мобилизуются фосфолипиды (см. рис. 1); соотношение «фосфолипиды — триглицериды» сдвинуто в сторону триглицеридов. Это хорошо иллюстрируется и уменьшением содержания докозагексаеновой кислоты ($C_{22:6}$), которая доминирует в составе фосфолипидов. Относительно большее количество фосфолипидов расходуется из белой скелетной мускулатуры.

Разгар нереста у ставриды приходится на июнь. Во время нерестовой миграции и нереста ставрида питается, но с малой интенсивностью. Поступающей экзогенной энергии не хватает на покрытие энергоемких процессов в организме ставриды, поэтому энергетические вещества не накапливаются. Более того, в белых мышцах продолжается расход три-

глицеридов, на что указывает увеличение доли полиненасыщенных жирных кислот и уменьшение доли моноеновых жирных кислот. В липидах мышц ставриды увеличивается относительное содержание стерина, что продолжается и в апреле, в период трофоплазматического роста ооцитов первой порции; в июне и июле увеличение содержания стерина объясняется, по-видимому, созреванием последующих порций икры.

В июле ставрида начинает активный нагул и накапливает энергетические ресурсы в начале в виде полостного жира, а затем жира в красной и белой мускулатуре. Основной фракцией вновь синтезируемых липидов, поступающих в мышцы, являются триглицериды. В красных мышцах доля этой фракции увеличивается особенно резко, по-видимому, потому, что так же, как в полостном жире, в этот период в красных мышцах откладываются триглицериды липидов пищи, которые не успевают перерабатываться в печени.

В сентябре ставрида продолжает активно питаться, полностью компенсирует затраченные во время нереста ресурсы, и накапливает новые запасные вещества. Общая жирность рыб в это время значительно увеличивается, ведущая фракция запасных липидов — триглицериды — накапливаются в белой и красной мускулатуре. В составе мышц преобладают мононенасыщенные жирные кислоты и снижается процент полиненасыщенных.

ВЫВОДЫ

1. Сезонные изменения жирнокислотного и фракционного состава наблюдаются во всех анализируемых органах и тканях ставриды: в период нагула липиды накапливаются; в период зимовки, подготовки к нересту и нерестовый период — расходуются.

2. Основной и наиболее лабильной фракцией липидов являются триглицериды, с изменением которой связано изменение жирнокислотного состава общих липидов. При уменьшении доли триглицеридов увеличивается относительное содержание полиненасыщенных жирных кислот, в основном докозогексаеновой ($C_{22:6}$), при увеличении — уменьшается содержание полиненасыщенных кислот и увеличивается содержание мононенасыщенных, в основном пальмитиновой ($C_{16:1}$) и олеиновой ($C_{18:1}$).

3. Изменения фракционного и жирнокислотного состава липидов связано с созреванием половых продуктов ставриды, большое значение для которого имеет фракция фосфолипидов.

4. Жирнокислотный состав липидов полостного жира и объектов питания ставриды сходны.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Белянина Т. Н. Сезонные изменения жирности беломорской корюшки в связи с созреванием гонад. В сб.: «Закономерности динамики численности рыб Белого моря». М., «Наука», 1966, с. 156—180.

Кларо Р., Лапин В. И. Изменение некоторых биохимических показателей органов и тканей *Lutianus synagris* (L.) залива Батабано во время созревания половых продуктов. «Вопросы ихтиологии», 1973, т. II, вып. 5 (70), с. 877—891.

Кривобок М. Н. О роли печени в процессе созревания яичников салаки. «Вопросы ихтиологии», 1964, т. 4, вып. 3 (32), с. 483—494.

Лапин В. И. Сезонные изменения биохимического состава органов и тканей речной камбалы *Platichthys flesus* (L.) Белого моря. «Вопросы ихтиологии», 1973, т. 10, вып. 4 (63), с. 312—327.

Лизенко Е. И., Сидоров В. С., Потапова О. И. Сезонные изменения липидного состава органов и тканей крупной ряпушки *Coregonus albula* L. озер Камчатки. «Вопросы ихтиологии», 1975, т. 15, вып. 3 (92), с. 519—525.

Сторожук А. Я., Шатуновский М. И. Исследование сезонной динамики фракционного состава липидов органов и тканей Североморской сайды. Труды ВНИРО, 1975, т. 96, с. 121—126.

Шатуновский М. И., Богоявленская М. П., Вельтищева И. Ф., Кривобок М. И., Масленникова Н. В., Токарева Т. И. Динамика физиолого-биохимического состояния промысловых рыб Северо-Восточной Атлантики в течение жизненного и годового цикла. Научный отчет. ОНТИ ВНИРО, 1972, с. 3—67.

Шатуновский М. И., Козлов А. И. Некоторые особенности качественного состава жиров мраморной нототении *Notothenia rossi marmorata* (Fisher). «Биологические науки», № 4, 1973, с. 59—63.

Щепкин В. Я. Динамика липидного состава скорпены в связи с созреванием и нерестом. «Вопросы ихтиологии», 1971, т. II, вып. 2 (67), с. 332—337.

Щепкин В. Я. Динамика липидного состава черноморской ставриды в связи с созреванием гонад и нерестом. «Вопросы ихтиологии», 1971а, т. II, вып. 4 (69), с. 697—701.

Kondo, H. Studies on the lipids of herring. I. The lipids of the North-Eastern Kamchatka. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1974, v. 25, N 1, pp. 68—77.

Lovern, J. A. Some causes of variation in the composition of fish oils. J. Soc. Leath. Trades Chem. 1950, 34, pp. 7—21.

Macer, C. T. Some aspects of the biology of the horse mackerel (*Trachurus trachurus* L.) in waters around Britain. J. Fish. Biol., 1977, v. 10, N 1, pp. 51—62.

Toymizu, M., Nakamura T., Shono, T. Fatty acid composition of lipid from horse mackerel muscle. Discussion of fatty acid composition of fish lipids. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1976, v. 42, N 1, pp. 101—108.

*Investigations of seasonal dynamics of the fractional
and fatty acid composition of lipids in the organs
and tissues of horse mackerel from
the Northeast Atlantic*

Dobrusin M. S.

SUMMARY

Changes in the fractional and fatty acid composition of lipids from the skeleton and red lateral muscles of horse mackerel from the Northeast Atlantic as well as of the dynamics of the characteristics obtained in the feeding, wintering and spawning seasons are analysed. The lipid components are accumulated in the feeding season and spent in the wintering, pre-spawning and spawning seasons. The principle and most labile fraction in the lipids is triglycerides. Changes in the fatty acid composition of lipids are associated with variations in triglycerides.

The fractional and fatty acid composition of lipids changes in the course of maturation of sexual products and the fraction of phospholipids is most responsible for these changes.

УДК 597.562 : 597—117.57 : 597—154.343

**ИССЛЕДОВАНИЯ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ БАЛТИЙСКОЙ ТРЕСКИ
В ПЕРИОД ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ И НЕРЕСТА**

И. Ф. Вельтищева, Г. Н. Токарева

Изучение процессов, происходящих у рыб в период созревания, имеет огромное значение, поскольку характер созревания определяет сроки образования нерестовых скоплений и величину будущего пополнения.

Вопросу созревания балтийской трески посвящено довольно много исследований (Токарева, 1963, 1967; Широкова, 1969; Бирюков, 1970; Лаблайка и др., 1975; Дементьева, 1976).

В большей степени он освещен в физиологических исследованиях (Масленникова, 1966, 1968; Кривобок, Токарева, 1972; Богоявленская, Вельтищева, 1972; Шатуновский, Богоявленская, Вельтищева, Масленникова, 1975; и др.), в которых подробно рассмотрены изменения в обмене веществ у самок и самцов трески в процессе созревания при переходе из одной стадии зрелости в другую. Исследования проводились как на модальной группе рыб, так и в возрастном аспекте.

Наши материалы полностью подтверждают основные закономерности изменения обмена веществ при созревании балтийской трески. Данная статья посвящена вопросу ее генеративного обмена.

На протяжении 1972—1976 гг. исследовали треску, пойманную в районе Клайпеды. Основную массу проб собирали в преднерестовый и нерестовый периоды. Всего за это время для биологических и биохимических анализов взято около 1,5 тыс. рыб. Анализировали собранный материал с учетом возраста, стадии зрелости и других биологических показателей трески.

Таблица 1

Изменение биохимических показателей у трески
по стадиям зрелости

Стадия зрелости	Печень			Гонады			
	% от		г/кг рыбы	Кoeffи- циент зрелости, %	г/кг рыбы	Содержа- ние влаги в мышцах, %	n
	P	сырой массы					
Поймана в мае 1974 г.							
Самцы 1970 г. рождения							
(V)—VI*	7,7	$\frac{5,1}{64,5}$	$\frac{3,2}{40,9}$	15,0	$\frac{15,4}{3,8}$	82,0	5
V—VI	5,0	$\frac{5,5}{60,6}$	$\frac{2,4}{26,2}$	8,6	$\frac{7,7}{1,9}$	81,8	9
V—(VI)	2,7	$\frac{8,1}{45,0}$	$\frac{1,9}{10,3}$	6,4	$\frac{6,8}{1,6}$	81,3	3

Продолжение

Стадия зрелости	Печень			Гонады			
	% от		г/кг рыбы	Коэффи- циент зрелости, %	г/кг рыбы	Содержа- ние влаги в мышцах, %	n
	P	сырой массы					
Поймана в марте 1976 г.							
Самки 1971 г. рождения							
(III)—IV	10,3	$\frac{6,8}{59,6}$	$\frac{5,7}{50,3}$	6,2	$\frac{9,9}{1,4}$	80,2	6
III—(IV)	9,6	$\frac{7,8}{53,5}$	$\frac{5,7}{39,4}$	13,8	$\frac{26,8}{5,4}$	80,7	4
IV	8,4	$\frac{8,6}{48,4}$	$\frac{5,3}{29,8}$	22,9	$\frac{33,6}{6,1}$	81,8	3
Самцы 1972 г. рождения							
V	7,5	$\frac{4,6}{63,6}$	$\frac{2,6}{36,6}$	21,1	$\frac{19,1}{4,2}$	81,1	3
(V)—VI	3,5	$\frac{7,5}{53,1}$	$\frac{2,1}{15,1}$	15,2	$\frac{16,3}{4,0}$	81,4	3
V—(VI)	5,8	$\frac{6,8}{59,5}$	$\frac{3,3}{29,0}$	9,1	$\frac{9,0}{2,4}$	80,5	4

* Скобками отмечено, к какой стадии зрелости ближе рыба.

Примечание. В дробях: числитель — белок, знаменатель — жир.

Из данных, приведенных в табл. 1, видно, как происходят изменения в организме рыбы в процессе созревания и как важно исследователю пользоваться биологически однородным материалом.

Как следует из табл. 1, даже при незначительном различии в стадиях зрелости трески колебания в запасе питательных веществ в печени, в накоплении (или расходовании) их в гонадах, в расходовании белков мышц велики.

Примеры взяты для наиболее критических стадий зрелости, когда жир печени и белки мышц наиболее интенсивно перераспределяются в гонады; для самок — это переход от III к IV стадии, для самцов — от V к VI. Исследования с применением радиоактивных изотопов (Вельтишева, Богоявленская, Сорвечев, 1975), показали, что стадия V—VI характеризуется предельным истощением организма и крайне высоким уровнем обмена, когда начинаются интенсивные восстановительные процессы.

Генеративный обмен исследовали у трески в возрасте в основном от двух до шести лет. В первые два года жизни до наступления половой зрелости самцы и самки трески существенно не различаются между собой ни по весовым показателям, ни по характеру накопления запасных питательных веществ в печени.

Содержание белка и жира у двухлетней неполовозрелой трески (январь 1972 г.)

Длина рыб, см	29,3
	28,3
Масса рыб, г	315
	291

Печень

масса, г	16,7
% от <i>P</i>	14,9
Содержание, г/кг массы рыбы	6,0
белка	5,9
жира	3,3
Число исследованных рыб	3,0
	30,4
	30,1
	20
	11

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

В период полового созревания, который у основной массы самцов начинается на третьем году жизни, а у самок на 3—4 году, обмен веществ значительно различается как по уровню, так и по направленности процессов. Относительная масса печени у самцов ниже, чем у самок, независимо от стадии зрелости и сезонов года, а направленность жирового и углеводного обменов по стадиям зрелости (Богоявленская, Вельтищева, 1972) различаются значительно.

У самок от одного до четырех лет обнаруживается закономерное увеличение не только абсолютной, но и относительной массы печени (от 4,8 до 8,2%). По мере роста усиленно накапливаются питательные вещества на единицу массы рыбы: жира от 24,5 до 45,4 г/кг, белка печени от 2,6 до 4,5 г/кг; наиболее интенсивно накапливается жир у самок в возрасте от трех до четырех лет.

У самцов при созревании изменения в биохимическом составе органов и тканей выражены в меньшей степени: относительная масса печени от второго к третьему году жизни возрастает с 5,9 до 6,4%. Удельное содержание жира увеличивается соответственно с 30,1 до 31,4 г/кг, а белка печени с 3 до 3,6 г/кг.

У впервые созревающих особей (самцов — на втором году, самок — на третьем) обмен веществ в преднерестовый период довольно напряжен, особенно у самок (табл. 2), что выражается в меньшей обеспеченности запасными питательными веществами (на данной стадии) по сравнению с последующей возрастной группой (самцы — в 3 года, самки — в 4 года), более высоким процентом влаги в мышцах и меньшим коэффициентом зрелости на IV—V стадиях.

В пределах одного поколения трески в одни и те же календарные сроки более крупные особи, как правило, созревают раньше, у них раньше начинается линейный рост, раньше закладывается годовое кольцо и намечаются новые приросты на отолитах (Токарева, 1963). У самок эта разница выражена сильнее, чем у самцов.

Разные сроки созревания балтийской трески, по-видимому, являются следствием ее физиологической разнокачественности. Так, масса гонад у одновозрастных самок II стадии зрелости может колебаться в пределах 0,2—1,5 г а обмен веществ даже при незначительном изменении массы гонад у рыб меняется очень сильно.

Изменения в обмене веществ созревающих рыб

Год рождения и возраст	Стадия зре- лости	Длина рыб, см	Печень				Содержание влаг в мыш- цах, %	n	Коэффициент зрелости, %
			масса, г	% от Р	% от сы- рой массы	г/кг массы рыбы			
Поймана в марте 1975 г.									
Самки									
1972 г. 2+(3)	II	35,8	19,8	5,2	$\frac{7,9}{47,7}$	$\frac{3,6}{21,6}$	79,9	10	0,7
	III	36,2	29,0	7,3	$\frac{7,0}{57,3}$	$\frac{4,4}{35,8}$	79,7	8	3,0
1971 г. 3+(4)	II	39,8	30,3	5,2	$\frac{9,1}{52,3}$	$\frac{4,4}{25,5}$	79,8	4	0,6
	II—III	48,2	73,1	7,7	$\frac{7,0}{58,6}$	$\frac{4,5}{37,8}$	79,9	8	0,8
Самцы									
1973 г. 1+(2)	II	31,3	9,9	3,9	$\frac{9,0}{49,7}$	$\frac{3,2}{17,6}$	80,1	3	0,1
	III—IV	31,3	9,4	4,5	$\frac{9,5}{51,4}$	$\frac{4,0}{21,5}$	79,2	1	5,1
1972 г. 2+(3)	II	34,4	12,7	3,6	$\frac{10,8}{42,1}$	$\frac{3,5}{13,6}$	80,3	13	0,2
	III—IV	37,1	24,1	5,8	$\frac{7,2}{58,0}$	$\frac{3,5}{25,5}$	79,9	6	5,8
Пойманы в мае 1975 г.									
Самки									
1972 г. (2+)-3	II	35,4	15,5	4,0	$\frac{8,7}{49,6}$	$\frac{3,3}{18,7}$	80,6	17	0,6
	II—III	35,0	15,0	5,0	$\frac{7,8}{56,1}$	$\frac{3,3}{23,7}$	79,7	1	1,5
1971 г. (3+)-4	II	41,6	34,5	5,8	$\frac{8,1}{52,7}$	$\frac{4,0}{26,1}$	80,7	16	0,8
	II—III	48,5	80,4	8,4	$\frac{5,7}{65,9}$	$\frac{4,1}{47,7}$	80,4	5	1,5
Пойманы в марте 1976 г.									
Самки									
1973 г. 2+(3)	II	35,5	21,1	5,5	$\frac{7,6}{54,5}$	$\frac{3,8}{27,4}$	79,9	11	0,5
	II—III	42,4	49,9	6,8	$\frac{8,7}{54,1}$	$\frac{5,4}{33,5}$	80,3	2	2,8
1972 г. 3+(4)	II	40,9	24,7	4,3	$\frac{8,5}{52,7}$	$\frac{3,2}{19,6}$	80,1	2	0,7
	II—III	41,9	40,3	7,1	$\frac{6,9}{58,6}$	$\frac{4,3}{36,6}$	80,4	2	1,4

Примечание. В дробях: числитель — белок, знаменатель — жир.

В табл. 3 приведены данные об изменении биохимических показателей у самок трески II стадии зрелости в возрасте 2+, 3+. Материал в зависимости от массы гонад объединен в три группы: 0—0,5; 0,6—1,0; 1,1—1,5 г и выше.

Таблица 3

Изменение биохимических показателей у самок трески II стадии зрелости в зависимости от массы гонад

Масса гонад, г	Длина рыб, см	Печень				Коэффи- циент зрелос- ти, %	n	Год рожде- ния и воз- раст
		масса, г	% от P	% от сырой массы	г/кг мас- сы ры- бы			
Пойманы в ноябре 1972 г.								
0—0,5	30,0	8,0	3,3	<u>9,87</u> 36,97	<u>3,04</u> 11,38	0,21	1	1970 г. (2+)
0,6—1,0	30,2	16,1	6,3	<u>8,66</u> 48,39	<u>4,51</u> 25,21	0,37	8	
1,1—1,5	28,3	23,3	10,2	<u>6,12</u> 58,23	<u>5,34</u> 50,81	0,67	3	
0—0,5	32,5	16,8	5,4	<u>12,49</u> 38,37	<u>5,94</u> 18,26	0,16	4	1969 г. (3+)
0,6—1,0	32,4	22,4	7,2	<u>9,04</u> 46,65	<u>5,49</u> 28,32	0,31	5	
1,1—6,0	36,2	35,5	8,3	<u>7,27</u> 56,23	<u>5,12</u> 39,61	0,78	24	
Пойманы в марте 1974 г.								
2,0—4,5	42,2	43,7	7,5	<u>6,3</u> 59,7	<u>4,0</u> 38,0	0,60	11	3+ (4)
Пойманы в мае 1974 г.								
1,1—1,5	37,4	24,0	6,5	<u>6,4</u> 55,8	<u>3,5</u> 30,1	0,40	1	1970 г. (4)

Примечание. В дробях: числитель — белок, знаменатель — жир.

Минимальной массе гонад в пределах каждой возрастной группы соответствует самый низкий уровень обмена веществ. У рыб, входящих в эту группу, минимальная относительная масса печени и самое низкое удельное содержание жира.

Размерный состав рыб всех трех групп практически одинаков: для (2+) — 30,0—30,2—28,3 см, хотя по интенсивности обмена они сильно различаются. Только на четвертом году наиболее упитанная группа рыб обгоняет в росте других особей того же возраста (табл. 3).

Можно предположить, что 25% наиболее упитанных самок III группы в возрасте (2+) созреет к весне следующего года, т. е. вступит в промысел в трехлетнем возрасте, II группа (67%) — в пятилетнем.

По многолетним данным, треска с лучшим темпом роста составляет в уловах до 75%, а тугорослая, нерестящаяся осенью (в сентябре — октябре) в уловах не превышает 10% (Токарева, 1967). Таким образом, небольшая группа рыб (8—12%) с пониженным обменом веществ составляет группу тугорослой трески. Безусловно, в зависимости от конкретных условий года эти цифры в каких-то пределах могут колебаться.

Таким образом, на приведенном примере прослеживается возможная дифференциация рыб одного поколения в зависимости от их физиологического состояния.

Об изменениях обмена веществ в процессе созревания трески при переходе из одной стадии зрелости в другую по возрастам дают достаточно полное представление приведенные выше литературные источники.

Таким образом, рассмотрена физиологическая дифференциация у молодых рыб на II стадии зрелости. Очевидно, такая же физиологическая разнокачественность существует и у созревающих особей в более старшем возрасте. Проследить это можно только на рыбах одного возраста, одной и той же стадии зрелости в конкретных условиях данного года.

Как указывалось выше, при физиологической разнокачественности у созревающих рыб особи с интенсивным обменом должны созревать в более ранние календарные сроки. Таким образом, для получения физиологической характеристики трески одного поколения с разной интенсивностью обмена веществ следует сравнивать рыб одной стадии зрелости в течение всего преднерестового и нерестового периода.

Таблица 4

Сезонные изменения в обмене веществ самок и самцов трески, находящихся в одной стадии зрелости

Время взятия проб	Длина рыб, см	Масса рыб, г	Печень			Коэффициент зрелости	Содержание влаги в мышцах, %	n	Год рождения	Стадия зрелости	Возраст
			% от Р	г/кг массы рыбы							
				белок	жир						
Самки											
Ноябрь, 1972 г.	41,4	793	9,5	5,4	47,1	1,6	—	8	1968	II—III	4+
Февраль, 1973 г.	44,0	880	8,3	5,7	39,6	1,1	—	1			
Январь	33,8	439	7,6	4,5	36,1	0,5	80,3	16	1969	III	3
Март	34,4	404	7,1	3,3	34,4	0,6	80,6	10			
Май	34,0	351	5,5	3,6	27,9	0,7	80,6	7			
Март	45,7	1014	9,0	4,8	41,6	3,4	79,8	8	1971	III—IV	4
Май	42,3	758	7,1	4,9	31,6	5,6	80,2	5			
Март	37,0	470	8,3	5,6	38,3	9,5	80,4	1	1969	IV	3
Май	37,5	535	7,6	5,2	26,7	17,4	81,5	2			
Март	56,5	1752	8,4	5,3	29,0	22,9	81,8	3	1971	IV	5
Май	49,4	1141	5,9	5,1	20,0	13,2	81,7	2			
Самцы											
Ноябрь, 1972 г.	37,2	547	8,9	6,1	41,6	0,8	—	3	1969	II—III	3+
Февраль, 1973 г.	33,0	330	5,5	3,1	30,1	1,5	—	1			
Ноябрь, 1972 г.	36,2	537	10,5	5,2	51,5	1,2	—	3	1969	III	3+
Февраль, 1973 г.	37,1	540	8,0	5,4	39,9	2,3	—	4			
Ноябрь, 1972 г.	42,8	897	9,4	5,3	44,9	2,1	—	3	1968	III	4+
Февраль, 1973 г.	40,5	663	7,5	3,9	37,6	2,8	—	3			
Январь	34,4	447	6,4	3,6	31,4	0,4	80,5	14	1969	II	3
Март	33,2	358	6,6	3,3	34,8	0,5	80,7	6			
Май	34,4	378	5,1	3,4	24,7	0,2	80,4	6			
Январь	39,5	700	9,5	2,9	36,9	12,5	79,7	2	1969	V	3
Март	38,0	545	6,8	3,3	31,0	14,3	80,8	2			
Май	35,7	431	6,2	2,4	26,5	10,3	80,9	3	1972	IV	3
Март	35,7	477	6,1	2,8	29,7	11,6	79,6	8			
Май	35,0	474	5,1	3,6	22,0	13,2	80,0	2			
Март	51,9	1229	5,0	2,8	27,6	9,5	80,2	2	1970	IV	5
Май	54,5	1586	4,8	2,3	24,4	13,1	80,9	1			
Март	52,7	1549	7,5	2,6	36,6	21,1	81,1	3	1971	V	4
Май	47,5	1090	6,9	2,8	35,4	16,6	81,4	4			

В табл. 4 приведены данные для самцов и самок, находящихся на одной стадии зрелости в разные сезоны года в период от начала созревания до массового нереста. Несмотря на то что приведенные в таблице сведения носят несколько фрагментарный характер, четко прослеживается ряд закономерностей.

У самцов и самок разного возраста на любых стадиях зрелости (от II до IV (V) содержание жира и белка повышается ближе к зиме и понижается в мае. Соответственно изменяются относительная масса печени и количество жира на единицу массы рыбы. Запас белка в печени более стабилен, но как было показано ранее, потребность в нем удовлетворяется главным образом за счет мышц. Из табл. 4 следует, что обводненность мышц у созревающих рыб увеличивается к маю. Разнокачественность созревающих особей аналогична той, которая отмечена ранее для рыб на II стадии зрелости (см. табл. 3). Изменение в обмене веществ по сезонам у более молодых особей (2+, 3) не скажется на размерах рыб; треска старше 4 лет различается уже не только по уровню запасных питательных веществ, но и по размерам (в пределах каждой возрастной группы).

Как показали исследования (табл. 5, 6), характер обмена веществ трески зависит от условий конкретного года (гидрологического режима, состояния кормовой базы, определяющей характер роста особей и т. д.).

Анализ данных, приведенных в табл. 5, указывает на синхронное изменение в содержании запасных питательных веществ у самцов и самок по годам.

В табл. 6 представлены данные об изменениях биохимических показателей у самок трески в возрасте 4—5 лет. Пробы собраны в марте и мае в 1974—1976 гг., анализировалась треска рождения 1969—1972 гг.

1974 г. характеризовался благоприятными гидрологическими условиями, дружным нерестом трески, проходившим в сроки, близкие к средним многолетним.

1975 г. оказался аномальным в отношении гидрологического режима. Нерест трески был более растянут. В мае встречались особи в III и даже II—III стадиях зрелости.

1976 г. был годом с удовлетворительным гидрологическим режимом, но обеспеченность трески пищей весной, по данным БалтНИИРХ, была низкой. Этот год отличался ранним началом созревания рыб. Старшие возрастные группы уже в марте находились на IV, V стадиях зрелости. Однако, возможно, из-за ухудшившихся кормовых условий в период созревания, нерест был более растянутым и в мае основная масса рыб была еще на IV—V стадиях зрелости.

На II стадии зрелости и в начале созревания (стадии II—III) треска, пойманная в 1974 г., отличалась значительно большей относительной массой печени и жировым запасом (см. табл. 6). Эти показатели у рыб, пойманных в 1975 и 1976 гг., были довольно близки (несколько меньше запасных питательных веществ было у трески в 1976 г.).

Таблица 5

Обеспеченность питательными веществами самок (числитель) и самцов (знаменатель) трески II стадии зрелости, пойманных в марте в разные годы, в возрасте 2+					
Печень, г/кг массы рыбы		Дли- на рыб, см	n	Год	
белок	жир			рож- дения	взятия проб
3,6	21,6	35,8	10	1972	1975
3,5	13,6	34,4	13		
3,7	30,6	35,6	37	1971	1974
4,0	34,7	35,0	32		
4,3	28,6	30,4	4	1970	1973
4,4	28,8	30,5	3		
3,3	34,4	34,4	10	1969	1972
3,3	34,8	33,2	6		

Изменение биохимических показателей созревающих самок, пойманных в разные годы

Стадия зрелости	Год		Длина рыб, см	Печень		Коэффициент зрелости	Гонады, % от сырой массы гонад		Содержание влаги в мышцах, %	n	Урожайность поколений	
	взятия проб	рождения		% от Р	г/кг массы рыбы		белок	жир				
					белок							жир
Возраст (3+) 4 года, пойманы в марте												
II	1974	1970	42,6	7,7	4,2	40,7	0,6	13,5	1,9	80,5	12	0,6
	1975	1971	39,8	5,2	4,4	25,5	0,6	—	—	79,8	4	0,3
	1976	1972	40,9	4,3	3,2	19,6	0,7	—	—	80,1	2	2,2
II—III	1974	1970	45,9	9,5	4,1	51,0	0,8	13,7	1,5	80,7	10	
	1975	1971	48,2	7,7	4,5	37,8	0,8	—	—	79,9	8	
	1976	1972	41,9	7,1	4,3	36,6	1,4	13,9	1,3	80,4	2	
III	1974	1970	43,4	8,1	5,2	37,8	4,1	18,5	3,8	80,8	3	
	1975	1971	42,8	7,2	4,9	33,3	3,2	16,1	2,5	79,8	17	
	1976	1972	41,8	6,3	4,2	29,0	3,4	16,2	2,5	80,1	8	
III—IV	1974	1970	45,7	9,3	8,4	36,4	10,9	21,7	4,7	81,1	2	
	1975	1971	45,7	9,0	4,8	41,6	3,4	20,5	3,4	79,8	8	
	1976	1972	43,4	9,7	5,5	45,6	6,5	20,1	3,2	79,8	5	
Возраст 5 лет, пойманы в мае												
IV	1974	1969	51,3	8,6	5,8	30,8	17,6	19,3	3,9	82,7	4	1,8
	1975	1970	53,1	8,8	5,6	35,9	8,3	22,9	3,7	80,3	2	0,6
	1976	1971	49,4	5,9	5,1	20,0	13,2	22,2	4,0	81,7	2	0,3
V	1974	1969	52,6	9,3	6,0	31,8	29,7	12,7	3,0	83,6	9	
	1976	1971	54,0	8,9	5,5	26,1	38,9	12,2	2,6	83,7	9	

Количество влаги в мышцах и коэффициент зрелости у рыб всех трех групп были практически одинаковыми. Несколько больший коэффициент зрелости был у рыб в 1976 г.

На III стадии зрелости еще сохраняется закономерность в распределении запасных питательных веществ у рыб всех трех групп, но треска, пойманная в 1974 г., уже меньше отличается от двух других групп. Зато относительная масса у этих рыб самая высокая (см. табл. 6).

Треска, пойманная в 1974 г., и находившаяся в III—IV стадии зрелости, характеризовалась наименьшим жировым запасом и наиболее обводненными мышцами. Относительная же масса гонад была втрое больше, чем у рыб, пойманных в 1975 г. Треска 1976 г. по массе гонад занимает промежуточное положение.

На IV стадии максимальная масса гонад отмечена у трески, пойманной в 1974 г. (17,6%), затем у трески, выловленной в 1976 г. (13,2%), и у трески, пойманной в неблагоприятном 1975 г. (8,3%). По запасам жира в этот период рыба распределялась в обратном порядке: самое высокое его удельное содержание было у трески, пойманной в 1975 г. (35,9 г/кг), затем у рыб 1974 г. (30,8 г/кг) и самое низкое у трески, выловленной в 1976 г. (20,2 г/кг). Очевидно, ухудшившиеся кормовые условия весны 1976 г. (по данным БалтНИИРХ) потребовали большей нагрузки на организм для завершения развития гонад.

Соответственно величине коэффициента зрелости изменяется и влажность мышц: самая высокая (82,7%) при максимальном коэффициенте — 71,6% (1974 г.) и самая низкая (80,3%) при наименьшем коэффициенте 8,3% (1975 г.).

Видимо, условия существования в период созревания и нереста влияют на уровень обмена веществ трески, что в свою очередь определяет массу половых продуктов и количество выметанной икры. Больше того, интенсивность обмена веществ у рыб одного поколения может меняться в зависимости от конкретных условий года. Так, например, у трески поколения 1970 г., выловленной в 1974 г., запас питательных веществ и коэффициент зрелости были наиболее высокими (см. табл. 6), а у пойманной в 1975 г., — самый низкий по сравнению с другими группами рыб.

