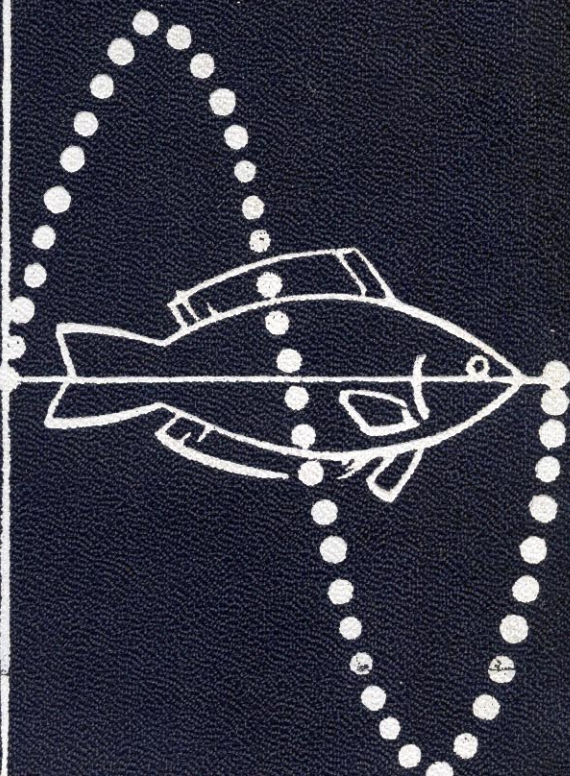


Б. Б. ШУБЕРМАН

ФИЗИОЛОГО-
БИОХИМИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ
ГОДОВЫХ
ЦИКЛОВ РЫБ



Г. Е. ШУЛЬМАН:

**ФИЗИОЛОГО-
БИОХИМИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ
ГОДОВЫХ
ЦИКЛОВ РЫБ**

МОСКВА
Издательство
«ПИЩЕВАЯ ПРОМЫШЛЕННОСТЬ»
1972

Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб.
Г. Е. Шульман, 1972 г.

На основании собственных и литературных данных рассматривается роль физиолого-биохимических методов в изучении годовых циклов, состояния популяций в различные периоды годового цикла и при различных условиях обитания. Дается комплексная физиолого-биохимическая характеристика периодов годового цикла рыб различных экологических групп. Проводится анализ экологической специфичности сезонных физиологических ритмов у рыб. Обсуждается вопрос о лабильности и устойчивости физиологических характеристик состояния рыб. Обосновывается представление о физиолого-биохимических индикаторах «степени благополучия» состояния популяций рыб и проводится анализ этого состояния на основе предложенных индикаторов.

В основу физиолого-биохимического анализа положены данные о динамике накопления и расходования энергетических (главным образом, жировых) запасов в теле рыб, о влиянии экологии на состав и свойства жиров рыб, о белковом росте рыб, активности тканевых ферментов и изменении химического состава крови. Все материалы рассматриваются с точки зрения возможности прогнозирования состояния стад рыб в короткие и длительные отрезки времени.

Таблиц 34. Рисунков 105. Список литературы — 581 название.

Рецензенты: проф. Б. П. МАНТЕЙФЕЛЬ,
проф. Л. Г. ЛЕЙБСОН

Автор

ПРЕДИСЛОВИЕ

В последние годы во многих разделах зоологии и экологии животных начали внедрять физиологические и биохимические методы исследований. В значительной степени благодаря этому традиционные биологические дисциплины, считавшиеся описательными, превращаются в науки, вскрывающие внутренние закономерности биологических процессов и выражающие их языком точных количественных методов.

Это хорошо видно на примере ихтиологии. Количество физиолого-биохимических исследований в ихтиологии быстро растет, и уже сейчас необходимо обобщить полученные материалы по многим из разрабатываемых направлений.

Мы попытались сделать такое обобщение в отношении физиолого-биохимических особенностей годовых циклов рыб. Эта проблема очень сложна и, естественно, затрагивает многие другие. Наша задача состояла в том, чтобы показать важность и необходимость физиолого-биохимических методов для разработки ряда конкретных вопросов экологии рыб и привлечь к ним внимание исследователей. Если нам это удастся сделать, мы будем считать работу, в первом приближении, выполненной.

Работа охватывает период с 1953 по 1969 г. Вначале она проводилась в Азовско-Черноморском научно-исследовательском институте морского рыбного хозяйства и океанографии (АзчерНИРО), затем в Институте биологии южных морей АН УССР.

Во время исследований мы близко соприкасались со многими людьми, оказавшими или продолжающими оказывать значительное влияние на нашу работу. Постоянный интерес к ней проявлял мой учитель проф. Г. С. Карзинкин. В первые годы работы большую поддержку оказывали научные сотрудники Азовско-Черноморского института морского рыбного хозяйства и океа-

нографии А. А. Майорова и Я. К. Гололобов; на протяжении всего времени работы в этом институте — его директор А. С. Ревин. Очень плодотворными были контакты с сотрудниками этого же института В. А. Ионасом и Л. М. Кокозом, наглядно показавшими значение математических методов обработки в биологических исследованиях. В отделе физиологии водных животных Института биологии южных морей АН УССР мы постоянно общались со своими товарищами по работе И. В. Ивлевой, Л. М. Сущеней и К. М. Хайловым. Неоценимую помощь нам оказали непосредственные сотрудники по работе в Керчи и Севастополе, выполнившие самостоятельные разделы исследования, Н. И. Куликова, Н. К. Сенкевич, А. Л. Морозова, В. В. Трусевич, К. К. Яковлева и В. Я. Щепкин. Профессора В. С. Ивлев, Н. Л. Гербильский, Б. П. Мантейфель, чл.-корр. АН СССР Г. В. Никольский, профессора Л. Г. Лейбсон, Н. А. Вержбинская оказали большое влияние на формирование научного мировоззрения автора. Всем перечисленным товарищам, а также многим сотрудникам, с которыми находился в постоянном контакте с лабораториями в экспедициях, автор выражает свою глубокую благодарность и признательность.

ВВЕДЕНИЕ

ЦЕЛЬ И СОДЕРЖАНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ

В конце 30-х годов в различных разделах экологии сложилось представление о годовых жизненных циклах животных. В экологии рыб теория годовых циклов была разработана для азовской хамсы (Лебедев, 1936, 1940), атлантической сельди (Мантейфель и Болдовский, 1938; Марти, 1956), каспийских осетровых и лососевых (Гербильский, 1958), а затем распространена на другие виды. В основе этой теории лежит представление о том, что годовой цикл рыб (как и других животных) является отрезком онтогенеза, на протяжении которого осуществляется вся совокупность жизненных процессов, обеспечивающих нормальное существование популяций. Годовой цикл животных, являясь ритмическим процессом, распадается на периоды. Периодами годового цикла называют качественно своеобразные устойчивые состояния, через которые на протяжении года проходят популяции животных. У мигрирующих видов рыб средних широт существуют следующие периоды годового цикла: нерестовая миграция, преднерестовый нагул, нерест, премиграционный нагул, зимовальная миграция и зимовка. У жилых рыб и у рыб низких широт количество периодов годового цикла сокращено.

После выявления периодов годового жизненного цикла рыб встал вопрос об их комплексной физиолого-биохимической характеристике. Развитие физиолого-биохимических исследований рыб в различные периоды годового цикла означало бы переход от описания чисто внешних проявлений жизнедеятельности популяций к вскрытию внутренних механизмов, определяющих эту жизнедеятельность.

Однако нелегко охватить исследованием весь годовой цикл жизни рыбы, и работ таких было очень мало. Обычно физиолого-биохимические исследования ограничиваются одним — двумя периодами, которые изучают в

отрыве от остальных. Недостатком этих работ является и отсутствие комплексного подхода к оценке состояния рыб. Такую оценку пытаются делать по одному — двум произвольно выбранным показателям.

В физиолого-биохимических исследованиях рыб только работы Н. Л. Гербильского (1958), И. А. Баранниковой (1965), Фонтена (Fontaine, 1948), Г. С. Карзинкина (1952), Люмана (Lühmann, 1953), М. Н. Кривобока (1964) и М. И. Шатуновского (1967) дают комплексную оценку состояния организмов и популяций. Однако даже эти исследования не охватывают годовой жизненный цикл рыбы целиком. Немного таких работ проведено и на других животных. Здесь следует указать, прежде всего, исследования А. С. Данилевского (1961) и Р. С. Ушатинской (1957) на насекомых, Одума (Odum and oth., 1965), В. Р. Дольника (1965) на птицах, Н. И. Калабухова (1956) и А. Д. Слонима (1961) — на млекопитающих.

В экологических и ихтиологических исследованиях состояние организма и популяций до последнего времени не было достаточно четко определено. Между тем за этими терминами должны стоять точные количественные оценки, в противном случае они ничего не выражают.

Состояние всякой живой системы в данный момент определяется набором численных значений ее переменных в этот момент. Всесторонний подход к оценке состояния отдельных рыб и популяций возможен лишь при выборе оптимальных параметров для такой оценки. «Всякая реальная машина, — пишет Р. Эшби (1962), — характеризуется бесконечным числом переменных, из которых почти все, за исключением немногих, приходится игнорировать». Трудность как раз и заключается в том, что необходимо ясно представить, какие параметры следует использовать, а какие можно игнорировать. При выборе таких параметров возможны серьезные ошибки. Нам представляется, что в число оптимальных параметров оценки состояния рыб должны обязательно входить, с одной стороны, показатели наиболее общих сторон метаболизма (конечного белкового, жирового и энергетического), которые создают основные представления о направленности и интенсивности обменных процессов в теле рыбы. С другой стороны, необходимо использовать тонкие показатели, характеризующие промежуточный тканевой обмен, динамику химического состава органов

и тканей, особенности крови как внутренней среды организма. Очень важны также данные о нейрогуморальной регуляции метаболизма. В комплексе все перечисленные параметры и должны составить оптимальный вариант оценки состояния рыб, определения «синдрома» этого состояния.

Мы стремились приблизиться к этому оптимальному варианту, используя, помимо собственных, и литературные материалы.

При исследовании особенностей состояния рыб были взяты следующие показатели, полученные нами и нашими сотрудниками: 1) динамика содержания жира и влаги в теле; 2) йодные числа жира, состав липидных фракций и динамика полиненасыщенных жирных кислот; 3) динамика содержания гликогена и некоторые элементы углеводного и фосфорного обмена; 4) белковый рост и азотистый баланс; 5) активность щелочной фосфатазы чешуи и динамика содержания золы в теле; 6) белковый состав сыворотки крови; 7) потребление кислорода и использование жира и белка в энергетическом обмене.

Перечисленные показатели позволили дать характеристику физиолого-биохимических особенностей состояния отдельных рыб в популяции и оценку направленности и интенсивности метаболических процессов в популяции в целом.

При проведении физиолого-биохимического исследования особенностей состояния рыб в различные периоды годового цикла мы столкнулись со смежными или производными проблемами.

Прежде всего, было отмечено, что на протяжении годового цикла существуют различные «типы» изменений исследованных нами характеристик, связанные с экологическими особенностями рыб. Далее оказалось, что на протяжении годового цикла существует различная степень изменчивости признаков. При этом сильно и слабо варьирующие признаки взаимосвязаны. При изучении особенности состояния рыб в отдельные периоды годового цикла и в различных участках видовой ареала, в ряде случаев были найдены физиолого-биохимические критерии оценки «степени благополучия» этого состояния.

Исходя из изложенного, мы поставили следующие задачи: 1) дать общую комплексную физиолого-биохимическую характеристику состояния популяций рыб раз-

личных экологических групп в различные периоды годового цикла; 2) выявить закономерности и специфические особенности сезонных физиологических ритмов у рыб с различной экологией; 3) определить степень устойчивости и лабильности физиолого-биохимических показателей состояния рыб; 4) разработать физиолого-биохимические индикаторы для оценки состояния популяций рыб при различных условиях обитания.

РОЛЬ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ИЗУЧЕНИИ ПОПУЛЯЦИИ И ВИДОВ РЫБ.

Физиология и биохимия рыб возникли на рубеже XX столетия на базе общей и сравнительной физиологии и биохимии (Zuntz, 1898; Knauth, 1901; Atwater, 1892; Miescher-Reus, 1880; Lichtenfeld, 1904 и др.) и очень быстро оформились в самостоятельные дисциплины, имеющие свои специфические черты.

Этому, очевидно, способствовали два обстоятельства. Во-первых, рыбы среди всех позвоночных обладают наиболее ярко выраженной пластичностью (Никольский, 1963; Шварц, 1967); что привело к огромному разнообразию «биохимических планов строения» в этом классе животных и чрезвычайно сложным взаимоотношениям с внешней средой. Рыбы, завоевав водную среду, стали самым многочисленным по количеству видов и общей численности классом позвоночных. Таким образом, исследователи, работавшие в области физиологии и биохимии рыб, с самого начала столкнулись с многочисленными чертами специализации видов и популяций.

Общая и сравнительная физиология очень долго ограничивали свои исследования «классическими» объектами (карап, лягушка, голубь, крыса, морская свинка и др.) и при этом подчеркивали, прежде всего, биохимическое единство различных животных, проявляющееся на разных филогенетических уровнях.

Физиология и биохимия рыб сразу же пришли к необходимости изучать все многообразие встречающихся в природе форм с учетом их сложных взаимодействий с условиями существования и, таким образом, с самого начала приобрели ярко выраженную экологическую направленность.

Рыбы — исключительно важный объект хозяйствен-

ной деятельности человека. Стремление создать эффективные способы ведения рыбного хозяйства заставило исследователей не только охватить большое разнообразие форм, но и привело к необходимости изучать самые «интимные» стороны их жизнедеятельности, а это, в свою очередь, привело к выявлению глубоких связей между физиологическими и биохимическими процессами и экологией рыб.

Как всякая значительная область исследований, экологическая физиология и биохимия рыб имеют свои хорошо разработанные направления. Среди них выделяются исследования в области физиологии и биохимии крови, серологии, энергетического обмена, пищеварения, белкового состава тканей, азотистого, жирового и углеводного обмена, осморегуляции, гормональной регуляции обмена, влияния физико-химических факторов среды на метаболизм, физиологии поведения рыб. Естественно, что эти исследования имеют свои характерные особенности.

Эколого-физиологические и эколого-биохимические исследования ставят вопрос о функциональном и биологическом значении изучаемых признаков или процессов, стремятся вскрыть причинные связи между особенностями метаболизма и поведения рыб, с одной стороны, и специфическими чертами биологии и условиями обитания — с другой.

В силу своих особенностей физиологические и биохимические исследования сосредоточены на изучении молекулярного, тканевого и организменного уровней. Однако в экологической физиологии и биохимии полученные результаты рассматриваются с точки зрения их значения для высших уровней организации (популяционного и видового). Конечным результатом эколого-физиологического и эколого-биохимического исследований должно быть выявление физиологических и биохимических адаптаций, обеспечивающих устойчивость существования популяций и видов. Следовательно, такие исследования обязательно сталкиваются с проблемой интеграции уровней организации и гомеостаза. Экологическая физиология и биохимия рыб все в большей степени становятся популяционной физиологией и биохимией.

Этому немало способствовало уточнение представлений общей экологии и экологической физиологии живот-

ных. Если раньше экология рассматривалась как наука о взаимоотношении организмов с внешней средой и главное внимание уделялось изучению отдельных особей, то теперь экология превратилась в науку о закономерностях жизни популяций и сообществ (Наумов, 1963; Шварц, 1960; Макфедьен, 1965). Причиной такой трансформации предмета экологии было установление фундаментального положения о популяции как основной или даже единственной форме существования вида, играющей решающую роль в его эволюции и экологии (Четвериков, 1926; Шварц, 1960; Завадский, 1961; Мауг, 1963; Simpson, 1961).

По С. С. Шварцу (1960), популяция — это элементарная единица эволюции и экологии, форма утверждения вида во внешней среде. Представление о том, что экологическая физиология — это наука о закономерностях физиологических процессов в **организме** в зависимости от условий существования (Строганов, 1962) устарело. А. Д. Слоним (1961) формулирует экологическую физиологию «как раздел физиологии, изучающий влияние природных факторов среды обитания на формирование и протекание физиологических функций у **отдельных видов и их популяций**» (выделено нами.— Г. Ш.).

Таким образом, экологическая физиология животных — это наука о функциональных основах существования популяций, видов и сообществ. Аналогичным образом можно определить экологическую биохимию как науку о метаболических основах существования популяций, видов и сообществ.

Основной проблемой этих самостоятельных дисциплин, смежных, с одной стороны, с физиологией и биохимией, а с другой — с экологией, является изучение физиологических и биохимических механизмов становления и осуществления видовых и популяционных адаптаций (Слоним, 1961; Ушаков, 1964), выявление их приспособительного смысла и видовой и экологической специфичности. Экологическая физиология и биохимия уделяют большое внимание вопросу «уникальности», по выражению Проссера (Prosser, 1964), и многогранности видовых приспособлений. При этом экологическую физиологию и биохимию интересует не только разнообразие проявлений адаптаций у различных видов и популяций — то, что Проссер (1964) назвал «решением сходных

проблем разными путями». Не менее важно выявление в этом многообразии общих принципов формирования адаптаций, установление общих черт, характерных для сходных экологических форм, и классификация физиологических и биохимических адаптаций в связи с экологическими факторами. При этом возникает вопрос о физиологических и биохимических гомологиях и о принципиальной роли экологических факторов в их формировании. Эта проблема сходна с проблемой, которая уже давно разрабатывается в сравнительной и эволюционной физиологии и биохимии — о биохимическом единстве органического мира и о специфичности филогенетических уровней, на которых проявляется этот единый процесс (Болдуин, 1949; Анфинсен, 1962; Флоркен, 1947; Awaraga, Simpson, 1967). Флоркен (1947) писал, что «единый биохимический план жизни животных представляет общую канву, на которой эволюция создает сложные узоры многообразия форм». Не меньше, чем к эволюции, это относится и к экологии.

Переход от изучения особей к изучению популяций и видов оказался возможным для экологической физиологии и биохимии благодаря характерному для них подходу, сочетающему экспериментальные наблюдения с широкими полевыми исследованиями. Цель этих исследований — непосредственное изучение животных в естественной среде их обитания. При этом обязательно используется массовый материал, охватывающий весь их жизненный цикл и учитывающий широкий комплекс экологических факторов, который позволяет характеризовать изучаемые популяции в целом. Этот динамический подход позволяет перейти от изучения **свойств** и **признаков** к изучению **процессов** (Холдейн, 1966). При этом результат исследования из **точки** превращается в **n-мерное поле**, включающее временную (периоды годового цикла и онтогенез), пространственную и функциональную характеристики изучаемых форм.

Таким образом, экологическая физиология и биохимия рыб (как и экологическая физиология и биохимия других групп животных) в силу специфики своих методов и методологии позволяют подойти к решению вопросов, которые обычно не ставят общая и сравнительная физиология и биохимия, хотя именно эти вопросы представляют особый интерес для исследователей, изучающих животных в связи с естественной средой их обитания.

АНАЛИЗ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИФИЧНОСТИ СЕЗОННЫХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ РИТМОВ У РЫБ

Последовательно вскрывая особенности различных периодов годового цикла, исследователи получают представление о характере изменений физиологических и биохимических процессов в течение этого цикла. Поскольку эти изменения устойчивы и, с учетом возрастных особенностей, повторяются из года в год, здесь имеет место ритмический процесс. В. Н. Беклемишев (1964) пишет: «Организм — система, которая проходит через один и тот же набор ритмически чередующихся состояний, стремясь при этом к количественному нарастанию». Интеграция сезонных физиологических ритмов отдельных организмов в популяции формирует биологический цикл этой популяции.

Следует указать, что общая и сравнительная физиология и биохимия, в отличие от экологической, до сих пор в значительной степени игнорирует проблему физиологических ритмов, хотя доказано, что у любых, в том числе лабораторных, животных большинство функций проявляет строгую цикличность (Simonnet, 1964).

На примере рыб мы видим, как трудно экстраполировать полученные данные на весь жизненный цикл без учета физиологического и биологического состояния.

Проблема физиологических и биологических циклов у животных обширна, и мы коснемся ее лишь в той степени, в какой она важна для изучения состояния популяций рыб. Сезонные, так же как и суточные (циркадные), приливо-отливные и многолетние циклы связаны с космическими (в том числе и с климатическими) факторами, сформировались под их непосредственным воздействием и приобрели в значительной степени автоматичный характер. Применительно к сезонным ритмам по аналогии с «биологическими часами» можно говорить о «биологическом календаре», имеющемся у животных и растений. Общая теория биологических ритмов подробно разбирается во многих работах (Halberg, 1962; Wilder, 1962 и др.), создается специальный математический аппарат для их анализа (Мошков и др., 1966; Hurwicz, 1962). В наиболее доступной и вместе с тем выразительной форме эта теория сформулирована Э. Бюннингом (1961) и Н. П. Наумовым (1963). Эти авторы рассматривают роль эндогенных и экзогенных факторов в формировании и осуществлении циклических процессов у

Животных, устанавливают принципиальную схему воздействия «факторов-сигналов» внешней среды (фотопериодического, температурного и др.) на организм, показывают физиологические механизмы перехода из одного периода годового цикла в другой.

Перечисленные выше исследования вносят ясность в проблему сезонных физиологических ритмов. Еще совсем недавно вопрос о «пусковых механизмах» циклических процессов у животных ставился очень остро. Так, например, в формировании миграционного состояния у рыб одни исследователи исключительное значение придавали внутренним (Лебедев, 1940), другие — внешним (Марти, 1932) стимулам. В настоящее время подобные дискуссии изживают себя.

Теоретические обобщения в проблеме сезонных физиологических ритмов сделаны на основе фактического материала, устанавливающего особенности физиолого-биохимических изменений, происходящих на протяжении годовых циклов животных. Этот материал показал, что отдельные периоды годового цикла формируются на основе глубоких физиологических сдвигов в организме, затрагивающих нервную и эндокринную системы и различные стороны обмена веществ. В свою очередь, эти сдвиги находятся под строгим контролем внешней среды. Наиболее яркими исследованиями в этой области можно назвать уже упоминавшиеся ранее работы Н. И. Калабухова, А. Д. Слонима, А. С. Данилевского, Одума, В. Р. Дольника и других, а также работы В. В. Ковальского (1964), С. С. Шварца (1960) и т. д. На рыбах такие исследования проводили Н. Л. Гербильский (1958), И. А. Баранникова (1965), Б. П. Мантейфель и Г. В. Болдовский (1938), Fontaine (1948), Hoag (1953).

Изучение сезонных физиологических ритмов у рыб показывает их огромное разнообразие. Оставаясь устойчивыми для данной популяции, эти ритмы могут резко отличаться у разных, в том числе и близких видов, у внутривидовых группировок, обитающих в различных экологических условиях. Причины этих различий определяются генотипическими и фенотипическими особенностями сравниваемых форм. Во многих случаях фенотипические особенности играют главную роль в формировании сезонных физиологических циклов: у популяций рыб одного вида, обитающих в разных морских бассейнах, различия в ритме многих физиологических процессов более

Значительные, чем у далёких видов, обитающих в сходных условиях. В других случаях таксономические различия откладывают столь большой отпечаток на биологию и физиологию рыб, что именно они, а не условия обитания определяют различия физиологических ритмов. Но в том и другом случае различия физиологических ритмов определяются, в конечном итоге, особенностями образа жизни рыб, а они находятся в тесной связи с экологическими факторами. Отсюда и возникает проблема экологической специфичности сезонных физиологических ритмов у рыб.

Не всякое исследование, устанавливающее характер сезонных физиологических ритмов, имеет отношение к проблеме экологической специфичности. Сама по себе констатация сезонных изменений какого-либо признака еще не всегда представляет интерес для рассматриваемой проблемы. Эта проблема включает: 1) выявление «биологического стержня», вокруг которого происходит ритмический процесс. Во многих случаях таким стержнем является репродуктивный процесс, характер которого (моно- или полицикличность, продолжительность, интенсивность) определяет основные особенности биологии и физиологии изучаемой формы; 2) точную количественную характеристику ритма. Такая характеристика требует специального математического анализа; 3) анализ адаптивного смысла этого ритма или совокупности ритмов. Сюда входит установление биологического и физиологического значения этих ритмов для организма и популяции; 4) установление «типа» ритмического процесса и его специфичности для определенных экологических групп.

Экологической группой мы называем группу видов или популяций одного вида, имеющих существенные черты сходства в образе жизни или условиях обитания. В зависимости от угла зрения, под которым рассматриваются эти группы, их состав может меняться. Например, по характеру питания крупная черноморская ставрида, катран, скорпена и камбала относятся к одной экологической группе хищников. Однако по характеру обитания (пелагические и донные рыбы) или характеру перемещений (жилые и мигрирующие) они относятся к разным группам. Можно привести примеры, когда различные популяции одного вида или близкие виды рыб относятся к разным экологическим группам (крупная и

мелкая ставрида, жилая и мигрирующая барабуля, бычок-кругляк и бычок-мартовик).

Может возникнуть вопрос, во всех ли условиях удастся выявить ритмичность физиологических процессов у рыб. На этот вопрос, в общем, можно ответить утвердительно. Несмотря на то, что рыбы обитают в водной среде, в которой колебания внешних условий выражены меньше, чем в воздушной, цикличность биологических и физиологических процессов у них выявляется даже в тропиках. Рыбы всех широт носят на себе «отпечаток времени» в виде колец на чешуе и отолитах, отражающих чередование ускорения, замедления и полной остановки конструктивных процессов. Выявить, в чем эти процессы заключаются и как протекают — задача исследователей.

Одним из важных и еще недостаточно решенных вопросов является установление внутренних механизмов и внешних сигнальных стимулов перехода рыб, обитающих в различных условиях, из одного периода годового цикла в другой. Решенный в самом общем виде, этот вопрос требует конкретных представлений о связи метаболизма и поведения рыбы с внешней средой. Наряду с этим он требует установления точных количественных соотношений между «уровнем подготовленности» организма к переходу в качественно новое состояние и «дозировкой» внешнего стимула, являющегося «пусковым механизмом» этого внутреннего «саморазвивающегося» процесса. Последним вопросом занимается раздел количественной биологии — базиметрия (Wilder, 1962).

При изучении сезонных физиологических ритмов у рыб следует учитывать их возрастные особенности. «Жизненный цикл — не круг, а отрезок спирали» (Уолд, 1962). Необходимо, однако, помнить, что интеграция физиологических ритмов у отдельных рыб в биологические циклы популяций в значительной степени устраняет влияние на циклические процессы возрастных факторов.

В процессе изучения сезонных физиологических ритмов у рыб исследователи получают специфические для видов и экологических групп кривые. Эти устойчивые кривые представляют собой, по выражению В. В. Ковальского (1964), динамические характеристики видов и популяций. Они отражают, с одной стороны, внутреннюю стабильность изучаемых процессов, а с другой стороны, их большую «емкость» и динамичность. Исследо-

вание состояния рыб в различные периоды годового цикла ставит вопрос о соотношении лабильности и устойчивости физиологических процессов.

ЛАБИЛЬНОСТЬ И УСТОЙЧИВОСТЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК СОСТОЯНИЯ РЫБ

Многие физиологи и биохимики игнорируют цикличность изучаемых процессов, считая их неизменными. Однако огромный материал, накопленный по сезонным ритмам физиолого-биохимических процессов у животных, а также по изменчивости функциональных характеристик в различных экологических условиях, заставляет некоторых исследователей считать эти характеристики настолько лабильными, что сама постановка вопроса о стабильности физиолого-биохимических особенностей состояния животных кажется им неправомерной. Наиболее вескую аргументацию против принципа стабильности приводит В. В. Ковальский (1964).

Считая положение К. Бернара о постоянстве внутренней среды организмов устаревшим, В. В. Ковальский утверждает, что физиолого-биохимическую характеристику видов следует давать не по стабильным показателям, а по совокупности их изменчивости, специфичной для каждого вида. В этом утверждении, безусловно, имеется рациональное зерно. Однако трудно согласиться с возражениями В. В. Ковальского против самого принципа, выдвинутого К. Бернаром и развитого впоследствии в учении о гомеостазисе (Саннон, 1932). В настоящее время это учение является фундаментальным положением не только физиологии, но и биологии вообще; оно развивается и подкрепляется все новыми представлениями и фактами (Лэк, 1957; Слоним, 1961; Шмальгаузен, 1961; Лейбсон, 1962; Эшби, 1962; Пасынский, 1963; Маур, 1963; Беклемишев, 1964; Ушаков, 1964; Prosser, 1964; Slobodkin, 1964; Ивлев, 1966 и др.).

В настоящее время само понятие стабильности биологических систем претерпело значительные изменения. Стабильность, или устойчивость, стационарное состояние (steady state) биологических систем — это удержание существенных переменных на таком уровне, который обеспечивает целостность этих систем. Стабильность системы относительна, ее нельзя понимать как

неподвижность. Она колеблется в тех пределах, которые необходимы для сохранения системы. Поэтому Р. Эшби справедливо считает, что стабильность системы — это стабильность ее «поля». Поле же, как известно, является совокупностью фазовых пространств, т. е. областью, включающей все линии поведения системы. Гомеостазис — это не столько неподвижность, сколько сохранение целостности, устойчивость биологической системы. Организм меняется и с возрастом, и в различных условиях обитания, и при разных функциональных состояниях, но несмотря на все это он остается самим собой, благодаря своей устойчивости и способности приспосабливаться к изменяющимся условиям.

Таким образом, устойчивость и лабильность — это свойства системы, которые не следует противопоставлять одно другому, так как они не могут друг без друга существовать. Лабильность обеспечивает сохранение устойчивости, устойчивость «жестко» контролирует лабильность, не дает выйти ей за пределы, за которыми система разрушается. Неразрывность представлений об устойчивости и лабильности живых систем такая же, как неразрывность представлений об их консервативности и пластичности. Жесткость через эластичность — вот способ существования живых систем. Их устойчивость носит структурный и функциональный характер. С термодинамической точки зрения гомеостазис — это состояние, при котором увеличение энтропии системы минимально (принцип Пригожина).

Гомеостазис, несомненно, является высшим проявлением эволюционных завоеваний. Он обеспечивает существование биологических систем на всех филогенетических и экологических уровнях и свойствен также всем уровням организации живого — от молекулярного до популяционного и биоценотического. В этом смысле можно говорить об «иерархии гомеостазисов». Можно привести множество примеров различных «уровней» гомеостазисов: от классического примера регуляции содержания сахара в крови до стабильности видов и экосистем и от устойчивости механизма передачи генетической информации до «стабилизирующего отбора» по И. И. Шмальгаузену (1961).

Обратная сторона проблемы гомеостазиса — проблема адаптаций и регуляций. Именно изучение адаптаций и регуляций раскрывает механизмы становления и

сохранения гомеостаза. Теория саморегуляции численности животных (Лэк, 1957; Никольский, 1965) и теория адаптаций (Гербельский, 1958; Ушаков, 1964; Шварц, 1967; Проссер и Браун, 1967) исходят из представлений о лабильности как обеспечении стабильности и целостности живых систем и тем самым смыкаются с теорией гомеостаза.

Теория гомеостаза и его регуляции дают ясное представление о содержании исследований лабильности и устойчивости состояния животных. Суточные, сезонные и прочие физиологические ритмы животных так же, как и биологические циклы, должны рассматриваться не сами по себе, а как функциональные проявления, обеспечивающие устойчивость жизнедеятельности организмов и популяций в меняющихся условиях среды. При этом возникает вопрос о механизмах, обеспечивающих эту устойчивость. Степень упорядоченности или организованности живых систем определяется степенью надежности, «зарегулированности» их структур и функций, т. е. развитием у них гомеостатических механизмов. Изучая физиолого-биохимические сдвиги, происходящие у различных организмов, популяций и видов животных на протяжении жизненного цикла или в различных экологических условиях, и связывая эти сдвиги с проблемой гомеостаза, исследователи могут правильно оценить степень организованности изучаемых форм.

Лабильность физиологических процессов не только обеспечивает гомеостазис, но и обладает своей собственной внутренней устойчивостью. Такую устойчивость проявляют рассмотренные выше ритмы, адаптации и регуляции — все то, что не выходит из «нормы реакции» на возмущение внешней (по отношению к данному фактору) среды. Устойчивым является процесс онтогенетических изменений — так называемая устойчивость развития, или гомеостазис Уоддингтона (Медников, 1966). Именно в этом смысле следует изучать динамическую стабильность, устойчивость динамических характеристик и систем, проявляющуюся на различных уровнях организации живого.

Сопряженное изучение устойчивости и лабильности физиолого-биохимических показателей состояния животных сходно с установлением двух неразрывных взаимодополняющих статистических характеристик признака или процесса — моды и дисперсии. Оно проводится с приме-

нением статистического анализа, оценивающего все разнообразие форм изменчивости (вариабильность, частота и характер распределения признаков и т. д.). В результате, как это указывалось ранее, получается «емкая» характеристика признака, измеряемого в многомерном пространстве и вследствие этого отражающего процесс во всем многообразии его связей с внешними и внутренними факторами. Интересно, что при этом многие из изучаемых физиологических и биохимических признаков и процессов, устойчивые по своей сути, но изменчивые, как принято считать, в широких пределах, оказываются далеко не такими уж лабильными. Вариабильность химического состава различных тканей и органов, изменчивость реакции на экстремальные воздействия и т. д. нередко оказываются более низкими, чем изменчивость многих морфологических признаков, в том числе и тех, которые широко используются в систематике, т. е. считаются достаточно стабильными.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ИНДИКАТОРЫ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ В РАЗЛИЧНЫЕ ПЕРИОДЫ ГОДОВОГО ЦИКЛА И ПРИ РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

Физиолого-биохимические подходы к изучению состояния популяций рыб приводят к проблеме индикаторов, которая заключается в **выявлении и применении тонких показателей для оценки и прогнозирования** состояния рыб и степени его «благополучия» во все периоды годового цикла и при многообразных условиях обитания. Проблема индикаторов с позиции экологической физиологии — прикладная проблема. Она вытекает из теоретических предпосылок сформулированных выше проблем и направлена на решение вопросов ихтиологии (прежде всего, экологии рыб) и рыбного хозяйства. В общем виде проблема физиолого-биохимических индикаторов уже рассматривалась нами выше. Теперь предстоит разобрать ее на конкретных примерах.

Ни один из разделов зоологии, за исключением энтомологии, не подошел к проблеме индикаторов так близко, как ихтиология. Обстоятельные эколого-физиологические исследования естественных популяций птиц (Дольник, 1965) и млекопитающих (Калабухов, 1956), а также многие другие исследования, проводятся все же на

ограниченном материале, в локальных районах и не охватывают весь комплекс условий обитания, характерных для изучаемых популяций. Стремление преодолеть эти недостатки позволили С. С. Шварцу (1960) сформулировать проблему морфо-физиологических индикаторов состояния популяций млекопитающих. Эти индикаторы полнее, хотя и менее глубоко, охватывают естественные популяции животных, чем физиолого-биохимические индикаторы.

В ихтиологии положение складывалось по-иному. Широкий комплекс морфо-физиологических индикаторов состояния популяций рыб существует уже многие десятилетия. К ним относятся: коэффициенты упитанности и коэффициенты визуальной жирности рыб, определение жирности печени по ее массе, расчет фактора жирности по плотности рыбы, определение жирности внутренностей непосредственным взвешиванием, плодовитость и коэффициенты зрелости половых продуктов, индексы наполнения желудков и кишечника, вычисление пищевых рационов по индексам наполнения и времени прохождения пищи через желудочно-кишечный тракт, кормовой коэффициент, расчисление темпа роста по чешуе и отолитам.

Перечисленные показатели при характеристике состояния популяции рыб уже давно стали важнейшей составной частью любого ихтиологического исследования. Но именно на основе морфо-физиологических показателей стал накапливаться материал, свидетельствующий о его недостаточности для оценки состояния популяций. Эта недостаточность вытекает из низкой «разрешающей способности» многих морфологических методов. Недостатки морфо-физиологических методов стали выявляться не только с внедрением в ихтиологию физиолого-биохимических индикаторов. Многие из них подверглись критическому анализу со стороны самих же ихтиологов. Были получены вполне определенные данные о том, что весовая характеристика рыбы и отдельных ее органов (печень, гонады и т. д.) не отражает достаточно точно, а часто просто искажает, представление о состоянии организма, так как затушевывает картину динамики основных химических компонентов тела — белка и жира (Кизевёттер, 1942; Карзинкин, 1952; Gerking, 1952).

Визуальное определение жира на внутренностях не правильно характеризует особенности жирового обмена,

так как его отложение в брыжейке (по которой судят о жире в брюшной полости) и в других тканях и органах может быть совершенно разным (Чугунова, 1951; Кривобок и Тарковская, 1957). Индексы наполнения желудка и кишечника рыбы далеко не всегда соответствуют интенсивности потребления пищи, так как скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту и ее усвоение в разных условиях могут сильно колебаться (Мантейфель и Болдовский, 1941; Кривобок, 1953; Чугунова и др. 1961). Характер образования годовых колец на чешуе и роста чешуи гораздо более сложен, чем представлялось ранее, и поэтому нет полного соответствия между «масштабами» роста чешуи и темпом роста рыбы (Анохина, 1962; Лапин, 1965).

Многие морфологические методы оказались слишком трудоемкими и недостаточно «тонкими» для оценки тех особенностей состояния рыбы, для которых они применялись.

Изложенное вовсе не имеет целью дискредитировать традиционные ихтиологические методы исследования. С их помощью и сейчас получают и в будущем будут получать огромный, подчас очень ценный для характеристики популяций рыб, материал. Но многие, в том числе нередко кардинальные вопросы, особенно, когда необходимо проникнуть в интимные процессы жизнедеятельности рыб, морфо-физиологические методы решить не в состоянии. Возникает необходимость использования физиолого-биохимических индикаторов для оценки состояния рыб (Лебедев, 1940; Мейен, 1939; Гаевская, 1955; Яблонская, 1955, Никольский, 1965). Задача заключается не в замене морфо-физиологических показателей более чувствительными физиолого-биохимическими, а в том, чтобы развивать те и другие в гармоническом единстве, используя первые для общей ориентировочной оценки состояния популяций, а вторые — для вскрытия наиболее важных, внутренних особенностей этого состояния. Естественно, что физиолого-биохимические индикаторы всегда должны сопоставляться с морфо-физиологическими и взаимно контролировать друг друга. В ихтиологии в настоящее время происходит то, что давно произошло в медицине, когда от диагностики болезни, анализа ее течения и состояния больного по внешним признакам перешли к изучению ее внутренних проявлений.

Важнейшей проблемой ихтиологии, если рассматривать ее с экологических позиций, является проблема динамики численности популяции рыб. С позиций гидробиологии такой проблемой является проблема продуктивности этих популяций. В сфере этих проблем и находится основное приложение физиолого-биохимических индикаторов состояния популяций рыб.

Биологические циклы и поведение популяций рыб можно рассматривать как приспособления, обеспечивающие определенный характер динамики численности, свойственный данной форме. В этом плане первостепенный интерес представляет выявление и использование физиолого-биохимических индикаторов степени подготовленности рыбы к переходу из одного периода годового цикла в другой. Нормальное течение любого периода годового цикла обеспечивается процессами, происходящими в предшествующие периоды. Поэтому физиолого-биохимические индикаторы позволяют прогнозировать состояние популяций на более или менее отдаленные отрезки времени. Известно, что зимовальная миграция рыб подготавливается предмиграционным нагулом. От интенсивности этого нагула зависят не только сроки наступления миграции, но и ее продолжительность и интенсивность. Благополучность зимовки во многом определяется количеством резервных веществ, накопленных рыбой в предшествующие периоды. То же касается интенсивности созревания половых продуктов. С другой стороны, сроки и характер нерестовой миграции и нереста зависят от интенсивности созревания половых продуктов рыб. Таким образом, определение **сроков** перехода популяций рыбы из одного состояния в другое и **характера** состояния в последующие периоды годового цикла (интенсивности протекания процесса в эти периоды, степени благополучия состояния рыб) — составная часть проблемы физиолого-биохимических индикаторов.

В основе различных реакций поведения рыб лежат процессы метаболизма. Поэтому физиолого-биохимические индикаторы могут быть использованы для прогноза поведения рыб. Сроки и характер образования миграционных скоплений, распределение и особенности перемещений в местах нагула и зимовки, направление миграций, районы обитания можно правильно определять с помощью соответствующих индикаторов и использовать в промысловой разведке рыбы.

Близкое отношение к этому вопросу имеет проблема локальных стад рыб, степени их смешиваемости и установления миграционных путей с помощью мечения; она также решается с помощью физиолого-биохимических индикаторов.

Анализ физиолого-биохимических индикаторов должен использоваться при изучении внутривидовой дифференциации многих видов рыб и установлении их генетической структуры.

Эти индикаторы важны и при прогнозировании эффективности нереста, урожайности и качества потомства рыб, т. е. при определении мощности пополнения. Часто резкое увеличение пополнения приводит к явлению, которое Ч. Элтон (1960) назвал «экологическими взрывами».

Физиолого-биохимические показатели являются тонкими индикаторами состояния рыб при различных условиях обитания. Многие особенности метаболизма рыб находятся под непосредственным воздействием внешней среды и резко меняются при изменении этих воздействий. К числу таких особенно сильно воздействующих на метаболизм рыбы факторов относится обеспеченность пищей. Пища для рыбы, несомненно, является самым важным из внешних факторов, и не только потому, что ее количество часто лимитирует различные стороны жизнедеятельности организма, но и потому, что организм строит из пищи самого себя (Карзинкин, 1952; Винберг, 1956; Ивлев, 1961; Слоним, 1961; Никольский, 1963).

Несмотря на это определить интенсивность воздействия пищи на популяцию рыб в естественной среде обитания оказывается чрезвычайно трудно. Более того, в ихтиологии до сих пор не решен вопрос, что в большей степени влияет на интенсивность многих сторон жизнедеятельности организма и популяций (рост, нагул, созревание, выживаемость) — пища или другие внешние факторы, например температура и соленость воды. Неясно также, в какой степени пища лимитирует потребности рыб. Все эти вопросы вызывают оживленную дискуссию среди ихтиологов.