Проследить изменения обмена веществ у рыб одного поколения на протяжении ряда лет и сравнить между собой несколько поколений было довольно сложно. Помимо некоторых колебаний в генеративном обмене, существуют четко выраженные возрастные сдвиги во времени созревания. Если созревающие трехлетние самки в мае 1975 г. были на II—III и IV стадиях зрелости, то шестилетние — на IV, V стадиях, а восьмилетние — на VI и VI—II. В разные сезоны и годы степень расхождения по стадиям зрелости в возрастном аспекте меняется, но тенденция эта сохраняется постоянно.

У самцов и самок поколения 1969 г. (табл. 7) в общих чертах можно проследить возрастные изменения в накоплении питательных веществ. У впервые созревающих самок на третьем году жизни обмен веществ напряжен; количество жира и белка минимально. Затем до 5 лет оно увеличивается.

Таблица 7

Содержание жира и белка (в г/кг массы рыбы)
у разных поколений трески, выловленных в марте

Самки, III стадия зрелости					Самцы, IV стадия зрелости				
Жир	Белок	Длина рыб, см	Год		Жир	Белок	Длина рыб, см	Год	
			поим- ки	рож- дения				поимки	рожде- ния
2+ (3)									
22,4	2,7	34,5	1972	1969	31,0	3,4	35,6	1972	1969
3+ (4)									
46,4	5,4	40,1	1973	1969	35,6	3,2	37,5	1973	1969
33,3	4,9	42,8	1975	1971	47,5	4,0	42,8	1974	1970
4+ (5)									
42,7	4,7	43,5	1973	1968	43,2	3,8	52,9	1974	1969
43,9	4,9	49,6	1974	1969	27,6	2,8	51,9	1975	1970
5+ (6)									
50,3	5,0	61,0	1974	1968	22,1	3,1	61,0	1975	1969

У самцов от 3 до 5 лет несколько увеличиваются жировые запасы при близком количестве белка. На шестом году проявляются признаки старения. Однако у одновозрастных рыб различных поколений, взятых для анализа в разные годы, в одних случаях основная закономерность будет усугубляться, а в других — сглаживаться. Например, очень резкое падение жировых запасов у самцов поколения 1969 г. от 4+ к 5+ с 43,2 до 22,1 г/кг вызвано не только возрастными изменениями, но и неблагоприятными условиями 1975 г. У самок же в этом возрасте (поколение 1968 г.) уже могли бы появиться первые признаки возрастного уменьшения интенсивности обмена веществ, однако этого не происходит. Наоборот, у этой группы рыб наиболее высокий запас питательных веществ, что, вероятно, связано с благоприятными условиями 1974 г.

Рассмотрим рыб в возрасте 4+. У самок поколений 1968—1969 гг., взятых в 1973—1974 гг., показатели запаса питательных веществ были близкими: соответственно 42,7 и 43,9 г/кг массы жира и 4,7—4,9 г/кг белка. Самцы того же возраста поколения 1969 и 1970 гг., несмотря на близкие размеры (52,9 и 51,9 см), очень сильно различались по запасу жира (43,2 и 27,6 г/кг) и белка (3,8 и 2,8 г/кг). Упитанные рыбы были взяты в благоприятном 1974 г., а с малым запасом питательных веществ — в неблагоприятном 1975 г.

Самки в оптимальном возрасте 3+ поколения 1969 и 1971 гг., взятые в неодинаковые по условиям 1973 и 1975 гг., сильно различались по запасам питательных веществ (жира 46,4 и 33,3 г/кг, белка 5,4 и 4,9 г/кг массы рыбы). Этот пример показывает, как на возрастные закономерности генеративного обмена веществ, накладывается «качество» данного года.

До сих пор ничего не сказано о том, в какой мере все отмеченные колебания в обмене веществ родительских особей сказываются на качестве самих гонад.

Можно отметить основную закономерность — изменение процента белка и жира в гонадах по стадиям зрелости (у самцов по сравнению с самками эти изменения ничтожно малы). Количество белка в семенниках от III до V стадии зрелости колеблется от 11,9 до 13,2% от сырой массы, а жира от 2,2 до 3,2, редко до 3,8%. У самок различия по стадиям зрелости более значительны, особенно по количеству белка: на III стадии зрелости белка в гонадах содержится 14—16%, а жира 2,5—3,2%; на IV стадии — 19,9—23,5% белка и 3,4—4% жира; на V стадии — 11—12,6% белка и 2—2,8% жира.

Из табл. 8, в которой приведены данные для самок трески в возрасте от 3 до 8 лет, а для самцов в возрасте от 3 до 7 лет, видно, что содержание белка и жира в гонадах практически неизменно для каждой стадии зрелости.

Таблица 8

Содержание белка и жира в гонадах самцов и самок трески разных возрастов

Возраст	Длина рыб, см	Печень			Гонады			Содержание влаги в мыш- цах, %	n
		% от Р	г/кг массы рыбы		Коэффи- циент зрелос- ти, %	% от сырой массы гонад			
			белок	жир		белок	жир		
Самки									
III—IV стадия зрелости (пойманы в марте 1974 г.)									
6	60,3	10,0	5,3	44,8	8,2	19,4	3,4	81,0	6
8	85,0	4,2	3,6	17,2	4,5	21,8	3,6	81,0	1
IV стадия зрелости (пойманы в марте 1976 г.)									
4	41,2	8,0	5,8	28,2	16,2	19,9	3,8	81,4	4
5	56,5	8,4	5,3	29,8	22,9	19,9	3,6	81,8	3
6	62,6	9,0	5,5	38,6	15,5	22,9	3,5	81,9	4
7	76,0	8,5	5,6	35,4	11,7	24,8	3,8	80,8	1
IV стадия зрелости (пойманы в мае 1975 г.)									
3	35,1	6,9	5,2	25,4	8,2	21,5	3,4	80,5	5
4	44,8	10,2	7,6	37,7	11,2	23,0	3,8	80,9	8
5	53,1	8,6	5,6	35,9	8,3	22,9	3,7	80,3	2
6	61,3	8,5	5,2	36,8	9,4	19,3	2,8	80,8	4
7	51,0	12,7	10,8	31,9	11,8	17,9	2,3	81,8	1
8	73,3	12,1	7,7	43,0	13,8	18,4	2,9	81,6	3

Возраст	Длина рыб, см	Печень				Гонады			Содержание влаги в мыш- цах, %	n
		% от P	г/кг массы рыбы		Коэффи- циент зрелос- ти, %	% от сырой массы гонад				
			белок	жир		белок	жир			
V стадия зрелости (пойманы в мае 1976 г.)										
3	36,1	5,1	3,8	13,1	27,4	10,4	2,1	83,9	2	
4	45,4	6,7	5,1	19,6	35,2	11,3	2,0	84,0	6	
5	54,0	8,9	5,5	26,1	38,9	12,2	2,6	83,7	9	
6	60,0	9,4	6,3	29,4	31,1	12,5	2,6	83,7	3	
Самцы										
IV—V стадия зрелости (пойманы в марте 1976 г.)										
3	37,0	4,8	2,4	23,9	10,7	13,2	2,9	80,5	5	
4	41,8	4,3	2,3	21,4	12,7	12,1	2,9	79,1	8	
5	53,7	5,9	2,7	31,4	14,5	12,0	2,7	81,1	14	
6	61,1	4,6	2,2	22,0	13,8	12,0	2,6	81,2	8	
7	71,6	4,1	2,0	18,7	16,4	12,8	2,7	80,0	1	
V стадия зрелости (пойманы в марте 1976 г.)										
3	37,2	6,2	2,7	34,7	15,0	11,1	2,4	80,4	2	
4	52,7	7,5	2,6	36,6	21,1	12,2	2,7	81,1	3	
5	55,3	7,2	2,5	36,1	21,3	11,9	2,4	81,2	5	
6	62,6	6,7	1,9	24,5	20,7	12,4	2,5	81,1	5	
V стадия зрелости (пойманы в мае 1976 г.)										
4	47,5	6,9	2,8	35,4	16,6	13,2	2,8	81,4	4	
5	50,5	6,6	2,7	33,1	14,7	12,5	2,1	81,9	15	
6	58,0	6,6	2,5	33,7	17,7	12,0	2,5	81,4	1	

Возрастные закономерности в изменении относительной массы печени, запаса жира, обводненности мышц прослеживаются очень четко. Можно проследить, как очень напряженный обмен у впервые созревающих самок в возрасте трех лет и снижение количества запасных веществ у стареющих самцов и самок (после 5—6 лет) приводит к уменьшению коэффициента зрелости, т. е. сокращению массы половых продуктов. Содержание белка и жира в гонадах для данной стадии остается близким.

Невелики колебания количества белка и жира в гонадах также и у трески, пойманной в марте и мае, в разные годы (табл. 9).

Таблица 9

Содержание белка и жира в гонадах самок IV и V стадий зрелости, пойманных в марте (числитель) и мае (знаменатель) в разные годы

Воз- раст	Коэффициент зрелости	Печень				Гонады		Содержание влаги в мыш- цах, %	Длина рыб, см	n	Год взятия проб
		% от P	% жира в сы- рой пече- ни	г/кг массы рыбы		% от сырой массы гонад					
				белок	жир	белок	жир				
3	9,5	8,3	47,4	5,6	38,3	22,7	6,9	80,4	37,0	1	1972
	17,4	7,6	46,5	5,2	26,7	22,5	4,8	81,5	37,5	2	
4	16,2	8,0	46,7	5,8	28,2	19,9	3,8	81,4	41,2	4	1976
	18,2	5,7	42,2	4,4	18,8	21,9	3,4	82,1	39,5	1	

Воз- раст	Коэффициент зрелости	Печень				Гонады		Содержание влаг в мыш- цах, %	Длина рыб см	n	Год взятия проб
		% от P	% жира в сы- рой пе- че- ни	г/кг массы рыбы		% от сырой массы гонад					
				белок	жир	белок	жир				
5	14,9	12,0	51,4	6,5	45,2	23,3	2,7	79,8	56,8	1	1975
	8,3	8,3	53,5	5,6	35,9	22,9	3,7	80,3	53,1	2	
5	22,9	8,4	48,4	5,3	29,8	19,9	3,6	81,8	56,5	3	1976
	13,2	5,9	41,8	5,1	20,0	22,2	4,0	81,7	49,4	2	
V стадия зрелости											
5	6,2	9,9	48,9	5,9	31,2	14,7	2,5	83,7	56,1	6	1976
	38,9	8,9	45,7	5,5	26,1	12,2	2,6	83,7	54,0	9	
6	40,9	11,2	51,4	6,3	36,2	15,8	2,7	83,7	61,7	2	1976
	31,1	9,4	45,7	6,3	29,4	12,5	2,6	83,7	60,7	3	

Наблюдения нескольких лет показали наличие сложных взаимосвязей при накоплении запаса питательных веществ, но любые колебания в обмене веществ, вызванные возрастным фактором, изменяющиеся с сезоном или условиями года — практически не сказываются на качестве половых продуктов, хотя запасы белка и жира в родительском организме могут сильно изменяться. Небольшой запас питательных веществ вызывает сокращение массы половых продуктов, что может сказаться на количестве выметанной икры.

ВЫВОДЫ

1. До наступления половой зрелости самки и самцы трески существенно не различаются по уровню обмена веществ.
2. С началом созревания обмен веществ у самок бывает значительно выше, чем у самцов. У впервые созревающих самок на третьем году жизни обмен веществ особенно напряжен.
3. У двух-, трехлетних самок трески во II стадии зрелости может начаться дифференциация рыб по уровню обмена веществ, которая приводит к появлению рано и поздно созревающих групп рыб.
4. Раньше созревающие особи среди начавших созревать особей характеризуются высоким уровнем обмена веществ.
5. «Качество» года может сказаться на обмене веществ трески, что в свою очередь влияет на сроки созревания и количество выметываемых половых продуктов.
6. Любые колебания в обмене веществ родительских особей существенно не сказываются на качестве половых продуктов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Бирюков Н. П. Балтийская треска, Калининград, 1970, 168 с.
- Богоявленская М. П., Вельтищева И. Ф. Некоторые данные о возрастных изменениях в жировом и углеводном обмене трески Балтийского моря. Труды ВНИРО, 1972, т. 85, с. 56—62.
- Вельтищева И. Ф. Богоявленская М. П., Сорвечев К. Ф. Участие некоторых аминокислот, меченых по C^{14} , в обмене веществ камбалы (*Platichthys flesus* L.) в посленерестовый период. Труды ВНИРО, 1975, т. 96, с. 63—68.

Грауман Г. Б. Изменение биохимического состава икры в зависимости от морфо-биологических особенностей самок балтийской трески. Труды ВНИРО, 1972, т. 85, с. 63—67.

Дементьева Т. Ф. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. М., Изд-во «Пищевая промышленность», 232 с.

Кривобок М. Н., Токарева Г. И. Динамика веса тела и отдельных органов балтийской трески при созревании половых органов. Труды ВНИРО, 1972, т. 85, с. 46—55.

Крюгер Г. Формирование пополнения запаса трески (*Gadus morhua* L.) и кильки (*Sprattus sprattus* L.) Балтийского моря. Автореферат диссертации на соискание ученой степени канд. биол. наук, 1974, с.

Лаблайка И. А., Лишев М. Н., Узарс Д. В., Хозиосский С. А. Состав, состояние и эксплуатация запаса балтийской трески и ее значение в пищевых цепях моря. Рыбохозяйственные исследования СССР и ГДР в бассейне Балтийского моря, 1975, с. 31—37.

Масленникова Н. В. Содержание жира в мясе, икре и печени балтийской трески на разных стадиях ее развития. Сб. научно-технической информации ВНИРО, вып. 12, 1966.

Масленникова Н. В. Связь физиологического состояния балтийской трески с некоторыми показателями химического состава ее мышц, печени и яичников. Автореферат диссертации на соискание ученой степени канд. биол. наук, 1968, 25 с.

Токарева Г. И. Некоторые данные об особенностях роста балтийской трески. Труды АтлантНИРО, 1963, вып. 10, с. 179—192.

Токарева Г. И. Динамика популяции балтийской трески в связи с особенностями ее биологии и промысла. Автореферат диссертации на соискание ученой степени канд. биол. наук, 1967, с.

Шатуновский М. И., Богоявленская М. П., Вельтищева И. Ф., Масленникова Н. В. Исследования генеративного обмена балтийской трески. Труды ВНИРО, 1975, т. 96, с. 57—62.

Широкова М. Я. Темп полового созревания поколений балтийской трески, облавливаемых промыслом в 1961—1963 гг. Труды ВНИРО, 1969, вып. 21, с. 37.

Investigations of metabolism in Baltic cod in the maturation and spawning seasons

Veltishcheva I. F.,
Tokareva G. I.

SUMMARY

The long-term investigations of metabolism in Baltic cod have indicated no noticeable difference in the metabolic rates in immature males and females. With the onset of maturity they become different. The most intensive metabolic rate is observed in specimens at first maturity, in females in particular. Specimens with a great amount of nutrients attain maturity earlier.

The biotic and abiotic conditions of the year may affect metabolism of cod which governs the time of spawning and number of sexual products spawned. Fluctuations in the metabolism of parents do not affect the quality of sexual products.

УДК 597—II : 597—151 : 597.593.8(261.26)

**СВЯЗЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ РЫБ
С ОСОБЕННОСТЯМИ ИХ ПОВЕДЕНИЯ
НА ПРИМЕРЕ САЙДЫ СЕВЕРНОГО МОРЯ**

А. Я. Сторожук

Одна из основных проблем, стоящих перед рыбохозяйственной наукой,—организация рационального использования популяций водных организмов.

Рациональное рыболовство основывается на детальном изучении биологии промысловых рыб, в частности, закономерностей их поведения и миграций и особенностей распределения в водоеме, которые связаны с физиолого-биохимическим состоянием популяций и особенностями внешней среды. В основе различных реакций поведения рыб лежат процессы метаболизма (эндогенные факторы), которые находятся под действием и контролем факторов внешней среды, а так как поведение рыб зависит от их физиологического состояния, то морфо-физиологические и физиолого-биохимические показатели могут быть использованы (в комплексе с гидрологическими данными) для прогнозирования сроков и характера миграций рыб, образования и распада промысловых скоплений, особенностей перемещения в места нагула и нереста, т. е. применяться в промысловой разведке.

М. Н. Кривобок и О. И. Тарковская (1957), которые установили, что недостаточное накопление липидов в теле балтийской салаки задерживало созревание половых продуктов, предлагают использовать величину содержания липидов в мышцах салаки для прогнозирования сроков ее нерестовых миграций.

Содержание липидов осенью в теле азовской хамсы может служить показателем начала ее зимовальной миграции в Черном море (Шульман, 1972). Более того, изучение липидного обмена азовской хамсы позволило не только успешно прогнозировать сроки осеннего хода хамсы через Керченский пролив, но и его интенсивность (Тараненко, 1964).

Д. А. Шубников (1960) установил связь между скосячиванием атлантическо-скандинавской сельди и ее жирностью. Изучение величины жиронакопления с помощью морфо-физиологических показателей в преднерестовый период может способствовать уточнению прогнозов сроков нерестовой миграции балтийской трески (Шатуновский и др. 1972) и трески Баренцева моря (Berger, Panasenکو, 1974).

Найдены также связи между поведением рыб и другими показателями их физиологического состояния. Так, в качестве теста начала зимовальной миграции атлантическо-скандинавской сельди Д. А. Шубников (1960) предлагает использовать содержание гемоглобина в ее крови, которое в этот момент несколько повышается. Наблюдается определенная связь между сезонной активностью щитовидной железы рыб и их поведением (Ноаг, 1959). Сопоставляя сезонное содержание уровня тироксина в плазме крови камбалы и вылов этого вида, Осборн

и Симпсон (Osborn, Simpson, 1973) показали достоверную отрицательную корреляцию между этими величинами.

Очевидно, в интересах рационального промысла в первую очередь необходимо исследовать наиболее важные в промысловом отношении виды. Однако в настоящее время некоторые из таких видов, интересные в экологическом плане, почти не изучены. К ним относится сайда — один из основных объектов советского рыболовства в Северной Атлантике.

Нами изучалась возможность применения некоторых показателей обмена веществ как индикаторов физиологического состояния для прогнозирования сроков нерестовых миграций и нереста североморской сайды. Рыб, выловленных в северной части Северного моря, подвергали полному биологическому анализу. Для оценки физиологического состояния использовали коэффициент зрелости — отношение массы гонад к массе рыбы без внутренностей (порки), коэффициент упитанности по Кларк — отношение массы порки $\times 100$ к кубу длины и индекс печени, вычисленный как отношение массы печени к массе порки. Поскольку печень сайды служит депо липидов, а кроме того, между относительной массой печени (индексом печени) и содержанием в ней липидов существует высокая положительная корреляция ($r = +0,86$), данный показатель следует рассматривать как индикатор обеспеченности организма сайды липидами (Сторожук, 1975).

Сайда — бореальный вид, широко распространенный в северной части Атлантического океана. Это — длинноцикловая рыба, достигающая возраста 18 лет и длины 120 см (Световидов, 1948). В Северном море, являющимся южной частью ареала этого политипического вида, сайда старше 12 лет встречается редко (менее 0,3% ее общего вылова). Общий вылов сайды в Северном море — 200 тыс. т, из них половина приходится на долю Советского Союза (Bulletin statistique, 1973).

В первые годы жизни для сайды характерны прибрежное распределение и вертикальные миграции, хотя протяженность горизонтальных миграций от года к году возрастает. Значительную часть времени молодь сайды проводит в толще воды, являясь объектом кошелькового промысла в прибрежных водах Норвегии и Исландии. По достижении сайдой размера 56 см 5—6-летние рыбы смешиваются со взрослыми, пополняя половозрелую часть популяции.

С наступлением половой зрелости заметно снижается весовой и линейный рост сайды (Cieglewicz, Draganik, 1969). Появление в организме генеративного обмена обуславливает не только изменения в характере метаболических процессов у половозрелой сайды, но и ее поведения. Так, дневное и ночное распределение мелкой и крупной сайды прибрежных вод Исландии и Норвегии в толще воды различается (Schmidt, 1955).

У половозрелой сайды, как и у большинства мигрирующих рыб средних широт, в годовом жизненном цикле можно выделить нагульный период, зимовку, преднерестовую миграцию, нерест. Отнерестившиеся в Северном море особи мигрируют на нагул в юго-восточном (банка Викинг и Норвежский желоб) и в восточном (юго-западное побережье Норвегии) направлениях. Питаясь, сайда активно преследует добычу, совершая при этом значительные суточные вертикальные миграции: днем держится у дна на глубине 100—270 м, а ночью выходит в слой 30—120 м (Chuksih et al., 1973). Во время откорма значительно повышается упитанность рыб, увеличивается содержание депонируемых в печени липидов (Сторожук, 1975). В сентябре — октябре интенсивность питания сайды снижается и начинается активный гонадогенез у половозрелых особей. С изменением физиологического состояния сайды изменяется ее отношение к факторам внешней среды, в первую очередь к температуре, солености и течениям: рыбы преиму-

щественно находятся в толще воды, у них нарушается регулярность суточных вертикальных миграций. Естественно, это оказывает влияние на эффективность вылова сайды донными орудиями лова (Jones, Jermyn, 1972). Так, вылов сайды донными тралами на единицу усилия в сентябре и октябре составлял 0,49 и 0,50, в ноябре и декабре — 0,39 и 0,34, а в январе, феврале и марте — 0,77, 0,77 и 0,97 т на час траления соответственно (Chuksin et al., 1973). Сходной была динамика уловов шотландского флота (Richards, 1974).

Гидроакустические данные и провальные траления показали, что, начиная уже с июля — августа, плотность концентраций сайды уменьшается и при довольно высокой активности косяки находятся у дна очень короткое время на протяжении суток (Chuksin et al., 1973). Эти изменения в поведении сайды в значительной степени связаны с генеративным циклом. Косвенным доказательством тому служит совсем иная динамика вылова на усилие шотландского флота в центральной части Северного моря, где в основном обитает молодая неполовозрелая сайда. Так, с сентября по январь вылов оставался очень стабильным (для траулеров 0,5—0,6, снюрреводов 0,06—0,08 т на час траления) (Jones, Jermyn, 1972; Richards, 1974). Таким образом, аналогичных изменений в поведении неполовозрелой сайды в осенне-зимний сезон не наблюдалось, если судить по эффективности вылова донными орудиями лова.

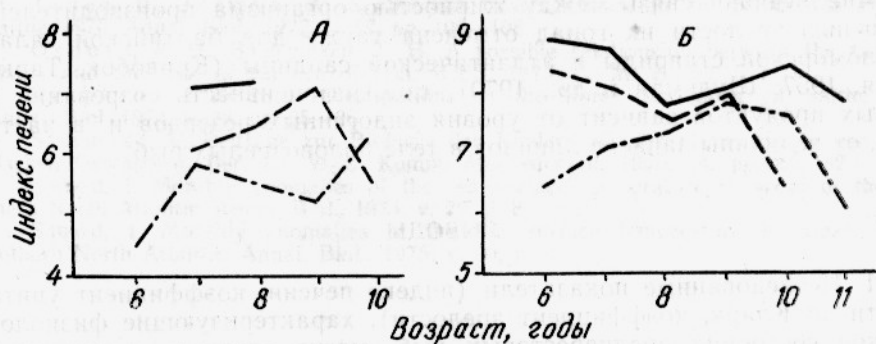
Как уже отмечалось, с октября по декабрь интенсивно развивались гонады сайды. У самок, которые несколько отстают от самцов по темпу созревания половых продуктов, в конце декабря заканчивается фаза интенсивного трофоплазматического роста ооцитов, а с ней основной процесс формирования половых продуктов. В декабре косяки сайды мигрируют в направлении свала глубин в северную часть Северного моря, где примерно с начала января образуют плотные преднерестовые скопления.

Поскольку в осенне-зимний период половые продукты сайды формируются в основном за счет внутренних ресурсов (Сторжук, 1975), то индекс печени, коэффициент упитанности как показатели уровня эндогенных трат и коэффициент зрелости как показатель степени развития гонад могут служить индикаторами изменения физиологического состояния сайды в этот период, чтобы установить сроки начала преднерестовой миграции рыб.

В результате несложных расчетов на основе этих показателей для октября — ноября 1971 г. и января — февраля 1972 г. установлено, что преднерестовая миграция сайды в конце 1971 г. происходила при величине индекса печени у самок 7,8%, у самцов — 6,5%, коэффициентов зрелости 14—16 и 12—14%, упитанности 0,689 и 0,699 соответственно. Полученные величины, очевидно, могут варьировать в разные годы.

Вариабильность величины исследованных показателей во время преднерестовой миграции сайды в отдельные годы зависит от количества резервных веществ, накопленных рыбами в предшествующий период в ходе нагула. Эта межгодовая изменчивость физиологического состояния популяции влияет не только на сроки преднерестовой миграции, но и на начало самого нереста. Так, сравнение величины индекса печени преднерестовой сайды в 1972, 1973 и 1974 гг. показало, что в январе 1972 г. энергетические запасы в организме производителей сайды были более низкими, чем в 1973 г. (самцы, $P < 0,01$; самки, $P < 0,05$), и в 1974 г. (самцы и самки, $P < 0,001$) (рисунок). Меньшему среднему значению этого показателя в январе 1972 г. соответствовала большая его вариабельность: коэффициент вариации 30 против 25,6 в 1974 г. и 27,1 в 1973 г. Это может служить дополнительным доказательством более благоприятного физиологического состояния преднерестовой сайды в 1973 и 1974 г. по сравнению с 1972 г., поскольку в экс-

перименте и в природных условиях показано, что вариабельность ряда признаков животных одной популяции может служить оценкой их состояния и данный показатель увеличивается с ухудшением условий существования (Никольский, 1953; Владимиров, 1974).



Индекс печени у самцов (А) и самок (В) сайды разного возраста в январе 1972 (— · — · —), 1973 (— — —) и 1974 (—) годов.

Упитанность преднерестовых особей сайды в январе была самой низкой для 1972 г. (таблица), однако эти различия не были достоверными ($t_d=1,8$; при $t_{0,05}=2,00$). В январе 1973 и 1974 г. индексы печени и коэффициенты упитанности по Кларк у производителей сайды были сходными ($t < t_{0,05}$).

Коэффициент упитанности по Кларк половозрелой сайды разного возраста в январе 1972—1974 гг. (числитель — самцы, знаменатель — самки)

Возраст, годы	Годы		
	1972	1973	1974
6	$0,716 \pm 0,007$	—	$0,702 \pm 0,005$
	$0,720 \pm 0,010$	$0,736 \pm 0,016$	$0,757 \pm 0,010$
	$0,718 \pm 0,034$	$0,692 \pm 0,014$	$0,701 \pm 0,013$
7	$0,685 \pm 0,010$	$0,723 \pm 0,008$	$0,714 \pm 0,010$
	$0,668 \pm 0,009$	$0,702 \pm 0,013$	±
8	$0,679 \pm 0,010$	$0,693 \pm 0,014$	$0,671 \pm 0,007$
	$0,650 \pm 0,009$	$0,712 \pm 0,036$	±
9	$0,685 \pm 0,016$	$0,725 \pm 0,022$	$0,678 \pm 0,013$
	$0,678 \pm 0,014$	$0,668 \pm 0,003$	±
10	$0,653 \pm 0,011$	$0,687 \pm 0,017$	$0,672 \pm 0,023$
	$0,678 \pm 0,008$	—	—
11 и более	$0,698 \pm 0,014$	—	$0,687 \pm 0,022$
Средние значения	$0,685 \pm 0,004$	$0,693 \pm 0,010$	$0,701 \pm 0,008$
	$0,687 \pm 0,005$	$0,709 \pm 0,006$	$0,703 \pm 0,007$

Таким образом, физиологическое состояние преднерестовой сайды в 1974 г. было хорошим, в 1973 г. — средним, в 1972 г. плохим. Различными оказались и сроки нереста в эти годы: выловлено в 1972 г. 5—7% сайды с текучими половыми продуктами в середине февраля, а в 1973 и 1974 гг. в конце января, т. е. в худшем по физиологическим индикаторам 1972 г. нерест задержался на две недели.

В то же время гидрологические условия (температура, соленость) этих лет на нерестилищах вдоль кромки континентального свала в начале года были сходными: донные температурные аномалии составляли $+0,5^{\circ}\text{C}$, солености — 0‰ (Smed, 1974, 1975).

Аналогичная связь между жирностью организма производителей и степенью зрелости их гонад отмечена также для балтийской салаки, черноморской ставриды и атлантической сардины (Кривобок, Тарковская, 1957; Шульман и др., 1970), т. е. интенсивность созревания половых продуктов зависит от уровня эндогенных резервов и, в частности, от величины запасов липидов в теле половозрелых рыб.

ВЫВОДЫ

1. Исследованные показатели (индекс печени, коэффициент упитанности по Кларк, коэффициент зрелости), характеризующие физиологическое состояние преднерестовых рыб, могут служить индикаторами при уточнении сроков образования преднерестовых скоплений и начала нереста сайды.

2. Найденные значения величины индекса печени, коэффициентов зрелости и упитанности по Кларк можно использовать как ориентировочные индикаторы начала преднерестовой миграции сайды.

3. При сходных гидрологических условиях в годы, когда эндогенные ресурсы преднерестовых особей сайды, оцениваемые по индексу печени и коэффициенту упитанности по Кларк, высоки, следует ожидать более раннего нереста вследствие интенсификации созревания половых клеток на заключительных этапах ово- и сперматогенеза.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Владимиров В. И. Вариабильность размеров рыб на ранних этапах жизни и выживаемость. В сб. «Разнокачественность раннего онтогенеза рыб», Киев, «Наукова думка», 1974, с. 227—254.

Кривобок М. Н., Тарковская О. И. Связь между созреванием половых продуктов салаки и количеством жира в ее теле. Труды Латв. отд. ВНИРО, 1957, т. 11, с. 301—316.

Никольский Г. В. О некоторых закономерностях динамики плодовитости рыб. В сб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии», М.-Л. изд. АН СССР, 1953, с. 199—206.

Световидов А. Н. Трескообразные. Рыбы, т. IX, вып. 4, М.-Л., 1948, 221 с.

Сторожук А. Я. Сезонная динамика физиолого-биохимического состояния сайды Северного моря. Труды ВНИРО, 1975, т. 96, с. 114—120.

Тараненко Н. Ф. Уровень жировых запасов в теле азовской хамсы как показатель воспроизводительных свойств и сроков миграции. Труды АзчерНИРО, 1964, вып. 22, с. 137—147.

Шатуновский М. И., Богоявленская М. П., Вельтищева И. Ф., Кривобок М. Н., Масленникова Н. В., Токарева Г. И. Динамика физиолого-биохимического состояния промысловых рыб северо-восточной Атлантики в течение жизненного и годового цикла. ОНТИ ВНИРО, 1972, 68 с.

Шубников Д. А. Динамика некоторых биологических показателей атлантиско-скандинавской сельди в летний период. В сб. «Труды сов. ихтиол. комиссии АН СССР», 1960, вып. 13, с. 393—396.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., изд-во «Пищевая пром-сть», 1972, 368 с.

Шульман Г. Е., Ревина Н. И., Сафьянова Т. Е. Связь физиологического состояния с особенностями овогенеза пелагических рыб. Труды ВНИРО, 1970, т. 69, вып. 2, с. 96—108.

Berger, T. S., Panasencko, L. D. Relationship between beginning of spawning migration and fatness of mature cod. ICES 1974. C. M. F: 23, p. 1—6.

Bull. Statis., ICES, 1973, v. 57, C. M. Gen: 8, 21 p.

Chuksin, Ju. V., Prosvirov, E. S., Chuklebov, G. E. Soviet saithe fishing in the North Sea, 1971. Annal. Biol., 1973, v. 28, pp. 123—127.