Такое несоответствие между очевидным значением пищи для рыбы и невозможностью подчас точно установить ее влияние на многие стороны жизнедеятельности популяции объясняется довольно просто. Дело в том, что не существует еще достоверных методов оценки соот-

ношения между количеством пищи¹ и количеством ее потребителей в водоеме. Но даже если бы такое соотношение удалось вычислить, это еще не привело бы к решению вопроса. Ведь интенсивность потребления пищи определяется не только ее количеством, приходящимся на одну популяцию или особь, но и ее доступностью, концентрацией, дисперсностью, поведением в системе «потребитель — корм», «прессом» хищников [систему «хищник — потребитель — корм» Б. П. Мантейфель (1959) назвал «триотрофом»], температурой воды, влияющей на обмен веществ, и т. д. Наконец, влияние корма на потребителя определяется не только интенсивностью его потребления, но и качеством пищи, степенью ее усвояемости, а также, как показал В. С. Ивлев (1961), тратами энергии, необходимой для ее добывания.

Весь комплекс факторов, определяющий интенсивность и эффективность потребления пищи рыбой, называется обеспеченностью ее пищей (Карзинкин, 1952; Дементьева, 1953; Ивлев, 1961; Никольский, 1965; Боруцкий и Желтенкова, 1967). Это понятие претерпело существенные уточнения на протяжении своего существования и в настоящее время точнее всего формулируется как соотношение² между количеством пищи, фактически потребляемой рыбой и необходимой для удовлетворения ее оптимальных потребностей (Карзинкин, 1967).

Физиолого-биологические методы позволяют определить оптимальные потребности рыбы в корме на всех отрезках жизненного цикла (Карзинкин, 1952; Винберг, 1956; Ивлев, 1962). Сложнее обстоит дело с фактически потребляемым кормом. Методы его определения в естественных условиях обитания популяций (так называемые рационы) также разработаны физиологами (Карзинкин, 1952; Ивлев, 1962; Винберг, 1956). Эти методы много дают для общих оценок потребления корма в водоеме, его продуктивности и круговорота веществ, но они либо достаточно трудоемки (методика расчета рационов по азотистому балансу), либо не всегда достоверно отражают потребление рыбой корма в конкретной при-

¹ Имеется в виду не только биомасса кормовых организмов, но и их продукция, которая может в несколько раз превышать биомассу (Богоров, 1967; Винберг, 1967). Выяснение соотношений между продукцией и биомассой представляет также очень сложную задачу.

² Но не разность (!), как пишут Е. В. Боруцкий и М. В. Желтенкова (1967).

родной обстановке (методика расчета рационов по энергетическому балансовому равенству).

Наиболее рациональным путем изучения обеспеченности рыб пищей является определение **эффекта потребления** этой пищи по интенсивности роста, созревания половых продуктов, накопления резервных веществ, которые в своей совокупности представляют результирующую условий нагула. Таким образом, проблема обеспеченности рыб пищей может быть решена путем определения интенсивности ассимиляторных процессов, прежде всего процессов белкового синтеза и жиронакопления. Это уже эколого-физиологическая и эколого-биохимическая проблема, требующая применения соответствующих физиолого-биохимических индикаторов. С помощью этих индикаторов можно определить: обеспеченность пищей отдельных рыб в популяции и отдельных популяций в рамках видового ареала, участки которого имеют различные характеристики среды¹; напряженность пищевых отношений; колебания обеспеченности кормом на протяжении годового цикла и межгодовые колебания, отражающие сложные климатические закономерности. Можно получить представление, с точки зрения обеспеченности рыб кормом, об отдельных мелких водоемах и крупных морских бассейнах.

Физиолого-биохимические индикаторы используются для определения пищевой ценности рыб, непосредственного влияния на них абиотических факторов, изучения возможностей акклиматизации и для установления ее путей при интродукции новых видов, при рыборазведении — для оценки жизнеспособности искусственно выращиваемой молодежи и для решения многих других вопросов.

Таково далеко не исчерпывающее содержание вопросов, связанных с проблемой использования физиолого-биохимических индикаторов для оценки состояния рыб. Эта проблема затрагивает все стороны экологии рыб.

Из-за методической громоздкости многие физиолого-биохимические методы, успешно применяемые в ряде областей, не связанных с изучением природных популяций животных, еще не могут быть достаточно полно использованы при разработке проблемы индикаторов состояния

¹ Так называемые пространственные ритмы (Holt, 1962).

популяции рыб. Физиолого-биохимические индикаторы для определения состояния рыб должны быть достаточно простыми, но в то же время достоверно характеризовать популяции. Однако сравнительная простота методических подходов никогда не должна приводить к упрощенчеству в толковании получаемых результатов. Постоянное выяснение соотношений между относительно простыми физиолого-биохимическими индикаторами состояния популяций рыб и сложными процессами, их определяющими, и включение в арсенал исследований популяций новых показателей, получаемых с помощью все совершенствующихся методов — основной путь развития рассматриваемой проблемы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ**ХАРАКТЕРИСТИКА МАТЕРИАЛА**

Наши исследования проведены на 38 видах и подвидах костистых рыб, относящихся к различным родам, семействам и отрядам. Большинство изученных видов — это массовые формы, играющие существенную роль в продукционных процессах, происходящих в море, и имеющие большое промысловое значение. Распределение видов и подвигов рыб по разделам исследования приведено в табл. 1*.

Общую характеристику собранного и обработанного материала по разделам дает табл. 2. Подробные сведения о сроках работы, местах сбора и количестве материала по каждому виду рыб приводятся при анализе результатов.

Исследования по большинству разделов охватывают полностью или частично годовой цикл каждого вида или внутривидовой формы. Материал был собран в регулярных рейсах экспедиционных судов АзчерНИРО и ИнБЮМ в Азовском и Черном морях, а также в Средиземном море и в Атлантическом океане, на экспериментальных базах и наблюдательных пунктах, расположенных на берегу Азовского и Черного морей и Керченского пролива. Сбор материала проводили регулярно в течение года (чаще всего по несколько раз в месяц) с охватом всех районов Азовско-Черноморского бассейна.

Исследовали все размерные (а следовательно, и возрастные) группы рыб. Средние пробы (по всем разделам) объединяли обычно 0,5-сантиметровую (для мелких рыб) и сантиметровую (для более крупных рыб) размерные группы. В каждую такую пробу входило, как правило, от 20 до 100 одноразмерных рыб (реже от 10 до 20). В тех случаях, где это было необходимо, анализировали индивидуальные пробы.

* Систематика дана по Л. С. Бергу (1940), Г. В. Никольскому (1954) и А. Н. Световидову (1964).

Виды и подвиды	Разделы исследований						поглощение кислорода и использование жира и белка в энергетическом обмене
	динамика содержания		йодные числа, состав липидных фракций и динамика полиненасыщенных жирных кислот	белковый рост и азотистый баланс	активность щелочной фосфатазы чешуи и ди-намика со-держания солей в теле	белковый состав сыворотки крови	
	жира и влаги в теле	гликогена и некоторые показатели углеводного и фосфорного обмена					
Черноморский шпрот — <i>Sprattus phalericus</i> (Risso)	+		+				
Средиземноморский шпрот — <i>Sp. sp. phalericus</i> (Risso)	+				+		
Атлантическая сардинелла — <i>Sardinella aurita Valenci.</i>	+						
Средиземноморская сардина — <i>Sardina pilchardus L.</i>	+						
Черноморско-азовская тюлька — <i>Clupeonella delicatula delicatula (Nord.)</i>	+		+				
Азовский пузанок — <i>Alosa caspia tanaica (Grimm)</i>	+		+				
Черноморско-азовская сельдь — <i>A. kessleri pontica (Eichwald)</i>	+		+				

Отряд Clupeiformes — сельдеобразные. Семейство Clupeidae — сельдевые

Разделы исследований

Виды и подвиды	динамика содержания		йодные числа, состав липидных фракций и динамика полиненасыщенных жирных кислот	белковый рост и азотистый баланс	активность щелочной фосфатазы чешуи и лимника соли держания в теле	белковый состав сыворотки крови	потребление кислорода и использование жира и белка в энергетическом обмене
	жира и влаги в теле	гликогена и некоторые показатели углеводного и фосфорного обмена					

Семейство *Engraulidae* — анчоусовые

Средиземноморский анчоус — *Engraulis encrasicolus mediterraneus* Fage
 Черноморская хамса — *E. encrasicolus ponticus* Alekhanidze
 Азовская хамса — *E. encrasicolus maeoticus* Pusačov

+				+			
+			+	+			
+			+	+	+		

Отряд *Scorelliformes* — светящиеся анчоусы. Семейство *Scorellidae* — светящиеся анчоусы

Светящийся анчоус — *Scorellus heideri* L.

+							
---	--	--	--	--	--	--	--

Отряд *Syringiformes* — карпообразные. Семейство *Syringidae* — карповые

Карп, или сазан (чешуйчатый и зеркальный) — *Syringus carpio* L.

				+			
--	--	--	--	---	--	--	--

Виды и подвиды	Разделы исследований							потребление кислорода и использование жира и белка в энергетическом обмене
	динамика содержания		йодные числа, состав липидных фракций и динамика полиненасыщенных жирных кислот	белковый рост и азотистый баланс	активность щелочной фосфатазы крови и липидная держаия в теле	белковый состав сыворотки крови		
	жира и влаги в теле	гликогена и некоторые показатели углеводного и фосфорного обмена						
Отряд Belontiiformes — сарганообразные. Семейство Scomberesocidae — макрелешуки								
Макрелешука — <i>Scomberesox saurus</i> L.	+							
Отряд Gadiformes — трескообразные. Семейство Gadidae — тресковые								
Черноморский мерланг — <i>Odontogadus merlangus euxinus</i> (Nordmann)	+		+					
Отряд Mugiliformes — кефалеобразные. Семейство Mugilidae — кефалевые								
Лобан — <i>Mugil cephalus</i> L.			+					
Сингиль — <i>M. auratus</i> Risso			+					
Остронос — <i>M. saliens</i> Risso			+					
Семейство Atherinidae — атериновые								
Черноморская атерина — <i>Atherina moschoni pontica</i> Eichwald	+							
Средиземноморская атерина <i>Atherina</i> sp.	+							

Виды и подвиды	Разделы исследований						потребление кислорода и использование жира и белка в энергетическом обмене
	динамика содержания		Йодные числа, состав липидных фракций и динамика полиненасыщенных жирных кислот	белковый рост и азотистый баланс	активность щелочной фосфатазы чешуи и динамика содержания соли в теле	белковый состав сыворотки крови	
	жира и влаги в теле	глицерина и некоторые показатели углеводного и фосфорного обмена					
Черноморская ставрида (крупная) — <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> Aleev	+		+	+		+	
Черноморская ставрида („мелкая“) — <i>Tr. mediterraneus ponticus</i> Aleev	+	+	+	+		+	+
Средиземноморская ставрида — <i>Tr. mediterraneus</i> Std.	+						
Атлантическая ставрида — <i>Tr. trachurus</i>	+						

Отряд Perciformes — окунеобразные. Подотряд Percoidae. Семейство Sargangidae — ставридовые

Черноморская ставрида (крупная) — <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> Aleev	+		+	+		+	
Черноморская ставрида („мелкая“) — <i>Tr. mediterraneus ponticus</i> Aleev	+	+	+	+		+	+
Средиземноморская ставрида — <i>Tr. mediterraneus</i> Std.	+						
Атлантическая ставрида — <i>Tr. trachurus</i>	+						

Семейство Sparidae — спаровые

Ласкерь — <i>Diplodus annularis</i> L.	+						
--	---	--	--	--	--	--	--

Разделы исследований

Виды и подвиды	динамика содержания		Ионные числа, состав липидных фракций и динамика полиненасыщенных жирных кислот	белковый рост и азотистый баланс	активность щелочной фосфатазы чешуи и динамика содержания в теле	белковый состав сыворотки крови	потребление кислорода и использование жира и белка в энергетическом обмене
	жира и влаги в теле	гликогена и некоторые показатели углеводного и фосфорного обмена					

Семейство *Centracanthidae* — смаридовые

Черноморская смарида — <i>Spiracra smaris</i> L.	+	+	+	+			+
Средиземноморская смарида — <i>Spiracra smaris</i> L.	+						

Семейство *Mullidae* — султанковые

Черноморская барабуля — <i>Mullus barbatus ponticus</i> Essipov	+	+	+	+	+		
Средиземноморская барабуля — <i>M. barbatus</i> L.	+						
<i>M. surmuletus</i> L.	+						

Подотряд *Scombroidei*. Семейство *Scombroideae* — скумбриевые

Скумбрия <i>Scombroideus</i> L.	+						
---------------------------------	---	--	--	--	--	--	--

Виды и подвиды	Разделы исследований						потребление кислорода и использование ванне жира и белка в энергетическом обмене
	динамика содержания		йодные числа, состав липидных фракций и динамика полиненасыщенных жирных кислот	белковый рост и азотистый баланс	активность щелочной фосфатазы чешуи и динамика содержания золь в теле	белковый состав сыворотки крови	
	жира и влаги в теле	гликогена и некоторые показатели углеводного и фосфорного обмена					

Подотряд Gobioidei. Семейство Gobiidae — бычковые

Бычок-мартовик — *Gobius batrachosephalus Pallas*
 Бычок-кругляк — *G. melanotomus Pallas*
 Бычок-ротан — *G. ratan-Nordman*
 Бычок-сирман — *G. surman-Nordman*
 Бычок-песочник — *G. fluviatilis Pallas*

+			+				+
			+		+		
			+				+
			+				+

Подотряд Cottoidei. Семейство Scorpaenidae — скорпеновые

Морской ерш, или скорпена — *Scorpaena porcus L.*

+			+				+

Отряд Pleuronectiformes — камбалообразные. Семейство Bothidae — калкановые

Черноморский калкан — *Scorptalmus maeoticus (Pallas)*
 Азовский калкан — *Sc. maeoticus torosus (Rathke)*

			+				
			+				

Раздел исследования	Годы исследования	Место сбора материала
1. Динамика содержания жира и воды в теле рыб	1954—1969	Все Азовское море. Все Черное море (рейсы экспедиционных судов) Наблюдательные пункты и экспериментальные базы: Казантип, Жуковка, Средняя коса, Ольгинка Атлантический океан (район Дакара) Средиземное море
2. Йодные числа жира	1962—1968	То же
Фракционный состав липидов	1968—1969	Севастопольская бухта
Динамика полиненасыщенных жирных кислот	1967—1968	Там же
3. Динамика содержания гликогена и показатели углеводно-фосфорного обмена	1966—1969	Карадаг
4. Белковый рост Азотистый баланс	1954—1962 1955	Те же, что и п. 1 Казантип
5. Активность щелочной фосфатазы чешуи	1962—1966	Те же, что и п. 1, с. Рыбное
Динамика содержания золы	1954—1955	Казантип
6. Белковый состав сыворотки крови	1962—1965	Те же, что и п. 1
7. Потребление кислорода	1953—1954	Казантип, Азовское море
Тканевое дыхание	1968	Карадаг
Использование жира и белка в энергетическом обмене	1966	Севастополь

¹ Ссылки на соответствующие работы даются в тексте.

Таблица 2

Число проб	Число рыб во всех пробах	Характер проб	Исполнители ¹
2929	53 169	Средние и индивидуальные	Г. Е. Шульман
763	8 308	Средние и индивидуальные	Г. Е. Шульман
474	474	Индивидуальные	В. Я. Щепкин
166	166	»	К. К. Яковлева
4600	4 600	»	А. Л. Морозова, В. В. Трусевич
978	38 592	Средние	Г. Е. Шульман
28	280	Индивидуальные	Г. Е. Шульман
2661	2 661	»	Н. К. Сенкевич
40	1 600	Средние	Г. Е. Шульман
1142	1 500	Преимущественно индивидуальные	Н. И. Куликова
140	140	Индивидуальные	Г. Е. Шульман
250	250	»	Г. Н. Юркевич
150	150	»	З. А. Муравская

Мелких рыб — при определении динамики содержания жира и воды в теле и йодных чисел жира — использовали для анализа, в большинстве случаев, целиком или брали их тушки. У крупных — отдельно исследовали мышцы, печень, половые продукты и внутренности. Содержание полиненасыщенных жирных кислот в жире, липидных фракций, гликогена и показатели углеводно-фосфорного обмена мышц и печени всегда исследовали раздельно. Средние пробы анализировали без разделения полов, сопоставление самцов и самок проводили по индивидуальным пробам.

Использование в работе массового материала, охватывающего, как правило, многие популяции и весь жизненный цикл изучаемых видов рыб, позволяет характеризовать с достаточной степенью достоверности состояние рыб в популяции и популяций в целом.

МЕТОДИКА

Определение содержания жира и воды в теле рыб.

В рейсах экспедиционных судов рыбу брали из уловов тралов и кошельковых неводов, а на наблюдательных пунктах и экспериментальных базах — из ставников или волокуш. Рыбу каждого вида сортировали по размерам. Одноразмерную группу взвешивали на технических весах с точностью до 0,01 г для определения средней массы рыбы в пробе. В индивидуальных пробах каждую рыбу взвешивали отдельно. Пробы брали из целых рыб, тушек, мышц или отдельных органов — печени, кишечника, половых желез.

Каждую пробу (за исключением проб печени и гонад) перемалывали в мясорубке. Полученный фарш тщательно перемешивали. Взятые из него параллельные навески помещали в бюксы и взвешивали на аналитических весах с точностью до 0,001 г. Если пробы брали на борту судна, то фарш помещали в металлические консервные банки, стараясь заполнить весь объем для более полного удаления воздуха, запаивали их и дважды стерилизовали сухим паром при температуре 100° С. Первую стерилизацию в течение двух часов проводили сразу после запаивания банки, вторую в течение часа — через сутки. В последние годы вместо банок мы использовали большие стеклянные пробирки с резиновыми сосками емкостью 100 мл. Стерилизацию проб в пробирках про-

водили таким же образом, как и в банках. Заготовленные пробы хранили в холодильнике, лабораторные анализы проводили спустя 15—45 дней после взятия проб.

В лаборатории бюксы с навесками фарша (или внутренних органов) помещали в сушильный шкаф и доводили пробы до постоянной массы при температуре 100—105° С. По разности между начальной (сырой) и конечной (сухой) массой пробы определяли содержание в ней сухого вещества и воды.

Жир (так называемый сырой жир) определяли в аппаратах Сокслета способом Рушковского (метод «пакетов») по стандартной методике, описанной в литературе (Лазаревский, 1955; Кривобок и Тарковская, 1962). Жир из навесок экстрагировали этиловым эфиром в течение 1,5—2 суток. По разности между массой пробы до и после экстрагирования рассчитывали содержание сухого обезжиренного вещества и содержание жира в пробе. Зная содержание в навеске сухого вещества и жира, рассчитывали содержание жира в % на сырую массу рыбы («жирность»). Аналогичным образом рассчитывали содержание в сырой массе рыбы обезжиренного сухого вещества. В работе все данные приведены в % на сырую массу рыбы. Все определения проводили на параллельных пробах.

Йодные числа жира рыб определяли в пробах, непосредственно собранных перед анализами, либо предварительно консервированных. Для сохранения собранного материала была использована тепловая стерилизация, так как только при этом способе йодные числа жира не меняются (Христоферсен и Шульман, 1965).

Пробы для определения йодных чисел жира получали и подготавливали к анализам аналогично пробам, предназначенным для определения содержания влаги и жира.

В лаборатории жир из фарша выделяли серным эфиром, для чего предварительно навеску фарша растирали в ступке с двойным количеством безводного сульфата натрия до сухого состояния. Обезвоженный материал переносили в пробирку с притертой пробкой и заливали эфиром. Пробирку с материалом интенсивно встряхивали 1—2 мин и оставляли настаиваться в холодильнике не менее 4 ч. Через каждый час пробирку встряхивали. Если пробирки встряхивали реже, то время настаивания соответственно увеличивали (до одних суток). Такой спо-

соб настаивания обеспечивает полную экстракцию жира из тканей рыб с жирностью до 22%.

После завершения экстракции жира содержимое пробирок фильтровали через складчатый фильтр. Йодное число определяли методом Вийса без отгонки растворителя (Лазаревский, 1955). Одновременно со взятием экстракта на титрование брали такой же объем экстракта для определения в нем навески жира. Экстракт переносили в бюкс и выпаривали при температуре 40—45° С до полного испарения эфира.

Полиненасыщенные жирные кислоты в жире рыб определяли в свежих пробах непосредственно после вылова рыбы. Мышцы и печень рыб обезвоживали сернокислым натрием. После этого жир экстрагировали серным эфиром. Определяли пять имеющих наиболее важное физиологическое значение полиненасыщенных жирных кислот: линолевую (18:2), линоленовую (18:3), арахионовую (20:4), пентаеновую (20:5, 22:5) и гексаеновую (22:6). Полиненасыщенные жирные кислоты определяли по методике Крыловой и Лясковской (Яковлева, 1969) на спектрофотометре СФ-4А при длинах волн 233, 268, 315, 346 и 374 мкм.