Cieglewicz, W., Draganik, B. Charakterystyka wzrostu Czarniaka (P. virens L.) z Morza Norweskiego i Morza. Pol. Prace Morskiego Inst. Ryback, 1969, t. 15, S. «A», ss. 133—152.

Hoar, W. S. Endocrine aspects in the ecological adaptation of fishes. In «Compar. Endocrin». 1959. Ed. A. Gorbman, N. Y., pp. 1—23.

Jones, R., Jermyn, A. S. Scottish investigations on the North Sea stock of saithe, 1970, Annal. Biol., 1972, v. 27, pp. 106—108.

Osborn, R. H., Simpson, T. H. A possible relationship between the thyroidal status and the ease of capture of fish. ICES, 1973, C. M. B: 23, 5 p.

Richards, I. Scottish investigations on the North Sea stock of saithe 1972. Annal. Biol. 1974. v. 29, pp. 95—96.

Schmidt, V. Beiträge zur Biologie des Köhlers (Gadus virens L.) in den iständischen Gewässern. Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch. 1955, 14, pp. 46—82.

Smed, I. Monthly anomalies of the sea surface temperature in areas of the northern North Atlantic. Annal. Biol., 1974, v. 29, p. 8.

Smed, I. Monthly anomalies of the sea surface temperature in areas of the northern North Atlantic. Annal. Biol., 1975, v. 30, p. 9.

*The relationship of the physiological condition
of fish and their behavioural pattern with special
reference to saithe from the North Sea*

Storozhuk A. Ya.

SUMMARY

The hepatosomatic index, condition factor and maturity coefficient which are characteristic indices of the physiological condition of pre-spawning fish are investigated to be used as indicators of the time when the pre-spawning concentrations of saithe are formed and spawning season begins.

When the endogenic resources of the pre-spawners estimated by the hepatosomatic index and condition factor are characterized by high values the spawning is expected to start earlier due to intensified maturation of sexual cells at the final stages of oogenesis and spermatogenesis.

УДК 597.562 : 597—1.05 : 597—113.4

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ
В ТКАНЯХ СЕВЕРОМОРСКОЙ САЙДЫ (*Pollachius virens* L.)
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПОЛА, ВОЗРАСТА И СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ**

А. Я. Сторожук, С. А. Петухов, Н. П. Морозов

При санитарно-гигиеническом нормировании допустимого содержания металлов в морепродуктах, при построении балансовых биогеохимических моделей миграции металлов в морских экосистемах и решении других научных и практических задач необходимо знание путей поступления, уровней содержания, перераспределения тяжелых металлов в организмах гидробионтов, их биологической роли и степени токсичности.

В последнее время в связи с разработкой различных вариантов программ мониторинга химического состояния морской среды возрос интерес к промысловым рыбам как потенциальным тест-объектам для контроля загрязнения моря различными токсикантами, в том числе и тяжелыми металлами.

При решении всех этих задач, по нашему мнению, необходимо учитывать динамику содержания тяжелых металлов в органах и тканях рыб, обусловленную не только размерными и сезонными различиями (Topping et al., 1975), но и физиологическими и экологическими особенностями организма рыб (пол, стадия зрелости и др.).

В предлагаемом сообщении рассмотрены некоторые из указанных зависимостей на примере североморской сайды. Материал для исследования был собран в Северном море, в районе Шотландских островов и банки Викинг в январе 1974 г.

Пробы тканей и органов сайды массой 20—50 г запаивали в полиэтиленовые пакеты и замораживали. В лаборатории пробы высушивали и озоляли в муфельной печи при температуре не выше 450°C. Навеску золы (0,1—0,5 г) растворяли в концентрированной азотной кислоте (ос. ч) в герметизированном тефлоновом стакане при нагревании до 100°C в течение 2 ч. Полученные растворы вводили в ацетиленово-воздушное пламя атомно-абсорбционного спектрофотометра «Hitachi-207». Стандартные растворы готовили из реактивов особой чистоты и деионизированной воды (Морозов и др., 1974).

Параллельно с отбором проб для определения тяжелых металлов проводился полный биологический анализ исследуемых рыб и отбор проб мышц и гонад для последующего биохимического анализа. Количественное определение липидов проводилось методом, предложенным Дж. Фолчем (Folch et al., 1957). Удельное содержание липидов определялось как отношение абсолютного содержания липидов в печени к массе порки (в г/кг).

Результаты исследований представлены в таблице. Поскольку динамика содержания рассматриваемых металлов в органах и тканях рыб, обитающих в одном районе, обусловлена в значительной степени физиолого-биохимическими особенностями организма рыб (Сторожук,

Никоненко, 1976), наряду с определением содержания металлов в отдельных органах и тканях оценивали некоторые биохимические показатели (содержание липидов).

Содержание тяжелых металлов (в мг % зола) и липидов (в г/кг) в органах и тканях североморской сайды (*Pollachius virens* L.)

Металл	Самцы				Самки			
	печень	мышцы		гона- ды	печень	мышцы		гона- ды
		красные	белые			красные	белые	
Неполовозрелые особи (4—5 лет)								
Марганец	5,2(1)	—	3,1(6)	—	6,3(3)	—	3,5(2)	2,4(1)
Медь	16,1(1)	—	3,4(5)	—	18,9(3)	—	—	14,0(1)
Цинк	130,6(1)	—	73,3(6)	—	161,8(3)	—	69,0(2)	100,0(1)
Кобальт	1,6(1)	—	1,4(6)	—	1,5(2)	—	1,1(2)	0,8(1)
Свинец	5,6(1)	—	4,1(7)	—	—	—	6,2(2)	1,7(1)
Кадмий	0,4(1)	—	0,2(7)	—	0,4(3)	—	0,3(1)	0,2(1)
Липиды *	14,9(5)**	4,11(5)	0,74(5)	1,23(5)	18,5(7)**	4,72(7)	0,7(7)	1,0(7)
Половозрелые особи (6—7 лет)								
Марганец	7,8(3)	3,7(2)	3,0(4)	4,5(4)	8,5(5)	2,5(2)	2,8(9)	4,4(4)
Медь	27,5(3)	11,8(2)	3,6(4)	13,7(4)	37,4(5)	17,7(2)	5,5(5)	7,5(4)
Цинк	192,8(3)	157,5(2)	106,6(4)	114,0(4)	415,7(5)	113,5(2)	101,9(5)	89,7(4)
Кобальт	1,5(3)	1,3(2)	1,1(4)	1,6(4)	2,4(4)	1,7(1)	1,6(4)	2,3(3)
Свинец	4,3(3)	3,5(2)	3,3(4)	4,5(4)	4,7(5)	5,5(2)	3,3(5)	3,4(4)
Кадмий	1,1(3)	0,22(2)	0,33(4)	0,3(4)	1,1(5)	0,2(2)	0,3(5)	0,15(4)
Липиды	26,6(10)**	5,09(10)	0,84(10)	2,64(10)	35,7(9)**	6,52(9)	0,84(9)	4,49(9)
(9 лет)								
Марганец	6,4(3)	—	—	2,7(1)	6,7(3)	4,0(3)	3,1(3)	3,7(3)
Медь	21,0(3)	—	—	7,0(1)	38,9(3)	6,9(3)	4,3(6)	9,7(3)
Цинк	157,8(3)	—	—	88,4(1)	191,3(3)	112,5(3)	81,5(6)	158,5(3)
Кобальт	1,4(3)	—	—	1,4(1)	1,5(3)	1,5(3)	1,2(6)	1,6(3)
Свинец	4,1(3)	—	—	2,1(1)	4,9(3)	4,9(3)	3,9(6)	3,6(3)
Кадмий	0,8(3)	—	—	0,13(1)	0,4(3)	0,3(3)	0,2(6)	0,2(3)
Липиды	40,2(4)**	5,46(4)	0,84(4)	2,19(4)	43,1(8)**	5,81(8)	0,64(8)	4,34(8)

* Относительное содержание.

** Удельное содержание.

Примечание. В скобках — число исследованных особей.

Учитывая значительные физиолого-биохимические изменения в организме сайды в период ее созревания и старения (Сторожук, 1976), все исследованные рыбы были разделены на три группы:

1) неполовозрелые особи в возрасте 4—5 лет (III стадия развития гонад);

2) средневозрастные половозрелые особи в возрасте 5—7 лет, (IV стадия развития гонад);

3) старые половозрелые особи в возрасте более 9 лет (IV стадия развития гонад).

Кроме того, учитывая специфику обменных процессов у особей разного пола (Сторожук, 1976), самцов и самок сайды рассматривали отдельно. Сравнение полученных результатов с аналогичными данными по североморской сайде Г. Топпинга с соавторами (Topping et al. 1974) обнаруживает различия, видимо, вследствие разницы в методах отбора, предварительной обработки и анализа проб.

Печень. Наибольшая концентрация исследованных металлов отмечена в печени. И у самцов, и у самок содержание большинства из рассматриваемых металлов в печени было выше у половозрелых рыб, чем у неполовозрелых, что может быть связано с особенностями спектра

питания сравниваемых групп рыб, а также со спецификой биохимических процессов в печени неполовозрелых и половозрелых особей. Параллельное изучение биохимических процессов в организме и микроэлементного состава органов позволяет предположить связь между обменными процессами (в частности липидным обменом) и концентрацией некоторых микроэлементов группы металлов (Боечко, 1974). Известно, что липидный обмен связан с ферментной системой КоА. Микроэлементы, изменяя активность липолитических ферментов, воздействуют на отдельные стороны липидного обмена (Бойнар, 1953; Боечко, 1974; Porter et al., 1957).

Исследование содержания липидов в печени у неполовозрелой и половозрелой сайды показало, что относительное содержание липидов, а также удельное содержание липидов выше у половозрелых рыб.

Среди половозрелых рыб концентрация микроэлементов ниже у «старых» особей по сравнению со «средневозрастными». Ранее было отмечено (Сторожук, Никоненко, 1976), что у сайды зимой на фоне резкого снижения интенсивности питания происходит активный гонадогенез и микроэлементы, так же как и органические компоненты (липиды и белки), используются в построении генеративной ткани, поступая из печени и мышц. При этом в результате большой относительной массы гонад эндогенные траты у особей старшего возраста выше, отчего содержание исследуемых металлов в печени у «старых» особей сайды ниже, чем у «средневозрастных».

Более низкое содержание как липидов, так и ряда биологически важных микроэлементов в печени самцов по сравнению с самками, по-видимому, связано с повышенным темпом генеративного обмена самцов в осенне-зимний период при отрицательном общем балансе.

При выявлении сезонной, возрастной, половой динамики содержания металлов в печени необходимо учитывать не только биохимическую, но и морфологическую изменчивость этого органа, так как иначе можно сделать биологически неверные выводы. Например, снижение относительной концентрации металлов в печени сайды в нагульный период не означает изменения абсолютного количества того или иного элемента в органах, так как масса печени увеличивается в этот период более, чем вдвое. В этом случае, сравнивая относительное содержание того или иного элемента в печени у двух особей одной популяции, отловленных в один и тот же сезон в разных районах ареала, но находящихся в различном физиологическом состоянии (например, половозрелая самка и неполовозрелый самец) можно сделать неправильный вывод о различном содержании этого элемента в исследованных районах, предположив одинаковый уровень биоаккумуляции.

Мышцы сайды, как и большинства других рыб, представлены белыми скелетными мышцами и красной латеральной мускулатурой.

В красных мышцах, которым свойственна повышенная метаболическая активность (Braekkan, 1956; Wittenberger, 1967), содержание липидов выше, чем в белых (Braekkan, 1958). Как видно из таблицы, содержание таких биологически важных металлов, как Zn и Cu в красных мышцах как самцов, так и самок выше, чем в белых.

Содержание исследованных металлов в белых мышцах половозрелых и неполовозрелых рыб довольно сходно. Можно отметить лишь повышенную концентрацию Zn в мышцах «средневозрастных» рыб.

Гонады. Содержание металлов в гонадах всех рассматриваемых возрастных и половых групп близко к содержанию металлов в мышцах. В гонадах старых самцов рассматриваемых металлов содержится меньше, чем в гонадах средневозрастных. Для гонад самок этих же возрастных групп различия в содержании металлов выражены гораздо слабее.

Как видно из таблицы, содержание липидов в гонадах всех рассмотренных групп рыб соответствует содержанию металлов.

В работах посвященных рассматриваемым вопросам (Сторожук, Никоненко, 1976; Portman, 1973; Torpning et al., 1975; Bohn, Mc Elroy, 1976), в настоящее время трудно выявить какие-либо четкие тенденции в динамике тяжелых металлов в органах и тканях рыб в зависимости от сезонной и возрастной (размерной) изменчивости особей. Исключение составляет ртуть, зависимость накопления которой от возраста (размера), положения в трофической цепи рыб показана многими исследователями (Peterson et al., 1973; Scott, 1974; Waldichuk, 1974; Bacci et al., 1976). Отсутствие выраженных тенденций в отношении других тяжелых и переходных металлов объясняется, на наш взгляд, недостаточно точным соблюдением всех критериев при отборе особей того или иного вида рыб для анализа. Например, часто, анализируют сборные пробы, куда входят рыбы одного вида, которые могут различаться по половым, возрастным и другим характеристикам. Если учесть еще различия в методах подготовки и анализа проб, то становится понятной противоречивость некоторых данных и выводов разных авторов.

Таким образом, можно предположить, что возрастные различия в содержании металлов в органах и тканях рыб, обитающих в одном районе, обусловлены главным образом физиолого-биохимическими особенностями онтогенеза и в меньшей степени возрастом (размером) рыб как характеристикой времени накопления индивидуальных химических элементов из водной среды. Поэтому отбор проб для изучения сезонной, половой, возрастной (размерной) изменчивости содержания металлов, должен быть таким, чтобы получить полную информацию по каждой из исследуемых особей.

ВЫВОДЫ

1. Концентрация исследованных микроэлементов в печени, мышцах и гонадах сайды Северного моря обусловлена их морфо-функциональными особенностями.

2. Существует возрастная и половая изменчивость содержания металлов в органах и тканях сайды; можно предположить существование связи между обменными процессами (в частности липидным обменом) и концентрацией рассмотренных металлов.

3. Наибольшая концентрация металлов наблюдается в печени сайды, наименьшие — в белой скелетной мускулатуре.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Боечко Ф. Ф. Изучение роли микроэлементов (кобальта, марганца, олова) в липидном обмене. — Автореферат диссертации на соиск. уч. степен. д-ра биол. наук. Киев, 1974, 52 с.

Бойнар А. О. Биологическая роль микроэлементов в организме животных и человека. М., «Советская наука», 1953, 491 с.

Морозов Н. П., Тихомирова А. А., Никоненко Е. М. Опыт определения микроэлементного состава морских гидробионтов. — «Труды ВНИРО», 1974, т. 100, с. 28—31.

Сторожук А. Я. Сезонная динамика физиолого-биохимического состояния сайды (*Pollachius virens* L.) Северного моря. — «Труды ВНИРО», 1975, т. 96, с. 114—120.

Сторожук А. Я., Никоненко Е. М. Сезонные изменения содержания отдельных микроэлементов в организме сайды. — «Материалы VII Международного симпозиума по морской медицине», 23—30 сентября 1976 г., Одесса, М., 1976, 94 с.

Bacci, E., Angotzi, G., Bralia, A., Lampariello, L., Zanette, E. Etude sur une population humaine exposée au methylmercury par la consommation de poisson. Revue Int. d'océanogr. médicale, 1976, t. XLI—XLII, p. 127—142.

Bohn Arne, McE Iroy, R. O. Trace metals (As, Cd, Cu, Fe, Zn) in Arctic cod (*Boreogadus saida*) and selected zooplankton from Stratheona Sound, North Baffin Island. J. Fish. Res. Bd. Can. 1976, v. 33, No. 12, y. 2836—2840.

Braekkan, O. R. Function of the red muscle in fish. Nature, 1956, v. 178, No. 4536, p. 747—748.

Braekkan, O. R. Vitaminer: Norsk Fisk III. Reports on technological research concerning Norwegian fish industry. 1958, v. III. No. 6, p. 32.

Folch, J., Lees, M., Stanley, S. G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. J. Biol. Chem., 1957, v. 226, No. 1, p. 498—509.

Peterson, C. L., Klawe, W. L., Sharp, G. D. Mercury in tunas, a review. Fish. Bull., 1973, v. 71, No. 3, p. 603—613.

Porter, I. W., Wakil, S. J., Tietz, A., Jacob, M. I., Gibson, D. M. Studies on the mechanism of fatty acid synthesis II. Cofactor requirements of the soluble pigeon liver system. Biochem. et Biophys. Acta, 1957, v. 242, No. 5393, p. 95—97.

Portman, J. P. The relationship between age of fish and the levels of accumulated substances. ICES, C. M., 1973/E: 12, 6 p.

Scott, D. P. Mercury concentration of white muscle in relation to age, growth and condition in four species of fishes from Clay Lake, Ontario. J. Fish. Res. Bd. Can., 1974, v. 31, No. 11, p. 1723—1729.

Topping, G., Pirie, J. M., Graham, W. C., Shepherd R. J. An examination of the heavy metal levels in muscle, kidney and liver of saithe in relation to year class, area of sampling and season. ICES, C. M. 1975/E: 37, 8 p.

Waldichuk, M. Some biological concerns in heavy metals pollution. In «Pollution and physiology of marine organisms». Ed. F. J. Vernberg & W. B. Vernberg, 1974, Acad. Press Rapid Manuscript Reproduction, N. Y., S. Fr., Lon., p. 1—58.

Wittenberger, C. On the function of the lateral red muscle of teleost fishes. Rev. Roumaine Biol. Ser. zool., 1967, c. 12, No. 2, p. 139—144.

*Variations in the content of heavy and transient
metals in tissues of saithe (Pollachius virens L.)
from the North Sea with regard to sex, age
and maturity stage*

Storozhuk A. Ya., Petukhov I. A.,
Morozov N. P.

SUMMARY

The analysis of variations in the content of zinc, copper, cobalt, cadmium, manganese and lead in white and red muscles, liver and gonads of the saithe has shown that the maximum concentrations of the trace metals occur in the liver whereas the lowest concentrations are observed in white skeletal muscles. The analysis has revealed a positive correlation between the amount of fat accumulated in the liver and concentration of the metals involved. Besides, the content of trace elements is also higher in the liver of mature fish of both sexes. However the trend is more distinctly seen in females which seems to be due to a more intensive generation metabolism in males in autumn and winter. The content of heavy metals and lipids is higher in the lateral red muscles than in white muscles because of a more intensive metabolic activity of the latter. The content of metals in organs and tissues of saithe of both sexes is mainly dependent upon morphofunctional characteristics of tissues at different stages of ontogenesis.

УДК 597—15+597—11

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ АНТАРКТИЧЕСКИХ РЫБ

А. Н. Козлов

Ихтиофауна антарктических вод, включающая рыб, различных по происхождению и степени эндемизма, батиметрическому и географическому распределению (Norman, 1937, 1938; Nybelin, 1947; Андрияшев, 1964; Пермитин, 1974), своеобразна. Особенно интересно широко распространённое в водах высоких широт южного полушария эндемичное надсемейство *Notothenioidae*, составляющее (по количеству видов) около 3/4 всей ихтиофауны антарктических вод. Надсемейство нототеноидных рыб (Андрияшев, 1964) сформировано из представителей автохтонной холодолюбивой ихтиофауны и предки современных видов антарктических рыб также населяли умеренные и холодные воды южного полушария. Все виды нототеноидных рыб — эндемики нотальных и холодных вод Южного океана и не имеют аналогов в умеренных и арктических морях северного полушария.

В процессе адаптации нототеноидные рыбы освоили различные экологические ниши — от литорали до континентального склона. Ареалы многих видов довольно широки и охватывают прибрежные области вокруг материка Антарктиды (циркумантарктическое распространение), а некоторые виды обитают только в локальных районах материкового и островных шельфов. В связи с таким распределением различаются и условия обитания антарктических рыб. Среди нототеноидных рыб встречаются как крайне холодноводные, живущие при температуре, близкой к точке замерзания морской воды (минус 1,9°C), так и нотальные, обитающие в умеренных водах при температуре 2—5°C (Norman, 1937; Nybelin, 1947, Андрияшев, 1964). Термические условия в пределах ареала нототеноидных рыб довольно разнообразны; температура воды уменьшается в широтном направлении с севера на юг. Вблизи зоны антарктической конвергенции (район о-ва Южная Георгия) температура поверхностных вод колеблется от 0,6° (зимой) до 4° (летом). Придонные температуры на глубине 250—350 м в течение года изменяются незначительно: от 1,4° до 1,8° (Макаров, 1956; Масленников, 1969). Вблизи зоны антарктической дивергенции (район Южных Оркнейских островов) температура поверхностных вод изменяется от минус 1,7—1,8° (зимой) у кромки льдов до 1—1,2° (летом), придонного слоя — от минус 0,2° (летом) до минус 1,3° (зимой) (Макаров, 1956; Масленников, 1969). Еще более суровые термические условия обитания рыб отмечены в шельфовых водах, омывающих Антарктиду. Большая часть прибрежных вод почти круглый год покрыта паковым льдом, что влияет на вертикальную структуру вод. Среди сплоченных льдов температура воды почти постоянна во все времена года и колеблется от минус 1,5—1,8° (летом) до минус 1,8—1,9° (зимой) (Макаров, 1956; Леденев, 1969). Придонная температура в течение года существенно не

отличается от поверхностной. Небольшой прогрев поверхностного слоя летом обычно не распространяется на глубины (Кпox, 1970).

Рассмотрим, как влияют термические условия обитания на развитие эколого-физиологических особенностей антарктических рыб. Интереснейшим примером термической адаптации является приспособление антарктических рыб к очень низким температурам. В процессе эволюции у них выработались определенные физиологические и биохимические механизмы, уменьшающие воздействие неблагоприятных термических условий и позволяющие им выживать при температурах, близких к замерзанию. У антарктических рыб были обнаружены специфические сахаропроизводные вещества — гликопротеины. Это — высокомолекулярные соединения, которые состоят из двух свободных аминокислот — аланина и треонина (белковая группа) и сахаров — ацетилгалактозамина и галактозы (Devries, 1970, 1971; Devries, Wohlschlag, 1969). Функция этих так называемых «холодовых стабилизаторов» сводится к препятствию кристаллообразования молекул воды в сыворотке крови. Адсорбируясь на поверхности мельчайших кристаллов льда, они препятствуют их дальнейшему росту и предотвращают гибель рыб от переохлаждения. В связи с этим низкая температура воды для антарктических рыб уже не имеет особого значения, поскольку вещества-антифризы понижают точку замерзания сыворотки крови до уровня, лежащего ниже точки замерзания морской воды.

В зависимости от различных термических условий обитания у антарктических рыб такие физиологические процессы, как гаметогенез, дыхание и рост, протекают по-разному.

Адаптивные изменения в процессе гаметогенеза проявляются при сравнении качественных и количественных показателей воспроизводительной способности у разных видов антарктических рыб. Сходные по размерам два вида нототений из разных по термике районов различаются по плодовитости, размерам ооцитов и содержанию в них питательных веществ (жира). Так, у *Notothenia neglecta* из района Южных Оркнейских островов плодовитость (20—30 тыс. икр.), размеры икринок (3 мм) и содержание жира в них (4,4%). У *Notothenia gibberifrons* из района о-ва Южная Георгия при более высокой плодовитости (80—100 тыс. икр.) размеры икринок (1,6—1,8 мм) и содержание в них жира (3,7%) меньше, чем у первого вида нототений (Everson, 1970; Пермитин, Сильянова, 1971; Козлов, 1975). Известно, что большинство видов рода *Notothenia*, обитающих на шельфе Южных Оркнейских островов и о-ва Южная Георгия, откладывают небольшие икринки и характеризуются повышенной плодовитостью по сравнению с видами рода *Trematomus* — обитателями материковых вод Антарктики (Marshall, 1953, 1964; Андрияшев, 1964; Dearborn, 1965; Everson, 1970; Пермитин, Сильянова, 1971). Таким образом, у холодноводных видов (род *Trematomus*) в яичниках содержится меньшее количество икринок, но с большим количеством питательных веществ, у менее холодноводных видов (род *Notothenia*) количество икринок больше, но содержание питательных веществ в них меньше. Эти различия определяются условиями существования и способствуют повышению выживаемости потомства.

Подобная закономерность отмечена при сравнении двух популяций антарктической креветки *Notocrangon antarctica* из районов Южных Оркнейских островов и о-ва Южная Георгия. Различия выражаются в уменьшении (вдвое) плодовитости и увеличении размеров вынашиваемых яиц у особей из более холодного района Южных Оркнейских островов по сравнению с особями, обитающими у о-ва Южная Георгия (Макаров, 1970).

Увеличение размеров икринок и повышение содержания в них питательных веществ у более холоднотермических популяций одного и того же вида или близких видов прослеживается и у рыб северных морей

(Расс, 1941; 1948; Шатуновский, 1970). Как отмечает Т. С. Расс (1948), подобные различия, видимо, не зависят от кормности районов, в которых обитают исследуемые виды рыб, а связаны с температурой, при которой развиваются икринки. Икринки, как правило, тем крупнее, чем ниже температура их обитания.

Термические условия обитания антарктических рыб сказываются на степени активности таких физиологических функций, как дыхание и рост. Интенсивность обмена, приведенного к температуре 0°C , у арктических холодноводных рыб значительно выше, чем у видов умеренных и тропических вод (Scholander et al., 1953). Исследования метаболизма антарктических рыб показали, что скорость обмена у них гораздо выше, чем можно было предполагать. У нототениевых рыб (род *Trematomus*), обитающих при низких (отрицательных) температурах, потребление кислорода в несколько раз выше, чем у рыб умеренных широт (и тем более тропических) при экстраполяции до такой же низкой температуры (Wohlschlag, 1960, 1964, 1968). Эти данные характеризуют высокую степень метаболической адаптации антарктических рыб к холоду. Уровень обмена у них в пределах зоны деятельного состояния меняется соответственно изменениям температуры. Так, у *Trematomus bernacchii* при уменьшении температуры воды от минус $1,0^{\circ}$ до минус $1,9^{\circ}\text{C}$ скорость потребления кислорода возрастает с 42,3 до $85,1 \text{ мг/кг/ч}$. С увеличением же температуры выше 0°C у особей этого вида снижается плавательная активность и падает интенсивность обмена (уменьшается количество потребляемого кислорода). Температура $5\text{--}6^{\circ}\text{C}$ выше нуля для рыб рода *Trematomus* летальна (Wohlschlag, 1960, 1964, 1968). У видов рода *Notothenia* уровень обмена, измеренный по интенсивности потребления кислорода, ниже, чем у видов рода *Trematomus* (Ralph, Everson, 1968; Holeyton, 1970). Эти данные указывают на крайнюю стенотермность и холодолюбивость некоторых видов антарктических рыб, обитающих в шельфовых водах материка.

Антарктические рыбы близкородственных видов, обитающие в разных по термическим условиям районах ареала, различаются по темпу роста и по размерам. Большинство нототениевых рыб, обитающих на материковом шельфе, мельче рыб, обитающих севернее. Так, *Trematomus bernacchii* в заливе Мак-Мердо (летом придонная температура составляет минус $1,4^{\circ}\text{C}$) достигает 20 см примерно за 8 лет. В относительно более теплых водах района земли Адели (летом придонная температура минус $0,5^{\circ}\text{C}$) рыбы этого вида достигают длины 20 см за 6—7 лет, а на шельфе о-ва Южная Георгия, где придонные воды прогреваются выше 1°C , — 30 см за 4—5 лет (Wohlschlag, 1968. Hureau, 1970). Подобные особенности роста характерны и для другого вида трематомусов — *Trematomus hansonii*. В районе земли Адели самцы этого вида достигают в среднем длины 21 см и массы 205 г, самки соответственно 30 см и 590 г (Hureau, 1970). На шельфе о-ва Южная Георгия этот вид (по нашим данным) растет лучше и достигает больших размеров. Максимальная длина самок составляла 42 см, масса 900 г, самцов — соответственно 30 см и 350 г.

Одной из причин таких различий в росте некоторых видов антарктических рыб (помимо характера питания и обеспеченности пищей) могут быть разные термические условия обитания. У видов, обитающих в районах с положительной придонной температурой, видимо, значительно большая часть энергии метаболизма идет на рост, чем у видов, обитающих в более холодных (с отрицательной температурой) водах. Подобная закономерность характерна и для некоторых видов рыб, обитающих в северных и полярных районах северного полушария. В пределах одной систематической группы (например, род *Liparis*) к полюсу размеры видов уменьшаются, особи арктических видов мельче особей северо-бореальных (Расс, 1941, 1948).

Рассмотрим, какое влияние на формирование эколого-физиологических особенностей антарктических рыб оказывают такие важные экологические факторы, как обитание у дна или пелагиали, характер питания и обеспеченность пищей.

Для ихтиофауны антарктических вод характерна тенденция к адаптации к пелагическим условиям некоторых видов донных рыб, которая, несомненно, носит вторичный характер и связана с использованием рыбами богатой кормовой базы пелагиали шельфовых вод (Nybelin, 1947; Olsen, 1954; Андрияшев, 1964, Permitin, 1970). Среди таких вторично пелагических рыб можно отметить мраморную нототению — *Notothenia rossi marmorata*, трематомусов — *Trematomus borchgrevinki*, *Trematomus newnesi* из семейства *Nototheniidae*, полосатую белокровную рыбу — *Champsocephalus gunnari*, георгианскую белокровную рыбу — *Pseudochaenichthys georgianus* из семейства *Chaenichthyidae*. Большинство рыб указанных видов становятся пелагическими в определенные периоды года. Донные и придонные виды — *Notothenia gibberifrons*, *Notothenia kempfi*, *Notothenia squamifrons* и другие также в определенные сезоны года совершают небольшие вертикальные миграции.

Периодические (сезонные) вертикальные миграции имеют важное значение в жизни рыб, так как являются адаптацией данного вида к использованию конкретных условий своего ареала в соответствии с меняющимися потребностями рыб на разных этапах жизненного и годового циклов и с изменениями внешних условий (Мантейфель, 1959, 1961).

«Биологический смысл миграций рыб состоит в расширении ареала вида или популяции за счет таких районов, которые по своим условиям не могут служить ареной их жизнедеятельности все время и энергия которых ассимилируется в отдельные сезоны года, либо на определенных стадиях развития» (Марти, 1970). Действительно, некоторые виды антарктических рыб, обитающие в шельфовых водах о-ва Южная Георгия (мраморная нототения — *Notothenia rossi marmorata*, белокровные рыбы — *Champsocephalus gunnari*, *Pseudochaenichthys georgianus*), начинают совершать вертикальные миграции во время появления в верхних слоях воды скоплений высокоэнергетического объекта питания — криля (летне-осенний сезон). У других донных и придонных видов (зеленая нототения — *Notothenia gibberifrons*, *Notothenia kempfi*, *Notothenia squamifrons*) небольшие вертикальные миграции в придонном слое связаны с опусканием криля в придонные слои в осенне-зимний период. Следовательно, вертикальные миграции антарктических рыб некоторых видов являются приспособлением к условиям среды и определяются в основном биотическими факторами, в частности сезонным характером вертикальных миграций основных объектов питания. Исследования миграций рыб показали, что каждая кормовая миграция складывается в процессе эволюции как адаптация к использованию скоплений пищи при ее наибольшей доступности и отражает в себе особенности биологии кормовых организмов (Мантейфель, 1959, 1961; Марти, 1961). Следовательно, вертикальные миграции дают возможность рыбам расширить ареал и увеличить обеспеченность пищей.

Среда обитания определяет не только характер миграции вида, но и связанные с ними морфологические и физиологические особенности, что проявляется в развитии мощного локомоторного аппарата — хвостовой и грудные плавники (мраморная нототения) или типично пелагической формы тела (серебрянка, полосатая белокровная рыба).

Хорошим индикатором степени активности рыб является относительная масса сердца, так как размеры сердца зависят от особенностей мышечной деятельности рыб определенного вида. По относительной массе сердца, т. е. по степени активности антарктических рыб некоторых

видов можно разбить на экологические группы. Среди белокровных рыб наибольшая относительная масса сердца у видов, ведущих придонно-пелагический образ жизни (георгианская белокровная рыба, полосатая белокровная рыба). У донной белокровной рыбы — *Chaenocephalus aceratus* относительная масса сердца меньше, чем у двух предыдущих видов. Аналогичная закономерность была отмечена и у нототений. У рыб, совершающих более или менее значительные вертикальные миграции, относительная масса сердца выше, чем у рыб, обитающих у дна. Так, например, у активной мраморной нототении относительная масса сердца выше, чем у малоподвижной зеленой (таблица).

Показатели относительной массы сердца
у некоторых видов антарктических рыб

Виды	Относительная масса сердца, % порки массы	Масса порки, г	Число экз.
<i>Pseudochaenichthys georgianus</i>	$0,61 \pm 0,01$	$1327,1 \pm 36,9$	14
<i>Champscephalus gunnari</i>	$0,50 \pm 0,01$	$1373,3 \pm 34,3$	12
<i>Chaenocephalus aceratus</i>	$0,41 \pm 0,01$	$1717,0 \pm 74,1$	10
<i>Notothenia rossi marmorata</i>	$0,21 \pm 0,01$	$3195,7 \pm 166,6$	14
<i>Notothenia kempfi</i>	$0,18 \pm 0,01$	$662,0 \pm 16,1$	10
<i>Notothenia squamifrons</i>	$0,17 \pm 0,01$	$1513,0 \pm 54,4$	10
<i>Notothenia larseni</i>	$0,17 \pm 0,01$	$76,6 \pm 3,4$	10
<i>Notothenia gibberifrons</i>	$0,13 \pm 0,01$	$930,0 \pm 33,2$	10

Особенности образа жизни рыб сказываются на характере их жирового обмена. Известно, что у пелагических рыб жирность мышц выше, чем у донных. Виды, совершающие вертикальные миграции, накапливают в организме значительно больше жира, чем донные и придонные виды. Как показали исследования Ю. Г. Алеева (1963), содержащийся в теле рыб жир в значительной степени сказывается на их плавучести. Эта закономерность проявляется и у антарктических рыб. Литературные и наши данные показали, что рыбы придонно-пелагических видов (мраморная нототения, клыкач — *Dissostichus eleginoides*, георгианская белокровная рыба) значительно жирнее рыб донных видов (*Notothenia gibberifrons*, *Chaenocephalus aceratus*). Содержание жира в мышцах тела у рыб первой группы — 7—25% у второй — 1—3% (Дубровская, Макаров, 1939; Захарова, 1971; Козлов, 1972).

Характер питания и обеспеченность пищей — основные экологические факторы, определяющие особенности метаболизма и поведения рыб. В понятие обеспеченности пищей входит такой общеизвестный комплекс факторов, как количество и качество потребляемых объектов (их биомасса, содержание жира и белка, калорийность), экологическая и физиологическая доступность, затраты энергии на их добычу (Карзинкин, 1952; Никольский, 1965). Энергетический эффект от используемой пищи отражается на интенсивности роста рыб, созревания гонад, накопления резервных веществ.

Характер питания и обеспеченность пищей у антарктических рыб меняется в онтогенезе. Известно, что большинство нототеноидных рыб в первый год жизни обитают в пелагиали (Nybelin, 1947; Marshall, 1964; Андрияшев, 1964). Благодаря высокой первичной продукции шельфовых вод антарктических островов обеспеченность пищей обитающих здесь рыб на ранних стадиях развития высокая. Высокая биомасса зоопланктона в слое 0—100 м ($0,6—0,8 \text{ г/м}^3$) (Виноградов, Нау-

мов, 1961) способствует разрешению пищевых противоречий на ранних этапах развития антарктических рыб, уменьшению конкуренции и повышению выживаемости личинок. Личинки и сеголетки питаются в основном копеподами, составляющими основу (72,8%) зоопланктона антарктических вод (Воронина, 1971).

На следующем этапе онтогенеза (обычно на втором году жизни) большинство нототеноидных рыб переходит к донному образу жизни, в связи с чем меняется характер их питания: основу его в этот период (для многих видов рыб и в течение последующих этапов жизненного цикла) составляют донные и придонные организмы (донные ракообразные, полихеты, моллюски, мизиды, офиуры и др.).

Исследования Г. М. Беляева и П. В. Ушакова (1957) показали, что несмотря на высокую биомассу бентоса в прибрежных водах Антарктики (450—500 г/м³) доля кормовых групп бентосных беспозвоночных (ракообразные, полихеты, моллюски и др.) на глубине 200—500 м составляет лишь около 10% (35 г/м³). Следовательно, обеспеченность пищей у рыб-бентофагов низкая и условия для развития неблагоприятны.

У некоторых антарктических рыб, донных по происхождению, взрослые особи в определенные периоды года (в основном летом) временно переходят к обитанию в пелагиали (Nybelin, 1947; Olsen, 1954; Андрияшев, 1964; Permitin, 1970), используя высокопродуктивную зону шельфовых вод. В этих водах интенсивно развивается не только мезо-, но и макропланктон, биомасса которого в некоторых районах очень велика и достигает 10—15 кг/м³ (Моисеев, 1969; Макаров, Шевцов, 1971). Антарктический макропланктон представлен в основном эуфаузиевыми рачками, среди которых по величине биомассы значительно преобладает криль *Euphausia superba* размером 30—50 мм. Он распространен циркумполярно от фронтальной зоны Антарктической дивергенции до ее южной границы и обитает в холодных водах с температурой от минус 0,3 до 2°C (Marr, 1962). Распространен криль по акватории Южного океана неравномерно; зоны его максимальных концентраций ограничены определенными регионами (Marr, 1962). Вертикальное распределение криля в толще воды носит сезонный характер. Летом он держится в фотическом слое от 0 до 100 м (чаще в слое 0—50 м), где питается фитопланктоном, в основном одноклеточными диатомеями, являющимися основой первичной продукции Южного океана.

Криль занимает ведущее положение в питании многих видов антарктических рыб (Nybelin, 1947; Olsen, 1954; Marr, 1962; Андрияшев, 1964; Permitin, 1970; Кнох, 1970; Пермитин, Тарвердиева, 1972; Наумов, Пермитин, 1974). Этот рачок был обнаружен в желудках рыб более чем 30-ти видов, относящихся к 12 семействам (Permitin, 1970).

Высокая степень адаптации к использованию крилевой зоны пелагиали шельфовых вод характерна для мраморной нототении, полосатой белокровной рыбы, георгианской белокровной рыбы. Большая плотность скоплений криля определяет высокую эффективность питания рыб. Энергетические затраты рыб, связанные с совершением значительных (от дна до поверхности) вертикальных миграций, с избытком окупаются во время нагула на концентрированных скоплениях криля. Криль — высокоэнергетический и хорошо усваиваемый организмом рыб пищевой объект. Относительное содержание жира составляет 4—7%, белка — 14—15% (Крюкова, Макаров, 1969); калорийность криля — 1 ккал/г (Чекунова, Рыкова, 1974). В период нагула на концентрациях криля отмечается высокая активность питания рыб. Так, у мраморной нототении индекс наполнения желудков летом составлял в среднем 736,8%/ооо, а масса пищевого комка — 5,2—11,4% массы тела (Канаева

и др., 1969; Наумов, Пермитин, 1974). У донных рыб (*Notothenia gibberifrons*) в осенне-зимний сезон, когда криль опускается в придонные слои, его доля в питании резко возрастает. У зеленой нототении осенью был отмечен высокий индекс наполнения желудков во время питания крилем — 520‰ (Пермитин, Тарвердиева, 1972).

Аналогичный характер питания и у рыб некоторых видов северных морей. Так, треска Баренцева моря летом активно питается в придонных слоях эуфауниевым рачком — капшаком, который опускается после размножения из верхних слоев в нижние, становясь доступным для придонных рыб (Мантейфель, 1959). Таким образом, кормовые миграции рыб являются приспособлением, способствующим улучшению обеспеченности пищей.

Смена характера питания отражается на жизненном цикле антарктических рыб. В пределах одного района обитания (о-в Южная Георгия) бентофаги (зеленая нототения) характеризуются медленным темпом роста и поздно созревают по сравнению с планктофагами (мраморная нототения). Переход мраморной нототении на пятом-шестом году жизни с донного типа питания на потребление криля вызывает интенсификацию процессов белкового роста и жиронакопления, т. е. повышение эффективности использования пищи на рост (Козлов, 1975).

У антарктических рыб исследованных видов интенсивность и уровень жирового обмена зависит от эффективности использования криля. Виды, совершающие вертикальные миграции (мраморная нототения), у которых в питании в определенные сезоны года резко повышается доля криля, характеризуются повышенным содержанием жира в мышцах тела по сравнению с менее активными донными видами (зеленая нототения) (Козлов, 1972, 1975). Среди нототениевых рыб высокая жирность мышц только у хищного клыкача. Однако в процессе онтогенеза и этот вид прямо или косвенно связан с крилем: молодь клыкача питается крилем, а крупные неполовозрелые и половозрелые особи потребляют нототению и белокровных рыб, питающихся крилем. Следовательно, в пелагиали шельфовых вод Антарктики, богатой кормовой базой, высокий уровень жировых запасов хищников обеспечивается также за счет питания потребителями криля. По уровню жировых запасов клыкач даже превосходит мраморную нототению. Таким образом, высокий уровень жировых запасов, отмеченный у различных по характеру питания рыб, свидетельствует о больших возможностях использования энергии криля рыбами разных трофических уровней.

Согласно типам динамики жирности, установленным Г. Е. Шульманом (1965) для рыб южных морей, мы по образу жизни, характеру питания и содержанию жира в мышцах тела выделили два типа антарктических рыб.

Донные виды (бентофаги) с жирностью мышц в течение годового цикла от 1 до 3,5% (зеленая нототения). В эту группу входят виды, которые обитают в относительно мало меняющихся условиях среды и поэтому не требуют для осуществления физиологических процессов больших затрат энергии. Энергия пищи у них в основном идет на белковый рост, а не на жиронакопление.

Придонно-пелагические виды (планктофаги и хищники). Жирность мышц в течение года колеблется у мраморной нототении от 4,5 до 16%, у клыкача от 10 до 25%. К этому типу относятся виды, которые обитают в условиях, требующих накопления относительно больших запасов энергии. Энергия пищи в отличие от первой группы рыб более равномерно используется на жиронакопление и белковый рост или жиронакопление преобладает над белковым ростом (у клыкача). Следовательно, содержание жира в теле антарктических рыб некоторых видов связано с особенностями их экологии. У видов, осваивающих богатую кормовую базу пелагиали или ведущих хищный образ жизни, увели-

чивается доля жиронакопления в общем балансе веществ в организме. Подобная особенность характерна и для других видов рыб (Шульман, 1972).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренная совокупность абиотических и биотических факторов среды способствует формированию эколого-физиологических особенностей различных видов антарктических рыб, которые возникли в результате адаптации к данным условиям существования.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. Изд. АН СССР, М., 1963, 247 с.
- Андряшев А. П. Обзор фауны рыб Антарктики. Результаты биологических исследований советской антарктической экспедиции (1955—1958), том, 2, 1964, с. 335—383.
- Беляев Г. М., Ушаков П. В. Некоторые закономерности количественного распределения донной фауны в Антарктике. ДАН СССР, 1957, т. 112, № 1, с. 137—140.
- Виноградов М. Е., Наумов А. Г. Количественное распределение планктона в антарктических водах Индийского и Тихого океанов. «Океанологические исследования», № 3, 1961, с. 172—176.
- Воронина Н. М. Годовой цикл планктона в Антарктике. Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М., «Наука», 1971, с. 64—71.
- Дубровская Т. А., Макаров О. Е. Технохимическая характеристика и пищевое использование рыб моря Скотия. Труды ВНИРО, 1969, т. 66, с. 311—317.
- Захарова Л. А. Нототения мраморная. М., Изд-во «Пищевая промышленность», 1971, 48 с.
- Канаева И. П., Марти Ю. Ю., Пермитин Ю. Е. О пищевых цепях в море Скотия. Труды ВНИРО, 1969, т. 66, с. 267—275.
- Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. М., Пищепромиздат, 1952, 341 с.
- Козлов А. Н. Некоторые особенности жирового обмена мраморной нототении в преднерестовый период. Труды ВНИРО «Вопросы» физиологии рыб», 1972, т. 85, с. 117—128.
- Козлов А. Н. Некоторые особенности энергетического баланса нототений трех видов. Труды ВНИРО «Вопросы физиологии рыб», 1975, т. 96, с. 92—100.
- Крючкова М. И., Макаров О. Е. Технохимическая характеристика криля. Труды ВНИРО, 1969, т. 66, с. 295—298.
- Леденев В. Г. Гидрологическая характеристика прибрежных антарктических вод. Атлас Антарктики, том II, Л., Гидрометеиздат, 1969, с. 442—448.
- Макаров Р. Р. Биология антарктической креветки *Notocrangon antarcticus*. (Decapoda, Crangonidae). «Зоологический журнал», 1970, т. 49, вып. I, с. 28—37.
- Макаров Р. Р., Шевцов В. В. Некоторые проблемы распределения и биологии антарктического криля. «Основы биол. продуктивн. океана и ее использование». М., «Наука», 1971, с. 81—88.
- Макаров Ю. В. Основные черты гидрологического режима антарктических вод. Антарктика, часть II, Л., Гидрометеиздат, 1956, с. 3—104.
- Мантейфель Б. П. Адаптивное значение периодических миграций водных организмов. «Вопросы ихтиологии», 1959, вып. 13, с. 3—15.
- Мантейфель Б. П. Вертикальные миграции морских организмов. Труды ИМЖ «Вопросы экологии рыб», 1961, вып. 39, с. 5—46.
- Марти Ю. Ю. Миграции и проблема обеспеченности пищей морских рыб. Труды совещания по динамике численности рыб, 1961, вып. 13, с. 78—81.
- Марти Ю. Ю. Рыбы и биоценозы океана. «Биоценозы морей и океанов». М., «Наука», 1970, с. 150—168.
- Масленников В. В. О водных массах моря Скотия. Труды ВНИРО, 1969, т. 66, с. 73—83.
- Моисеев П. А. Биологические ресурсы Мирового океана. М., Изд-во «Пищевая промышленность», 1969, 338 с.

Наумов А. Г., Пермитин Ю. Е. О трофических взаимоотношениях *Euphausia superba*, Dana и рыб Южного океана (на примере моря Скотия). Труды ВНИРО, 1973, т. 93, с. 216—229.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., «Наука», 1965, 379 с.

Пермитин Ю. Е., Тарвердиева М. И. Питание некоторых видов антарктических рыб в районе острова Южная Георгия. «Вопросы ихтиологии», 1972, т. 12, № 1 (72), с. 120—132.

Пермитин Ю. Е. Фауна донных рыб моря Скотия и особенности ее распределения. Автореферат диссертации на соискание уч. степ. канд. биол. наук. М., 1974, 31 с.

Пермитин Ю. Е., Сильянова З. С. Некоторые данные по биологии размножения и плодовитости рыб рода *Notothenia* моря Скотия (Антарктика). «Вопросы ихтиологии», 1971, т. 11, вып. 5 (70), с. 806—819.

Расс Т. С. Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей. Бюлл. Московского общества испытателей природы, 1941, 60 с.

Расс Т. С. О периодах жизни и закономерностях развития и роста у рыб. «Известия АН СССР», серия биол., 1948, № 3, с. 295—305.

Чекунова В. И., Рыкова Т. И. Энергетические потребности антарктического рачка *Euphausia superba* Dana. «Океанология», 1974, т. 14, вып. 3, с. 526—532.

Шатуновский М. И. Особенности качественного состава жиров икры, молоди и нерестовых самок весенней и осенней салаки Рижского залива Балтийского моря. «Вопросы ихтиологии», 1970, т. 10, вып. 6 (65), с. 1026—1034.

Шульман Г. Е. О типах динамики жирности черноморских рыб. «Успехи современной биологии», 1965, т. 59, вып. 1, с. 145—158.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., Изд-во «Пищевая Промышленность», 1972, 366 с.

Dearborn, J. H. Reproduction in the Nototheniid fish *Trematomus bernacchii* Boulenger at McMurdo Sound, Antarctica. Copeia, 1965, N 3, pp. 302—307.

De Vries, A. L., Wohlschlag, D. E. Freezing resistance in some Antarctic fishes. Sci. vol. 163, 1969, pp. 1073—1075.

De Vries, A. L. Freezing resistance in Antarctic fishes. Antarc. Ecol. 1970, vol. 1, pp. 320—328.

De Vries, A. L. Glicoproteins as biological antifreeze agents in Antarctic fishes. Sci. vol. 172, 1971, pp. 1152—1155.

Everson, I. The population dynamics and energy budget of *Notothenia neglecta* Nibelin at Signy Island, South Orkney Island. British Antarc. Survey Bull., N 23, 1970, pp. 25—50.

Holeton, G. F. Oxygen uptake and circulation by a hemoglobinless Antarctic fish (*Chaenocephalus aceratus*, Lonnberg) compared with three red-blooded Antarctic fishes. Compar. Biochem., Physiol. vol. 34, N 2, 1970, pp. 457—471.

Hureau, J. C. Biologie comparee de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). Bull. Inst. Oceanogr. Monaco, vol. 68, 1970, pp. 244.

Knox, G. A. Antarctic marine ecosystems. Antarc. Ecol., vol. 1, 1970, pp. 69—93.

Marr, J. W. The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba*, Dana). Disc. Rep. vol. 32, 1962, pp. 33—464.

Marshall, N. B. Egg size in Arctic, Antarctic and deep-sea fishes. Evolution, vol. 7, N 4, 1953, pp. 328—341.

Marshall, N. B. Some convergences between the benthic fishes of polar seas. Biol. Antarc. Paris, 1964, pp. 273—278.

Norman, J. R. Coast fishes. Part 2. The Patagonian region. Disc. Rep., vol. 16, 1937, pp. 3—150.

Norman, J. R. Coast fishes. Part 3. The Antarctic zone. Disc. Rep. vol. 18, 1938, pp. 3—105.

Nybelin, O. Antarctic fishes. Scientific results of the Norwegian Antarctic expedition 1927—1928. N 26, 1947, pp. 3—74.

Olsen, S. South Georgian cod (*Notothenia rossi marmorata*, Fischer). Norweg., Whaling Gazette, N 43, 1954, pp. 373—382.

Permitin, Yu. E. The consumption of krill by Antarctic fishes. Antarc. Ecol., vol. 1, 1970, pp. 177—182.

Ralph, R., Everson, I. The respiratory metabolism of some Antarctic fish. Comp. Biochem. Physiol., vol. 27, N 1, 1968, pp. 299—307.

Scholander, P. F., Flagg, W., Walter, V., Irving, L. The climatic adaptation in Arctic and tropical poikilotherms. Physiol. Zool. vol. 26, 1953, pp. 67—92.

Wohlschlag, D. E. Metabolism of an Antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation. Ecol. vol. 41, N 2, 1960, pp. 287—292.

Wohlschlag, D. E. Respiratory metabolism and ecological characteristics of some fishes in McMurdo Sound, Antarctica. Biology of the Antarctic seas. vol. 1, 1964, pp. 33—62.

Wohlschlag, D. E. Fishes beneath Antarctic ice. Antarctic Natur. Hist. vol. 16, N 2, 1968, pp. 45—48.

*Ecological-physiological characteristics
of some Antarctic species of fish*

Kozlov A. N.

SUMMARY

The physiological and biochemical adaptation of Antarctic species of fish to environmental conditions is considered. The thermal conditions and their influence on the course of such physiological processes as gametogenesis, respiration and growth are discussed. The ecological and physiological characteristics of Antarctic species are affected by such ecological factors as feeding habits, a bottom or pelagic way of life, and availability of food. Krill is a very important food resource. The metabolism of Antarctic species depends upon the degree of adaptation to consumption of krill. The transition to krill in bottom species intensifies the fat metabolism. Due to the active feeding on krill in some seasons the fat content in muscles of active migrants (*Notothenia rossi marmorata*) is much higher than in those of less active bottom species (*Notothenia gibberifrons*).

УДК 597.553.2 : 597—116

О КАЧЕСТВЕ ИКРЫ ГОРБУШИ, АККЛИМАТИЗИРОВАННОЙ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ СССР

М. А. Кунин, Н. Б. Маркевич

В обширной литературе по акклиматизации горбуши в бассейне Баренцева и Белого морей несколько работ посвящено качеству ее половых продуктов. В работе Л. А. Галкиной (1965) отмечено уменьшение диаметров икринок у акклиматизированной горбуши, что, по ее мнению, должно приводить к аномалиям при развитии. Другие авторы (Смирнов, Камышная, Калашникова, 1968) считали, что уменьшение размеров икры не влияет на нормальное развитие зародышей, основываясь на том, что несмотря на относительно более мелкие размеры икры у акклиматизированных рыб, в 1962 и 1966 г. наблюдался относительно мощный скат молоди, что свидетельствовало о биологической полноценности икры кольской горбуши.

Г. М. Персов (1963), Л. А. Галкина (1965) указывали, что в новом ареале у горбуши возросла абсолютная плодовитость. Г. М. Персов (1963) объяснял механизм регуляции плодовитости дегенерацией «лишних ооцитов» в морской период жизни, так как, по его мнению, этот процесс в новом ареале проходит менее интенсивно, чем на Сахалине, у европейской горбуши плодовитость в среднем оказывается выше.

В работе Э. М. Калашниковой, М. С. Камышной и А. И. Смирнова (1967), в которой впервые приведены данные по биохимическому составу икры кольской горбуши, был сделан важный вывод о том, что в более мелких икринках кольской горбуши содержится меньше солевых элементов, сырого белка, воды и вдвое меньше жира, чем в жире сахалинской горбуши, и, таким образом, зародыши горбуши в новом ареале находятся в менее выгодном положении.

Однако в указанных работах не прослежены количественные связи, характеризующие воспроизводительную способность горбуши и качество половых продуктов, важные для понимания закономерностей воспроизводства и динамики численности этого вида как в естественном ареале, так и в новом. Мы пытались восполнить эти пробелы и найти закономерности, указывающие на зависимость качества половых продуктов горбуши от качества производителей.

Материал собирали на Кольском полуострове из морских уловов (на фактории рыбокомбината «Чапома», Терский берег Кольского полуострова), в устье реки Стрельны, а также из уловов рыбоучетного запруднения на реках Чапоне и Стрельне в 1975 г. в период нерестового хода и нереста горбуши (август — сентябрь).

Для определения жира от каждой самки на IV и V стадии зрелости брали навески по 4 г тушки и икры. Икринки IV стадии зрелости отделяли от стромы яичника. Каждую пробу фиксировали в пенициллиновых пузырьках 12 мл раствора Фолча (два объема хлороформа и один метилового спирта).

Для определения жира пробы обрабатывали следующим образом. В бюкс сливали раствор Фолча с экстрагированным жиром, оставшиеся на стенках пузырька капли жира смывали в эту же бюксу хло-

реформом. Далее в сушильном шкафу при 60°C выпаривали из бюксы раствор Фолча и доводили бюксу с пробой до постоянной массы. По разности массы бюксы с пробой жира и без нее определяли абсолютное количество экстрагированного жира.

Жир, оставшийся в тушке или же в пробе икры, определяли по методу Рушковского. Общее количество жира в пробе получали суммированием навески жира, полученной высушиванием экстракта в бюксе и навески жира, полученной обработкой пробы по методу Рушковского; затем делали пересчет на полную массу гонад или тушки.

Весь материал обрабатывали статистически по формулам, применяемым для малых выборок. В подтверждение полученных связей пользовались методиками биологического характера. Абсолютную плодовитость определяли подсчетом икринок в навеске 5 г с дальнейшим пересчетом на всю массу яичника.

Было выяснено, что абсолютная плодовитость горбуши мало меняется с увеличением размеров самок (таблица), а относительная (ОП) — резко уменьшается с увеличением размеров и массы особей. В связи с этим при расчете корреляций, характеризующих связь относительной плодовитости с другими показателями (содержание жира в икре, диаметр икры и др.) мы использовали показатель относительной плодовитости — число икринок на 1 г массы тушки.

Плотность горбуши рек Чапымы и Стрельны
и из морских уловов (1975 г.)

Показатели плодовитости	Длина по Смиту, см								
	40	42	44	46	48	50	52	54	56
Минимальная	1060	1080	1280	1460	1100	1060	1300	1700	
Максимальная	1860	2460	2480	2660	2660	2500	2660	2300	
Средняя		1573	1465	1846	1947	1960	2028	2014	
Ошибка			±59	±54	±48	±62	±63	±95	
Среднеквадратич- ное отклонение				220,6	319,7	322,0	391,8	338,9	291,8
Число рыб	2	3	14	35	45	40	29	6	

Ооциты брали из средней части яичника, измеряли под биноклем при увеличении (окуляр 8х, об. 1). Коэффициент зрелости рассчитан по формуле

$$K = \frac{Q \cdot 100}{M},$$

где K — коэффициент зрелости;

Q — масса гонад, г;

M — масса тушки, г.

Полученные связи, характеризующие качество половых продуктов горбуши, рассчитаны в первую очередь на самках IV стадии зрелости. На характер связей могли повлиять процессы при созревании гонад. Но аналогичные связи получены и для самок, находящихся на V стадии зрелости, что может свидетельствовать о постоянстве обнаруженных закономерностей во времени независимо от состояния половых продуктов.

Корреляции и уравнения регрессии, касающиеся относительной плодовитости, диаметра ооцитов и их массы, были просчитаны и на более общих материалах. Всего на общий биологический анализ было взято 167 самок; жир в гонадах и тушке и диаметры ооцитов были определены у 48 самок. Ниже приведены корреляции и линии регрессии, рассчитанные для 31 самки, находящейся на IV стадии зрелости

и для 17, находящихся на V стадии. Корреляция «масса рыб — относительная плодовитость» просчитана на 166 экз., «масса рыб — коэффициент зрелости» — на 124 экз. (для рыб на IV стадии зрелости) и на 35 экз. (на V стадии).

Известно, что обеспеченность пищей, размеры рыб и качество половых продуктов взаимосвязаны. У горбуши «конечная» плодовитость определяется скоростью резорбции ооцитов в морской период жизни, которая зависит от условий нагула (Персов, 1963; Костарев, 1965; Грачев, 1971).

Вся горбуша созревает в возрасте двух лет, поэтому длина и масса тела характеризуют скорость роста рыб, и, в данном случае, можно говорить о быстро- и медленно растущих особях. Среди показателей, характеризующих воспроизводительную систему горбуши, важны масса продуцируемых половых продуктов и относительная плодовитость, размеры ооцитов и содержание жира в гонадах.

Обнаружена обратная зависимость между массой особей и их относительной плодовитостью. Эта связь, просчитанная для 167 рыб, находящихся на III, IV и V стадиях зрелости, прямолинейна и выражается уравнением регрессии: $Y = -1,10x + 3,00$; коэффициент корреляции равен $-0,62$; $p = 0,99$ (рис. 1).

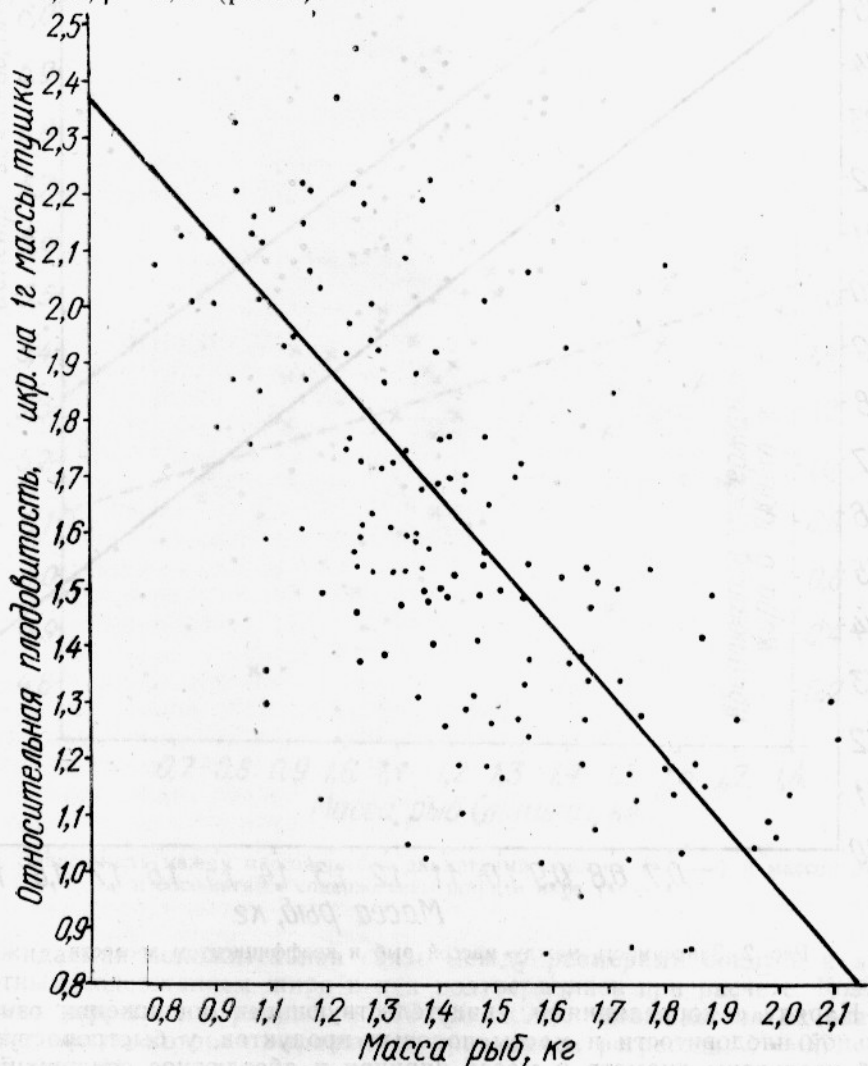


Рис. 1. Зависимость между массой рыб и относительной плодовитостью

Такой же характер носит связь между массой горбуши и относительной плодовитостью у самок (31 экз.), находящихся на IV стадии зрелости. Уравнение регрессии имеет вид: $Y=0,94x+2,81$ (коэффициент корреляции $-0,67$; $p=0,99$).

У большерецкой и амурской горбуши (Кагановский, 1949; Енютина, 1972) связь между массой и длиной рыб и их относительной плодовитостью не обнаружена. Наши данные для горбуши в новом ареале свидетельствуют о снижении относительной плодовитости у более крупных рыб.

У акклиматизированной горбуши отмечена обратная зависимость между массой особей и коэффициентами зрелости (рис. 2).