Липидные фракции определяли в жире, экстрагированном из гомогенизированных навесок мышц и печени. Экстракцию проводили хлороформ-этаноловой смесью (2:1) по методу Фолча (Щепкин, 1968). Разделение липидов проводили в тонком слое силикагеля отечественного производства марки КСК, нанесенном на стеклянные пластинки, в восходящем потоке смеси растворителей (гексан: диэтиловый эфир: ледяная уксусная кислота). Пятна на хроматограмме проявляли 50%-ной серной кислотой. Количественное определение проводили регистрирующим микрофотометром МФ-4. В результате разделения определяли содержание в жире: фосфолипидов, диглицеридов, холестерина, неэстерифицированных жирных кислот, триглицеридов и эфиров холестерина.

Показатели углеводного обмена определяли в крови, белых скелетных мышцах и печени рыб. Кровь для анализа брали мерной пипеткой из хвостовой артерии. Белки осаждали трихлоруксусной кислотой. В безбелковом фильтрате определяли уровень гликемии по реакции с орто-толуидином (Плисецкая и Лейбсон, 1967) и содержание молочной кислоты по цветной реакции с параоксидифенилом по методу Баркера и Саммерсона (Про-

хорова и Тупикова, 1965). В мышцах и печени определяли концентрацию гликогена по методике Зейфтера в модификации Бранда (Плисецкая и Лейбсон, 1967). Навеску мышцы вырезали из рыбы, предварительно замороженной в смеси ацетона и твердой углекислоты. Содержание молочной кислоты в мышцах также определяли колориметрически по реакции с пара-оксидифенилом.

Для изучения влияния на углеводный обмен рыбы функциональной нагрузки использовали биогидродинамическую трубу, изготовленную в Институте гидромеханики АН УССР. Объем трубы равен $0,8 \text{ м}^3$, длина рабочей камеры $1,7 \text{ м}$. Скорость потока в трубе равнялась $1,2 \text{ м/сек}$.

Определение содержания «сырого протеина» и экскреции азота у рыб. «Сырой протеин» определяли по стандартному методу в аппарате микро-Кьельдаля (Лазаревский, 1955; Карзинкин и Кривобок, 1955). Для сжигания брали сырую или сухую навеску рыбы. Полученные данные по общему азоту для расчета «сырого протеина» умножали на коэффициент 6,25. Для изучения экскреции азота рыб помещали в аквариальные банки с таким расчетом, чтобы их масса в 15—20 раз была меньше массы воды. Это необходимо для устранения токсического действия экскретов на рыбу. Каждый опыт продолжался в течение двух часов. Пробы воды и твердых экскретов сжигали в кьельдалевских колбах, после чего общий азот определяли так же, как и навесок рыбы — в микро-Кьельдале. Количество жидких экскретов рассчитывали по разности между содержанием азота в воде до и после опыта. Зная количество азота в жидких и твердых экскретах рыбы и прирост азота в теле, рассчитывали баланс азота в теле рыбы (Карзинкин и Кривобок, 1955).

Потребление кислорода рыбами изучали в замкнутых сосудах. Содержание кислорода в воде определяли по методу Винклера (Веселов, 1959). Для определения кожного дыхания на голову и жабры рыбы надевали резиновую соску, которая препятствовала жаберному дыханию. «Кислородные пороги» определяли по концентрации кислорода в опыте, при которой рыба погибала. Сопоставляя величины потребления рыбой кислорода и экскреции азота (последняя умножалась на оксикалорический коэффициент белка 0,93), рассчитывали долю участия белка в энергетическом обмене рыбы.

Общую калорийность рыбы вычисляли по формуле

$$Q = 5,6B + 9,3Ж,$$

где *Б* — количество белка в теле рыбы;
Ж — количество жира.

Коэффициент 5,6 соответствует химической, а не физиологической калорийности белка. Этот способ определения калорийности широко распространен, так как результаты вычисления мало отличаются от тех, которые получают при непосредственном сжигании в калориметрической бомбе (Остапеня и Сергеев, 1963). В других вариантах расчетов мы использовали не химическую, а физиологическую калорийность белка (4,1 кал).

Содержание золы определяли прокаливанием навески до постоянной массы в муфельной печи при температуре 800° С. Поскольку при определении золы часть ее нередко теряется, тигель с навеской предварительно в течение нескольких часов прогревали на песчаной бане.

Определение активности щелочной фосфатазы чешуи. Чешую, взятую от живой рыбы, заливали дистиллированной водой с толуолом в качестве антисептика и экстрагировали фермент в течение двух суток при комнатной температуре. В полученном экстракте определяли активность фосфатазы по несколько видоизмененному методу Кея (Сенкевич, 1967): инкубацию экстракта фермента с субстратом проводили не при 25°, как рекомендовано в методике, а при 37° С. В качестве субстрата применяли β-глицерофосфат натрия. Количество неорганического фосфата определяли по методу Фиске и Суббароу.

За единицу активности фермента принимали 1 мг неорганического фосфата, выделенного из глицерофосфата натрия ферментом, содержащимся в 100 г чешуи, в течение 1 ч.

Определение содержания белка и белкового состава сыворотки крови. Кровь брали из аорты или хвостовой вены стерильными пастеровскими пипетками и переводили в пробирку Уленгута или Видаля. После отстаивания сыворотки кровь центрифугировали. Сыворотки отбирали в стерильные пробирки и хранили на холоде. Перед анализом сыворотки размораживали на водяной бане при 37° С. Анализировали совершенно прозрачную, лишенную следов гемолиза и мути, сыворотку.

Общее содержание сывороточного белка определяли по модифицированному биуретовому методу Корна (Куликова, 1964). Электрофорез на бумаге проводили по методу Гурвича в аппарате обычного типа, используя медиал-вероналовый буфер с $\text{pH} = 8,6$, ионной силой 0,1 при комнатной температуре в течение 17—18 ч. Режим работы камеры: напряжение 220 в, сила тока 8—14 ма. Электрофореграммы окрашивали по прописи Дженкс и др. (Куликова, 1964), использовали «быструю» хроматографическую бумагу ленинградской фабрики им. Володарского. Количественное определение белковых фракций осуществляли методом элюции участков бумажных полос, соответствующих отдельным фракциям, с последующим (ФЭК-м) определением концентрации белка в элюатах.

Электрофорез в агаровом геле проводили по методу Грабара и Буртена в модификации Кейванфара (Куликова, 1968). Для приготовления 2%-ного агарового геля использовали бакто-агар «Дифко». Электрофорез проводили на стеклянных пластинках размером 16×16 см в медиал-вероналовом буфере с $\text{pH} = 8,6$, ионной силой 0,1 в течение 6 ч при комнатной температуре. Напряжение на пластинках меняли от 50 в в течение первого часа до 150 в в течение третьего и последующих часов. По окончании электрофореза пластинку с агаровым гелем фиксировали сутки в 0,2 н. растворе ледяной уксусной кислоты и сушили при комнатной температуре. Белковые фракции окрашивали амидошварцем 10В. Отмытую от избытка красителя и высушенную пластинку обрабатывали на саморегистрирующем микрофотометре МФ-4. Взвешивая на торзионных весах участки бумаги, соответствующие определенным белковым или липопротеидным фракциям, подсчитывали процентное соотношение фракций.

При описании методических приемов, использованных в исследовании, мы опускаем детали, освещавшиеся нами и сотрудниками отдела физиологии водных животных ранее (Шульман, 1960; Куликова, 1964; Сенкевич, 1967; Морозова и Трусевич, 1971; Щепкин, 1968; Яковлева, 1969 и др.).

Параллельно со сбором и обработкой проб для физиолого-биохимических анализов проводился тщательный **биологический анализ** используемого в исследовании материала. Определяли: размерный состав рыб в

улове и в пробах, для чего строили вариационные ряды длины (брали не менее 100 рыб); среднюю массу рыбы каждой размерной группы; соотношение полов; стадии зрелости половых продуктов — по шкале Мейена (Мейен, 1939; Правдин, 1966); наполнение желудков и кишечника рыбы. В одних случаях собирали чешую и отолиты для определения возраста, в других — о возрасте приблизительно судили по длине рыбы. Помимо собранного непосредственно нами и сотрудниками нашей лаборатории материала для биологического анализа рыб, мы использовали в своей работе обширные материалы биологических анализов рыб, регулярно собираемые ихтиологами в рейсах экспедиционных судов и на наблюдательных пунктах и хранящиеся в фондах АзчерНИРО.

Полученные в нашем исследовании материалы подвергались статистической обработке (Плохинский, 1961; Рокицкий, 1961; Длин, 1957). Вычисляли среднее арифметическое (M), среднее квадратическое отклонение (σ), среднюю квадратическую ошибку (m), критерии достоверности разности (t_d) для малых ($n \leq 25$) и больших выборок, коэффициенты вариации (CV), корреляции (r), регрессии (R) и некоторые другие статистические характеристики. При обработке материалов пользовались методами сгруппированных данных, наименьших квадратов и т. д.

ГЛАВА 2

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПРОЦЕССОВ НАКОПЛЕНИЯ И РАСХОДОВАНИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ЗАПАСОВ В ТЕЛЕ РЫБ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП

ФОРМА АККУМУЛЯЦИИ ЭНЕРГИИ В ТЕЛЕ РЫБ

Одним из наиболее общих положений физиологической химии является представление об использовании энергии диссимиляции жиров, углеводов и белков для обеспечения метаболических процессов в организме. Пути этих энергетических превращений очень сложны и служат в настоящее время предметом интенсивных исследований. Однако несколько в стороне от этой основ-

ной линии исследований энергетического обмена находят вопросы, связанные с установлением качественной специфичности различных источников энергии в теле животных¹. Действительно, имеется ли связь между формой аккумуляции энергии в теле и характером работы, выполняемой животным, условиями его обитания, особенностями образа жизни, периодом годового цикла, этапами онтогенеза или положением в филогенетическом ряду? Зная высокую пластичность различных сторон обмена живых существ и его ярко выраженный приспособительный характер, трудно предположить, чтобы аккумуляция энергии в качественно различных структурах не подчинялась определенным закономерностям.

Однако выяснение этих закономерностей происходит крайне медленно. Более того, нет единой точки зрения на многие казалось бы не столь уж сложные вопросы. Часто исследователи придают первостепенное значение именно тем формам аккумуляции энергии, которыми они занимаются, умаляя или вовсе игнорируя значение других форм. Так, например, Виттенбергер и Витча (Wittenberger et Vitca, 1966) пишут, что гликоген — главное «метаболическое топливо» мышечной ткани огромного большинства животных. Результаты же авторов говорят о том, что более важным топливом для этих животных является жир. Гизе (Giese, 1966), напротив, во всех случаях первостепенное значение в качестве основного источника энергии придает жиру, в то время как у ряда животных таким источником, несомненно, является гликоген.

Важнейшие формы аккумуляции энергии в теле рыб могут быть рассмотрены только в тесной связи с аналогичными формами у других животных. Формы аккумуляции энергии у животных определяются несколькими путями: 1) по уровню запасных веществ в их теле и изменению этого уровня на протяжении годового цикла, при различных функциональных состояниях и условиях обитания (здесь наилучший результат дает сочетание биохимических и гистохимических методов); 2) по дыхательному коэффициенту (RQ) и экскреции продуктов

¹ Здесь рассматриваются лишь первичные источники энергии, мобилизация которых приводит к образованию макроэргических фосфатных связей в форме креатинфосфата и особенно АТФ.

Таблица 3

Систематическая группа	Основные источники энергии (для большинства представителей)	Дополнительный источник энергии
Простейшие Кишечнополостные Черви свободноживущие паразитические Моллюски Ракообразные Насекомые Иглокожие Оболочники Рыбы Земноводные Пресмыкающиеся Птицы Млекопитающие	Гликоген, белок То же " " Гликоген Гликоген, белок Жир " " Гликоген, белок То же Жир Гликоген " " Жир Гликоген	Жир " " Жир Гликоген, белок То же Жир " " Гликоген, белок Жир, белок Жир Гликоген Жир

обмена; 3) по скорости убыли метки (чаще всего C^{14}) из запасных веществ организма.

Анализ литературных данных позволяет нарисовать ориентировочную схему, показывающую формы аккумуляции энергии в теле животных различных систематических групп (табл. 3). При составлении схемы использованы данные очень большого числа исследований (из которых мы ссылаемся лишь на некоторые): по простейшим — Ю. И. Полянский (1963); кишечнополостным — Бранд (1951), свободноживущим червям Т. А. Гинецинская и А. А. Добровольский (1963), паразитическим червям — Бранд (1951), Т. А. Гинецинская и А. А. Добровольский (1963); моллюскам — Мартин (Martin, 1961), З. А. Виноградова (1949), С. А. Горомосова (1968); ракообразным — З. А. Виноградова (1949), Бранд (1951), Т. С. Петипа (1966), З. А. Муравская (1968); насекомым — Beenackers (1965), Kinsella (1966); по иглокожим — Giese (1966); по оболочникам — З. А. Виноградова (1949), З. А. Муравская (1968); по рыбам — В. С. Ивлев (1946), George (1962), Drummond and Black (1960), И. В. Кизеветтер (1942), Blazka (1958); по земноводным — Alexander (1965); по пресмыкающимся — Miller (1961); по птицам — Odum a. oth. (1965), В. Р. Дольник (1965); по млекопитающим —

McCance and Widdowson (1956), Штрауб (1963), Б. А. Кузнецов (1962)¹.

Эта схема, как будет показано в дальнейшем, при обсуждении результатов собственных исследований, не совершенна, так как не учитывает различий в использовании отдельных источников энергии в пределах каждой систематической группы, связанных с особенностями образа жизни животных. Все же в первом приближении она может быть пригодна для предварительного анализа.

Приведенные данные не позволяют установить четкую связь между формой аккумуляции энергии в теле животных и положением их в филогенетическом ряду, хотя известно, что в эволюции животных аэробные процессы освобождения энергии постепенно приобретают больший удельный вес по сравнению с анаэробными процессами (Вержбинская, 1956). Можно лишь сказать, что гликоген и белок являются более «древними» формами аккумуляции энергии, чем жир, хотя последний также играет некоторую роль в качестве дополнительного источника энергии у низших животных.

У низших и высших растений основными источниками энергии также является полисахарид (крахмал), а жир как источник энергии играет заметную роль лишь в семенах (Голдовский, 1960). У водорослей, как и у простейших животного происхождения, запасы углеводов, как правило, в несколько раз превышают жировые запасы (Кизеветтер, 1954; Ланская и Пшенина, 1961; Aaronson and Baker, 1961). Из схемы видно также, что у высших животных белок перестает играть заметную роль как источник энергии, что, вероятно, связано с переходом их к наземному образу жизни и возникновением в связи с этим дополнительных препятствий к экскреции продуктов белкового катаболизма.

Гораздо легче, чем с филогенией, удастся связать приведенную выше схему с **экологией**, с особенностями образа жизни различных групп животного царства. Животные с высоким уровнем обмена, особенно те, которые совершают большую мышечную работу, в качестве основного источника энергии используют жир. К таким животным относятся прежде всего насекомые, рыбы и

¹ Более полный список использованных при составлении таблицы работ приведен нами ранее (Шульман, 1969).

птицы. Рыбы обладают самым высоким уровнем обмена среди водных животных (не считая головоногих моллюсков и водных млекопитающих)¹, а насекомые и птицы — среди наземных. Именно представителям трех перечисленных классов свойственны грандиозные перемещения в пространстве — миграции. Содержание жира в теле мигрантов достигает у насекомых (саранча) 10—15% массы тела (Beenackers, 1965, Kinsella, 1966 и др.), у рыб — 30% (Кизеветтер, 1942; Клейменов, 1962; Love, 1957; Stansby, 1954), а у птиц — 50% (Дольник, 1965; Odum a. oth., 1965).

Но интенсивная мышечная работа — это не единственный и часто не важнейший фактор, определяющий аккумуляцию энергии в форме жира, а не в форме других веществ. Жир у животных вообще и у рыб, в частности, является основной формой аккумуляции запасной энергии в теле, используемой для обеспечения метаболических процессов в периоды годового цикла, когда поступление пищи в организм сокращено или полностью прекращено. Диапауза насекомых и зимняя спячка млекопитающих протекают при отсутствии мышечной активности и при низком уровне обмена. Однако именно жир обеспечивает в этот период организм необходимым количеством энергии (Калабухов, 1956; Ушатинская, 1957; Слоним, 1961; Кузнецов, 1962). Другие животные, не впадающие в спячку, но голодающие в период зимовки (многие рыбы, птицы, млекопитающие), также используют в это время жир в качестве энергетического источника.

Для рыб жир имеет первостепенное значение также в связи с обеспечением огромных по своим масштабам процессов пластического обмена, связанного с синтезом генеративной ткани. В отличие от других позвоночных, рыбы в силу особенностей водного образа жизни обладают очень высокой воспроизводительной способностью при отсутствии, как правило, заботы о потомстве. Они продуцируют десятки и сотни тысяч икринок. Масса половых продуктов у рыб составляет до 30% массы тела, а у порционнo икрoмечущих, согласно последним данным (Овен, 1961), значительно большую величину

¹ Водная среда обладает повышенной плотностью по сравнению с воздушной, что приводит к дополнительным затратам энергии при движении в ней.

(до 100—200% массы тела). Именно жир обеспечивает энергией синтез половых продуктов у рыб — процесс, происходящий в сжатые сроки, а потому требующий особенно больших энергетических затрат. Вот почему к началу созревания гонад содержание жира у многих рыб-немигрантов также достигает значительной величины (10—15% массы тела). К сходным процессам обеспечения пластического обмена можно отнести использование жира в качестве основного источника энергии при эмбриональном развитии различных животных, метаморфозе насекомых и т. д.

Таким образом, жир является основным источником энергии для тех метаболических процессов и тех животных, которые требуют создания значительных запасов энергии и осуществления максимальных энергетических затрат. Это физиологическое назначение жира объясняется тем, что он самый концентрированный (калорийный) и наиболее удобный для депонирования, устойчивый и экономичный источник энергии в организме. Жир биохимически более инертен, чем гликоген и белок, он используется более полно для продуцирования энергии, и является для многих животных (прежде всего, обитателей пустынь и морских млекопитающих) источником эндогенной «метаболической» воды. По образному выражению Маккенса и Уидоусона (McCance and Widowsop, 1956), жировые депо являются «большим энергетическим банком тела» («the great energy bank of the body»), который регулирует энергетический обмен, накапливая энергию при ее избытке в организме и отдавая при недостатке.

Необходимым условием для использования жира при энергетическом обмене является хорошая обеспеченность организма кислородом. Поэтому животные, обладающие большими жировыми запасами, как правило, обитают в среде с высоким насыщением кислорода.

У животных с низким уровнем энергетического обмена (для них характерны слабая подвижность или прикрепленный образ жизни, а также часто плохая обеспеченность кислородом или анаэробноз) основными источниками энергии являются гликоген и белок. К этим животным относятся простейшие, губки, кишечнополостные, свободноживущие и паразитические черви, моллюски (кроме головоногих), некоторые ракообразные, оболочники. У этих животных содержание гликогена в

теле достигает 4—5% *, а жира — не превышает 1—2%.

Участие гликогена в энергетическом обмене определяется его легкой мобилизацией и способностью отдавать энергию в анаэробных условиях. Следует, однако, отметить, что лишь 30—50% запасного гликогена идет на удовлетворение энергетических потребностей организма, а остальные — 50—70% «теряются», образуя растворимые комплексы с водой (Steiner and Cahil, 1963). Жир в энергетическом обмене используется гораздо более полно.

Доля участия белков в энергетическом обмене зависит от уровня их катаболизма. Использование белков в энергетическом обмене связано с экскрецией конечных продуктов. В этом смысле использование жира и гликогена в энергетическом обмене гораздо более выгодно. Интересно, что у паразитических червей и некоторых простейших в результате анаэробного распада гликогена и последующего «защитного синтеза» токсичных для организма продуктов гликолиза образуется жир (Бранд, 1951; Read, 1961; Гинецинская и Добровольский, 1963; Полякова, Сопрунов, 1963; Полянский, 1963). Однако он представляет собой экскрет и чаще всего не вовлекается в энергетический обмен этих животных.

Гликоген как основной источник энергии преобладает также у земноводных и пресмыкающихся. Для млекопитающих вопрос о формах аккумуляции энергии более сложен, чем представлено выше, и будет рассмотрен при дальнейшем изложении материалов.

На схеме указано, что наряду с жиром гликоген и белок используются в качестве дополнительных источников энергии у рыб. Это определило характер наших исследований энергетических запасов у рыб. Мы старались, прежде всего, изучить особенности накопления и расходования рыбами жировых запасов как основной формы аккумуляции энергии в их теле. Наряду с этим представляло интерес выяснить степень участия гликогена и белка в энергетическом обмене рыб и проследить влияние физиологических и экологических факторов на соотношение различных форм аккумуляции и использования энергетических запасов в этом классе животных.