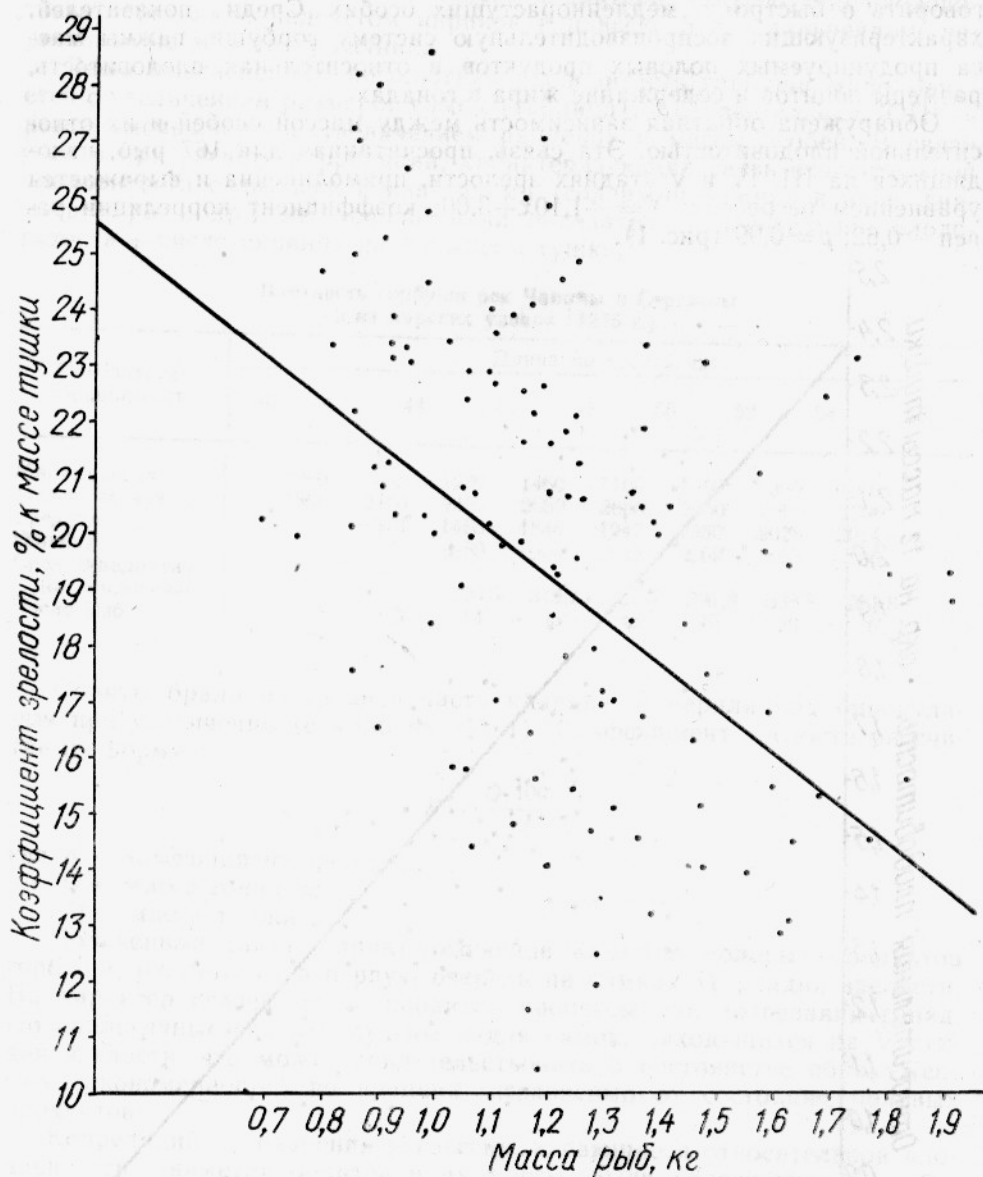


Рис. 2. Зависимость между массой рыб и коэффициентом зрелости

Наряду с корреляциями, свидетельствующими о снижении относительной плодовитости и массы половых продуктов, у быстрорастущих рыб увеличены диаметр и масса икринок и абсолютное содержание в

них жира. Существует положительная связь между массой производителей и диаметром икры; уравнение регрессии имеет вид: $Y=0,77x+4,93$ (коэффициент корреляции $\pm 0,49$, $p=0,99$) (рис. 3). Также возрастает и абсолютное содержание жира в икре более крупных особей — $Y=0,65x+0,48$ (коэффициент корреляции $0,41$; $p=0,95$) (рис. 3).

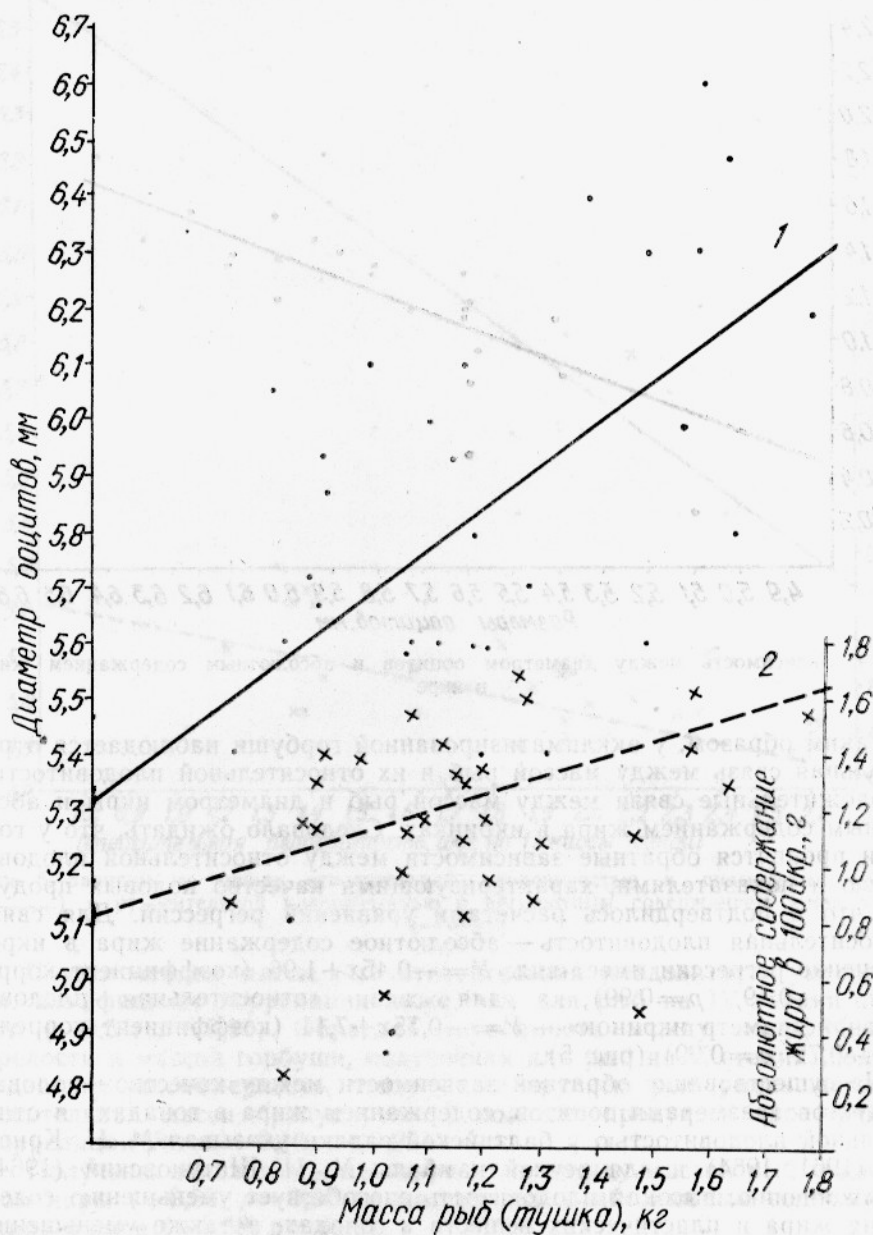


Рис. 3. Зависимость между массой рыб и диаметрами ооцитов (—) и массой рыб и абсолютным содержанием жира в икре (---)

Ожидаемая положительная связь между размерами ооцитов и абсолютным содержанием жира в них подтвердилась при расчете. Коэффициент корреляции, равный $+0,75$ ($p=0,99$), указывает на их взаимозависимость, которая выражается уравнением регрессии: $Y=0,77x-3,25$ (рис. 4).

Не обнаружено связей между относительным содержанием жира (в % сырого вещества) в икре, диаметром икры и относительной плодовитостью. Коэффициенты корреляции в этих случаях равны соответственно $+0,14$ и $+0,28$.

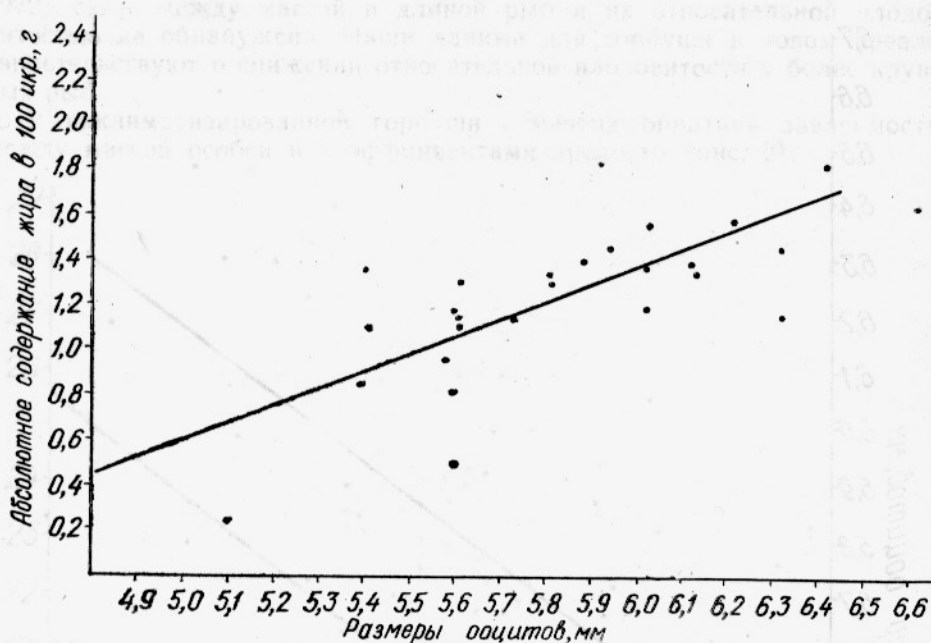


Рис. 4. Зависимость между диаметром ооцитов и абсолютным содержанием жира в икре

Таким образом, у акклиматизированной горбуши наблюдается отрицательная связь между массой рыб и их относительной плодовитостью и положительные связи между массой рыб и диаметром икры и абсолютным содержанием жира в икринках. Следовало ожидать, что у горбуши проявятся обратные зависимости между относительной плодовитостью и показателями, характеризующими качество половых продуктов, что и подтвердилось расчетами уравнений регрессий. Для связи «относительная плодовитость — абсолютное содержание жира в икре» уравнение регрессии имеет вид: $Y = -0,45x + 1,96$ (коэффициент корреляции $-0,49$, $p = 0,99$), а для связи «относительная плодовитость $\times$ диаметр икринок» — $Y = -0,75x + 7,11$ (коэффициент корреляции $-0,72$; $p = 0,99$) (рис. 5).

На существование обратной зависимости между качеством половых продуктов (размерами ооцитов, содержанием жира в гонадах) и относительной плодовитостью у балтийской салаки указывал М. Н. Кривобок (1961, 1964) и для речной камбалы М. И. Шатуновский (1964). По их мнению, высокая плодовитость способствует уменьшению содержания жира и пластических веществ в гонадах, а также уменьшению размеров ооцитов.

Были рассчитаны связи между содержанием жира в тушке производителей и содержанием жира в икре, относительной плодовитостью, диаметром ооцитов. То, что они оказались очень низкими (соответственно: $+0,09$; $+0,04$; $+0,14$), видимо, объясняется сбалансированностью процессов накопления жира в тушке и переходом его в гонады (по крайней мере для рыб, находящихся на IV стадии зрелости). Отсутствие подобных связей отмечал Г. Е. Шульман (1970) и для других рыб.

Аналогичные корреляции между показателями, характеризующими качество половых продуктов, получены для рыб на V стадии зрелости. Это подтверждает постоянство наблюдаемых тенденций во времени и сохранение их в процессе созревания гонад.

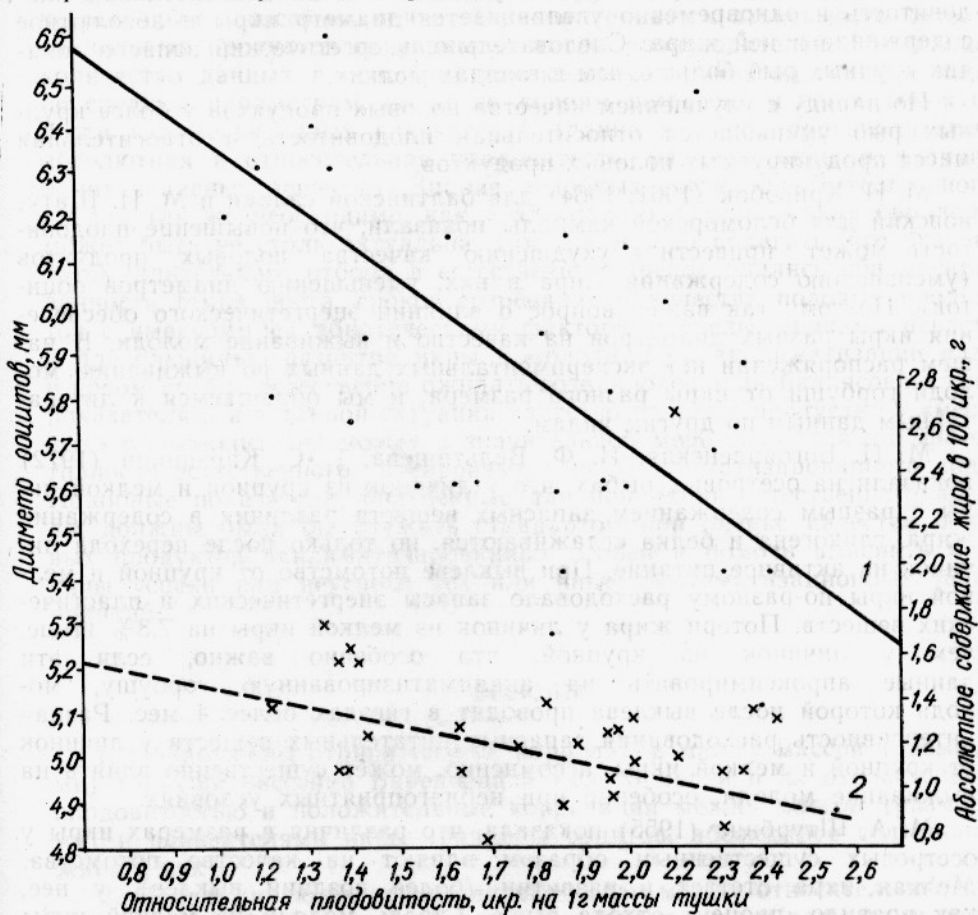


Рис. 5. Зависимость между относительной плодовитостью и диаметрами ооцитов (—), и относительной плодовитостью и абсолютным содержанием жира в икре (---)

С увеличением массы рыб относительная плодовитость уменьшается: коэффициент корреляции ниже, чем для рыб на IV стадии зрелости (-0.54 , $p=0.95$). Обратная зависимость между коэффициентом зрелости и массой горбуши, полученная для рыб на V стадии, подтверждает ту закономерность, что у более крупных рыб уменьшается относительная масса продуцируемых половых продуктов (коэффициент корреляции равен -0.46 ; $p<0.95$).

Получены положительные корреляции между массой рыб и диаметром икры ($+0.56$, $p=0.95$) и массой рыб и абсолютным содержанием жира в икре ($+0.68$, $p=0.99$).

Для рыб на V стадии зрелости прослежены обратные связи между относительной плодовитостью и диаметром икры (-0.45 , $p<0.95$) и содержанием жира в икре (-0.36 , $p<0.95$), а также высокая положительная связь между абсолютным содержанием жира в икре и ее диаметром ($+0.86$, $p=0.99$).

Многие из полученных связей для рыб на V стадии зрелости имеют низкую значимость из-за малого количества собранного материала, но направленность связей такая же, как и для рыб на IV стадии.

Разобранные выше корреляции между отдельными показателями характеризуют качество половых продуктов горбуши в связи с ее массой (размерами) и относительной плодовитостью. Показано, что с увеличением массы (размеров) особей уменьшается их относительная плодовитость и одновременно увеличивается диаметр икры и абсолютное содержание в ней жира. Следовательно, энергетический запас в гонадах крупных рыб больше, чем в гонадах мелких.

Но наряду с улучшением качества половых продуктов у более крупных рыб уменьшается относительная плодовитость и относительная масса продуцируемых половых продуктов.

М. Н. Кривобок (1961, 1964) для балтийской салаки и М. И. Шатуновский для беломорской камбалы показали, что повышение плодовитости может привести к ухудшению качества половых продуктов (уменьшению содержания жира в них, уменьшению диаметров ооцитов). Поэтому так важен вопрос о влиянии энергетического обеспечения икры разных диаметров на качество и выживание молоди. В нашем распоряжении нет экспериментальных данных по выживанию молоди горбуши от икры разного размера, и мы обращаемся к литературным данным по другим видам.

М. П. Богоявленская, И. Ф. Вельтищева, Г. С. Карзинкин (1972) показали на осетровых рыбах, что у личинок из крупной и мелкой икры с разным содержанием запасных веществ различия в содержании жира, гликогена и белка сглаживаются, но только после перехода личинок на активное питание. При выклеве потомство от крупной и мелкой икры по-разному расходовало запасы энергетических и пластических веществ. Потери жира у личинок из мелкой икры на 7,8% выше, чем у личинок из крупной, что особенно важно, если эти данные аппроксимировать на акклиматизированную горбушу, молодь которой после выклева проводит в гнездах более 4 мес. Разная интенсивность расходования запасных питательных веществ у личинок от крупной и мелкой икры, несомненно, может существенно влиять на выживание молоди, особенно при неблагоприятных условиях.

М. А. Штурбина (1955) показала, что различия в размерах икры у осетровых существенным образом влияют на качество потомства. Мелкая икра отстает в развитии (более поздний выклев), у нее, как правило, процент отхода выше. Гибель молоди из мелкой икры составила у осетра 30%, из крупной — 6,8%.

Я. К. Песлак (1967) показал, что лучший рыбоводный эффект дает крупная икра лосося; при инкубации мелкой икры отход возрастал втрое. Сходные закономерности прослежены и на горбуше и кете. А. А. Ястребков (1965) отметил у кольской горбуши довольно тесную корреляцию между размерами самок и величиной их икринок. Он считает, что размеры самок — один из главных факторов, обуславливающих качество молоди горбуши. А. С. Смирнов (1954) показал, что у кеты из более мелкой икры выклеваются личинки меньшей величины.

З. М. Калашникова, М. С. Камышная, А. И. Смирнов (1967), сравнивая биохимические показатели икры кольской и сахалинской горбуши, установили, что из-за малого размера икринок кольской горбуши, в них заключено меньше зольных веществ, сырого белка, воды и более чем вдвое меньше жира. По запасам пластического и энергетического материала икра кольской горбуши уступает икре сахалинской, что ставит зародышей кольской горбуши в худшее положение.

Учитывая влияние размеров и качества икры на выживание потомства и его качество и то, что существуют положительные корреляции между размерами икры горбуши и размерами производителей, можно полагать, что в условиях Европейского севера, в значительной мере экстремальных для развития икры и эмбрионов горбу-

ши, наиболее высокие шансы на выживание у молоди от икры, продуцируемой крупными производителями, имеющей более высокий абсолютный запас энергетических веществ.

К сожалению, в отечественной и зарубежной литературе по дальневосточным лососевым, почти не рассматривается зависимость качества половых продуктов от размеров массы производителей. Небольшое количество данных в основном характеризует производителей и икру по средним параметрам, но не по линиям регрессии и не по совокупности взаимосвязанных показателей (длина и масса производителей, абсолютная и относительная плодовитость, размеры икры и наличие в них запасных веществ). Знание подобных связей для естественного ареала так же необходимо, как и для нового. Однако такая проблема может быть не столь актуальна, так как можно полагать, что результатом длительного отбора в естественном ареале явились сбалансированность темпа роста, сроков созревания и качества половых продуктов с имеющимися абиотическими факторами среды, сроками нереста и длительностью развития икры и молоди. При акклиматизации вида в новом ареале естественно ожидать возникновения дисбалансов по этим показателям, и в данной ситуации качество половых продуктов у «местных» производителей может в значительной мере сказаться на эффективности естественного воспроизводства акклиматизированного вида. Подобные показатели, полученные для популяций естественного ареала, должны были бы служить стандартом при оценке качества половых продуктов акклиматизированных особей и помочь выявить причины успеха или неуспеха тех или иных акклиматизационных мероприятий.

ВЫВОДЫ

1. Обнаружены отрицательные корреляции между массой (размерами) горбуши бассейна Баренцева и Белого морей и их относительной плодовитостью и положительные корреляции между массой (размерами) и показателями икры (размеры ооцитов, абсолютное содержание жира в них).

2. Прослеживаются отрицательные связи между относительной плодовитостью, абсолютным содержанием жира в икре и размерами икры.

3. Анализ корреляций показывает, что качество половых продуктов (размеры икры и содержание в них жира) выше у крупных рыб, что достигается за счет уменьшения относительной плодовитости и относительной массы продуцируемых половых продуктов.

4. Исходя из литературных данных по другим видам и из имеющихся данных по качеству половых продуктов у акклиматизированной горбуши, можно полагать, что в условиях Европейского севера наиболее высокие шансы на выживание у молоди от икры, продуцируемой крупными производителями, имеющей более высокий абсолютный запас энергетических веществ.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Богоявленская М. П., Вельтищева И. Ф., Карзинкин Г. С. Особенности обмена веществ и включения C^{14} в органические соединения у осетровых, выращиваемых из крупной и мелкой икры. «Вопросы ихтиологии», 1972, т. 12, вып. 1 (72), с. 150—154.

Галкина Л. А. Географическая изменчивость размеров икринок горбуши и кеты в связи с вопросами акклиматизации. Труды ММБИ, 1965, вып. 9 (13), с. 33—39.

Грачев Л. Е. Изменение количества овоцитов горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.) в морской период жизни. «Вопросы ихтиологии», 1971, т. 11, вып. 2 (67), с. 248—257.

Енютина Р. И. Амурская горбуша. Известия ТИНРО, 1972, т. 77, с. 3—126.

Кагановский А. Г. Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши. Известия ТИНРО, 1949, т. 31, с. 3—57.

Калашникова З. М., Камышная М. С., Смирнов А. И. Некоторые биохимические показатели икры и молоди горбуши. «Биологические науки», 1967, № 11, с. 46—51.

Костарев В. Л. Плодовитость охотской горбуши. Известия ТИНРО, 1965, т. 59, с. 145—159.

Кривобок М. Н. Зависимость сроков нереста салаки от ее плодовитости. Труды ВНИРО, 1961, т. 44, с. 160—164.

Кривобок М. Н. Плодовитость и процесс созревания яичников у рыб растянутым нерестом. Тезисы докладов совещания по теоретическим вопросам рыбоводства, 1964, с. 1118—1120.

Персов Г. М. Потенциальная и конечная плодовитость рыб на примере горбуши, акклиматизированной в бассейнах Баренцева и Белого морей. «Вопросы ихтиологии», 1963, т. 3, вып. 3 (28), с. 477—490.

Песлак Я. К. Влияние качества производителей на качество выращиваемой на рыбоводных заводах молоди лосося. Сб. Обмен веществ и биохимия рыб. М., «Наука», 1967, с. 65—73.

Смирнов А. И. Совершенствовать технику рыбоводства на Сахалине. «Рыбное хозяйство», 1954, № 6, с. 15—19.

Смирнов А. И., Камышная М. С., Калашникова З. М. Величина, биохимические показатели и калорийность зрелых яиц представителей *Oncorhynchus* и *Salmo*. «Вопросы ихтиологии», 1968, т. 8, вып. 4 (51), с. 653—661.

Шатуновский М. И. Некоторые закономерности динамики плодовитости двух популяций речной камбалы (*Pleuronectes fleusus* L.). Научные доклады высшей школы. Сер. Биологические науки, 1964, № 1, с. 27—30.

Штурбина М. А. Зависимость качества получаемой рыбводами осетровой молоди от индивидуальных особенностей икры. «Вопросы ихтиологии», 1955, вып. 4, с. 105—113.

Шульман Г. Е., Ревина Н. И., Сафьянова Т. Е. Связь физиологического состояния с особенностями овогенеза пелагических рыб. Труды ВНИРО, 1970, т. 59, с. 145—159.

Ястребков А. А. Индивидуальная и внутривидовая вариативность размеров икринок горбуши и кеты. Сб. Акклиматизация дальневосточных лососей в бассейнах Баренцева и Белого морей. Труды ММБИ, 1965, вып. 9 (13), с. 18—26.

*To the quality of eggs of pink-salmon
acclimated off the Soviet European North*

Kunin M. A., Markevich N. B.

SUMMARY

The analysis of some relationships between the sizes of pink salmon and such biological characteristics as the relative fecundity, maturity coefficient, size and weight of eggs, fat content in eggs indicates that with some increase in the size of a specimen the absolute fecundity changes only to some extent while the relative fecundity declines sharply. The eggs of larger-sized spawners contain more nutrients. The same trend is observed at stages IV and V. The fresh-water period of pink salmon is more extensive in the waters of the European North than in their own habitat, so eggs of larger-sized spawners seem to have more chances to survive.

УДК 597—112

СПОСОБНОСТЬ РЫБ К РЕГУЛЯЦИИ ОБМЕНА ПРИ ДЕФИЦИТЕ КИСЛОРОДА

Л. Б. Кляшторин

Содержание растворенного кислорода — один из основных абиотических факторов, определяющих возможности существования водных животных. В водоемах в отличие от воздушной среды содержание растворенного кислорода значительно колеблется. В последнее время на кислородный режим водоемов влияет и антропогенное эвтрофирование, одним из наиболее опасных последствий которого является ухудшение кислородного режима не только в озерах и водохранилищах, но и во внутренних морях. Вопрос о том, каким образом водные животные могут удовлетворять свои энергетические потребности при дефиците кислорода, представляет большой практический и научный интерес.

Водных животных, в частности рыб, можно разбить на две группы (Проссер и Браун, 1967; Строганов, 1962). К первой относятся виды с так называемым независимым типом дыхания, способные поддерживать уровень обмена неизменным в довольно широком диапазоне концентраций растворенного кислорода (правильнее говорить не о концентрации растворенного в воде кислорода, а о его напряжении или парциальном давлении (pO_2)). У рыб, относящихся ко второй группе, с так называемым зависимым типом дыхания, потребление кислорода изменяется в соответствии с уменьшением или увеличением парциального давления O_2 .

Независимый тип дыхания продемонстрирован данными многих работ, в которых показана способность рыб поддерживать на постоянном уровне потребление кислорода, несмотря на значительное снижение его парциального давления. При уменьшении напряжения растворенного кислорода животные включают компенсаторные механизмы дыхательной системы. Возрастает объем жаберной вентиляции и скорость кровотока, что дает возможность извлекать из воды необходимое количество кислорода, несмотря на падение pO_2 в среде. Это позволяет животным сохранять постоянный уровень обмена вплоть до критической точки, которая соответствует такому напряжению O_2 , при котором компенсаторные механизмы дыхательной системы оказываются исчерпанными. Дальнейшее снижение pO_2 в этих условиях приводит к уменьшению потребления кислорода и переходу к «зависимому» типу дыхания.

Положение критической точки как величины, ограничивающей нижний предел зоны независимого дыхания, непостоянно и зависит от величины кислородного запроса. Чем больше величина кислородного запроса, тем раньше исчерпываются компенсаторные механизмы дыхательной системы и тем выше располагается критическая точка. В соответствии с этим суживается зона независимого дыхания. При достаточно высоком кислородном запросе, например, при температурах, близ-

ких к верхнему пределу толерантности данного вида или высоких двигательных нагрузках при интенсивном плавании, падение парциального давления кислорода ниже уровня полного насыщения может вызвать уменьшение его потребления и переход к зависимому дыханию. Понятно, что при установлении типа дыхания (зависимый или независимый) у того или иного животного, следует обращать внимание на уровень его активности и величину кислородного запроса. Границы зоны независимого дыхания принято измерять по минимуму потребления кислорода (Винберг, 1956; Кляшторин, Яржомбек, 1975). К сожалению, это правило не всегда строго соблюдается, что является основной (но не единственной) причиной ошибок эксперимента. По существующим представлениям, животные с полностью зависимым дыханием вообще лишены способности к регуляции обмена (Проссёр, Браун, 1967) и уровень потребления кислорода у них определяется напряжением растворенного кислорода в среде обитания. Однако трудно представить организмы с полным отсутствием регуляции обмена. Неясно, как такие животные могут изменять уровень своего обмена при колебаниях температуры или активно передвигаться, поскольку любое проявление жизнедеятельности изменяет энергетические потребности организма, а следовательно, требует изменения (регуляции) уровня дыхания.

Выводы о полностью зависимом дыхании у рыб основаны на результатах единственной экспериментальной работы Хэлла (Hall, 1929), который, измеряя зависимость потребления кислорода от его содержания у малоподвижной донной рыбы (*Orsopus tau*), обнаружил снижение потребления кислорода при уменьшении O_2 , начиная от уровня почти полного насыщения воды кислородом воздуха. Для двух других видов рыб (*Stenotomus chrysops* и *Tetrodon maculatus*) в этих же опытах потребление кислорода оставалось почти постоянным вплоть до парциального давления 23 мм рт. ст. (15% насыщения). На основе этого небольшого материала Хэлл сделал вывод о том, что малоподвижные донные рыбы обладают полностью зависимым типом дыхания, а более подвижным пелагическим рыбам присущ независимый тип дыхания. В свое время было указано (Kays, 1930), что в работе Хэлла допущены методические погрешности, однако опыты с *O. tau* повторены не были и до сих пор этот вид считался классическим примером полностью зависимого дыхания. По величине кислородной емкости и форме кривой кислородного насыщения кровь *O. tau* соответствует крови некоторых морских и пресноводных рыб (Root, Black, 1931, 1940). Парциальное давление кислорода, необходимое для 95%-ного насыщения крови *O. tau* кислородом, составляет около 60 мм рт. ст. Можно полагать, что транспортная функция крови *O. tau* не нарушается по крайней мере до уровня половинного насыщения воды кислородом. У безгемоглобиновых антарктических рыб (сем. *Chaenichtidae*) потребление кислорода не зависит от его парциального давления вплоть до 40 мм рт. ст. (Hashemeyer, 1969). Все эти данные заставляли серьезно сомневаться в справедливости выводов, сделанных Хэллом.

Мы измеряли зависимость потребления O_2 от его парциального давления у черноморских рыб разной экологии (Кляшторин, 1976) при температуре 18—19°C, используя ранее разработанную методику непрерывной регистрации потребления кислорода с помощью кислородных электродов (Кляшторин, Яржомбек, 1972). Из представленных на рис. 1а данных хорошо видно, что и донные (скорпена, звездочет) и пелагические (ставрида) рыбы сохраняют постоянный уровень обмена при значительном снижении парциального давления кислорода. Подобные же данные получены и для других черноморских рыб разной экологии. Значения критических и пороговых pO_2 для исследованных видов приведены в таблице.