* В силу своих физико-химических особенностей гликоген не может накапливаться в организме в столь же больших количествах, как жир.

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О ЖИРОВЫХ ЗАПАСАХ И ИХ ДИНАМИКЕ В ТЕЛЕ РЫБ

Жировые запасы рыб и их динамика интенсивно изучаются уже в течение длительного периода. Это объясняется, прежде всего, исключительной важностью жирового обмена для представителей этого класса позвоночных животных. Кроме того, содержание жира в теле рыб отличается большой изменчивостью, поэтому по изменениям содержания жира в теле рыбы возможно судить о ее состоянии, о влиянии на рыбу условий обитания и т. д.

Жиры являются обязательной составной частью живой протоплазмы. Однако основные количества жиров используются в животном организме как энергетический материал. По Н. И. Калабухову (1956), основа процесса адаптации животных к меняющимся на протяжении годового цикла условиям обитания заключается в поддержании энергетического баланса. Важнейшая роль в поддержании этого баланса как раз и принадлежит жиру. Четкая сезонная динамика жирности установлена у представителей различных классов животного царства как позвоночных, так и беспозвоночных. В период нагула животные накапливают в теле жировые резервы, которые затем трансформируются в энергию, необходимую для обеспечения нормальной жизнедеятельности организма в так называемые «узкие периоды» годового цикла, когда поступление пищи извне полностью прекращено или в значительной степени сокращено.

Первые работы по химическому составу рыб представляют в основном лишь исторический интерес¹. К настоящему времени опубликованы многие сотни статей, в которых имеются сведения о содержании жира в теле рыб. Однако в большинстве из них рыба рассматривается как сырье для рыбообрабатывающей промышленности. Эти статьи не затрагивают вопросов динамики химического состава и поэтому не представляют для биологов особой ценности. Но даже в тех работах, в которых технологи и химики дают динамическую характеристику состава и, в частности, характеристику изменений жирности рыб, основной упор делается на выбор

¹ Перечисление этих работ дано в одном из наших обзоров (Шульман, 1960б).

условий для рационального использования сырья и совершенно игнорируются данные по биологии рыбы.

Существует относительно малочисленная группа работ, выполненная в основном до 50-х годов, авторы которых, независимо от того биологи они или нет, рассматривают динамику химического состава рыб, и прежде всего — динамику наиболее вариабильного компонента химического состава — жира, в связи с их биологией и получают благодаря этому ценные материалы, позволяющие сделать некоторые важные обобщения. Наибольшее число этих работ сделано на лососевых: атлантическом лососе (Miescher-Reus, 1880; Paton, 1898), чавыче (Green, 1914), кете (Пентегов, Ментов и Курнаев, 1928), красной (Кизеветтер, 1948), свирском лососе (Тилик, 1932) и на различных расах сельдей открытых морей (Lichtenfelt, 1904; Johnston, 1918; Leshow, 1925; Channon and El Saby, 1932; Lovern and Wood, 1937; Юданова, 1940; Hart, Tester, Beall and Tully, 1940; Leim, 1943), а также на балтийской салаке (Левиева, 1952; Mikicinska, 1955), кильке (Канд, Горбачев, 1950; Mikicinska, 1955), сардине (Hickling, 1938), белорыбице (Подлесный, 1947), мерланге (Bull, 1928), балтийской треске (Bogucki and Trzesinski, 1950; Kordyl, 1951; Пожогина, 1950). Наиболее полным из этих работ является сравнительно старое исследование Б. П. Пентегова, Ю. Н. Ментова и Е. Ф. Курнаева (1928).

Перечисленными выше авторами, а также многими другими исследователями, ссылки на работы которых будут даны далее, установлено, что содержание жира в теле рыб подвержено значительным колебаниям в зависимости от сезона, возраста, физиологического состояния (в частности, степени зрелости половых продуктов), состояния кормовой базы и других факторов внешней среды. Установлено также, что с возрастом содержание жира в теле рыб увеличивается, во время нереста находится на низком уровне, в конце нагула достигает максимальной величины, а во время зимовки и миграций жирность рыб уменьшается. Таковы основные выводы из сравнительно старых работ по динамике химического состава рыб, касающиеся изменений их жирности.

При всей своей важности эти выводы обычно делались (за редким исключением, которым являются исследования Б. П. Пентегова, Ю. Н. Ментова и Е. Ф. Курнаева, И. В. Кизеветтера и некоторые др.) в слишком

общей форме, без детального анализа связи изменений жирности с биологическим состоянием рыбы и конкретными условиями среды. Серьезным недостатком большинства старых, а также многих новых (выполненных в 50—60-е годы) исследований, является отрывочность материала, недостаточная величина используемых выборок, отсутствие исчерпывающего биологического анализа и статистической обработки.

Биологов интересует не констатация фактов, подобных приведенным выше, в общей форме, а детальный количественный анализ динамики жирности в связи с изменениями в состоянии организма, популяции и среды. Только такой анализ может дать достоверный ответ на вопрос, как влияют конкретные условия существования и биология рыбы на ее жировой обмен.

Именно в этом направлении с середины 50-х годов на разных морских и пресноводных бассейнах начались интенсивные исследования. Среди них необходимо назвать работы Люмана (Lühmann, 1953, 1956) по разным видам рыб Северного и Балтийского морей и пресноводных водоемов, Моравы (Morawa, 1955, 1964) и Эльвертовского и Масещика (Elwertowski, Macijczyk, 1958) — по балтийскому шпроту, М. Н. Кривобока и О. И. Тарковской (1960, 1967) — по балтийской салаке и каспийским осетровым, Г. В. Никольского (1965) и его сотрудников (Анохина, Белянина, Макарова, Решетников, Чепракова, Чугунова, Шатуновский, Шубников и др.)¹ — по разным видам пресноводных и морских рыб, Уолшлэга (Wohlschlag, 1957) — по сигам, Свифта (Swift, 1955) и Эшмейера (Eschmeyer and Phillips, 1965) — по форелям, Идлера и Клеменса (Idler and Clemens, 1959) — по нерке, Янгарда и др. (Jangaard a oth., 1967) — по треске, Турова (Thurow, 1957) — по речному угрю, И. Доброволова (1967) — по черноморской ставриде.

В этом же направлении с 1953 г. проводим свои исследования и мы. При детальном анализе, основанном на большом исходном материале, выясняется, что закономерности изменения жирности рыб значительно более сложны, чем это представлялось ранее. Многие виды рыб (или даже расы одного вида) имеют совершенно различную динамику жирности, что связано с различ-

¹ Ссылки на работы перечисленных авторов даются ниже.

ным характером их адаптаций. Поэтому прав был Дилл (Dill, 1926), который много лет назад предупреждал, что в отношении динамики химического состава рыб обобщения следует делать с очень большой осторожностью.

Исключительно большая роль жиров в энергетическом обмене рыб была показана уже давно (Khauthe, 1901; Polimanti, 1913; Greene, 1914; Ивлев, 1946). Характер сезонной динамики жирности у рыб во время созревания половых продуктов, нереста, миграций и зимовки также является неоспоримым, хотя и косвенным доказательством важнейшего значения жиров как источника энергии в организме. В настоящее время участие жиров в энергетическом обмене прослежено с помощью изотопной методики Кауама, 1964; Вельтищева, 1961 и др.).

Жиры играют главную роль в эндогенном питании рыбы во время зимовального и нерестово-миграционного голодания, а также голодания в экспериментальных условиях (Pearse, 1925; Oshima, 1928; Кривобок и Тарковская, 1957).

На рыбах так же, как и на других животных, показана сберегающая роль жиров в отношении белков (Лысая, 1951; Кривобок, 1953).

Жировые депо у рыб, концентрирующие запасы энергии, по данным Г. Ф. Бромлея (1934), И. В. Кизеветтера (1942), Ф. Моравы (Mogawa, 1955), И. Я. Клейменова (1962) и других авторов, расположены: в подкожной соединительной ткани (тунцы, угри, карпы, некоторые сельди), в скелетных мышцах и между мышечными волокнами (макрелевые, ставриды, анчоусы, некоторые сельдевые, лососевые, осетровые), в брюшной полости — в мезентерии и на брыжейке (карповые; некоторые сельдевые — килька, например; окуневые — судак, окунь; сиви; щуки), в печени (тресковые, акулы, скаты), в межкостной ткани (лососевые), в костях и у основания плавников (камбаловые). Как правило, один и тот же вид рыбы имеет несколько жировых депо, порядок использования которых определяется функциональным состоянием и характером процессов, обеспечиваемых энергетическими резервами.

Как и у большинства животных, запасы энергии в теле рыб аккумулируются в форме нейтральных жиров — триглицеридов (Katada a. oth., 1960; Ackman,

1964; Brockerhoff and Hoyle, 1963; Hilditch, Williams, 1964; Lovern, 1964; Шатуновский, 1967), которые составляют до 75% всей массы резервного жира¹ рыб (Linko, 1964). Кроме триглицеридов в состав жировых депо входят фосфолипиды, стеролы, стероловые эфиры, воска, свободные жирные кислоты и некоторые другие соединения.

Нейтральные, или простые, липиды относительно быстро обмениваются при мобилизации и ресинтезе (Awaraga and Simpson, 1967; Steiner and Cahill, 1963; Kinsella, 1966) и поэтому являются наиболее удобной формой аккумуляции жировых резервов. Тем не менее у некоторых видов рыб (преимущественно тресковых) нейтральные жиры составляют лишь незначительную часть жировых депо (менее 20%), основная же масса жира представлена фосфолипидами (Lovern, 1964; Jangaard a. oth., 1967, Шатуновский, 1967). По мнению Гизе (Giese, 1966) и Л. Г. Лешкевича (1964), фосфолипиды также могут выполнять роль резервных жиров.

Однако даже у тресковых, основные жировые запасы которых сосредоточены в печени, в мышцах жир представлен, главным образом, триглицеридами, а не фосфолипидами (Dambergs, 1964).

Именно триглицериды играют главную роль в качестве источников энергии при движении рыб. Этот вопрос неясен лишь в отношении некоторых видов (кефали, целоканты, *Ravettus*, *Hoplostetetus*, *Lotella*, *Loemonepa*), у которых основными энергетическими источниками являются эфиры восков (Lovern, 1964; Nevenzel a. oth., 1966). Интересно, что последние являются источниками энергии и у китов (Brockerthoff and Hoyle, 1963; Lovern, 1964; Кизеветтер, 1954).

Физиология и биохимия жировой ткани рыб изучена пока недостаточно. Поэтому многие представления о ее метаболизме основаны на материалах, полученных на высших животных. Впрочем, в настоящее время показано, что метаболизм жировой ткани рыб осуществляется принципиально теми же путями, что и у высших животных (Lovern, 1964; Farkas and Herodek, 1964; Gumbmann and Tappel, 1962; Вержбинская и Савина,

¹ Наряду со словом жир в литературе часто употребляется слово липиды. По предложению Акмана и др. (Ackman, 1964) первое должно применяться при более общих анализах, чем второе.

1965). В связи с этим обращает на себя внимание высокая лабильность жировой ткани. Прежние представления о том, что жировые запасы лежат в организме «мертвым грузом» оказались совершенно неверными. С помощью меченных дейтерия и углерода показано, что время оборачиваемости жира в жировых депо животных составляет от 5 до 9 дней (Лешкевич, 1964).

Жировые депо входят в систему регуляции обмена организма благодаря наличию «динамического равновесия» между уровнем жирных кислот и глюкозы в крови, с одной стороны, и величиной жировых запасов, с другой (Masoro, 1966; Cook, 1961; Лейтес, 1954). Эта регуляция оказывает огромное влияние не только на метаболизм, но и на осуществление сложных актов поведения животных, в том числе и рыб.

Помимо энергетической и регуляторной функций жировые резервы играют важную роль в пластическом обмене, так как в процессе катаболизма могут служить исходным материалом для синтеза многих важных для организма веществ, в том числе и гликогена (Black a. oth., 1961; Cook, 1961; Лейбсон, 1962, Штрауб, 1963). Запасные жиры являются растворителями и аккумуляторами многих важных витаминов (Deuel, 1955; Кузнецов, 1962; Калабухов, 1964) и играют в организме защитную, барьерную роль (Бергельсон, 1965).

Жировые резервы у животных имеют первостепенное значение как теплоизолирующий, гидростатический и гидродинамический факторы. Первое особенно хорошо показано для водных млекопитающих (Ackman, 1964; Белькович, 1965), второе — для свободноживущих стадий паразитических червей и ракообразных (Гинецинская и Добровольский, 1963; Петипа, 1966). Гидростатическую роль жир, по-видимому, играет и у диатомовых. По данным Л. А. Ланской и Т. И. Пшениной (1961), у диатомовых содержание жира гораздо выше, чем у других водорослей. У водных млекопитающих жир увеличивает гидрофобность кожи и создает демпферную подушку, препятствующую ламинизации потока (Томилин, 1962).

Для рыб функция жира как изолятора от низкой температуры воды показана Н. Ф. Королевым (1954) и Н. С. Стрѳгановым (1962), а гидростатическая функция — Полиманти (Polimanti, 1913), Тэйлором (Taylor 1924), Пирсом (Pearse, 1925), Ю. Г. Алеевым (1963).

В связи с этим интересно предположение Невензела и др. (Nevenzel a. oth., 1966) о возможной роли эфиров восков в поддержании нейтральной плавучести рыб. Все рыбы, в состав жиров которых входят эфиры восков, батипелагические. Эти воска имеют более низкую плотность, чем триглицериды сравнимой степени ненасыщенности.

Резервные жиры у рыб (как и других животных) выполняют «механическую» функцию, поддерживая эластичность наружных покровов и создавая «мягкую прокладку» для различных внутренних органов (Строганов, 1962).

На примере многообразия функций, выполняемых жировой тканью животных, и в том числе рыб, хорошо проявляется так называемый принцип структурно-функциональной экономии, выдвинутый Проссером (1964). Этот принцип заключается в том, что организм использует одни и те же структуры для решения самых разнообразных задач. По-другому выразил этот же принцип Флоркен (1947), отметив, что в живых существах «машина» и «горючее» неразрывно связаны между собой, составляя единое целое¹.

Значение резервного жира для рыбы настолько велико, что при неблагоприятных условиях, когда осуществление синтетических процессов в обычных масштабах невозможно, накопление необходимых жировых запасов происходит у рыб (карпы, сазаны) в ущерб нормальному росту (Васнецов, 1947; Бризинова, 1958), который, как известно, определяется, прежде всего, белковым синтезом.

Поскольку в данном разделе речь идет о значении для рыб резервных жиров, мы не останавливаемся на огромной структурной роли липидов. Хорошо известно, что липиды наряду с белками являются структурной основой клеточных органелл и мембран, нервных волокон и т. д. и определяют направленность и упорядоченность ферментативных реакций в клетках (Штрауб, 1963; Бергельсон, 1965).

Следует отметить, что содержание в организме липидов, выполняющих структурную роль при нормаль-

¹ Эти принципы разработаны в отношении метаболических структур. Еще раньше сходный принцип мультифункциональности применительно к морфологическим структурам предложил А. Н. Серверцов (1934).

ных условиях, строго стабильно (Shorland, 1962, Masogo, 1966, Крепс и др., 1963). Лабильность общего содержания липидов в организме определяется, прежде всего, резервными жирами, выполняющими запасную, энергетическую роль. Следовательно, динамика общего содержания жира в теле животных определяет характер накопления и мобилизации энергетических резервов организма.

Даже при беглом знакомстве с литературой бросается в глаза чрезвычайно разнообразный характер динамики жирности у разных видов рыб. Нередко расовые различия оказываются больше видовых. Как мы уже указывали, все это является следствием различных условий обитания разных видов и рас и разнообразного характера адаптаций к этим условиям. Время и характер нереста, длина миграционного пути, длительность зимовки, обеспеченность пищей в период созревания гонад и нагула, температура воды, ее соленость, газовый режим и т. д.— все это откладывает отпечаток на жировой обмен рыб. Время накопления рыбой максимального количества жира может широко варьировать в зависимости от вида или расы, поэтому говорят о предмиграционном, зимнем, преднерестовом минимумах жирности, точно так же, как о преднерестовом, нерестовом, посленерестовом, весеннем максимумах. Так, у весеннерожденной балтийской сельди жировой минимум наступает в период нереста, тогда как у осеннерожденной — спустя несколько месяцев после окончания нереста, в конце зимовки (Lühmann, 1953).

Различный характер динамики жирности наблюдается у осенне- и зимненерестующих атлантических сельдей (Wood, 1958). Нерестящиеся в разные сезоны года три расы песчанок Северного моря имеют и максимальную жирность в разные сезоны (Kühl, Lühmann, 1965). Диапазон изменений жирности также зависит от вида или расы. У той же самой весеннерожденной балтийской сельди жирность колеблется от весны к осени от 3 до 8—9%, а у осеннерожденной — от 3—5 до 15—20%. У атлантических же сельдей жирность колеблется от 2 до 30% (Johnstone, 1918; Marshall a. oth., 1939). Колебания жирности у ранненерестующей сардины — от 3 до 10%, у поздненерестующей — от 3 до 18% (White, 1933).

Имеются рыбы, у которых на протяжении всего года очень мало жира в мышцах (акулы, скаты, треска, пик-

ша, мерланг и др.) и рыбы, большую часть года имеющие высокую жирность (речной угорь, пузанок и некоторые другие сельди и т. д.). Сезонные изменения содержания жира у гольцов, речного угря, морского окуня и форели выражены слабо (Савваитова, 1963; Thugow, 1957; Swift, 1955; Watanabe, 1963). Направленность жирового обмена у разных видов (а иногда и рас) в одни и те же периоды годового цикла также не всегда одинаковы.

Представители одного и того же рода могут иметь совершенно разные жировые депо. Так, у семги *Salmo salar* жир концентрируется главным образом в мускулатуре, а у форели — *Salmo trutta* — в брюшной полости (Факторович, 1967).

Половые различия в динамике жирности у ряда видов рыб совсем не выражены, либо настолько малы, что ими можно пренебречь.

У некоторых видов (а иногда другими авторами на тех же видах) отмечено, что у самок по сравнению с самцами происходит несколько более интенсивное расходование жира в период созревания гонад и несколько более интенсивное накопление в период нагула¹.

Эти различия в содержании жира между самцами и самками объясняются тем, что для обеспечения овогенеза требуется большее количество энергии, чем для сперматогенеза.

Поскольку в период созревания гонад жировые запасы расходуются в процессе гаметогенеза, жирность многих видов рыб в преднерестовый период понижается.

Степень снижения жирности зависит от интенсивности развития гонад, а также от того, в каких условиях происходит преднерестовый период. У рыб, совершающих миграции к местам размножения одновременно с подготовкой к нересту, уменьшение жирности особенно значительно.

В этом смысле особое положение занимают лососевые. В преднерестовый период жирность их падает чрезвычайно резко. Еще Грин (Greene, 1914) отметил, что преднерестовое голодание лососевых в отличие от голодания высших животных происходит на фоне максимального повышения активности, связанной с интенсив-

¹ Обзор литературы по половым различиям жирности рыб дан нами ранее (Шульман, 1960, 1969).

ными миграциями на громадные расстояния вверх по рекам¹. Снижение жирности у них начинается еще в морской период жизни при миграции к устьям рек (Кизеветтер, 1948; Корженко, 1964). Этот большой расход энергии, несомненно, является одной из причин массовой гибели лососевых после выметывания половых продуктов.

Однако далеко не у всех рыб жирность в период развития гонад уменьшается. Так у шотландских, а также вообще у осеннерестующих сельдей (Johnston, 1918; Bruce, 1924; Channon, El Saby, 1932; Wood, 1958; Blaxter, Holliday, 1963), у сардины (Dill, 1926), в печени трески (Bogucki, Trzesinski, 1950) и мерланга (Bull, 1928) происходит отчетливое увеличение содержания жира во время развития гонад, т. е. как раз тогда, когда мобилизация жировых резервов (для обеспечения гаметогенеза) должна быть особенно велика. Это повышение жирности чаще всего наблюдается при переходе с третьей на четвертую стадию зрелости.

Повышение жирности в период созревания гонад имеет место прежде всего у рыб, подготовка к нересту у которых сопровождается интенсивным откормом, благодаря чему синтез жира в организме превышает его мобилизацию. Уровень жирового обмена (сумма прихода и расхода) в это время должен быть очень высоким. Вероятно другие процессы, требующие большого расхода энергии (миграция, рост), у них в этот период выражены в меньшей степени, чем у рыб, совершающих длительные миграции. Действительно, каспийские или азовско-черноморские сельди, преодолевающие во время нерестовых миграций большие расстояния против течения, должны затрачивать значительно больше энергии, чем, скажем, атлантические сельди.

Необходимо отметить, что повышение жирности у атлантических сельдей во время развития гонад может иметь место и при отсутствии интенсивного откорма (Johnston, 1918). По мнению Джонстона, причина этого заключается в том, что в процессе трансформации белков, связанной с синтезом генеративной ткани, образу-

¹ Строго говоря, в этом случае происходит не голодание, а эндогенное питание рыб. Голоданием называют ненормальное состояние, при котором организм испытывает недостаток в пище. Нерестовое «голодание» лососевых, а также зимовальное «голодание» многих видов рыб — процесс нормальный для организма.