У донных малоподвижных видов величины критического pO_2 более низкие и соответственно этому зона независимого дыхания более широкая, чем у пелагических. Донные виды: морской дракончик, звездочет и скорпена,— хищники-засадники. Они обычно зарываются в песок или занимают естественные донные укрытия. Их дыхательная система приспособлена к работе в условиях плохого водообмена и они могут переносить временный придонный дефицит кислорода. Пелагические рыбы гораздо реже сталкиваются с недостатком растворенного кислорода и способны активно избегать зон с пониженным напряжением O_2 .

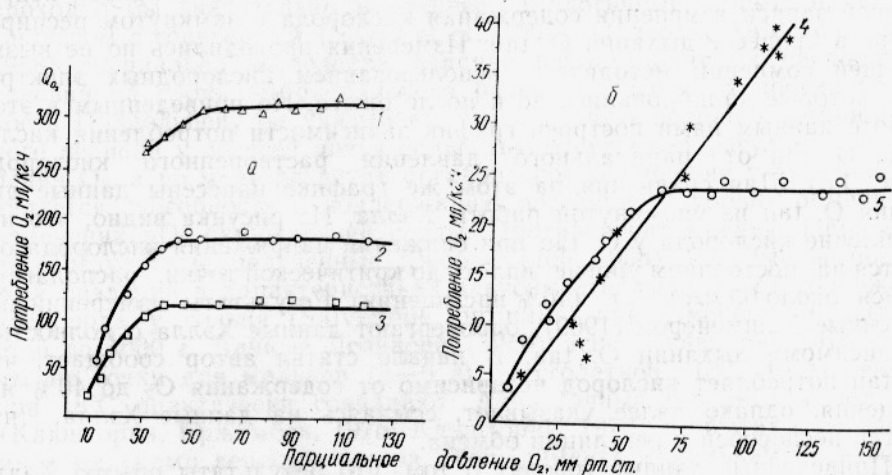


Рис. 1. Зависимость потребления кислорода от его парциального давления у черноморских рыб различной экологии: а: 1 — ставрида; 2 — скорпена; 3 — звездочет; б: 4, 5 — *Opsanus tau*, по данным Хэлла (1929) и Хашмейера (1969).

Значение критических и пороговых величин для рыб разной экологии

Рыба	Парциальное давление кислорода (pO_2), мм рт. ст.		Рыба	Парциальное давление кислорода (pO_2), мм рт. ст.	
	критическое	пороговое		критическое	пороговое
Морской дракончик	30,0	7,0	Ласкирь	36,0	12,5
Звездочет	37,0	7,0	Султанка	37,0	23,0
Скорпена	27,0	12,0	Смарида	45,0	20,0
Зеленушка	30,5	12,8	Ставрида	58,0	28,0

Имеющиеся в литературе данные подтверждают эти наблюдения. Так, например, уровень дыхания типично донной рыбы, звездчатой камбаты (Watters et al., 1973) остается постоянным при снижении парциального давления кислорода до 50 мм рт. ст. (33% насыщения). Независимый тип дыхания пресноводных рыб разной экологии подтверждают также Марвин и Хит (Marvin, Heath, 1968).

Таким образом, наши экспериментальные данные и наблюдения других авторов опровергают вывод Хэлла о том, что донные рыбы неспособны к регуляции потребления кислорода.

Несмотря на это обстоятельство, сам по себе «феномен Опсануса» как вида, для которого факт полностью зависимого дыхания был показан прямыми измерениями в работе Хэлла, оставался в силе. Убеди-

тельность данным Хэлла придавал также тот факт, что в одних и тех же условиях автор наблюдал у разных видов рыб и зависимое и независимое дыхание. Проверить эксперименты с *O. tau* было трудно потому, что этот вид не обитает в наших водах, хотя обычен для прибрежных мелководий Атлантического побережья Северной Америки. Работ, посвященных способности *O. tau* к регуляции дыхания нами не обнаружено и поэтому были просмотрены все статьи, где этот вид хотя бы упоминался.

В одной из работ Хашмейера (Hashemeyer, 1969), посвященной оценке влияния температуры на обмен *O. tau*, приведена кривая непрерывной записи изменения содержания кислорода в замкнутом респирометре в процессе дыхания *O. tau*. Измерения проводились по не вызывающей сомнений методике с использованием кислородных электродов, которые калибровались до и после опыта. По приведенным в этой работе данным нами построен график зависимости потребления кислорода *O. tau* от парциального давления растворенного кислорода (рис. 1б). Для сравнения на этом же графике нанесены данные дыхания *O. tau* из упомянутой работы Хэлла. Из рисунка видно, что потребление кислорода у *O. tau* при снижении напряжения кислорода остается на постоянном уровне вплоть до критической точки, располагающейся около 60 мм рт. ст. (40% насыщения). Результаты измерений, полученные Хашмейером (1969), опровергают данные Хэлла о полноты «зависимом» дыхании *O. tau*. В начале статьи автор сообщает, что *O. tau* потребляет кислород независимо от содержания O_2 до 40% насыщения, однако далее указывает, ссылаясь на данные Хэлла, что *O. tau* неспособен к регуляции обмена.

Приведенные данные говорят о том, что результаты опытов Хэлла с *O. tau* ошибочны, а вывод о неспособности этого вида и других донных рыб к регуляции дыхания оделан поспешно. Корректировка данных статьи почти полувековой давности не была бы столь важной, если бы на основе работы Хэлла не возникли неправильные представления, которые, к сожалению, глубоко укоренились в литературе по физиологии дыхания рыб.

О регуляции дыхания рыб в различные периоды онтогенеза в литературе имеются противоречивые сведения. В монографии Проссера и Брауна (1967) по этому вопросу мало данных. Например, указывается, что у крупных животных по сравнению с мелкими зависимость дыхания от содержания кислорода выражена сильнее, однако это относится только к видам, не имеющим специальной системы кровообращения. Указывается также, что величина критической точки выше для крупной форели, чем для мелкой.

Согласно представлениям Привольнева (1947), основанным на опытах с икрой и молодью лосося, плотвы и некоторых других рыб, способность к регуляции обмена значительно изменяется в ходе эмбриогенеза в постэмбриональном периоде. Например, по его данным, для эмбрионов лосося потребление кислорода почти не зависит от содержания кислорода вплоть до стадии пигментации глаз, когда зависимость дыхания от pO_2 возрастает, достигая максимума перед выклевом и после него. Для личинок и мальков лосося дыхание, по Привольневу, «полностью зависит» от парциального давления кислорода.

Сходные данные были получены в опытах с плотвой, для личинок которой, по его данным, характерно полностью зависимое от pO_2 дыхание. По мере роста рыб степень зависимости дыхания от содержания кислорода медленно уменьшается, но окончательно тип дыхания, свойственный «взрослым» рыбам, устанавливается только у годовиков.

Рассматривая влияние размера (массы) рыбы на положение критической точки, Винберг (1956) указывает, что у мелких рыб одного вида значения критических точек выше, чем у крупных, так как интен-

сивность дыхания у них сравнительно выше. Исходя из этого, им был сделан вывод о том, что молодь рыб более чувствительна к дефициту кислорода, чем взрослые особи.

Этим представлениям противоречат данные авторов, изучавших эмбриональное развитие рыб при пониженных содержаниях O_2 . Например, Вилларом (Willer, 1928) было показано, что выклев форели задерживается всего на 4 суток (около 15% времени инкубации) при снижении содержания кислорода до 2,5 мл/л. Если бы дыхание эмбрионов полностью зависело от содержания кислорода, то эмбриогенез проходил бы значительно медленнее. Аналогичные данные приведены Силвером с соавторами (Silver et al., 1965). Олдерайс (Alderdice et al., 1958) специально исследовал влияние неблагоприятных кислородных условий на сроки эмбрионального развития лосося. В противоположность Привольневу он указывает, что в первую половину эмбрионального периода у лососей почти полностью отсутствует регуляция потребления O_2 , а по мере развития органов кровообращения у эмбриона появляется способность к поддержанию постоянного уровня обмена при изменении pO_2 окружающей среды. Противоречат мнению Привольнева и результаты, полученные Джобом (Job, 1956), который не обнаружил различий в характеристиках зависимости дыхания от содержания кислорода у гольца (*Salvelinus fontinalis*) при изменении массы рыб от 5 до 1000 г. Данные Лозина (1956) ясно показывают, что критические точки для мальков (5—6 г) и сеголетков (30—40 г) севрюги при 18°C практически совпадают. Аналогичные результаты получены (Кляшторин, Яржомбек, 1975; Кляшторин, 1976) в опытах с сеголетками и мальками ленского осетра. Эксперименты с мальками и взрослыми тилapiaми показали, что при изменении массы почти в 100 раз (от 0,25 до 22 г) положение критических точек существенно не изменяется. Сходные данные получены на гуппи при изменении массы мальков от 0,05 до 0,3 г. Величины критической точки у гольца *S. alpinus* массой 1—4 г (по нашим измерениям) и близкого вида *S. fontinalis* массой 55—72 г (Graham, 1949) оказались очень сходными. В свете этих наблюдений мнение Привольнева, основанное на результатах его опытов с икрой и мальками лосося, а также молодью других рыб вызывает серьезные сомнения.

Для проверки этих данных нами была измерена зависимость потребления кислорода от его парциального давления у трех видов лососей. Икру горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*), кеты (*O. keta*) и кижуча (*O. kisutch*) инкубировали на рыбноводном заводе приблизительно до середины эмбрионального периода (около 220 градусо-дней), после чего переносили в термостатированный при 10° аквариум с проточной аэрированной водой. 100 икринок на специальной сетке помещали в respirometer, находящийся в этом же аквариуме, и инкубировали при постоянном протоке, периодически измеряя зависимость потребления кислорода от его парциального давления. Схема измерений принципиально не отличалась от приведенной в работах (Кляшторин, Яржомбек, 1972; 1975).

Из представленных на рис. 2 данных можно видеть, что по крайней мере со стадии установления кровообращения у эмбрионов лосося наблюдается независимое дыхание. Потребление кислорода у эмбрионов остается практически на постоянном уровне вплоть до pO_2 50—66 мм рт. ст. (около 30% насыщения). По мере развития эмбриона эта величина остается неизменной вплоть до выклева. В период расщипывания желточного мешка и перехода к активному питанию значение критической точки постепенно уменьшается до 32—40 мм рт. ст., а вскоре после перехода на активное питание величина критического pO_2 стабилизируется на уровне 26—32 мм рт. ст. При дальнейшем

росте мальков в течение 4—5 мес. (при массе 1,5—2 г) значение критического pO_2 не меняется. У молоди лососевых (кижуча, нерки, чавычи и гольца) массой 1,5—4,5 г значения критических pO_2 при 10° находятся в пределах 30—37 мм рт. ст. (Кляшторин, 1975), что хорошо согласуется с нашими данными о критических pO_2 для лососей, выращиваемых в лабораторных условиях. Как видно из рис. 2, межвидовые различия по исследуемым параметрам дыхания у исследованных видов лососей выражены слабо, что также согласуется с ранее полученными данными.

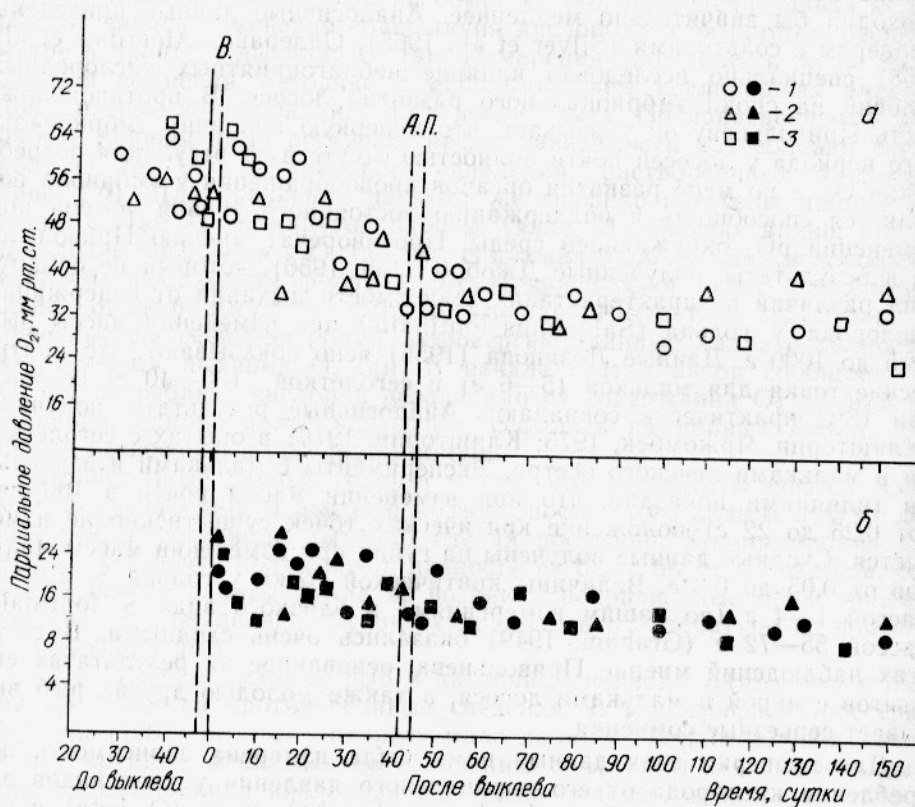


Рис. 2. Характеристики внешнего дыхания в эмбриональном и постэмбриональном развитии лососей (а — критические, б — пороговые pO_2): 1 — кета; 2 — горбуша; 3 — кижуч; В — выклев; А. П. — переход на активное питание.

По величинам пороговых pO_2 также не отмечено межвидовых различий; они остаются неизменными при росте и развитии рыб, а полученные в наших опытах пороговые pO_2 12—16 мм рт. ст. практически не отличаются от значений пороговых точек для лососей из естественных условий обитания.

И наши, и литературные данные показывают, что механизмы регуляции потребления O_2 начинают эффективно действовать еще в эмбриональный период и дыхание эмбрионов лососей по крайней мере с момента установления кровообращения относится к так называемому «независимому» типу. В постэмбриональном периоде этот тип дыхания почти не изменяется и значение критического pO_2 лишь немного снижается, стабилизируясь на уровне, характерном для «взрослых» рыб вскоре после перехода на активное питание.

Все это говорит о несостоятельности выводов Привольнева (1947) о зависимости дыхания от парциального давления O_2 на поздних ста-

дях развития эмбрионов и в постэмбриональном периоде у лососей и других видов.

Сейчас трудно установить, почему Привольневым были получены столь необычные результаты. Можно только предполагать, что применяемая им методика снижения содержания растворенного O_2 обескислороженной кипячением водой и методика взятия проб не были свободны от существенных недостатков.

Для окончательного решения вопроса о возможностях регуляции обмена на разных стадиях эмбриогенеза были бы ценны данные для всего инкубационного периода, однако уже сейчас ясно, что способность к регуляции обмена в широком диапазоне парциальных давлений O_2 проявляется у рыб достаточно рано и значения критических pO_2 быстро достигают стабильных уровней, характерных для взрослых особей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Способность к поддержанию дыхательного гомеостаза — одна из наиболее общих физиологических характеристик рыб. Существовавшие в литературе представления о полной зависимости потребления кислорода от содержания растворенного кислорода у некоторых экологических групп рыб (например донных) или неспособности к регуляции обмена у личинок и мальков — следствие ошибок эксперимента или недостаточно критического отношения к литературным данным.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956 г.
- Кляшторин Л. Б., Яржомбек А. А. Определение стандартного обмена у рыб с помощью мембранного электрода. Труды ВНИРО, 1972, т. 85, с. 36—45.
- Кляшторин Л. Б. О чувствительности молоди лососевых Salmonidae к недостатку кислорода. «Вопросы ихтиологии», 1975, т. 15, № 2, с. 371—375.
- Кляшторин Л. Б., Яржомбек А. А. О зависимости дыхания рыб от содержания растворенного кислорода. Труды ВНИРО, 1975, т. 96, с. 69—74.
- Лозинов А. Б. Отношение молоди осетровых к дефициту кислорода в зависимости от температуры. «Зоологический журнал», 1952, т. 31, № 5, с. 686—699.
- Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М., «Мир», 1967, 752 с.
- Привольнев Т. И. Изменения дыхания в онтогенезе рыб при различном парциальном давлении кислорода. Известия ВНИОРХ, 1947, т. 25, № 1, с. 57—113.
- Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. Изд. МГУ, 1962. 351 с.
- Alderdice, D. F., Wickett, W. P., Brett, J. R. Some effects of temporary exposure to low dissolved oxygen levels on Pacific salmon eggs. J. Fish. Res. Bd. Canada, 1958, v. 15, N 2, 229—49.
- Black, E. C. The transport of oxygen by the blood of freshwater fish. Biol. Bull., 1940, v. 79, N 3, pp. 215—229.
- Brett, J. R. The relation of size to ratio of oxygen consumption and sustain speed of sockeye salmon. J. Fish. Bd. Can. Res. 1965, v. 2, N 6, pp. 1491—1505.
- Davis, J. C. Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis in Canadian species: a review. J. Fish. Res. Bd. Can. v. 32, N 12, 2295—2332.
- Job, S. V. The oxygen consumption of Salvelinus fontinalis. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. N 61, p. 39.
- Graham, J. M. Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of speckled trout (Salvelinus fontinalis). Canad. J. Res., 1949, v. 27, N 5, pp. 270—289.
- Hall, F. G. The influence of varying oxygen tensions upon the rate of oxygen consumption in marine fishes. Amer. J. Physiol. 1929, v. 88, N 2, 282—292.
- Hashemeyer, A. E. Oxygen consumption of temperature-acclimated toadfish Opsanus tau. Biol. Bul., 1969, v. 136, N 1, pp. 28—33.

Hemmingsen, E. A., Douglas, E. L., Grigg, G. C. Oxygen consumption in an Antarctic hemoglobin-free fish, *Pagetopsis macropterus* and in three species of *Notothenia*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1969, v. 29, pp. 467—470.

Keys, A. B. The relation of the oxygen tensions in the external respiratory medium to the oxygen consumption of fishes. *Science*, 1930, N 1833, 76—78.

Marvin, D. E., Heath, A. G. Cardiac and respiratory responses to gradual hypoxia in three ecologically distinct species of freshwater fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1966, v. 27, pp. 349—355.

Root, R. W. The respiratory function of the blood of marine fishes. *Biol. Bull.*, 1931, v. 61, N 4, 427—456.

Silver, S. J., Warren, Ch. E., Doudoroff, P. Dissolved oxygen requirements of developing steelhead trout and chinook salmon embryos at different water velocities. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1963, v. 92, N 4, pp. 327—355.

Watters, K. W., Smith, L. S. Respiratory dynamics of the starry flounder (*Platichthys stellatus*) in response to low oxygen and night temperature. *Marine Ecol.*, 1973, v. 19, N 2, pp. 133—149.

Willar, A. Untersuchungen über das Wachstum bei Fischen. *Z. Fischerei*. 1928, Bd. 26, N 4, 69—78.

*The capability of fish to control metabolism
when the oxygen content is low in the environment*

Klashtorin L. B.

SUMMARY

The data on regulation of metabolism in fish obtained from the experiment and information from literature are analysed. It is ascertained that the common understanding that respiration of adult fish, larvae and fry from some ecological groups is dependent upon the content of dissolved oxygen is erroneous. The independent type of respiration is inherent in all species of fish, the capability of controlling metabolism is displayed even at early stages of ontogenesis.

УДК 597—117.57(265)

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН НЕКОТОРЫХ ДОННЫХ И ПРИДОННЫХ РЫБ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

В. И. Чекунова

К настоящему времени накоплено большое количество сведений по энергетическому обмену донных и придонных рыб умеренных широт. Все данные, опубликованные до 1956 г., сведены в книге Г. Г. Винберга (1956), а в последующие годы продолжали выходить статьи разных авторов, в которых развивались некоторые вопросы, изложенные в этой программной книге. Однако работ по энергетике обмена морских и океанических видов рыб немного. Поэтому мы публикуем новые данные по скорости обмена морских рыб шести видов*, обитающих на западном шельфе Южной Америки: морской окунь — *Helicolenus lengerichi* Norman; нототения — *Notothenia tessellata* Richardson; паранерцес — *Paraperca chilensis* Norman; камбала — *Paralichthys adspersus* (Steindachner); морской налим — *Genypterus blacodes* (Schneider); застопырялая химера — *Callorhynchus callorhynchus* (Linnaeus).

Рыбы всех этих видов выловлены промысловым донным тралом на шельфе между 40 и 47° ю. ш. в экспедиции XII рейса НПС «Академик Книпович» в 1973 г. Респирационные опыты проводились на борту судна в аквариумах из оргстекла. Потребление кислорода рыбами определяли обычным методом замкнутых сосудов по разнице в содержании кислорода в начале и в конце опыта, концентрацию растворенного в воде кислорода измеряли по методу Винклера. Рыбу, отобранную из трала в ведро с водой, быстро переносили в бассейн (580 л) с проточной водой, где она находилась от 1 до 3 суток, затем ее переводили в аквариум. Здесь ее также в проточной воде содержали несколько часов, затем проток перекрывали и проводили опыт. Более подробно методика описана в работе Чекуновой и Наумова (1978).

Наши исследования (с участием А. Г. Наумова) продолжались с конца лета до начала осени Южного полушария (10 февраля — 28 апреля) в умеренной зоне с субантарктической структурой вод (Семенов, Берман, 1977). На мелководьях (от 0 до 100—180 м) температура воды летом достигает 15—19°C, на глубине 150 м в открытом море — от 4,5°C до 11°C, до 500 м — держится около 4—8°C. Исследованные нами придонные и донные рыбы встречаются на глубине от 25 до 500 м и хорошо переносят перепады температуры от 4 до 19°C. Температура в аквариумах колебалась от 13 до 15°C.

Исследованные виды рыб различались по глубине распределения на шельфе, поведению в аквариуме, длине и массе тела.

Морской окунь — *Helicolenus lengerichi* Norman в районе наших исследований встречался на глубине от 60 до 500 м при температуре от 6 до 15°C. В уловах попадались особи длиной от 18 до 44 см,

* Видовые определения рыб сделаны ихтиологами экспедиции.

возрастом от 1 до 7 лет. Половозрелые самцы и самки были представлены главным образом особями на II—III стадиях зрелости, но в уловах попадались также экземпляры в пред- и посленерестовом состоянии. Всего было проведено 60 респирационных опытов с особями массой от 7,4 до 1410 г. Благодаря отсутствию плавательного пузыря этот вид окуня хорошо переносил быстрый подъем со значительной глубины. Даже с глубины 500 м в трале приходили живые, нетравмированные особи, которые могли продолжительное время жить в проточном палубном бассейне.

Нототения — *Notothenia tesellata* Richardson в уловах встречалась от 1 до 3 лет, массой от 10 до 200 г (это мелкий вид) на глубине от 60 до 208 м. У половозрелых особей половые продукты находились на II—III стадиях зрелости. С нототенией было поставлено 47 респирационных опытов.

Параперцес — *Parapercis chilensis* — мелкая рыба, в трале попадалась в качестве прилова вместе с нототенией. Этот вид был представлен особями от 1 до 7 лет, массой от 27 до 805 г, как молодью, так и половозрелыми рыбами с половыми продуктами на II—III стадиях зрелости. С рыбами этого вида поставлено 42 респирационных опыта.

Все рыбы перечисленных выше видов хорошо чувствовали себя в палубном проточном бассейне. Некоторые из них находились там более двух недель, хотя в опытах использованы только экземпляры, выдержанные в бассейне не менее и не более 2—3 суток. В течение этого времени желудочно-кишечный тракт рыб полностью освобождался от пищи (исследовали только таких рыб). Во избежание влияния резкого перепада температуры, в опыты брали рыб, пойманных при тралениях на глубине от 26 до 100 м.

Камбала, морской налим и химера хуже переносили подъем даже с относительно небольшой глубины (60—100 м).

Камбала — *Paralichthys adspersus* в уловах встречалась в небольшом количестве. На мелководьях (25—50 м) в трале попадались только особи в возрасте 1—2 лет массой от 14,7 до 150 г. С рыбами этого вида было поставлено 15 опытов.

Морской налим — *Gnyphterus blacodes* в уловах встречался в большом диапазоне глубин от мелководья до 470 м. Рыбы этого вида весили от нескольких граммов до 8—10 кг. При подъеме улова на палубу с большой глубины налимы оказывались мертвыми, у большей части из них были вывернуты желудки. В мелководных тралениях (26—30 м) попадались только мелкие особи, из них лишь некоторые выживали в проточном бассейне более суток. Для респирационных опытов были отобраны наиболее жизнеспособные экземпляры массой от 85 до 250 г в возрасте от 3 до 5 лет, с половыми продуктами на II стадии зрелости. С морским налимом было поставлено девять опытов.

Химера — *Callorhynchus callorhynchus* представляла большой интерес в исследованиях энергетического обмена. В уловах она попадалась на глубине от 26 до 250 м, массой от 100 г до 10 кг. Эта рыба плохо переносила подъем со значительной глубины. Помятые в тралах с уловом свыше одного центнера рыбы очень быстро гибли в аквариуме или оказывались мертвыми уже при подъеме трала. Только при тралении на глубине 25—28 м с минимальным уловом (несколько килограммов) удавалось найти достаточно жизнеспособные и нетравмированные экземпляры, пригодные для опытов. В бассейне рыбы жили 1,5—2 суток. Было поставлено 10 опытов с химерами массой от 95 до 1020 г.

В экспериментальных аквариумах все подопытные виды различались по поведению и двигательной активности. Окунь, нототения и параперцес медленно плавали или спокойно стояли над грунтом. Кам-

бала и налим лежали на грунте, изредка поднимаясь над ним. Химеры стояли на месте в течение всего опыта (1—2 ч) и усиленно работали мощными грудными плавниками, создавая вокруг себя ток воды.

Состав пищи у всех этих видов довольно однообразен. У окуней желудки были наполнены стоматоподами (*Pterigosquilla armata*), кроме них встречались мелкие крабы, мелкая рыба и эвфаузииды. Нототения и парперцис питались ракообразными (гаммаридами, галатеидами и мизидами), а также полихетами. В желудках парперциса преобладали эвфаузииды, у морского налима — стоматоподы.

Данные о потреблении кислорода, полученные в респирационных опытах были обработаны на ЭВМ «Минск-32», в результате чего были получены формулы зависимости обмена (R , мл/экз./ч) от массы тела рыб (W , г). Параметры этих уравнений представлены в табл. 1.

Таблица 1

Параметры уравнений, связывающих обмен и массу у придонных и донных рыб юго-западного шельфа Америки при температуре 15°C

Рыба	n	Масса рыб в опыте, г	$\lg a$	a	b	$\pm S_a$	$\pm S_b$	$t_{\text{теорет}} \text{ при } P=0,01$	t	r	S_r
Окунь	60	7,4—1410	—0,547	0,284	0,725	0,011	0,018	2,576	40,3	0,906	0,023
Нототения	47	10,0—200	—0,498	0,318	0,791	0,046	0,032	2,576	24,7	0,967	0,009
Парперцис	42	27,0—805	—0,708	0,196	0,870	0,013	0,002	2,576	54,3	0,942	0,017
Камбала	15	14,7—150	—0,822	0,150	0,831	0,145	0,056	3,012	14,8	0,700	0,132
Налим	9	85,0—250	—1,440	0,032	1,180	0,334	0,071	3,499	16,6	0,858	0,093
Химера	10	95,0—1020	—0,259	1,296	0,513	0,100	0,014	3,355	36,6	0,855	0,089
Общее	164	7,4—1410	—0,515	0,305	0,746	0,026	0,006	2,576	124,3	0,921	0,010

Полученные нами формулы относятся только к тому диапазону масс рыб, которые были использованы в опытах. Чем шире диапазон массы, тем точнее значение коэффициентов в уравнении для данного вида. Поэтому данные, приведенные в табл. 1, неравноценны. Для окуня, нототении и парперциса диапазон масс довольно широк, а число опытов — значительно (от 42 до 60), поэтому и коэффициент корреляции получен высокий (0,91—0,97), ошибка его невелика (0,009—0,02). Степень достоверности коэффициента b очень высока. Если $t_{\text{теорет}}$ равно 2,576, то для окуня $t=40,3$, нототении $t=24,7$, парперциса $t=54,3$, т. е. значительно превышает необходимое значение ($t=2,57$) при уровне значимости 0,01. Разброс эмпирических точек укладывается в пределах $\pm 2\sigma$. Для трех других видов диапазон масс уже: для камбалы и химеры минимальная масса отличается от максимальной в 10 раз, для морского налима — в три раза. Невелико и число опытов (9—15), поэтому коэффициент корреляции относительно невысок (0,70—0,86). Степень достоверности коэффициента b незначительно превышает $t_{\text{теорет}}$ при уровне значимости 99%. С математической точки зрения эти данные тоже достоверны. Однако с учетом указанного выше рассматриваем их как приблизительные результаты для этих трех видов рыб.

По данным уравнениям построены теоретические линии регрессии и показано отклонение эмпирических точек от этих линий. На графиках (рис. 1) приведены точки, полученные в результате опытов в разное время суток, а также отмечены групповые и одиночные опыты с рыбами. Влияния этих двух факторов на потребление кислорода рыбами нами не обнаружено, возможно, из-за условий постановки опытов: в

темное время суток аквариумы с рыбами освещались неяркими лампами дневного света; аквариумы были из оргстекла, их стенки могли служить зеркалом на темном фоне стены лаборатории; аквариумы стояли рядом (кроме одного) без перегородок между ними, и рыбы могли видеть или свое отражение или рыб в соседнем аквариуме.

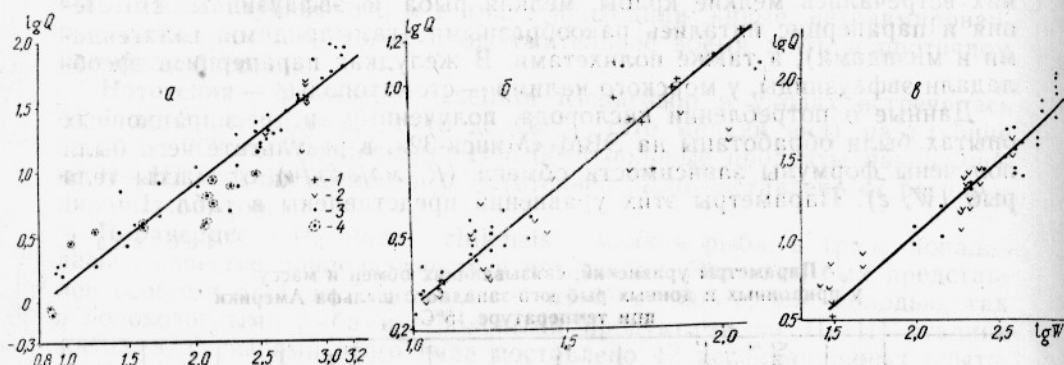


Рис. 1. Зависимость обмена от массы тела у морского окуня (а), нототении (б) и параперица (в) в разное время суток: 1 — утром (до 12 ч); 2 — днем (13—18 ч); 3 — в темное время суток при лампах дневного света; 4 — групповой опыт

Помимо респирационных опытов проведен общий биологический анализ тех видов рыб, которые участвовали в опытах. Для некоторых из них были получены уравнения зависимости массы от длины (табл. 2)

$$W = aL^k,$$

где W — масса, г;

L — длина по Смиуту, см;

a и k — коэффициенты.