ется большое количество органических кислот, которые вовлекаются в синтез жира и повышают его количество в жировых депо.

Во время нереста жирность рыб уменьшается. Это уменьшение начинается у сельди, осетровых и мерланга еще в конце преднерестового периода, при переходе гонад из четвертой в пятую стадию. Причиной уменьшения содержания жира во время размножения является, по-видимому, повышение мышечной активности рыбы в период гона, а также расход энергии в процессе выметывания половых продуктов. Так, по данным Е. А. Яблонской (1951), интенсивность потребления кислорода верховкой во время нереста значительно повышается; кроме того, у многих единовременно нерестующих рыб — сельди, камбалы, трески в это время прекращается питание или интенсивность его сильно снижается; таким образом, поступление энергии с пищей временно замедляется или прекращается. Однако торможение питания у рыб во время нереста весьма кратковременно (Яблонская, 1951). У порционно нерестующих рыб, сардины например, (Hickling, 1938) вообще резкого уменьшения интенсивности питания во время нереста не наблюдается, но жирность этих рыб все же падает.

С окончанием нереста у многих видов рыб происходит резкая перестройка обмена в сторону накопления жира. Однако различные виды (или расы одного вида) ведут себя по-разному. Интенсивность нагула и уровень жировых запасов, которого достигает рыба к концу нагула, определяется масштабами энергетических затрат в «узкие» периоды годового цикла. Еще О. Полиманти (1913) отметил, что виды, совершающие миграции, накапливают больше жира, чем виды бентические и оседлые.

К. А. Киселевич (1924) и И. П. Леванидов (1932) убедительно показали на каспийских сельдях, что чем длиннее путь, совершаемый рыбой во время миграции, тем выше жировые запасы у нее в начале миграции. Подобные же выводы делают Кларк и Клаф (Clark and Clough., 1926) в отношении чавычи, Б. П. Пентегов и др. (1928) — в отношении кеты, Г. В. Никольский (1963) — в отношении амурской, каспийской и невской миноги. Рыбы, у которых период зимовки протекает в суровых условиях, накапливают жира больше, чем рыбы, обитающие в теплых морях. Вообще рыбы, которые

круглый год обеспечены пищей, накапливают жир в значительно меньшей степени, чем рыбы, длительное время не питающиеся.

У некоторых видов и рас [ряпушка, атлантическая (шотландская) сельдь, балтийская сельдь, у которых нерест происходит осенью, когда корма в водоеме становится мало и температура воды понижается] посленерестовый нагул отсутствует (Потапова и Титова, 1967; Johnston, 1918; Wood, 1958; Lühmann, 1953). Жирность у этих рыб продолжает уменьшаться. Таким образом, у этих рыб максимальная жирность наблюдается перед нерестом.

Во время миграций у лососевых, по выражению Грина (1914), происходит «драматическое» снижение жировых запасов (в 5 раз и более). Сильно снижается жирность во время нерестовых миграций также у каспийских и азовско-черноморских сельдей. Ажара (1956) пишет, что различия в жирности отдельных скоплений скумбрии, проходящих через Босфор из Черного моря, определяются различиями в длине пути, который приходится преодолевать этим скоплениям от мест нагула.

В период зимовки жир у рыб используется прежде всего на поддержание энергетического обмена. Демоль и Гашотт (Demoll und Gaschoff, 1932) считают, что интенсивность расходования рыбой жира во время зимовки тем ниже, чем меньше активность рыбы. Расходование жира на зимовке зависит также от эффективности использования энергии жиров, неодинаковой у разных видов (Кирпичников, 1958). В период зимовки у многих видов не прекращаются формообразовательные процессы: происходит дифференцировка генеративной ткани; у молодой балтийской сельди, например (Lühmann, 1953), продолжается рост. Таким образом жир зимой расходуется не только на поддержание существования организма, но и на обеспечение конструктивного обмена.

Рыбы, не имеющие в мышцах сколько-нибудь значительных количеств жира (тресковые, судак, бычки и др.), относятся к категории «тощих» рыб. Однако физиологическая роль жира велика и у этих рыб. Жир сосредоточен у них либо в печени, либо в брюшной полости. У этих рыб сезонные колебания содержания жира в жировых депо весьма четко выражены в отличие от

колебания жирности мышц, которая не превышает 1%. Содержание жира в печени «тощих» рыб изменяется на протяжении года между 10—30 и 40—70%. У некоторых акул, которых лишь условно можно отнести к этой же категории рыб, жирность печени бывает выше 80% (Переплетчик и др., 1967).

Промежуточное положение между «тощими» и «жирными» рыбами занимает ручьевая форель (Swift, 1955), у которой жирность мышц составляет 2—3%. У нее сезонные колебания жирности в мышцах отсутствуют; основным жировым депо является кишечная стенка (Факторович, 1967).

Таким образом, становление жирового обмена у рыб шло двумя путями. В процессе эволюции одни виды пошли по линии аккумуляции больших количеств жира в теле (главным образом, в мышцах, а также в брюшной полости), другие — по линии депонирования жира в печени (или брюшной полости) при почти полном отсутствии жира в мышцах (общая жирность «тощих» рыб не превышает 2—5% массы тела).

Следует, однако, отметить, что и у «жирных» рыб для обеспечения созревания гонад расходуется в первую очередь жир печени (Bruce, 1924; Виноградова, 1957; Кривобок и Тарковская, 1960; Шатуновский, 1967) и мезентериальный жир (Lovern and Wood, 1937; Белянина, 1966; Чугунова и др., 1961; Миндёр и Юданова, 1962).

В печени рыб лабильность жиров самая высокая, что говорит о наибольшей метаболической активности жира именно в этом органе. Затем следует мезентериальный жир, жир соединительной ткани и мышц (последний расходуется быстрее, чем остальные виды жировых запасов при активной мышечной работе). Интересно, что наименее подвержено изменчивости содержание жира в мозгу рыбы (Bottesch, 1958; Love, 1957), что указывает на исключительно большое значение этого жира для нервной системы и всего организма рыбы. Последними работами лаборатории Е. М. Крепса (Акулин, 1966, Чеботарева, 1968) показано, что в мозгу дальневосточных лососевых фракционный состав липидов строго стабилен (даже во время нерестовой миграции). В то же время этот состав в печени и мышцах лососевых резко меняется при миграции.

Накопление жира происходит в первую очередь и с

наибольшей интенсивностью в тех органах и тканях, которые наиболее быстро расходуют его (Lехow, 1925; Опо а. oth., 1960; Сигиневич, 1967).

У рыб в большинстве случаев выражены также возрастные различия жирности. Известно, что с возрастом у животных происходит затухание интенсивности энергетического и белкового обмена и сдвиг в сторону накопления жира (Нагорный и др., 1963), что и определяет возрастные особенности химического состава животных, в том числе и рыб. Вследствие большей интенсивности энергетического, а также белкового обмена рыбы младших возрастных групп не могут достичь такой высокой жирности, как старшие возрастные группы. В подавляющем большинстве работ по динамике химического состава рыб отмечается увеличение жирности с возрастом (или размерами) рыбы.

Многие авторы отмечали, что даже внутри одного косяка различия в жирности рыб одинакового биологического состояния и размера могут быть чрезвычайно большими (Lühmann, 1956; Анохина, 1959; Белянина, 1966; Herzberg, 1967; Лисовская, 1968; Миндер и Юданова, 1962; Чепракова, 1962; Шатуновский, 1967). Это так называемые индивидуальные колебания жирности. Они, по мнению многих авторов, могут достигать 100% и более. Это необходимо учитывать при проведении исследований по химическому составу рыб. Только большое число рыб в пробе может нивелировать индивидуальные колебания. Поэтому к результатам, полученным на материале, в котором пробы состояли из малого числа рыб, следует относиться с большой осторожностью. Индивидуальные различия в жирности рыб свидетельствуют о разнокачественности особей в популяции. Ритм жизнедеятельности, интенсивность и эффективность питания, отыскания пищи и т. п. не могут быть одинаковыми у всех рыб в стае. Это и определяет различия в интенсивности жира накопления. Кроме того, не исключена возможность формирования косяка из рыб различного физиологического состояния. Жирность рыб значительно различается в зависимости от района обитания (Lühmann, 1953; Morawa, 1955; Анохина, 1959; Потапова и Титова, 1967; Jangaard, a. oth., 1967; Маслова, 1963; Gero, 1961). Наблюдаются также большие межгодовые колебания жирности (Asaga, 1956; Kordyll, 1951; Lühmann, 1956; Анухина, 1964 и др.). Популяци-

онные и межгодовые колебания жирности рыб связаны со значительными колебаниями в условиях их обитания.

Таковы вкратце данные об особенностях содержания жира в теле рыб и его динамике. Они свидетельствуют о том, что получен обширный материал, позволяющий составить известное представление об особенностях накопления и расходования жира в теле рыб. Вместе с тем в проведенных исследованиях чаще всего нет строгих количественных оценок. Мало также попыток привести многообразные результаты в четкую систему и показать в чем специфика динамики жирности различных экологических групп рыб. До сих пор еще не проанализированы основные аспекты связи динамики жирности рыб с особенностями их состояния и условиями обитания.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ДИНАМИКИ СОДЕРЖАНИЯ ЖИРА В ТЕЛЕ РЫБ

Азовская хамса

Азовская хамса — теплолюбивая пелагическая стайная рыба с коротким жизненным циклом (3 года). Холодную половину года (с ноября по апрель) проводит в Черном море, а теплую (с мая по октябрь) — в Азовском, где она нерестится и нагуливается. Половозрелость наступает на втором году жизни. В Азовском море занимает второе место по численности среди пелагических рыб (после тюльки).

Динамику содержания жира в теле азовской хамсы во время ее обитания в Азовском море мы изучали в 1954—1957, 1960 и 1962 гг. (Шульман, 1960а, 1967б и др.). До наших исследований имелись лишь отрывочные данные о содержании жира в теле азовской хамсы во время весенней и зимовальной миграции через Керченский пролив (Друккер, по Книповичу, 1926; Вещезеров, 1937; Миндер, 1955). В 1953—1954 гг. изменение жирности азовской хамсы во время зимовки в Черном море изучала Н. Ф. Тараненко (1955). С 1959 г. Н. Ф. Тараненко исследовала динамику жирности азовской хамсы во время летне-осеннего нагула в Азовском море (Тараненко, 1966). Данные всех перечисленных авторов используются нами при обсуждении результатов исследования.

Всего по азовской хамсе нами собрано и обработано 525 проб, включавших 14829 экземпляров рыб.

Индивидуальные колебания жирности азовской хамсы мы исследовали в октябре 1960 и 1962 гг., в период ее зимовальной миграции через Керченский пролив в Черное море, т. е. как раз в то время, когда уровень жировых запасов в теле хамсы максимален. Весь материал как в 1960, так и в 1962 г. взят из одного улова ставного невода в Керченском проливе в районе с. Жуковка. Каждая проба состояла из одной рыбы. Индивидуальные колебания содержания жира в теле азовской хамсы (в % к массе тела) представлены в табл. 4.

Таблица 4

Год исследования	Длина рыб, мм	Число проб	Содержание жира, %			
			$M \pm m$	σ	lim	CV
1960	94—96	100	25,01±0,23	2,34	19,37—30,22	9,36
1962	60—70	20	18,67±0,67	2,98	12,58—22,84	15,87
	70—80	20	18,58±0,66	2,95	12,93—26,22	15,87
	80—90	20	19,27±0,79	3,55	11,85—25,48	18,42
	90—100	20	21,51±0,65	2,91	16,92—27,89	13,52
	100—110	20	19,43±0,62	2,75	14,84—25,53	14,15
	110—120	20	21,43±1,04	4,64	15,13—29,66	21,65

В 1960 г. рыба была практически одного размера (из улова выбирали рыб длиной 95 мм; в таблице указан интервал 94—96 мм ввиду возможной ошибки при измерении длины рыбы). В 1962 г. анализировали рыб по 10-миллиметровым размерным группам с охватом всех размерных групп, представленных в улове.

Коэффициент вариации (CV) содержания жира у одноразмерных групп хамсы изменялся от 9 до 22%. У рыб практически одинаковой длины (94—96 мм) коэффициент вариации значительно ниже, чем у рыб, размеры которых колеблются в 10-миллиметровом диапазоне. Это, несомненно, указывает на зависимость содержания жира в теле хамсы от ее размеров, что подтверждается осредненными данными (рис. 1).

Длина сеголетков азовской хамсы осенью составляет 60—70 мм, основная масса двухлетков (1+) — 70—80 мм, трехлетков (2+) — 80—90 мм и четырехлетков (3+) — свыше 90 мм (Световидов, 1964). Таким обра-

зом, зависимость жирности хамсы от размеров отражает также зависимость от возраста рыбы. Возрастную изменчивость жирности хамсы еще раньше отметил Л. П. Миндер (1934).

Из данных табл. 4 видно, что индивидуальная изменчивость жирности хамсы достоверно не меняется с возрастом (точнее, с изменением размеров рыбы).

Используя многочисленные определения индивидуальной изменчивости жирности хамсы размерами 94—96 мм ($n=100$), мы построили кривые распределения этого показателя (рис. 2). На графике видно, что индивидуальная изменчивость жирности азовской хамсы подчиняется закону нормального распределения. Расчеты показывают, что критерий Колмогорова (λ) равен 0,4, что обеспечивает совпадение эмпирической и теоретической кривых с вероятностью ($P > 0,999$).

Для исследования популяционной изменчивости жирности азовской хамсы мы воспользовались данными, по-

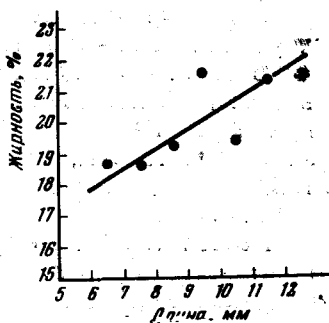


Рис. 1. Зависимость между жирностью и размерами азовской хамсы осенью 1962 г.

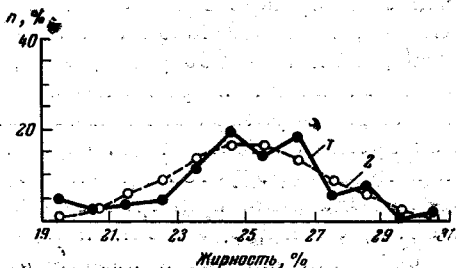


Рис. 2. Кривые распределения индивидуальной жирности азовской хамсы. 1 — эмпирическая кривая, 2 — теоретическая.

лученными во время учетной съемки с 22 по 30 августа 1957 г. на всей акватории Азовского моря. В это время у хамсы наблюдается разгар предмиграционного нагула.

Для устранения влияния возраста на жирность рыбы мы исследовали рыб длиной 80—85 мм.

Популяционная изменчивость жирности азовской хамсы в период предмиграционного нагула, измеряемая коэффициентом вариации, велика и составляет 28,4%.

Сезонные изменения жирности азовской хамсы мы изучали в 1954—1956 гг.

В табл. 5 представлены данные о содержании жира в теле азовской хамсы во время преднерестовой миграции через Керченский пролив. Помимо наших данных за 1954 и 1955 г., в таблице используются данные за 1960 г., собранные Н. Ф. Тараненко и обработанные нами.

Весной 1954 г. содержание жира в теле хамсы на протяжении всего времени миграции через пролив было сходным. Весной 1955 г. в противоположность 1954 г. жирность хамсы сильно колебалась по мере прохождения рыбой пролива. Возрастные различия жирности весной 1954 г. совсем не были выражены, а весной 1955 г. жирность двухгодовиков (70—80 мм) в первые дни хода выше, чем у трехгодовиков (85—95 мм). Это не согласуется с представлением об обязательном повышении жирности рыбы с возрастом.

На лососевых (чавыча, горбуша, красная) установлено, что отличия в жирности рыб из различных косяков, проходящих во время нерестовой миграции данный пункт, определяются прежде всего степенью половозрелости рыб (Greene, 1914; Davidson and Shostrom, 1936; Кизеветтер, 1942; Tani and Sodeyama, 1939; Корженко, 1964). При этом величина жирности связана со степенью зрелости гонад обратной зависимостью.

В 1954 г. во время массового хода через пролив степень зрелости половых продуктов у хамсы в начале, середине и в конце хода была примерно одинаковой (стадия II—III). Этим, очевидно, и объясняется отсутствие существенных различий жирности хамсы в различное время хода. В 1955 г. наблюдалось уменьшение жирности хамсы от начала к середине массового хода. Разгар хода был в третьей пятидневке мая. Таким образом, основная масса хамсы вошла в Азовское море с минимальной для 1955 г. жирностью (1,5—2%). Степень зрелости половых продуктов у этой хамсы была более высокой (стадия III—IV), чем у хамсы в начале массового хода (III). Этим и можно объяснить различия в

жирности у хамсы весной 1955 г. Во время нерестовых миграций лососевых к устьям рек сначала также подходят менее зрелые и более жирные рыбы. Некоторое повышение жирности у более зрелой хамсы (стадия IV) в конце хода объясняется, вероятно, тем, что накопление жира у нее, как это будет показано дальше, начинается еще до нереста, на последних стадиях подготовки к размножению.

По данным Н. Ф. Тараненко (1955), в Черном море к началу марта 1955 г. азовская хамса имела вдвое большую жирность, чем в то же время в 1954 г. Как указывалось, в проливе весной 1955 г. хамса имела в основной своей массе меньшую жирность, чем в 1954 г., следовательно, мобилизация жировых запасов у хамсы в Черном море весной 1955 г. была более значительной, чем весной 1954 г. Развитие половых продуктов у хамсы во время хода через пролив, по данным В. Н. Майского (1960), оказалось в 1955 г. также более значительным, чем в 1954 г. Вероятно, в 1955 г. большее падение жирности, чем в 1954 г., — следствие большей траты энергии на обеспечение развития и созревания гонад. Этому способствовали и более высокие температуры воды в Черном море весной 1955 г. по сравнению с весной 1954 г. Таким образом, степень уменьшения жирности во время созревания гонад (при отсутствии значительного потребления пищи) может характеризовать масштабы этого созревания.

Преднерестовый минимум жирности у хамсы в 1954 г. имел место в середине июня. В 1955 г. он приходился на время миграции через пролив. Смещение этого минимума в 1955 г. по сравнению с 1954 г. указывает на то, что у хамсы благоприятные условия в преднерестовый период в 1955 г. сложились значительно раньше, чем в 1954 г. Интенсивная подготовка к нересту в 1955 г. началась у хамсы еще в Черном море и проходила параллельно с миграцией к проливу. Меньшая жирность хамсы в проливе весной 1955 г. по сравнению с 1954 г. свидетельствует о лучшем биологическом состоянии ее в 1955 г., так как весной у хамсы наблюдается отрицательный жировой баланс (мобилизация жира преобладает над его накоплением). Естественно, что рыба с более зрелыми половыми продуктами находится в лучшем биологическом состоянии, чем рыба, процессы созревания у которой протекают менее интенсивно. Таким образом, жир-

Год исследо- вания	Длина, мм	Содержание				
		30/IV	3/V	4/V	6/V	9/V
1954	65—75	—	—	—	4,44 (114)	—
	85—95	—	—	—	4,07 (137)	—
	Свыше 100	—	—	—	4,05 (25)	—
1955	55—65	—	—	—	—	1,95 (103)
	65—70	—	—	—	—	—
	70—80	3,55 (110)	5,61 (110)	—	—	2,68 (89)
	85—95	2,29 (21)	4,17 (25)	—	—	—
1960	65—70	—	—	2,65 (20)	—	—
	75—80	—	—	2,41 (20)	—	—
	80—85	—	—	3,94 (20)	—	—
	85—90	—	—	7,55 (20)	—	—
	90—95	—	—	6,88 (20)	—	—
	95—100	—	—	4,89 (20)	—	—
	Свыше 100	—	—	4,91 (20)	—	—

Примечание. В скобках указано число рыб в пробе.

Таблица 5

жира, %

10/V	12/V	16/V	18/V	20/V	25/V	среднее
4,31 (112)	—	—	4,01 (111)	—	—	4,25± 0,13
4,12 (113)	—	—	3,40 (100)	—	—	3,86± 0,25
3,95 (25)	—	—	3,94 (25)	—	—	3,98± 0,04
—	1,81 (95)	1,54 (98)	—	1,47 (108)	—	1,61± 0,11
—	—	2,17 (102)	—	—	—	2,17
—	1,55 (96)	2,62 (104)	—	2,78 (126)	—	3,13± 0,56
—	—	—	—	—	—	3,23
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	2,90 (8)	—
—	3,63 (20)	—	—	—	6,77 (12)	4,78± 0,65
—	3,06 (20)	—	—	—	4,78 (87)	4,25± 0,60

ность хамсы весной в проливе может характеризовать состояние рыбы лишь в том случае, если она рассматривается в связи со степенью развития половых продуктов.

Из данных табл. 5 видно, что жирность хамсы в разгар хода в 1960 г., как и в 1955 г., была ниже, чем в начале и в конце хода. По-видимому, закономерности

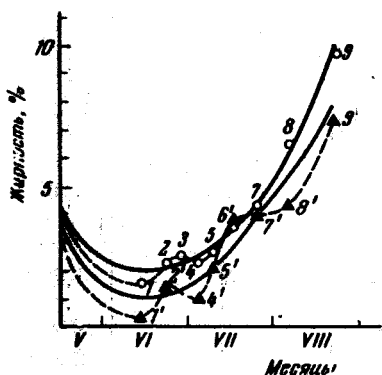


Рис. 3. Изменение жирности азовской хамсы летом 1954 г. Кружками обозначена рыба длиной 65—75 мм; треугольниками — 85—95 мм.

изменения жирности хамсы во время нерестовой миграции, рассмотренные нами на примере 1955 г., справедливы и для 1960 г. Состояние половых продуктов хамсы в это время в 1960 г., по данным Н. Ф. Тараненко (1966), сходно с тем, которое наблюдалось в 1955 г. Колебания жирности хамсы во время хода через пролив отражают разновременность созревания нерестового стада, отсутствие значительных колебаний — единовременность созревания. Самое высокое содержание жира

весной 1960 г. оказалось у хамсы средних размеров.

Данные по динамике содержания жира в теле хамсы во время ее пребывания в Азовском море в 1954 г. представлены на рис. 3. Материал собран в районе мыса Казантип в юго-западной части Азовского моря.

Кривые изменения жирности представляют собой параболы. Однако они дают слишком общее представление о характере изменений жирности. Важно установить причины отклонения представленных на графиках точек от кривых, выражающих общую тенденцию в процессе жирового обмена. Биологический анализ хамсы, который мы проводили одновременно со сбором материала, дает возможность достаточно точно определить состояние рыбы в каждый из тех дней, когда собирался материал. Таким образом, каждая точка на графике получена при анализе биологически определенного материала. Это позволяет более детально разобраться в полученных данных. Для удобства обсуждения материала все точки

обозначены цифрами и соединены пунктирной линией.

Массовый нерест в районе Казантипа начался в последней декаде июня и продолжался до конца июля. Наиболее интенсивно, судя по состоянию половых желез рыб, он проходил в конце июня, когда выметывалась первая порция половых продуктов. Выметывание второй порции проходило особенно интенсивно во второй половине июля. Третьей порции в 1954 г. отмечено не было. Эти данные хорошо согласуются с данными В. П. Корниловой (1958), полученными в рейсах экспедиционных судов с охватом всего моря. Точки 1,1' на графике приходятся на преднерестовый период (преобладает IV стадия зрелости гонад); 2,2' и 3 — на начало нерестового периода (65% рыб имеет гонады в V стадии зрелости или с недавно выметанными половыми продуктами); 4,4' — на спад выметывания первой порции (преобладает стадия VI—III); 5,5' и 6,6' — на созревание второй порции половых продуктов (преобладают стадии VI—IV); 7,7' — выметывание второй порции (преобладают стадии VI—IV и VI—V); 8,8' и 9,9' — предмиграционный период (в первом случае до 70% гонад в стадии VI—II, во втором — в стадии II).

Как видно из приведенных материалов, в период преднерестового нагула, начавшегося после захода хамсы в Азовское море в мае и продолжавшегося до последней декады июня, наблюдается уменьшение и без того небольших запасов жира. Особенно уменьшается содержание жира у крупной хамсы (трех- и четырехлетки), у которой жира становится меньше, чем у двухлетков не только в относительных, но и в абсолютных количествах (Шульман, 1960). Такое резкое уменьшение содержания жира свидетельствует о чрезвычайно интенсивной его мобилизации, тем более, что в этот период хамса интенсивно питается, т. е. приходная часть жирового баланса также велика.

В преднерестовый период у хамсы происходят процессы формирования и созревания гонад (особенно значительные у крупной хамсы) и интенсивный линейный рост (особенно у годовиков). Этими двумя моментами и определяется мобилизация жира, при катаболизме которого освобождается большое количество энергии, используемой для обеспечения процессов белкового синтеза. Жир в середине июня используется хамсой почти

нацело, причем особенно велико это использование у старших возрастных групп.

Важное значение в определении направленности жирового обмена у хамсы в этот период имеет тот факт, что созревание гонад совпадает с процессами интенсивного линейного роста, что встречается далеко не у всех видов рыб.

Интересно, что в самом конце преднерестового периода, когда основное количество половых продуктов переходит из IV в V стадию зрелости (сравните точки 1,1' с 2,2'), жирность хамсы повышается. Возможно это связано с тем, что к последней декаде июня линейный рост хамсы замедляется, что должно уменьшить расходную часть жирового баланса. Кроме того, основные формообразовательные процессы к IV стадии уже заканчиваются, а при переходе гонад с IV стадии к V происходит, главным образом, лишь их овождение (Мейен, 1939).

Рассмотрим следующую группу точек (2,2', 3, 4,4'). Жирность в точках 4 и 4' ниже, чем в предшествующих точках 3 и 2. Это уменьшение жирности совпадает с разгаром выметывания первой порции половых продуктов. Таким образом, в период икрометания мобилизация жира у хамсы снова превосходит его накопление. Это, очевидно, связано с процессом выметывания икры и молок, требующим энергетических затрат, и с повышением подвижности рыб. Большой расход жира у крупной хамсы по сравнению с мелкой связан с большей интенсивностью нереста у старших возрастных групп.

Между максимумами первого и второго икрометаний происходит созревание второй порции половых продуктов. Сравнение жирности хамсы в точках 4, 5, 6 и 4', 5', 6' показывает, что этот период характеризуется резким увеличением относительных и абсолютных количеств жира в теле рыбы (Шульман, 1960). Темпы жиронакопления особенно велики у старших возрастных групп.

Таким образом, созревание половых продуктов второй порции у хамсы происходит в совершенно других условиях, чем первой порции. Если созревание первой порции проходило на фоне отрицательного жирового баланса, то созревание второй порции сопровождается значительным преобладанием накопления жира над его расходом. Эти отличия объясняются тем, что вторая порция по массе значительно уступает первой, интенсивный линейный рост у хамсы уже прекращен — таким обра-

зом, потребность в расходе энергии на белковый синтез значительно сокращается. Интенсивность питания хамсы в июле высокая. Сокращение расхода жира на интенсивное питание приводит к изменению направленности жирового обмена и установлению стойкого положительного жирового баланса. Еще до окончания нереста у хамсы начинается отложение жировых резервов, необходимых для дальнейших периодов жизненного цикла, т. е. подготовка к миграции и зимовке у хамсы начинается еще в нерестовый период.

После окончания нереста у хамсы начинается так называемый предмиграционный нагул, который проходит под знаком интенсивного синтеза и отложения жира в тканях и полости тела. Кривые содержания жира в августе круто поднимаются вверх. Темп жиронакопления резко увеличивается по сравнению с нерестовым периодом. О приросте жира в осенние месяцы можно судить, сравнивая результаты последнего анализа в конце августа с данными по жирности хамсы в период миграции в ноябре (см. стр. 84). На интенсивность накопления больших запасов жира в предмиграционный период влияет почти полное прекращение линейного роста и окончание нереста, в результате чего резко снижается расход энергии в организме. Интенсивность потребления корма в это время велика (Смирнов, 1938; Окул, 1940; Корнилова, 1958).

Как видно из данных, приведенных на рис. 3, жирность хамсы младшей возрастной группы в течение всего лета 1954 г. (а также и в ноябре) была выше, чем жирность старших возрастных групп, хотя обычно жирность рыб повышается с возрастом (см. рис. 1). Таким образом, в 1954 г. наблюдалось нарушение обычной зависимости между жирностью и возрастом (или размерами) хамсы. Причины этого нарушения будут рассмотрены ниже.

Заканчивая рассмотрение изменений жирности хамсы летом 1954 г., следует остановиться еще на одной характеристике динамики жирности, позволяющей дать более точное представление о количественной стороне жирового обмена. Такой характеристикой является интенсивность (или удельная скорость) накопления (или расхода) жира в теле рыбы, измеряемая количеством жира, накопленного или израсходованного рыбой на единицу массы за единицу времени.

На рис. 4 методом графического дифференцирования построена кривая интенсивности жиронакопления для обеих размерных групп хамсы (интенсивность жиронакопления у годовиков и старших возрастных групп в 1954 г. была сходной, поэтому мы сочли возможным по-

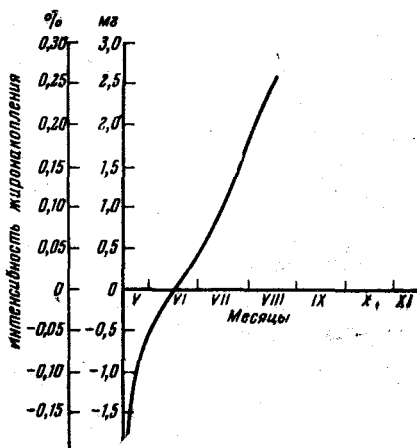


Рис. 4. Интенсивность жиронакопления у азовской хамсы летом 1954 г. в % (в мг на 100 мг массы) и в мг на 1 г массы в сутки.

строить для обеих групп общую кривую). Основанием для построения кривой интенсивности жиронакопления послужили кривые рис. 3. На оси y слева отложена интенсивность жиронакопления (I_F) в % массы рыбы, справа — в мг на 1 г массы. Рис. 4 дает возможность найти количество жира, накапливаемое хамсой (на единицу массы) в любой из дней пребывания хамсы в Азовском море (с мая по сентябрь).

Из графика видно, что в течение нерестового и предмиграционного периодов в 1954 г. происходит непрерывное увеличение интенсивности жиронакопления. Если в начале июля она равняется 0,5 мг жира на 1 г массы рыбы в сутки, то спустя месяц, к началу предмиграционного периода I_F возрастает до 1,8 мг на 1 г массы в сутки (т. е. более чем в 3,5 раза), а к концу августа — до 2,8 мг. Без особой погрешности можно принять, что нарастание I_F у хамсы с июня по сентябрь 1954 г. происходит с постоянным ускорением (т. е. изменение интенсивности

жиронакопления $\Delta I_F = \text{const}$). Следовательно, кривую интенсивности жиронакопления можно представить в виде прямой, тогда зависимость между интенсивностью жиронакопления у хамсы и временем выражается формулой

$$I_F = a + bT,$$

где T — время, сутки;

a и b — константы, равные соответственно 1,2 и 0,038.

Приведенная формула является интерполяционной и не может быть применена для вычисления I_F в сентябре и октябре 1954 г., поскольку изменение интенсивности жиронакопления (ΔI_F) в сентябре — октябре отличается от ΔI_F в предыдущие месяцы. Интенсивность жиронакопления у хамсы в сентябре и октябре 1954 г. неуклонно уменьшается. Следовательно, ΔI_F в сентябре — октябре характеризует уже не ускорение, а замедление интенсивности жиронакопления.

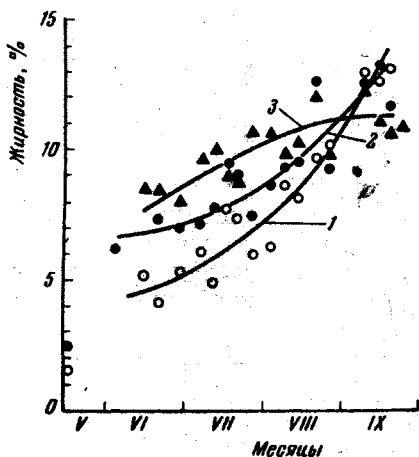


Рис. 5. Изменение жирности азовской хамсы (в % к массе рыбы) в июне — сентябре 1955 г. длиной:

1 — 75—80; 2 — 85—90; 3 — 95—100 мм.

Данные по изменению содержания жира в теле хамсы в 1955 г. представлены на рис. 5. Как и в 1954 г., материалы по жирности азовской хамсы собраны в районе Казантипа.

По данным В. Н. Майского (1960) и по результатам наших систематических промеров в Казантипе установлено, что интенсивный линейный рост хамсы происходил в мае и июне. В последующие месяцы заметного прироста обнаружить не удалось.

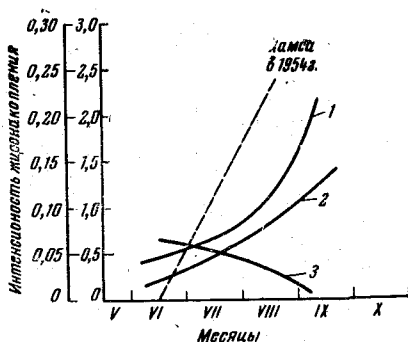


Рис. 6. Интенсивность жиронакопления у азовской хамсы летом 1955 г. в % (в мг на 100 мг массы) и в мг на 1 г массы в день. Условные обозначения те же, что на рис. 5.

Нерест хамсы в 1955 г. начался в последней декаде мая (т. е. значительно раньше, чем в 1954 г.) и продолжался в течение июня и июля. Наиболее интенсивный нерест был в июне. С начала августа хамса с невыметавшими половыми продуктами почти перестала встречаться в районе Казантипа. Следовательно, подавляющая масса рыбы с этого времени перешла к предмиграционному нагулу. До начала июля в уловах преобладала хамса, выметывающая первую порцию половых продуктов. В июле резко преобладала хамса со второй и третьей порциями икры и молок в гонадах. В 1955 г. созревание гонад у хамсы происходило более интенсивно, чем в 1954 г.; нерест также был более дружным и интенсивным. Поэтому провести детальный анализ причин отклонения полученных на графиках точек от результирующих кривых, как это было сделано по материалам 1954 г., не представляется возможным. Анализ результатов 1955 г. мы проводим по самим кривым.

На рис. 6 методом графического дифференцирования построен график изменения интенсивности жиронакопле-

ния у хамсы в 1955 г. Как и в 1954 г., у хамсы в нерестовый и предмиграционный периоды наблюдается преобладание накопления жира над его расходом. Однако если направленность жирового обмена у хамсы в 1954 и 1955 гг. одинаковая, то количественная его характеристика в 1955 г. иная. В связи с более ранним созреванием гонад и более ранним началом массового нереста, преднерестовый минимум жирности у хамсы в 1955 г. наступил приблизительно на месяц раньше, чем в 1954 г., поэтому направленность жирового обмена во второй половине мая — первой половине июня 1955 и 1954 гг. оказывается противоположной.

Значительное увеличение содержания жира в теле хамсы в мае и начале июня 1955 г. (сравнение данных за май с соответствующими данными за первую половину июня) происходило параллельно с интенсивными процессами линейного роста рыбы, а также созревания гонад и нереста. Обеспечение этих процессов требует большого количества энергии, которая освобождается в организме, прежде всего, при мобилизации жира. Большой положительный жировой баланс в теле хамсы в конце преднерестового — начале нерестового периодов, имеющийся несмотря на интенсивную мобилизацию жира в организме, указывает на высокий уровень жирового обмена у хамсы в это время.

Линейный рост, созревание гонад и интенсивность нереста у хамсы в 1955 г. были более значительными, чем в 1954 г. Следовательно, расход жира на обеспечение указанных процессов в 1955 г. должен был быть большим. Прирост абсолютного и относительного содержания жира в теле хамсы в 1955 г. в конце преднерестового — начале нерестового периодов (вторая половина мая — первая половина июня) был более значительным, чем в конце преднерестового — начале нерестового периодов в 1954 г. (вторая половина июня — начало июля). Различия в уровне жирового обмена, а также в интенсивности линейного роста, несомненно, объясняются лучшими условиями нагула для хамсы в мае — июне 1955 г. по сравнению с июнем 1954 г. Это заключение согласуется с данными А. Н. Новожиловой (1960) по биомассе кормового планктона и В. Н. Майского (1960) по численности хамсы (рис. 7). Как показали эти исследователи, биомасса кормового планктона в мае — июне 1955 г. была выше, а численность хамсы ниже, чем в июне

1954 г. Худшие условия нагула хамсы в мае — июне 1954 г., вероятно, затормозили созревание гонад и отрицательно сказались на протекании нереста.

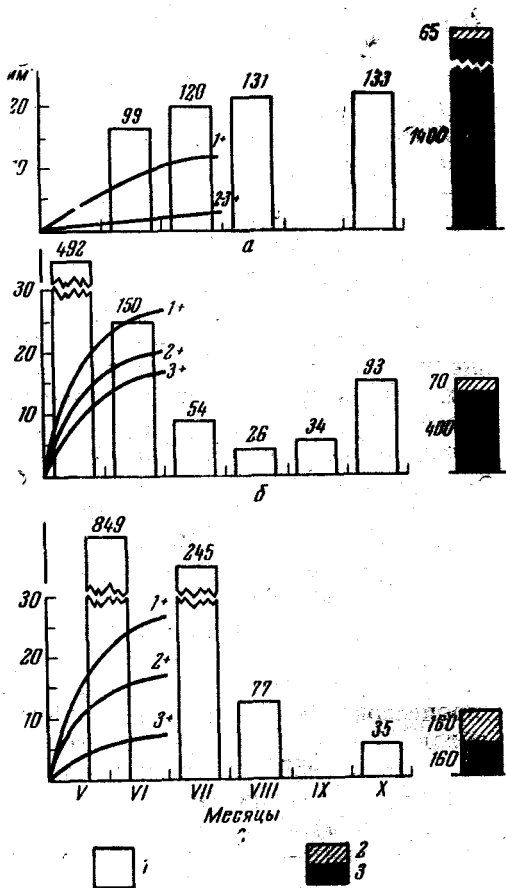


Рис. 7. Динамика биомассы зоопланктона, запасов азовской хамсы и ее линейного роста в 1954—1956 гг.:

а — 1954; б — 1955; в — 1956.
 1 — зоопланктон, mg/m^3 ; 2 — молодь хамсы, тыс. ψ ;
 3 — взрослая хамса, тыс. ψ .

В июне 1955 г. жирность крупной хамсы была выше, чем жирность младших возрастных групп. Таким образом, с начала июня у хамсы уже не наблюдается нарушения обычных возрастных соотношений жирности. На-

помним, что в 1954 г. это нарушение сохранялось в течение всего времени пребывания хамсы в Азовском море. Как будет показано дальше, характер возрастных соотношений жирности имеет прямое отношение к условиям нагула рыб.

С середины июня линейный рост хамсы затормозился, а к концу месяца почти прекратился. Уменьшение мобилизации жира в связи с замедлением роста рыбы должно было привести к резкому увеличению темпов жиронакопления, однако этого не случилось. Интенсивность накопления жира у всех размерных групп хамсы во второй половине июня была значительно ниже, чем во второй половине мая — начале июня. Как видно из рис. 7, у годовиков и двухгодовиков во второй половине июня хотя и имеет место увеличение I_F , однако темп этого увеличения чрезвычайно замедлен, а у трехгодовиков I_F уменьшается.

В июле, когда выметывание первой порции половых продуктов было в основном завершено, а линейный рост практически прекратился, можно было ожидать значительного увеличения I_F , что и имело место в 1954 г. Однако в июле 1955 г. у годовиков и двухгодовиков рост происходил такими же замедленными темпами, как и во второй половине июня, а у трехгодовиков продолжал уменьшаться. В результате этого интенсивность жиронакопления у старшей возрастной группы хамсы в начале июля стала меньшей, чем у годовиков, а со второй половины июля — чем у двухгодовиков. Причиной изложенного явилось ухудшение кормовой базы хамсы, которое стало ощутимым со второй половины июня и особенно резко проявилось в июле. В этом убеждают данные А. Н. Новожиловой (1960), которая установила, что биомасса планктона в июле 1955 г. была в 3 раза меньшей, чем в июне, и почти в 10 раз меньшей, чем в мае (см. рис. 7).

Несмотря на то, что в 1954 г. кормовая база хамсы была очень плохой, она не ухудшалась от начала к концу лета, поэтому у хамсы в нерестовый период 1954 г. наблюдалось значительно более быстрое увеличение интенсивности жиронакопления, чем в тот же период в 1955 г. Поскольку интенсивность жиронакопления в июле 1955 г. была значительно ниже, чем в июле 1954 г., можно утверждать, что условия нагула в июле 1955 г. были хуже, чем в июле 1954 г.

С конца июля 1955 г. интенсивность жиронакопления находилась в обратной зависимости от возраста или размеров хамсы.

Резкое увеличение интенсивности жиронакопления в предмиграционный период имело место лишь у двухлетков, у трехлетков оно было незначительным (за август I_F увеличилась с 0,65 до 1,00 мг на г в сутки). У четырехлетков интенсивность жиронакопления в августе (месяце, в котором обычно происходит накопление основных резервов жира) продолжала уменьшаться, дойдя в начале сентября почти до нуля (!).

Низкие темпы накопления жира у хамсы в августе — первой половине сентября 1955 г. указывают на исключительно плохие условия нагула в это время (гораздо худшие, чем даже в 1954 г.), а отсутствие резкого увеличения этих темпов по сравнению с нерестовым периодом — на то, что условия нагула у хамсы в августе 1955 г. ухудшились по сравнению с июлем. Действительно, биомасса планктона в августе 1955 г. была вдвое меньше, чем в июле этого же года и в шесть раз меньше, чем в июле 1954 г. (см. рис. 7).