Таблица 2

Зависимость массы рыб (в г) от длины тела (в см)
у придонных и донных рыб юго-западного шельфа Америки

Рыба	n	a	$\pm S_a$	k	$\pm S_k$	r	$\pm S_r$
Окунь	190	0,0163	0,0026	3,12	0,001	0,928	0,010
Нототения	90	0,0048	0,0151	3,36	0,009	0,899	0,020
Параперцес	78	0,0013	0,0215	3,79	0,011	0,991	0,003
Налим	160	0,0010	0,0050	3,30	0,002	0,913	0,013

По собранным чешуе и отолитам, Е. Г. Петровой (ВНИРО) был определен возраст всех подопытных рыб (табл. 3).

В наших уловах встречался окунь от 1 до 8 лет, хотя, по-видимому, этот вид живет и дольше, чилийская нототения — не старше 3 лет, парапериц — до 7 лет. Камбал, налимов и химер в опытах использовали только молодых, так как более крупные старшие не помещались в аквариумах, а, кроме того, в уловах находились или мертвые, или сильно травмированные экземпляры.

Используя данные по возрасту рыб и формулу зависимости массы тела от длины, мы вычислили среднесуточные приросты массы тела рыб, используя формулу (Винберг, 1956):

$$P = \frac{2(W_n - W_0)}{n(W_n + W_0)} \cdot 100\%,$$

где P — прирост массы, % от массы тела;

W — масса рыб, г;

n — число дней прироста.

Возраст, длина (числитель, см) и масса (знаменатель, г) рыб, использованных в опыте

Рыба	Возраст							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Окунь	9,0	15,0	21,3	24,2	32,4	36,0	41,2	44,0
	8,1	86,5	165,0	326,0	487,0	623,3	1000,0	1410,0
Нототения	10,3	14,6	19,7	—	—	—	—	—
	13,5	39,4	109,0	—	—	—	—	—
Параперцес	14,8	17,9	21,0	26,3	31,0	35,8	38,3	—
	32,2	81,1	130,0	211,4	411,5	612,0	795,0	—
Камбала	14,0	19,0	26,0	—	—	—	—	—
	37,0	80,0	105,0	—	—	—	—	—

По балансовому равенству вычислили рационы для окуня, нототении, параперцеса и камбалы (табл. 4). При этом принималось, что 1 г сырого вещества тела рыб равен 1000 кал, а калорийность 1 г сырой пищи для окуня—800 кал, нототении—855, параперцеса—854, камбалы—850 кал. Эти данные получены с учетом процентного состава пищи каждого вида рыбы и калорийности пищевых организмов по данным Тилера (Tyler, 1973) и Виноградовой (1967).

Таблица 4

Элементы балансового равенства для исследуемых рыб

Возраст	Средняя масса, г	Среднесуточные						Число масс собственного тела, съеденных рыбой за год	K _з , %
		в % от массы тела		рацион		в % от рациона			
		прирост	траты на обмен	г	% от массы тела	прирост	траты на обмен		
<i>Окунь</i>									
1—2	23,2	0,29	2,80	1,12	4,83	7,5	72,5	13,7	9,3
2—3	64,2	0,25	2,10	2,36	3,67	8,6	71,4	10,4	10,6
3—4	143,3	0,19	1,69	4,21	3,04*	10,5	69,5	8,5	10,1
4—5	284,2	0,18	1,40	7,02	2,57	12,1	67,9	7,1	11,4
5—6	498,7	0,14	1,20	10,42	2,19	11,4	68,6	6,1	10,5
6—7	799,7	0,12	1,05	14,63	1,93	11,9	68,1	5,4	10,3
7—8	1178,6	0,09	0,95	19,21	1,73	11,2	68,8	4,8	8,6
<i>Нототения</i>									
1—2	26,5	0,54	3,47	1,55	5,86	10,6	69,4	16,8	13,5
2—3	74,2	0,13	3,02	3,42	4,61	3,4	76,6	13,7	4,1
<i>Параперцес</i>									
1—2	56,6	0,24	2,65	2,39	4,23	6,6	73,4	12,4	8,3
2—3	105,6	0,13	2,46	4,00	3,79	3,8	76,2	11,3	5,1
3—4	170,7	0,13	2,34	6,16	3,61	4,7	75,3	10,7	5,3
4—5	311,5	0,17	2,15	10,55	3,39	5,9	74,1	9,9	7,3
5—6	511,8	0,11	2,01	15,87	3,10	4,2	75,8	9,2	5,2
6—7	703,5	0,07	1,93	20,61	2,93	2,8	77,2	8,4	3,5
<i>Камбала</i>									
1—2	58,5	0,41	1,77	1,88	3,22	15,2	64,8	9,0	18,8
2—3	115,0	0,34	15,6	3,22	2,80	14,2	65,8	7,8	17,9

* Для окуня с 3 до 8 лет рацион дан с учетом генеративного обмена 0,1%.

Траты на генеративный обмен для большинства рыб вычислить было нельзя, так как их половые продукты находились на II—III стадиях зрелости, за исключением морского окуня, который имел зрелые половые продукты. По нашим данным, половое созревание у окуня происходит на 3—4 году. Было определено, что у 4—6-летних окуней масса зрелых половых продуктов составляет около 5,7% от массы тела. Окунь созревает в течение приблизительно 2 мес., следовательно в сутки генеративный обмен составляет около 0,1% от массы тела.

В результате респирационных исследований было получено шесть уравнений, подтверждающих степенную зависимость скорости обмена от массы тела рыб (см. табл. 1). Полученные коэффициенты, указывающие на уровень обмена (a) и скорость изменения обмена (b) при увеличении массы тела испытуемых рыб, заметно отличаются у всех шести видов. Поэтому для сравнения скорости потребления кислорода разными видами рыб были построены линии регрессии по выведенным уравнениям (рис. 2).

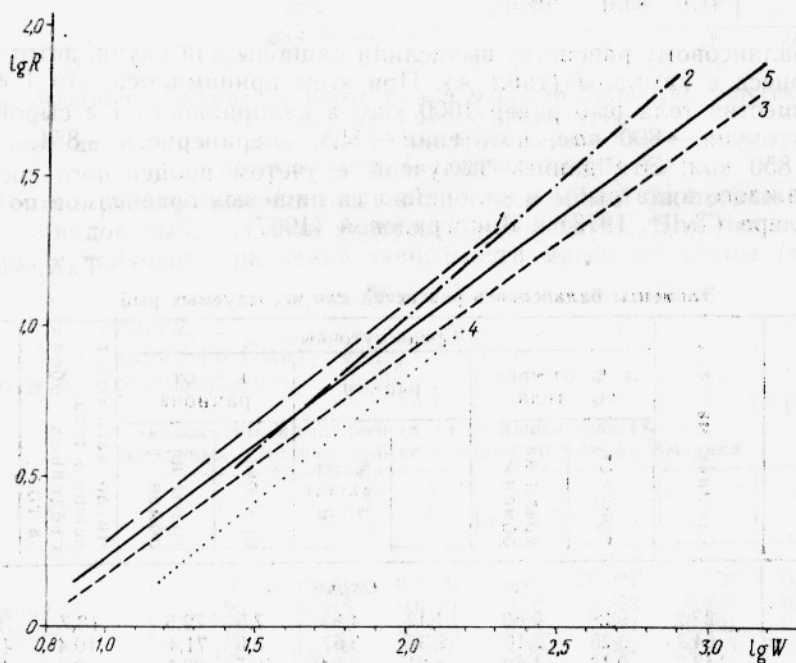


Рис. 2. Теоретические линии зависимости обмена от массы для чилийских рыб: 1 — нототения; 2 — параперцес; 3 — окунь; 4 — камбала; 5 — общая для четырех видов.

Линии регрессии скорости обмена на массу тела для нототении и параперцеса проходят несколько выше, чем для окуня. Ниже всех расположена линия регрессии для камбалы. Правда, с этим видом проведено всего 15 опытов и разброс точек оказался довольно большим ($S_a=0,145$). Различия в обмене у этих четырех видов рыб, по видимому, в первую очередь, связаны с различиями в их образе жизни.

Окунь — рыба, охотящаяся из засады, длительное время остается неподвижным.

Нототения и параперцес относительно спокойно плавают над поверхностью грунта, поедая гаммарид, мизид и полихет. Камбала — наименее подвижна, она зарывается в грунт и лишь изредка всплывает и передвигается на небольшие расстояния.

Очень высок уровень обмена ($a=1,296$) у химеры. Конечно, полученные данные не показательны для обмена вида в целом, так как в опытах участвовали только мелкие рыбы. По-видимому, у химеры высокий уровень кожного дыхания и большие затраты энергии на работу грудными плавниками; так, при перекрытии протока воды в аквариуме, она стоя на месте, начинает интенсивно работать грудными плавниками, создавая ток воды вокруг своего тела и аэрируя свой кожный покров. По данным Шнейдера (Schneider, 1943), химеры преследуют косяки мелкой рыбы. Броски во время охоты требуют очень большой затраты энергии; по данным Вискребенцова и Савченко (1970), черноморская ставрида на один бросок затрачивает энергию, превышающую ее суточные траты на обмен в 17 раз. В то же время скорость обмена у химер с увеличением массы нарастает значительно меньше ($b=0,513$), чем у остальных рыб исследованных видов. Противоположная картина наблюдается у морского налима: при изменении массы его тела уровень обмена у него очень невысок ($a=0,032$), а скорость изменения интенсивности обмена велика ($b=1,18$).

Как известно, Г. Г. Винберг (1956), используя многочисленные данные по потреблению кислорода главным образом придонными и донными видами рыб умеренных широт Северного полушария, вывел осредненную общую формулу зависимости обмена от массы тела: $R=0,3W^{0,8}$. Рассчитав вместе данные по морскому окуню, нототении, пареперцис и камбале, мы получили подобную осредненную формулу, при 15°C имеющую вид:

$$R=0,305W^{0,746} \quad (\text{см. табл. 1}).$$

Это уравнение характеризует обмен у рыб района наших исследований в сезон нагула и максимального прироста массы тела. Уравнение Винберга также относится к температуре, при которой рыбы умеренных широт Северного полушария усиленно откармливаются и прибавляют массу. Это обстоятельство дает нам право сравнивать два эти уравнения. Для наших рыб при 15°C уровень обмена ($a=0,305$) оказался практически равным уровню обмена в формуле Винберга ($a=0,3$) при 20°C . Небольшая разница обнаружена в величине b . Изменение обмена по уравнению Винберга идет несколько быстрее ($b=0,8$), чем по нашему ($b=0,75$). Если построить линии регрессии по этим двум уравнениям, то в диапазоне масс ($\lg W=0,8 \div 1,5$) обе линии лежат довольно близко друг к другу, но с увеличением массы особей все дальше расходятся. Если уравнение Винберга привести к температуре 15°C по предложенным этим же автором температурным поправкам, то наоборот максимальное расхождение линий регрессии будет при $\lg W=0,8$, а схождение — при $\lg W=3,1 \div 3,2$. Можно считать, что полученная нами линия регрессии для рыб чилийского шельфа лежит между линиями регрессии по Винбергу для 15 и 20°C . По-видимому, в данном случае рыбы, генетически адаптированные к постоянному действию низкой температуры, компенсируют ее повышенным обменом.

Интересно также сравнить параметры обмена рыб, исследованных нами, и аналогичных по образу жизни рыб Северного и Южного полушария.

Для чилийской нототении (*N. tessellata*) аналогом по образу жизни и двигательной активности может служить нототения рамзая (*N. ramzayi*), которую мы исследовали в районе Фолклендского мелководья при температуре 10°C . Зависимость обмена от массы тела у этого вида выражается формулой

$$R=0,303W^{0,783}$$

Другим аналогом может служить балтийская треска (*Gadus morhua callorias*), респираторные опыты с которой были проведены при 10°C (Чекунова, 1970). Полученная для этого вида зависимость выражается формулой:

$$R = 0,361 W^{0,728}$$

Камбала *Pleuronectes platessa* имеет стандартный обмен при температуре 10°C $R = 0,214 W^{0,721}$ (Edwards et al., 1969).

Эдвардс с соавторами (Edwards et al., 1971), изучавшие камбал тропических видов из Аравийского моря при температуре 28°C, вывели две зависимости обмена от массы тела: для *Cynoglossus* sp. $R = 0,260 W^{0,734}$ и для *Brachiurus* и *Synaptura* $R = 0,253 W^{0,682}$. Эти опыты проводили с голодными рыбами. Упомянутые исследователи считают, что стандартный обмен у камбал тропических видов (при 28°C) и у молодых камбал при 10°C очень близок. Мы присоединяемся к их мнению. Величина обмена у различных видов камбал при 10°, 15° и 28°C почти одинакова. У двух видов нототении и трески при 10 и 15°C величина стандартного обмена также дает сходные показатели (рис. 3).

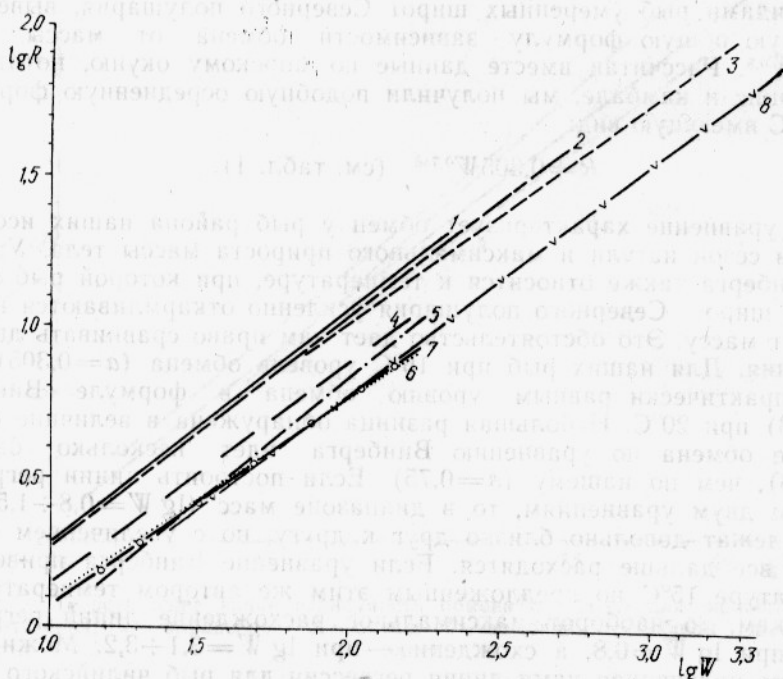


Рис. 3. Зависимость обмена от массы для рыб разных видов при разной температуре: 1 — *Notothenia tessellata*, 2 — *Notothenia ramsayi*, 3 — *Gadus marhua*, 4 — *Cynoglossus* — 28°C, 5 — *Paralichthys* — 15°C, 6 — *Brachiurus* and *Synaptura* — 28°C, 7 — *Pleuronectes platessa* — 10°C, 8 — *Notothenia neglecta* — 0,6°C.

Таким образом, скорости обмена у видов рыб с одинаковым образом жизни, но обитающих в различных районах Мирового океана при разной температуре, сходны.

Относительно высокий стандартный обмен при низких температурах или относительно низкая величина его при высоких температурах позволяет этим видам сохранять нормальную жизнедеятельность (рост, развитие, активность и т. п.). Торсон и Прехт (цит. по Precht, 1968), также считают, что потребление кислорода различными видами из разных областей при температуре их обитания почти одинаково.

Мы не затрагиваем вопросы обмена у рыб, обитающих при крайне низких значениях температуры в высоких широтах. Во-первых, таких данных пока еще очень мало и полученные формулы рассчитаны по небольшому числу эмпирических точек. Интересны опыты Ральфа и Эверсона (Ralph, Everson, 1968) с *Notothenia coriiceps neglecta* при температуре от минус 0,5° до плюс 1,7°C. В результате получена формула $R=0,165W^{0,785}$ мл $O_2/экз./ч$. Эти данные несколько ниже, чем для других видов нототений, полученных при 10° и 15°C. Линия регрессии для этого вида нототении проходит рядом (рис. 3) с линией регрессии для камбал при 10° и 28°C. По образу жизни и морфологии тела этот вид нототений ближе к донным рыбам, чем придонные чилийская и фолклендская нототении. Возможно, именно этим и объясняется более низкий уровень обмена у антарктического вида *N. coriiceps neglecta*. Обсуждать эти данные, очевидно, еще рано, однако, явление компенсации обмена отмечено и среди холодолюбивых антарктических рыб.

Из представленных в табл. 4 элементов балансового равенства для четырех видов рыб следует, что среднесуточные рационы для всех изученных видов изменяются с возрастом. Максимальная величина рациона (в % от массы тела) наблюдается у молоди, минимальная — в конце жизни. Из четырех рассматриваемых видов рацион несколько выше у нототении (5,9—4,6%) и самый низкий у камбалы (3,2—2,8%). Однако камбала полнее всех других исследованных рыб использует получаемый корм на прирост массы тела (у нее самый высокий коэффициент использования пищи на прирост: $K_2=18,8—17,9$, в то время как у окуня — 11,4—8,6, парাপерциса — 8,3—3,5, нототении — 13,5—4,1%). Как правило, с возрастом рыба использует на рост все меньшее количество энергии (K_2 падает), увеличиваются относительные траты на энергетический обмен. У рыб с коротким жизненным циклом этот показатель изменяется особенно сильно. Так, у нототении в первые два года на весовой рост идет 13,5%, а затем рост почти прекращается ($K_2=4,1$). У рыб с длительным жизненным циклом (окунь, парাপерцис) энергия на рост изменяется с возрастом более равномерно и только в конце жизни резко падает. Рыбы, тратящие много энергии на весовой рост, как правило, мало подвижны, траты на внутренний и активный обмен у них значительно ниже, чем у подвижных видов. Среди активных придонных рыб (нототения, парাপерцис) соотношение между тратами на обмен и приростом (в % от рациона) составляет в среднем 75:5 (у окуня 68:12, у камбалы 65:15).

Таким образом, чем активнее образ жизни рыбы, тем меньшая часть полученной с рационом энергии затрачивается у нее на прирост массы тела. Двигательная активность как пелагических, так и придонных и донных рыб различна, а следовательно, различается и распределение энергии рациона. С точки зрения рыбохозяйственного разведения особенно выгодны будут рыбы с минимальной двигательной активностью (камбала и некоторые другие). Этим и объясняется очень большой интерес исследователей разных стран к видам камбал, представляющих промысловую ценность.

ВЫВОДЫ

1. Зависимость обмена от массы у придонных и донных рыб (окунь, нототения, парাপерцис, камбала), обитающих на шельфе Чили, выражается формулой: $R=0,305W^{0,746}$. Эта зависимость получена для рыб при температуре воды 15°C в период их нагула и максимального прироста массы тела.

2. Стандартный обмен различных видов камбал, обитающих при температуре 10, 15, 28°C, не зависит от температуры. Это относится и к двум видам нототений и балтийской трески при 10 и 15°C.

3. Среднесуточный рацион несколько выше у нототении (5,9—4,6% от массы тела) и самый низкий — у камбалы (3,2—2,8%). Однако молодые камбалы лучше всех подопытных рыб используют рацион на прирост массы тела. Коэффициент использования пищи на рост (K_2) у них самый большой (18,8—17,9%, у окуня $K_2=8,3-3,5$, нототении — 13,5—4,1%). Максимальное количество энергии на рост тратится в первые годы жизни, минимальное — в конце ее. Рыбы, тратящие много энергии на рост, как правило, малоподвижные, особенно перспективны для рыбохозяйственных целей.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд. Бел. гос. унив., 1956, с. 3—241.

Виноградова З. А. Биохимия морских организмов. Киев, 1967, с. 1—185.

Выскребенцев Б. В., Савченко Н. В. Экспериментальное изучение бросковых скоростей движения рыб. «Рыбное хозяйство», 1970, № 6, с. 20.

Семенов В. Н., Берман И. С. Биогеографические аспекты распределения и динамики водных масс у берегов Южной Америки. «Океанология», 1977, т. 17, вып. 5, с. 526—530.

Чекунова В. И. Скорость и уровень обмена у рыб разных экологических групп. «Вопросы ихтиологии», 1974, т. 14, вып. 2 (85), с. 312—319.

Чекунова В. И., Наумов А. Г. Энергетический обмен ставриды и масляной рыбы из юго-восточной части Тихого океана. «Вопросы ихтиологии», 1978, т. 18, вып. 4 (112), с. 310—312.

Edwards, R., Finlayson, D. M., Steel, J. H. The ecology of O-group plaice and common dabs in Loch Ewe. J. Exp. Mar. Biol. 1969, v. 3, N 1, pp. 1—17.

Edwards, R., Blaxter, J., Gopalan, U., Mathew, C., Finlayson, D. Feeding, metabolism and growth of tropical flatfish. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1971, v. 6, pp. 279—300.

Precht, H. Der Einfluß «normaler» Temperaturen auf Lebensprozesse bei wechselwarmen Tieren unter Ausschluß der Wachstum- und Entwicklungsprozesse. Helgoländer wiss. Meeresunters. 1968, 18, pp. 487—548.

Ralph, R., Everson, I. The respiratory metabolism of some Antarctic fish. Biochem. Physiol., 1968, v. 27.

Schneider, C. O. Catálogo de los peces marinos del litoral de Concepcion y Arauco. Boletín de la Sociedad Biología a Concepcion (Chile). 1943, t. XVII, pp. 88.

Tyler, A. V. Caloric values of some North Atlantic invertebrates. Mar. Biol., 1973, t. 19, pp. 217.

Energy metabolism in some bottom and off-bottom species of fish from the Southeast Pacific.

Chekunova V. I.

SUMMARY

Based on the respiration experiments a general equation of the relationship between the metabolic rates and weights of four species of fish (*Helicolenus lengerichi* (Norman), *Notothenia tessellata* (Rich.), *Paraperca chilensis* (Norman) and *Paralichthys adspersus* (Steindocher) inhabiting the Chile shelf is obtained. The comparison investigations of standard metabolism in various species of flat fish inhabiting different areas at the World Ocean at the temperatures of 10°, 15°, 28°C indicate that metabolism is not affected by temperature. The same evidence is obtained for two species of *Notothenia* and Baltic cod inhabiting the waters at the temperature of 10° and 15°C.

Among the four species investigated the mean daily food ration is the highest in *Notothenia* (5.9—4.6% of body weight) and the lowest in flounder (2.8—3.2%).

УДК 664.959

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГИДРОБИОНТОВ НЕПИЩЕВОГО ЗНАЧЕНИЯ В НАРОДНОМ ХОЗЯЙСТВЕ

И. С. Ажгихин, В. Г. Гандель, В. М. Печенников, Н. В. Серебрянников,
В. В. Финкель, В. А. Замуренко

Из огромного количества видов морских организмов лишь незначительная часть в настоящее время используется в пищевых целях и в некоторых отраслях народного хозяйства. Подавляющая часть морских организмов используется в пищу, причем ассортимент пищевых гидробионтов в глобальных масштабах за последние десятилетия расширился незначительно. А между тем резкое возрастание спроса на пищевые продукты, включая высококонцентрированные корма для промышленного животноводства, требует поисков новых пищевых источников. В связи с этим при решении вопроса комплексного использования биологических ресурсов Мирового океана необходимы широкие исследования химии, токсикологии и фармакологии гидробионтов непищевого значения с целью выяснения возможностей их применения в различных отраслях народного хозяйства в качестве концентрированных кормов и источников биологически активных веществ — возможных лечебных препаратов.

Все непищевые гидробионты можно разделить на две основные группы: традиционно не используемые в пищевых целях и ядовитые. Поиск возможностей их эксплуатации должен включать в себя тщательное токсикологическое изучение объектов, выяснение локализации ядов и различных биологически активных веществ, способов утилизации ядов и детоксикации тканей при дифференцированной оценке их значимости, контроль безопасности детоксицированного материала, технологическую схему их переработки и рекомендации для применения в той или иной отрасли народного хозяйства, в частности в животноводстве, химико-фармацевтической, текстильной промышленности, земледелии и др.

Особенно важны исследования по утилизации ядовитых гидробионтов (Humm, Lane, 1974; Ruggieri, 1975), а также по токсикологии гидробионтов неизвестного вида. В настоящее время из непищевых гидробионтов свыше 2,5 тыс. видов считаются ядовитыми, из них свыше 700 составляют рыбы, что значительно превосходит число рыб, добываемых в нашей стране в пищевых целях. Ядовитые гидробионты, на запасы которых практически не влияет деятельность человека, заселяют все новые районы Мирового океана. Многие из них — хищники. Среди ядовитых рыб встречаются очень крупные (до 1 т). Наиболее распространены в морских организмах яды — сакситоксин, сурагатоксин, цигуатоксин, тетродотоксин, макулотоксин, голотурин. Сильнейший яд тетродотоксин образуется в рыбах почти 40 различных видов, голотурин — более чем в 30 видах морских огурцов, а цигуатоксин — в рыбах почти 300 видов.

Как правило, токсические вещества концентрируются в отдельных органах или тканях, и лишь в исключительных случаях равномерно

импрегнируют весь организм гидробионта. Все указанные яды морских организмов очень токсичны. Смертельная доза сакситоксина для взрослого человека составляет 1 мг, а тетродотоксина — еще меньше. В то же время содержание сакситоксина в некоторых морских организмах может быть высоким. В динофлагеллятах некоторых видов сакситоксин составляет до 6% их массы, а моллюски, их поедающие, за сутки накапливают в своих тканях до 180 мг этого яда.

В наше время найдены способы тотального извлечения сакситоксина, тетродотоксина и других ядов и пути их применения. Обычным способом экстракции ядовитых гидробионтов является тщательная сепарация органов и тканей, содержащих ядовитые вещества (печень, молоки, икра, внутренности, кровь, ядовитые железы и т. д.) с последующей гомогенизацией их и экстрагированием токсинов соответствующими растворителями с дальнейшей очисткой.

Если же ядовитыми веществами пропитано большинство тканей гидробионтов, измельчают весь организм, а затем извлекают токсины в батареке экстракторов методом противотока или с применением вихревой экстракции. Полнота извлечения контролируется физико-химическими методами.

Ядовитые вещества — тетродотоксин, сакситоксин, голотурин, используют в зависимости от их фармакологических и токсических свойств.

В 60-е годы нашего столетия была принципиально доказана возможность применения многих биологически активных веществ гидробионтов, включая яды, в лечебных целях. Тогда же было выяснено, что тетродотоксин обладает удивительной способностью уже в ничтожных дозах блокировать нервно-мышечное проведение, вызывать расслабление гладкой мускулатуры, снижать системное кровяное давление, влиять на функцию центральной и периферической нервной системы.

В последующие годы он нашел применение как мощное обезболивающее средство при проказе и злокачественных новообразованиях. Тетродотоксин вместе с сакситоксином и макулотоксином (ядом из небольшого осьминога *Napaloclaena maculosa*) в настоящее время незаменим при изучении фундаментальных свойств клеточной мембраны и функции нервной системы.

Не менее перспективны в фармакологическом плане и другие токсины ядовитых гидробионтов: кукумариозид, голотурин, мурексин, дигидромурексин, сурагатоксин, гониодомин, гимнодин, примнезин, гомарин, таластин, ализин, пахутоксин, нерезитоксин, крассин, астерубин, и многие другие.

Гидробионты непищевого значения, включая ядовитые, содержат особую группу биологически активных веществ, относящихся к классу полиеновых кислот, наибольшую ценность из которых представляют высшие жирные кислоты, содержащие 4, 5 и 6 двойных связей в изолированном положении с числом углеродных атомов не менее 20 (тетра-цис-тетраеновая, пента-цис-пентаеновая, докозагексаеновая кислоты).

Экспериментально доказано стимулирующее влияние препаратов указанных кислот на рост молодых животных, в том числе и сельскохозяйственных, нагул, спермато- и оогенез, густоту волосяного покрова, а также их мощный гипохолестеринемический эффект.

Известно и их положительное влияние на фибринолитическую активность крови, содержание триглицеридов в плазме крови, функцию печени, поджелудочной железы и эпителия желудочно-кишечного тракта и дыхательных путей.

Липиды морских организмов непищевого значения очень богаты полиненасыщенными жирными кислотами (как правило, в виде

глицеридов) (Ржавская, 1976). Обычно содержание тетраеновой кислоты достигает нескольких процентов, а эйкозапентаеновой и докозагексаеновой — нескольких десятков процентов при общем содержании липидов от 2 до 40%.

Полиненасыщенные жирные кислоты получают обычно из гидробионтов непищевого значения переэтерификацией или гидролизом с последующей этерификацией жирных кислот липидов, извлеченных из целых организмов или жиросодержащих органов физическими или химическими методами. Такой способ позволяет одновременно освободиться от липидорастворимого цигуатоксина — яда, самого распространенного среди ядовитых рыб.

Целесообразно использовать липиды неядовитых гидробионтов непищевого значения в качестве возможного заменителя рыбьего жира, получаемого из пищевых сортов рыб, в частности, из жира печени трески. Изучение липидов различных морских организмов в различных странах показывает близость их жирнокислотного состава, особенно по содержанию наиболее ценных компонентов — эфиров полиненасыщенных высших жирных кислот с четырьмя, пятью и шестью двойными связями в изолированном положении с C₂₀₋₂₂.

Это подтверждено нашими исследованиями липидов следующих гидробионтов: антарктического криля (*Euphasia superba*), сайки (*Boreogadus saida*), путассу (*Micromesistius poutassou*), беломорской сельди (*Clupea harengus marisalbi*), голомянки большой (*Corephorus baicalensis*), печени трески (*Gadus morhua*) и зубатки полосатой (*Anarhichas lupus*).

Криль был заготовлен в марте 1976 г., путассу — в феврале 1977 г., остальные объекты в ноябре — декабре 1976 г. и сохранялись при температуре минус 30°.

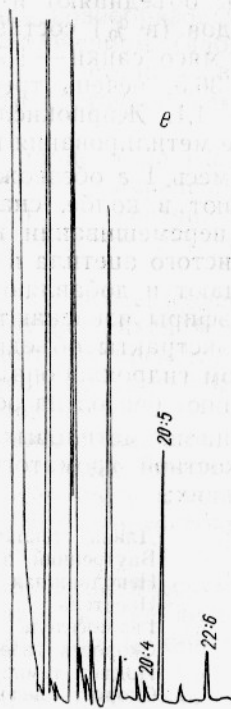
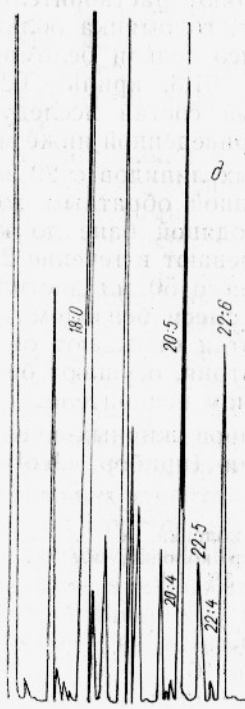
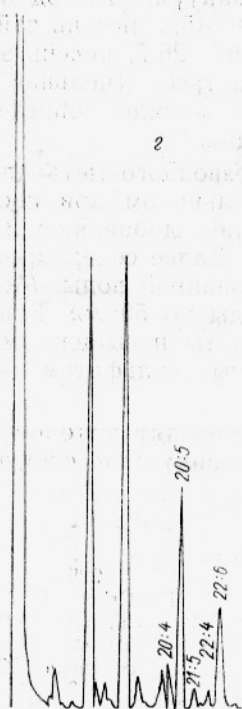
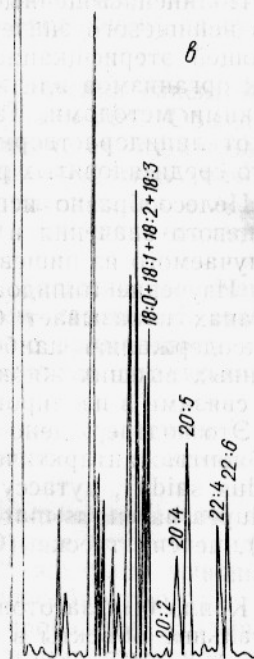
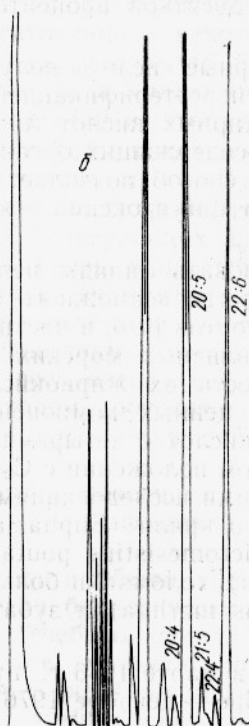
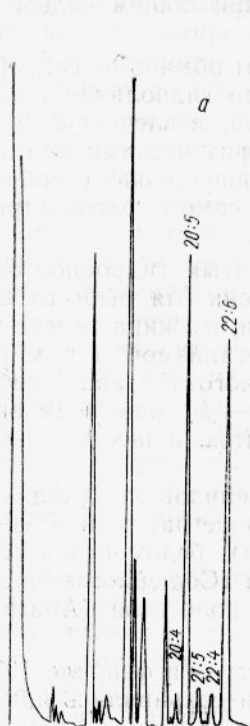
Гомогенизированный в замороженном состоянии объект экстрагируют трижды диэтиловым эфиром при температуре 0 — плюс 4°. Экстракты объединяют и удаляют растворитель в вакууме. Выход общих липидов (в %) составляет: голомянки большая — 45,6, печень сайки — 48,1, мясо сайки — 1,7, мясо сельди беломорской — 26,7, печень зубатки — 36,5, печень трески — 61,3, криль — 0,91, путассу (цельная рыба) — 4,1. Жирнокислотный состав исследуемых липидов определяют после метилирования по приведенной ниже методике.

Смесь 1 г обезвоженных липидов с 20 мл безводного метанола нагревают в колбе, снабженной обратным холодильником при постоянном перемешивании на водяной бане до кипения, добавляют 2,5 мл хлористого ацетила и нагревают в течение 2,5 ч. Далее содержимое охлаждают и добавляют в него 50 мл дистиллированной воды. Метилловые эфиры извлекают из смеси бензолом трижды по 50 мл. Бензолные экстракты объединяют и отмывают от кислоты насыщенным раствором гидрокарбоната натрия, осушают безводным сульфатом натрия, отгоняют бензол на роторном испарителе.

Анализ метиловых эфиров жирных кислот проводят методом газожидкостной хроматографии (прибор «Jeol», Япония) при следующих условиях:

Длина стеклянной колонки, м	2
Внутренний диаметр колонки, мм	2
Неподвижная фаза 5% OV	225
Носитель	Gas Chrom Q
Газ-носитель	Гелий
Скорость газа, мл/мин	60
Подъем температуры, °C	со 150 до 220
Скорость подъема, рад/мин	3

Полученные хроматограммы представлены на рис. 1



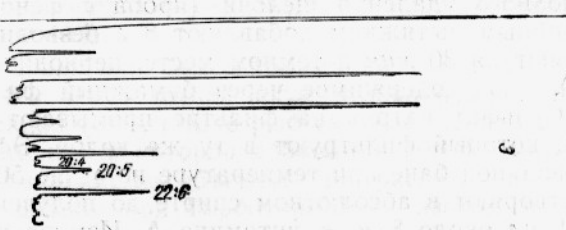


Рис. 1. Газожидкостная хроматограмма метиловых эфиров жирных кислот липидов: а и б — печени трески и сайки; в — голомянки; г — печени зубатки; д — беломорской сельди; е — крыля; ж — сайки; з — путассу (3% OV—17).

Анализ полученных хроматограмм показывает близость жирнокислотного состава липидов исследуемых объектов, особенно по содержанию полиненасыщенных жирных кислот — наиболее активной в биологическом отношении фракции липидов. Так, содержание $C_{20:4}$, $C_{20:5}$, $C_{22:6}$ составляет соответственно в липидах печени трески — 1,5, 15, 10%; печени сайки — 1,1, 26, 18%; голомянки — 2,5, 5,6, 5,2%; печени зубатки — 2,8, 15, 11%; беломорской сельди (мясо) — 1,5, 25, 33%; сайки (мясо) — 0,5, 22, 31,5%; крыля — 1, 7,5, 4%.

С учетом данных о выраженной гипохолестеринемической, липотропной и фибринолитической активности полиеновых кислот была получена высокоочищенная гомологичная по составу фракция этиловых эфиров полиеновых кислот на основе липидов непищевых гидробионтов. Эта фракция содержала в основном этиловые эфиры эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот и была получена из липидов гидробионтов (крыля, голомянки большой, сайки и др.) омылением и этерификацией или перэтерификацией, очисткой этиловых эфиров образованием аддуктов с мочевиной, низкотемпературной кристаллизацией и вакуумной разгонкой. Препарат, содержащий 90—94%-ные смеси эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот, при проверке его эффективности на модели гиперхолестеринемии кроликов по методу Н. Н. Аничкова и С. С. Халатова наиболее эффективно снижает уровень холестерина, общих триглицеридов и повышает фибринолитическую активность плазмы крови. Арахиден в дозах 50 мг/кг, взятый для сравнения, незначительно уменьшал содержание холестерина и общих триглицеридов, а смесь эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот оказалась почти вдвое активнее.

Витамина А больше всего содержалось в жире голомянки большой — (1180 м. е.), затем — в жире печени трески (700 м. е.), меньше всего — в жирах крыля и путассу. Содержание витамина А определяли по следующей методике. Около 1 г жира (точная навеска) помещают в колбу емкостью 100 мл, прибавляют 30 мл этилового спирта, не содержащего альдегидов, 3 мл 50%-ного раствора едкого кали и

омыляют в течение 30 мин на водяной бане с обратным холодильником при температуре 90°. Содержимое колбы охлаждают, добавляют 50 мл воды и переносят в делительную воронку. Неомыляемую фракцию экстрагируют 50 мл диэтилового эфира, а затем еще 2 раза, 30 мл эфира каждый раз. Объединенные эфирные вытяжки промывают водой по 30—40 мл до полного удаления щелочи (проба с фенолфталеином). К промытым эфирным вытяжкам добавляют 8 г безводного сульфата натрия и оставляют на 30 мин в темном месте, периодически встряхивая. Затем фильтруют содержимое через бумажный фильтр в колбу для перегонки. Сульфат натрия на фильтре промывают несколькими порциями эфира, который фильтруют в ту же колбу. Эфир отгоняют в токе азота на водяной бане при температуре не выше 50°. Неомыляемый остаток растворяют в абсолютном спирте до получения раствора, содержащего в 1 мл около 8 м. е. витамина А. Измеряют оптическую плотность этого раствора на спектрофотометре в кювете с толщиной слоя 1 см при длинах волн 311; 324,5; 334 нм, применяя в качестве контрольного раствора абсолютный спирт.

Содержание витамина А в международных единицах в 1 г жира (X) вычисляют по формуле:

$$X = \frac{D_{\text{испр}} \cdot Y}{a \cdot 100} \cdot 1850,$$

где $D_{\text{испр.}} = 7 \cdot D_{324,5} - 2,912 \cdot D_{311} - 4,088 \cdot D_{334}$;

D — оптическая плотность исследуемого раствора при длине волны, указанной снизу справа;

Y — разведение, мл;

a — навеска, г;

1850 — коэффициент перевода, ме.

Исследования подтвердили возможность использования липидов гидробионтов непищевого значения для получения заменителя рыбьего жира, а также для получения высокоактивных фракций, содержащих исключительно ценные в биологическом отношении высоконенасыщенные высшие жирные кислоты — эйкозатетраеновую, эйкозапентаеновую, докозагексаеновую.

Из гидробионтов непищевого значения можно добывать такие вещества, как микроэлементы и факторы роста, которые уже получают за рубежом из мелких водорослей: миоглобин; аденозинтрифосфат (АТФ) из рыб (до сих пор его получали из мышечной ткани телят). Из различных видов непищевых кишечнорастворимых, моллюсков, иглокожих в настоящее время выделяют мукополисахариды и полисахариды, используемые в химической и фармацевтической промышленности, чистые ферменты, загустители, поверхностно-активные вещества, краски, гормоны и медиаторы, из которых, наибольшее народнохозяйственное и научное значение имеют простагландины (Гандель и др., 1976; Ажгихин, Гандель, 1972).

Простагландины представляют собой особую группу природных биологически активных веществ — ненасыщенных жирных кислот, структура которых включает циклопентановое кольцо. В зависимости от строения пятичленного цикла простагландины делят на группы А, В, Е, F и D. Они необходимы животным организмам и присутствуют в каждой живой клетке. Особенно высоко их содержание у некоторых обитателей океана. Простагландины группы Е открыты в семенниках камбалы, группы F — в семенях кеты, групп Е и F — в семенниках голубого тунца, простагландин Е₂ выделен из слизистой желудочно-кишечного тракта некоторых акул, F_{2α} — из яйцеклеток морского ежа. Наибольшее количество простагландинов и их предшественников содержит коралл *Plexaura homomalla* (около 2,6% сухой массы).

На наличие возможных предшественников простагландинов нами был изучен эндемик Байкала — живородящая рыба голомянка большая, отличающаяся высоким содержанием низкоплавкового высыхающего жира. Эта рыба — наиболее многочисленный обитатель озера: ее общая биомасса составляет свыше 150 тыс. т. Жирность самок, на долю которых приходится около 84% общей численности голомянок, составляет свыше 44%.

Был исследован жир самок голомянки, выловленной в июне 1975 г. и ноябре 1976 г. Рыбу тотчас после отлова помещали в жидкий азот. После оттаивания (0—4°) тело рыб (мягкое, легко изминающееся) превращали в кашу, к которой добавляли (0,1%) метабисульфита. Кашу заливали двойным объемом экстрагента (хлороформ — этанол 7:3), перемешивали при барботировании азотом в стеклянном реакторе в течение 2 ч, после чего отстаивали в холодильнике в течение суток. Смесь фильтровали, остаток отжимали в жидкую фракцию присоединяли к фильтрату, который упаривали в вакууме в токе азота до полного удаления органических растворителей. Из 5 кг голомянки большой можно получить 2 кг жира, что составляет 40% от массы рыбы.

К 150 г жира добавляли 185,7 мл 40%-ного раствора едкого кали в метаноле и перемешивали при комнатной температуре в течение 3 ч в токе инертного газа. Метанол отгоняли в вакууме до 1/3 первоначального объема. К остатку прибавляли равный объем воды и смесь экстрагировали эфиром порциями по 1/2 экстрагируемого объема до полного удаления неомыляемых веществ. Остаток после экстрагирования подкисляли 3 Н серной кислотой под слоем эфира в токе азота при охлаждении до pH 3,0 и трижды экстрагировали равным объемом эфира. Объединенные эфирные вытяжки промывали водой, насыщенной эфиром до нейтральной реакции, и сушили безводным сульфатом натрия, который потом отделяли, эфир отгоняли и получали концентрат I ненасыщенных жирных кислот (масса — 125 г, кислотное число 3,45, йодное число 130—145, перекисное число 0,015).

К концентрату I добавляли 625 г мочевины и 1250 мл метанола, смесь нагревали до 45° пока мочевина полностью растворится в токе азота, затем охлаждали до 4° и выдерживали при этой температуре 6 ч. Выпавший осадок отделяли, промывали 500 мл охлажденного метанола и присоединяли его к метанольному раствору кислот. Далее метанол отгоняли в вакууме, а к остатку добавляли 500 мл эфира и промывали водой до полного удаления мочевины.

Эфирный раствор отделяли, сушили безводным сульфатом натрия, удаляли эфир в токе азота. Остаток растворяли в ацетоне (1:10) и перемешивали в токе азота в течение 4 ч при температуре минус 30°. Осадок растворяли в 200 мл ацетона и еще раз перемешивали в токе аргона в течение 4 ч при температуре минус 30°.

Осадок отделяли, ацетоновые растворы объединяли, выпаривали в вакууме в токе азота в течение 4 ч при минус 70°. Осадок отделяли, ацетоновые раствора объединяли, выпаривали в вакууме в токе азота и получали концентрат II ненасыщенных жирных кислот со следующими показателями:

Масса, г	25
Кислотное число	3
Йодное число	185
Перекисное число	0,010
Содержание арахидоновой кислоты, %	70

0.5 мг полученного концентрата арахидоновой кислоты переводили в метиловый эфир и растворяли в петролейном эфире или бензоле. Определяли метиловый эфир с применением газо-жидкостной хроматографии и масс-спектрометрии на хромато-масс-спектрометре IMS01-SG-2 при следующих условиях (рис. 2 а):

Длина стеклянной колонки, м	2
Внутренний диаметр, мм	2
Неподвижная фаза 5%	SE-30
Хромосорб	WAW
Температура, °C	
инжектора	200
колонки	200
Газ-носитель	Гелий
Давление газа на входе, атм	0.4

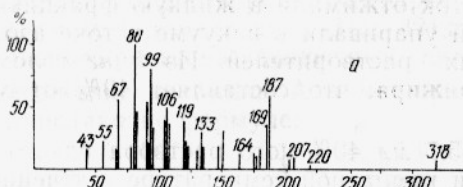
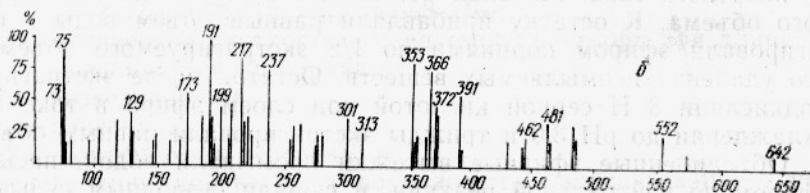


Рис. 2. Масс-спектр метилового эфира арахидоновой кислоты (а) и триметилсилильного производного ПГГ₂ (б).



Условия получения масс-спектра следующие (рис. 2 б):

Длина стеклянной колонки, м	1
Внутренний диаметр, мм	2
Жидкая фаза 3%	OV-17
Носитель	Gas Chrom Q
Температура, °C	
инжектора	270
колонки	215
сепаратора	220
Газ-носитель	Гелий
Скорость газа, мл/мин	60
Ионизирующее напряжение, ЭВ	22

Биосинтез простагландинов осуществляли следующим образом: 1 г концентрата II смешивали с 3 л гомогенизированной в аммиачном буферном растворе pH 8,5 бычьей семенной плазмы и инкубировали аэробно при перемешивании в течение 4 ч при температуре 37°, подкисляли 3 Н раствором соляной кислоты до pH 3,5, после чего смесь экстрагировали шестью порциями эфира по 0,5 л. Эфирные экстракты объединяли, промывали водой, насыщенным эфиром, до pH не ниже 5, после чего упаривали в токе азота до сухого состояния. Сухой остаток растворяли в свежеперегнанном этаноле и исследовали.

Простагландины E₂ и F_{2α}, содержащиеся в полученном спиртовом растворе, идентифицируют и выделяют при помощи хроматографии в тонком слое сорбента (силикагель) на пластинках 10×20 см из рас-

чета 3 г силикагеля для приготовления одной пластинки. Подвижными фазами служат следующие системы растворителей: I этилацетат — уксусная кислота — изеооктан — вода (110:20:50:100), II этилацетат — бензол — муравьиная кислота (80:20:1). Зоны разделенных веществ на проявленных хроматограммах идентифицировали опрыскиванием 10%-ным спиртовым раствором фосфорномолибденовой кислоты с последующим нагреванием при 105—110° в течение 5—7 мин.

Для спектрофотометрического определения к 3,5 мл спиртового раствора, содержащего около 50 мкг простагландина E_2 , прибавляли 1,5 мл 1 Н раствора едкого натра и нагревали при 55° 30 мин. Оптическую плотность раствора измеряли на спектрофотометре, используя для сравнения раствор реактивов, приготовленных в аналогичных условиях с испытуемым раствором. Максимум поглощения наблюдают при 278 нм.

При хромато-масс-спектрометрическом определении 0,25 мг очищенного хроматографически простагландина $F_{2\alpha}$ переводили в триметилсилильное производное (Гандель и др., 1976). Масс-спектрометрическое определение проводили в условиях, указанных выше для метилового эфира арахидоновой кислоты. Ионизирующее напряжение — 22,5 эв. Полученный масс-спектр имеет все характерные ионы, соответствующие триметилсилильному производному простагландина $F_{2\alpha}$.

При биологическом тестировании изолированный рог матки рожавшей крысы, переживающий в модифицированной системе Рингера-Локка, подключают к автоматическому регистратору сократительных функций гладкой мускулатуры. При введении в систему жизнеобеспечения продукта биосинтеза в концентрации 10⁻⁸—10⁻⁹ г/мл регистрируют на ленте кимографа резкое усиление спонтанной активности миометрия, идентичное стандартной активности простагландина E_2 и $F_{2\alpha}$. При такой же концентрации подобной биологической активностью обладает нативный жир голомянки.

ВЫВОДЫ

1. Гидробионты непищевого значения могут служить богатейшим источником ценных биологически активных веществ и полупродуктов.

2. Из гидробионтов непищевого значения можно выделять токсические вещества, которые могут стать основой медицинских и биологических препаратов.

3. Гидробионты непищевого значения — источник биологически активных липидов, играющих важнейшую роль в профилактике и терапии сердечно-сосудистых заболеваний; получать один из них — простагландины можно на основе жира голомянки большой.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Гандель В. Г., Ажгихин И. С., Печенников В. М., Евстигнеева Р. П., Серебренников Н. В., Сарычева И. К., Жильцов Н. З., Голубь В. С., Орлова Г. С., Замурсенко В. А. «Фармация», 1976, № 6, с. 18—23.

Ажгихин И. С., Гандель В. Г. Некоторые вопросы биофармации и фармакокинетики. М., 1972, с. 138—141.

Ржавская Ф. М. Жиры рыб и морских млекопитающих. М., 1976, с. 356.

Humm, H. I., Lane, C. E. Bioactive compounds from the sea. New York, 1974, 327 pp.

Ruggieri, G. D. Ann. N.-Y. Acad. Sci., 1975, v. 245, p. 39—56.

Prospects for utilization of non-commercial aquatic species in the national economy

Azhgikhin I. S., Gendel V. G.,
Pechennikov V. M., Serebryannikov N. V.,
Finkel V. V., Zamureenko V. A.

SUMMARY

Problems of utilization of non-commercial aquatic species (poisonous fish, little known species etc.) for medical and veterinary purposes are summarized. They may be used for making preparations containing polyenic acids and their derivatives as well as various toxins for prevention and treatment of cardio-vascular and other diseases, for increasing productivity in cattle-breeding and fur-bearing animal rearing. The example of obtaining highly effective substances (prostaglandines E_2 and F_{2a}) from the oil of *Comephorus baicalensis* (Pall.) is given.

РЕФЕРАТЫ

УДК 639.2.639.3 : 597—11 : 597—11.05

Задачи физиологии и биохимии морских и проходных рыб в связи с организацией рационального промысла и искусственного воспроизводства. Шатуновский М. И. Труды ВНИРО, т. 120, 1978, с. 7.

Выделены направления исследований морских рыбохозяйственных институтов в области физиологии и биохимии морских и проходных рыб. Группа подразделений этих институтов исследует популяционную структуру важнейших промысловых организмов как открытых районов Атлантического и Тихого океанов, так и шельфа СССР. Разрабатываются физиологические основы краткосрочного и долгосрочного прогнозирования созревания, характера распределения и миграций. Некоторые направления включают изучение физиологических основ развития марикультуры: физиологии размножения рыб, питания и роста молоди, пищевых потребностей молоди искусственно разводимых проходных и морских рыб.

Библ.— 18 наименований.

УДК 597.553.1+597.562+597.587.9 : 597—116

Годовые балансы вещества и энергии у отдельных возрастных групп трески, пикши, салаки и камбалы. Шатуновский М. И. Труды ВНИРО, т. 120, 1978, с. 13.

Рассматриваются некоторые физиологические подходы к изучению продукционных процессов в популяциях морских рыб. Рассчитаны годовые балансы вещества и энергии у отдельных возрастных групп салаки, пикши, трески и камбалы, определена доля вещества, заключенного в приросте соматических и генеративных тканей, рассчитаны траты на обмен. Установлены закономерные изменения соотношения отдельных форм обмена в онтогенезе рыб. Показано, что эффективность утилизации энергии у донных рыб вдвое выше, чем у планктонофагов. Показаны изменения калорийности организма балтийской трески и зрелой икры трески в онтогенезе. Приведена схема модели части продукционного процесса в популяции с учетом обменных параметров. Илл.— 1, Табл.— 4. Библ.— 14 наименований.

УДК 697—1.05

Участие печени некоторых видов морских рыб в метаболических процессах организма. Масленникова Н. В. Труды ВНИРО, т. 120, 1978, с. 20.

В результате изучения биохимического состава (содержание белка и жира), а также массы печени скумбрии Ирландского шельфа разных размеров и пола в связи с метаболическими процессами в организме, а также сравнения этих показателей у нототении, ставриды, пикши, сайды и балтийской трески установлено влияние размера рыбы, состояние ее половых продуктов и пола на массу печени и ее состав. Эти изменения неодинаковы у самцов и самок. Генеративные процессы — основная причина различий количества белка в печени самцов и самок. Для вступления в нерест рыбам каждого вида необходим определенный запас жира в печени. При больших различиях в жировых запасах печени у пикши, сайды, балтийской трески, скумбрии, ставриды и нототении динамика содержания жира и интенсивность его использования в период развития гонад от III к V стадии различаются у этих видов рыб мало.

Илл.— 5, Табл.— 2. Библ.— 12 наименований.

УДК 639.371.12 : 639.32

Физиологические аспекты выращивания лососевых рода *Salmo* в морской воде. Спешиллов Л. И. Труды ВНИРО, т. 120, 1978, с. 30.

Изучалась осморегуляция, энергетический и пластический обмен стальноголового лосося и радужной форели после перевода рыб из пресной воды в соленую.

Молодь этих рыб можно переводить на выращивание в соленую воду задолго до завершения смолтификации.

Существует положительная связь между средней массой рыб и предпочитаемой соленостью среды.

Акклиматизация молоди к соленой воде проходит через несколько фаз: депрессии энергетического и пластического обмена, адаптивной компенсации обмена и стабилизации его на более высоком, чем в пресной воде, уровне. Отклонения интенсивности потребления кислорода составили 20—30% как при снижении, так и при повышении обмена.

К концу 31—35-суточного выращивания прирост сеголетков в средах соленостью 4 и 8‰ был выше, чем в пресной воде, на 10 и 18%, а прирост годовиков в средах 12 и 15‰ соответственно на 12 и 22%.

Илл. — 7. Табл. — 1. Библ. — 17 наименований.

УДК 597.587.1 : 597—1.05(261.1)

Исследование сезонной динамики фракционного и жирнокислотного состава липидов органов и тканей ставриды *Trachurus trachurus* L. Северо-Восточной Атлантики. Добрусин М. С. Труды ВНИРО, т. 120, 1978, с. 44.

В результате фракционного и жирнокислотного состава липидов белых скелетных и красных латеральных мышц ставриды Северо-Восточной Атлантики и динамики полученных показателей в процессе нагула, зимовки и нереста установлены сезонные изменения жирнокислотного и фракционного состава липидов анализируемых тканей ставриды. Липидные компоненты накапливаются в период нагула и расходуются в период зимовки, подготовки к нересту и нерестовый период. Основной и наиболее лабильной фракцией липидов являются триглицериды. Изменения жирнокислотного состава общих липидов связаны с изменением содержания этой фракции.

Фракционный и жирнокислотный состав липидов изменяется в процессе созревания половых продуктов ставриды, важную роль в котором играет фракция фосфолипидов.

Илл. — 2. Табл. — 1. Библ. — 14 наименований.

УДК 597.562 : 597—117.57 : 597—154.343

Исследования обмена веществ балтийской трески в период полового созревания и нереста. Вельтишева И. Ф., Токарева Г. Н. Труды ВНИРО, т. 120, 1978, с. 51.

Многолетние исследования обмена веществ балтийской трески показали, что до наступления половой зрелости уровень обмена веществ самцов и самок существенно не различается. Эти различия проявляются с началом созревания. Наиболее напряженным обменом отличаются впервые созревающие особи, особенно самки. Рыбы с большим запасом питательных веществ, созревают раньше.

Метеорологические условия года могут существенно влиять на обмен веществ трески, от чего в свою очередь зависит время нереста и количество выметываемых половых продуктов. Любые колебания в обмене веществ родительских особей не сказываются на качестве половых продуктов.

Табл. — 9, Библ. — 14.

УДК 597—11 : 597—151 : 597.593.8(261.26)

Связь физиологического состояния рыб с особенностями их поведения на примере сайды Северного моря. Сторожук А. Я. Труды ВНИРО, т. 120, 1978, с. 64.

Исследованы показатели (индекс печени, коэффициент упитанности по Кларк, коэффициент зрелости), характеризующие физиологическое состояние преднерестовых рыб, которое может служить индикатором в уточнении сроков образования преднерестовых скоплений и начала нереста сайды.

При сходных гидрологических условиях в годы, когда эндогенные ресурсы преднерестовых особей сайды, оцениваемые по индексу печени и коэффициенту упитанности по Кларк, имеют высокие величины, следует ожидать более раннего нереста вследствие интенсификации созревания половых клеток на заключительных этапах ово- и сперматогенеза.

Илл. — 1. Табл. — 1. Библ. — 21 наименование.

УДК 597.562 : 597—1.05 : 597—113.4

Изменчивость содержания тяжелых металлов в тканях североморской сайды (*Pollachius virens* L.) в зависимости от пола, возраста и стадии зрелости. Сторожук А. Я., Петухов С. А., Морозов Н. П. Труды ВНИРО, т. 120, 1978, с. 70.

В результате анализа возрастной и половой изменчивости содержания цинка, меди, марганца, кобальта, кадмия и свинца в мышцах (белых и красных), печени и гонадах сайды установлено, что максимальные концентрации этих металлов наблюдаются в печени, а наименьшие — в белой скелетной мускулатуре. Таким образом, обнаружена положительная связь между жиронакоплением печени и концентрацией исследованных металлов. Параллельно увеличению содержания липидов в печени у половозрелых рыб по сравнению с неполовозрелыми увеличивается и содержание

микроэлементов. Направленность этой тенденции характерна как для самцов, так и для самок, причем содержание как липидов, так и металлов в печени у самцов ниже, чем у самок, видимо, вследствие более интенсивного генеративного обмена самцов в осенне-зимний период. Содержание тяжелых металлов, как и липидов, в красной латеральной мускулатуре выше, чем в белых мышцах, вероятно, благодаря повышенной метаболической активности красных мышц. Содержание металлов в органах и тканях сайды разного пола и возраста обусловлено в первую очередь морфо-функциональными особенностями тканей рыб на разных стадиях онтогенеза. Илл. — 1. Табл. — 1. Библ. — 17 наименований.

УДК 597—15+597—11

Эколого-физиологические особенности некоторых видов антарктических рыб. Козлов А. Н. Труды ВНИРО, т. 120, 1978, с. 75.

Рассмотрены физиологические и биохимические адаптации антарктических рыб к условиям обитания. Дана краткая характеристика термических условий обитания антарктических рыб и их влияние на характер протекания таких физиологических процессов, как гаметогенез, дыхание и рост.

На формирование эколого-физиологических особенностей антарктических рыб влияют такие важные экологические факторы, как обитание у дна или в пелагиали, характер питания и обеспеченность пищей. Значение кряля в питании антарктических рыб велико. Разная степень адаптации к потреблению кряля сказывается на особенностях метаболизма антарктических рыб. Переход донных рыб на питание крялем интенсифицирует жировой обмен. Жира в мышцах рыб у активных мигрантов (мраморная нототения), у которых в питании в определенные сезоны года резко повышается доля кряля, содержится больше, чем у менее активных донных видов (зеленая нототения).

По образу жизни, характеру питания и содержанию жира в мышцах тела можно выделить два типа антарктических рыб. Табл. — 1. Библ. — 54 наименования.

УДК 597.533.2 : 597—116

О качестве икры горбуши, акклиматизированной на Европейском Севере СССР. Кунин М. А., Маркевич Н. Б. Труды ВНИРО, т. 120, 1978, с. 85.

В результате анализа некоторых связей между размерами и массой горбуши и такими биологическими показателями, как относительная плодовитость, коэффициент зрелости, размеры и масса икринок, а также содержание жира в них, установлено, что с увеличением размеров и массы самок их абсолютная плодовитость меняется мало, но резко падает относительная плодовитость. Икра более крупных рыб с большими размерами и массой содержит большее количество запасных питательных веществ. Эти тенденции прослеживаются у рыб как на IV, так и на V стадиях зрелости. В условиях Европейского Севера, где речной период (от икры до ската в море) продолжительнее, чем в естественном ареале, видимо, шансы на успешное развитие и выживание молоди выше у икры от более крупных производителей. Илл. — 5. Табл. — 1. Библ. — 17 наименований.

УДК 597—1112

Способность рыб к регуляции обмена при дефиците кислорода. Кляшторин Л. Б. Труды ВНИРО, т. 120, 1978, с. 95.

В результате анализа собственных и литературных данных по регуляции обмена у рыб установлено, что существовавшие ранее представления о полной зависимости дыхания у рыб некоторых экологических групп, а также личинок и мальков ряда видов от содержания растворенного кислорода ошибочно. Независимый тип дыхания присущ всем рыбам и способность к регуляции обмена проявляется, начиная с ранних стадий онтогенеза.

Илл. — 2. Табл. — 1. Библ. — 23 наименований.

УДК 597—117.57 (265)

Энергетический обмен некоторых донных и придонных рыб юго-восточной части Тихого океана. Чекунова В. И. Труды ВНИРО, т. 120, 1978, с. 103.

Проведены респирационные опыты с шестью видами донных и придонных рыб шельфа Чили, на основании которых получено общее уравнение зависимости обмена от массы для четырех исследуемых рыб (морского окуня, нототении, пареперцес и камбалы). При сравнении стандартного обмена различных видов камбал, обитающих в разных районах Мирового океана при $T^{\circ}=10^{\circ}, 15^{\circ}, 28^{\circ}\text{C}$ факт независимости обмена от температуры установлен для двух видов нототений и балтийской трески, обитающих при $T^{\circ}=10^{\circ}$ и 15°C .

Из четырех рассматриваемых рыб самый высокий среднесуточный рацион — у нототении (5,9—4,6% от массы тела) и самый низкий — у камбалы (2,8—3,2%). Илл. — 3. Табл. — 4. Библ. — 12 наименований.

Перспективы использования гидробионтов непищевого значения в народном хозяйстве. Ажгихин И. С., Гандель В. Г., Печенников В. М., Серебряников Н. В., Финкель В. В., Замуреенко В. А. Труды ВНИРО, т. 120, 1978, с. 113.

Обобщены вопросы использования гидробионтов непищевого значения (ядовитые рыбы, недостаточно изученные объекты и т. д.) для медицинских и ветеринарных целей. Показана возможность их применения для создания препаратов, содержащих полиеновые кислоты и их производные, а также различные токсины, предназначенные для профилактики и лечения сердечно-сосудистых и других заболеваний, для повышения продуктивности животноводства и пушного звероводства. Приведен пример получения современных высокоэффективных в физиологическом отношении веществ простагландинов E_2 и $F_{2\alpha}$ на основе жира большой голомянки.

Илл. — 2. Библ. — 5 наименований.