В связи с тем, что в 1955 г. интенсивность жиронакопления у хамсы большую часть лета находилась в обратной зависимости от возраста рыбы, произошло сближение кривых жирности и в конце августа — начале сентября жирность хамсы различных возрастных групп оказалась одинаковой. К середине сентября жирность младших возрастных групп стала выше, чем старших.

Таким образом, снова наступило нарушение обычных возрастных соотношений жирности (которое исчезло в мае 1955 г.).

Обратная зависимость между жирностью и возрастом рыбы наблюдается сравнительно редко. Она отмечена в нерестовый период у кефалей (Миндер, 1950) и у шпрота (Могана, 1955), что, несомненно, является следствием более интенсивного расходования жира у старших возрастных групп по сравнению с младшими в связи с подготовкой к нересту. Но стойкое нарушение обычного соотношения между жирностью и возрастом, которое мы обнаружили у хамсы, можно иногда встретить и у других рыб без всякой связи с нерестом. Такие данные имеются по сельди (Lехow, 1925; Wimpenny, 1938; Леванидов, 1932), сардине (Кизеветтер, 1942), салаке и корюшке (Левиева, 1952).

Анализ приведенных выше данных по азовской хамсе показывает, что нарушение обычных соотношений между жирностью и возрастом рыбы (можно назвать это нарушение «инверсией») наступает при плохих условиях нагула. Как только условия нагула существенным образом улучшаются, «инверсия» исчезает. Подобные заключения можно сделать и при рассмотрении материалов других авторов. Каким же образом ухудшение условий обитания приводит к нарушению обычного соотношения между жирностью и возрастом рыбы?

Возможности рыбы в отношении использования энергии зависят, прежде всего, от количества потребленной пищи. У животных, в том числе и у рыб, с возрастом происходит снижение эффективности использования энергии в синтетических процессах (Нагорный и др., 1963; Карзинкин, 1952; Ивлев, 1939). Таким образом, чем старше рыба, тем больше она должна затратить энергии (а следовательно, больше съесть корма) для синтеза одинакового количества вещества. Пока обеспеченность рыбы пищей хорошая, жировой или белковый синтез не лимитируется количеством энергии, поступающей в организм с пищей. Однако при существенном ухудшении условий нагула поступление в организм пищи сокращается, а следовательно, уменьшается количество энергии, которая может быть использована рыбой для обеспечения синтетических процессов. Ясно, что сокращение количества используемой энергии, отражаясь на обмене веществ всех возрастных групп, прежде и сильнее всего сказывается на синтетических процессах рыб старших возрастов. Вообще, чем рыба старше, тем ухудшение условий обитания в большей степени отражается на ее синтетических процессах.

Сравнение материалов, полученных в сентябре, с данными по жирности хамсы в начале ноября (во время миграции через Керченский пролив) показывает, что в октябре 1955 г. произошло резкое увеличение содержания жира в теле хамсы (особенно у старших возрастных групп). Накопление жировых резервов в октябре у трех- и четырехлетков оказалось более значительным, чем в основные месяцы предмиграционного нагула (августе и сентябре). Нарушение возрастного соотношения жирности в октябре исчезает. Причиной значительного жира накопления у хамсы в середине осени является, прежде всего, существенное улучшение кормовой базы хамсы

в октябре по сравнению с августом и сентябрем. Биомасса зоопланктона в октябре была почти в 4 раза выше, чем в августе.

Очень важно также и то, что хамса к концу сентября имела еще очень низкие жировые запасы (11—14%) по сравнению с обычным уровнем жировых запасов в это время. Естественно, что организм ускоренными темпами ликвидирует дефицит жира, как только появляются возможности к этому. Интересно, что в 1964 г., по данным Н. Ф. Тараненко (1966), с августа по октябрь жирность азовской хамсы повысилась с 2—3 до 23% (!). Интенсивность питания рыб тем выше, чем ниже их жирность (Карзинкин, 1952 и др.). Еще Мацуи и Осима (Matsui and Oshima, 1935) показали на карпах, что после голодания при переходе на питание обычным количеством корма интенсивность синтетических процессов значительно выше, чем у контрольных рыб, предварительно не голодавших. Эти данные были подтверждены В. С. Ивлевым (1939), М. Н. Кривобоком (1953) и Вольны и др. (Wolny и др., 1965) на щуках и карпах. Во всех этих случаях, очевидно, имеет место восстановительный, или регенерационный, синтез. Причиной этого ускоренного синтеза является то, что в период голодания или малоинтенсивного питания протоплазма освобождается от балластных веществ — «шлаков», образующихся в процессе метаболизма, благодаря чему синтетические способности организма повышаются (Нагорный и др., 1963).

Приведенные данные говорят о том, что при наличии хороших условий нагула и большом дефиците жира в организме у рыбы в чрезвычайно короткие сроки может резко увеличиться уровень жировых запасов.

Таблица 6

Дата	Длина, мм	Содержание жира, %
20/VIII 1954 г.	50—55	6,93
10/VIII 1955 г.	50—60	4,12
4/IX 1955 г.	40—45	2,36
То же	45—50	3,12
"	50—55	4,50
"	55—60	5,69
"	60—65	6,95
"	65—70	7,41

Примечание. В каждой пробе 20 рыб.

Анализ динамики жирности азовской хамсы во время ее обитания в Азовском море проведен нами на взрослой (половозрелой) рыбе (начиная с двухлетков). В 1954 и 1955 г. получены также некоторые материалы по жирности сеголетков хамсы (табл. 6).

Имеется четкая прямая связь между размерами сеголетков и их жирностью. Жирность сеголетков как в 1954, так и в 1955 г. меньше, чем жирность старших возрастных групп. К ноябрю (см табл. 7 и 8) жирность сеголетков значительно увеличивается.

Данные по жирности азовской хамсы в 1956 г. представлены на рис. 8. Увеличение жирности хамсы в июне — августе 1956 г., а следовательно и интенсивность жиронакопления, были значительными — гораздо большими, чем в 1954 и 1955 гг. Благодаря этому основная масса взрослой хамсы к концу августа достигла 15—20% жирности. Высокий темп жиронакопления у хамсы летом 1956 г. объясняется весьма

благоприятными условиями нагула. По данным В. П. Корниловой (1958), численность хамсы была очень мала (см. рис. 7), а биомасса планктона летом была значительно большей, чем в 1955 г. (Новожилова, 1960). Однако в сентябре и октябре кормовая база хамсы значительно ухудшилась (количество зоопланктона упало примерно в 2,5 раза), что затормозило темпы жиронакопления у значительной части стада.

Данные по содержанию жира в теле хамсы в период зимовальной миграции через Керченский пролив получены нами в 1954—1956, 1960 и 1962 гг.

По данным табл. 7 жирность хамсы в Керченском проливе осенью 1954 г. мало менялась на протяжении всего времени миграции через пролив. Это касается прежде всего двухлетков. У младших и старших групп одинаковые размеры в пробах были не совсем выдержаны. За счет этого наблюдаются некоторые колебания жирности.

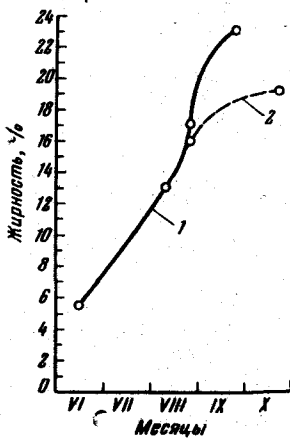


Рис. 8. Изменение жирности (в % массы тела) азовской хамсы в 1956 г. 1 — основная масса хамсы, 2 — хамса с пониженной интенсивностью нагула.

Длина, мм	3/XI	5/XI	9/XI
До 65	13,11 (96)	11,31 (100)	11,55 (100)
70—80	17,03 (105)	17,52 (102)	17,98 (102)
Свыше 85	16,00 (44)	18,16 (30)	17,59 (25)

Примечание. В скобках указано число рыб в пробе.

В табл. 8 приведены данные по жирности хамсы осенью 1955, 1956, 1960 и 1962 гг.

Осенью 1956 г. жирность хамсы, мигрировавшей через Керченский пролив в конце сентября, была выше, чем хамсы, мигрировавшей в последней декаде октября (и, по-видимому, составлявшей значительный процент от всей хамсы, находившейся в 1956 г. в Азовском море).

Осенью 1960 и 1962 гг. жирность хамсы в начале хода, так же как и в 1956 г., была значительно выше, чем в середине и конце хода.

В ноябре 1960 г. сотрудниками АзчерНИРО Н. Н. Данилевским и Н. Ф. Тараненко в Азовском море была проведена съемка части стада хамсы, еще не вышедшей в Черное море. По их данным, жирность хамсы в различных районах Азовского моря в это время неодинаковая; она выше у рыб, находящихся ближе к Керченскому предпроливию — в центре южной части Азовского моря. У рыб, находящихся в юго-западном и юго-восточном углах Азовского моря, жирность ниже. Кроме того, жирность хамсы в Азовском море заметно ниже, чем хамсы, мигрировавшей в октябре — начале ноября через Керченский пролив. Еще в 1955 г., по нашим данным, жирность «отсталой» хамсы, державшейся в конце октября в районе Казантипа, составляла лишь 12—15%, в то время как в проливе она равнялась 16—21% (Шульман, 1960).

К началу зимовальной миграции хамса достигает максимального уровня жировых запасов, который затем расходуется на протяжении миграции, зимовки и в процессе подготовки к нересту. Из данных, приведенных в табл. 7 и 8 видно, что этот уровень значительно колеблется по годам.

Таблица 7

жира, %			
12/XI	16/XI	19/XI	M±m
9,79 (105)	13,37 (102)	10,09 (101)	11,53±0,61
18,55 (28)	18,01 (100)	18,30 (100)	17,90±0,22
16,15 (2)	15,13 (48)	18,27 (100)	16,88±0,53

Используя все имеющиеся данные, можно получить представление о колебании предмиграционного максимума жирности азовской хамсы за многие годы (табл. 9). Эти данные соответствуют средней жирности основной массы хамсы, проходившей Керченский пролив в разгар миграции.

Средняя жирность хамсы в период осенней миграции за все годы исследования составляет $21,8 \pm 0,97\%$. Годовые колебания (вычисленные по коэффициенту вариации CV) равны $19,87\%$. Эти колебания, несомненно, зависят от условий нагула хамсы и будут рассмотрены подробно при анализе связи жирности рыб с обеспеченностью их пищей.

В период пребывания хамсы в Черном море (с ноября по апрель) содержание жира в теле рыбы резко падает. Это падение связано с мобилизацией жира для обеспечения обменных процессов в период зимовки, генеративного синтеза и, возможно, линейного роста, а также миграцией рыбы.

Как показала Н. Ф. Тараненко (1955), жирность азовской хамсы в Черном море снижается неуклонно, причем наиболее интенсивное падение жирности приходится не на зимние, а на весенние месяцы, когда интенсивность обмена возрастает и начинается созревание гонад.

Такова общая характеристика динамики содержания жира в теле азовской хамсы на протяжении годового цикла.

На рис. 9 воспроизведена схема этой динамики по данным, полученным нами в 1954—1956 гг., а также по данным о содержании жира во время нерестовой и зимовальной миграции, полученным перечисленными

Таблица 8

Год исследования	Длина, мм	Содержание жира, %																			
		27/X	11/X	15/X	23/X	25/X	29/X	2/XI	6/XI	17/XI											
1955	65-70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	75-80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	85-90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1956	90-95	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	65-70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	75-80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	85-90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	90-95	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1960	95-100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	100-105	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	60-65	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	65-70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	70-75	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	75-80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	85-90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1962	90-100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	100-110	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	60-70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	70-80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	85-90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
90-110	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
110-120	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
120-130	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. В скобках указано число рыб в пробе.

Таблица 9

Год	Жирность, %	Автор	Год	Жирность, %	Автор
1926	28,5	Друккер (по Книповичу, 1926)	1957	20,0	Н. Н. Данилевский, 1960
1929	27,0	Л. П. Миндер, 1934; 1955	1958	16,0	Н. Ф. Тараненко, 1966
1933	25,0	Б. И. Вещезеров, 1937	1959	23,0	То же
1936	26,5	А. А. Лазаревский, 1955	1960	20,0	Наши данные
1937	25,0	То же	1961	21,5	Н. Ф. Тараненко, 1966
1952	23,0	Л. П. Миндер, 1955	1962	19,0	Наши данные
1953	14,0	То же	1963	23,0	Н. Ф. Тараненко, 1966
1954	14,5	Наши данные	1964	20,0	То же
1955	17,0	То же	1965	21,0	»
1956	25,0	»	1966	28,0	»

авторами в 30-х годах. Эта схема позволяет высказать некоторые общие соображения о связи динамики жирности азовской хамсы с особенностями ее биологии.

Исходя из технологической классификации рыб (Клейменов, 1962), азовскую хамсу следует отнести к категории особо жирных рыб. Исключительно высокий уровень жировых запасов азовской хамсы, несомненно, определяется высокой кормностью Азовского моря — самого продуктивного из морских бассейнов земного шара. Будучи теплолюбивой рыбой, азовская хамса осуществляет наиболее интенсивные процессы жизнедеятельности (нерест, рост, нагул) в течение относительно короткого гидрологического лета в узких термических рамках (Марти, 1948). Резкие изменения в условиях существования азовской хамсы на протяжении годового цикла, связанные с перемещениями из одного морского водоема в

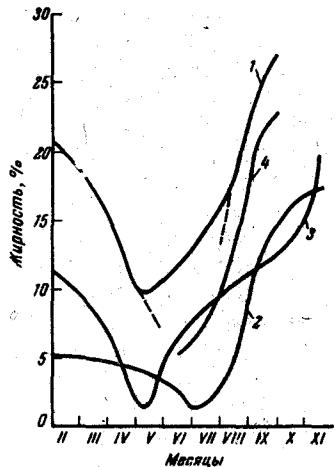


Рис. 9. Сезонные изменения жирности азовской хамсы: 1 — 30-е годы; 2 — 1954 г.; 3 — 1955 г.; 4 — 1956 г.

другой, приводят к исключительно высоким темпам накопления и расходования жировых запасов у этой рыбы. Достаточно сказать, что колебания между предмиграционным максимумом и преднерестовым минимумом жирности у азовской хамсы гораздо выше, чем у многих рыб, совершающих длительные и интенсивные миграции.

Азовская тюлька

Азовская тюлька является самой массовой планктонной рыбой Азовского моря, существенно влияющей на ход продукционных процессов в этом водоеме. Вместе с хамсой тюлька составляет 90% запаса азовских пелагических рыб.

Биология азовской тюльки изучена сравнительно хорошо. Это — эвригалинная и эвритермная форма, нерестится в основной массе в возрасте два года и старше в мае — июне в Таганрогском заливе; нагуливается во вторую половину лета и осенью в собственно море; зимует, образовав плотные косяки, в центральной его части. Продолжительность жизни — четыре года. По жирности тюльки в литературе имеются лишь данные Л. П. Миндера (1934) за 1931 г.

Исследования динамики содержания жира в теле тюльки мы проводили в апреле, июле и октябре 1964 г. и январе 1965 г. на всей акватории Азовского моря в рейсах экспедиционных судов АзчерНИРО (Шульман, 1968). Таким образом, исследованием были охвачены все сезоны. Кроме того, в октябре 1964 г. собраны материалы по тюльке Днепровско-Бугского лимана в районе Тендровской косы. Всего нами собрано и обработано 44 пробы, включавшие 1638 рыб.

Было показано, что возрастные различия в жирности выражены у тюльки далеко не всегда. Жирность тюльки младших возрастных групп на протяжении весны и лета ниже, чем старших. Так, в апреле в Азовском море жирность тюльки длиной 5—6 и 6—7 см (эти размеры соответствуют годовикам и двухгодовикам) составляла 5,6—10,3%, в то время как жирность рыб длиной 7—8 и 8—9 см (они соответствуют трех-четырёхгодовикам) равна 12,3—17,0%. В Таганрогском заливе в это же время жирность младших возрастных групп составляла 11,9, а старших 14,3—17,0%.

В июле во всех районах, за исключением юго-восточной и юго-западной частей моря, жирность старших возрастных групп тюльки также была выше, чем младших. В октябре уже не отмечалось различие жирности тюльки младших и старших возрастных групп. В январе жирность половозрелых двух- и трехлетков составляла 14,9—17,6% и была значительно выше, чем жирность сеголетков (9%). Таким образом, возрастные (точнее размерные) различия жирности у тюльки наблюдаются во время созревания половых продуктов и нереста.

Популяционная изменчивость жирности (судя по коэффициентам вариации, вычисленным для каждой размерной группы в отдельности) составляет от 10 до 30%. Таким образом, она примерно такая же как и у азовской хамсы.

В апреле уровень жировых запасов в теле тюльки из Таганрогского залива был несколько выше, чем у тюльки из открытого моря (если брать его в целом). По данным Р. А. Костюченко (1951), в апреле у тюльки, зашедшей на нерест в Таганрогский залив, наблюдается IV стадия зрелости половых продуктов (по шкале Мейена), в море же она не превышает в это время III стадии. Такие же данные получены в 1964 г. и нами. Приведенные материалы указывают на некоторую связь между уровнем жировых запасов в теле тюльки и степенью ее подготовленности к нересту. По-видимому, чем выше этот уровень, свидетельствующий о более интенсивном преднерестовом нагуле, тем выше темп созревания рыбы и тем раньше она заходит в Таганрогский залив на нерест.

В июле различия в жирности тюльки из популяций, находящихся в Таганрогском заливе и открытом море, проявляются значительно более четко, чем в апреле (рис. 10), причем в июле содержание жира в теле тюльки в Таганрогском заливе ниже, чем в море. Оно неуклонно повышается при переходе к популяциям, находящимся в удалении от Таганрогского залива. Наибольшая жирность в это время наблюдается у тюльки в южной и юго-западной частях моря. Уровень жировых запасов в теле рыбы здесь более чем в 3 раза превышает тот уровень, который имеет рыба, находящаяся в заливе. По нашим определениям, тюлька в Таганрогском заливе в июле 1964 г. нерестилась; в море же ее половые продукты находились на стадии II. Такие же данные полу-

чил в свое время Р. А. Костюченко (1951). Таким образом, между уровнем жировых запасов в теле тюльки и состоянием ее половых продуктов в июле существует тесная зависимость. Более высокая жирность наблюдается у рыбы, раньше завершившей нерест и перешед-

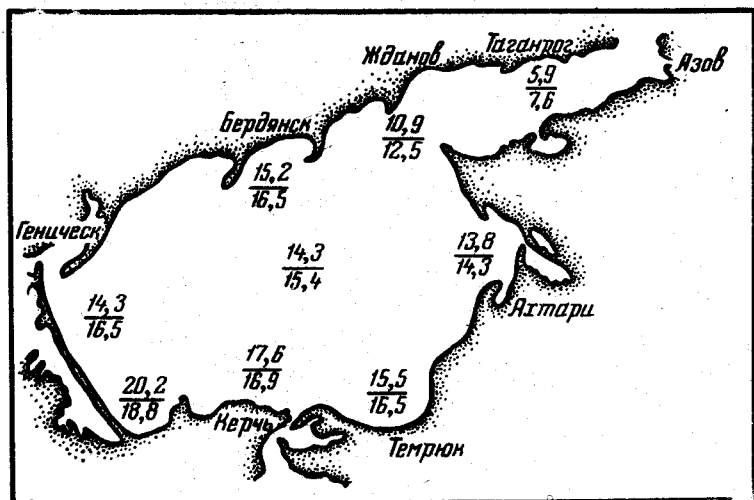


Рис. 10. Различия в жирности тюльки, обитающей в Азовском море в июле 1964 г. (в числителе — для рыб длиной < 7 см. в знаменателе — > 7 см).

шей к посленерестовому нагулу. Естественно, чем раньше тюлька завершает нерест, тем дальше уходит она от Таганрогского залива, осваивая нагульный ареал, и тем больше жировых запасов успевает накопить.

Это дает возможность использовать данные по содержанию жира в теле тюльки для оценки ее биологического состояния в период посленерестового нагула. Интересно, что при сопоставлении жирности тюльки в июле с количеством планктона и его потребителей в различных частях моря в предшествующие месяцы не улавливается никакой связи. По-видимому, уровень жировых запасов, достигнутых различными популяциями тюльки в начальный период посленерестового нагула, определяется, прежде всего, продолжительностью нагула, а не состоянием кормовой базы. Последний фактор, вероятно, начинает оказывать существенное влияние на

интенсивность жиронакопления на более поздних стадиях нагула (в августе и сентябре).

В октябре различия в жирности тюльки из разных районов Азовского моря четко не прослеживаются. Однако содержание жира в теле тюльки из Днепроовско-Бугского лимана (Черное море) в это время значительно ниже, чем у азовской тюльки (Шульман, 1968). Наши данные по жирности тюльки Днепроовско-Бугского лимана совпадают с данными по черноморской тюльке

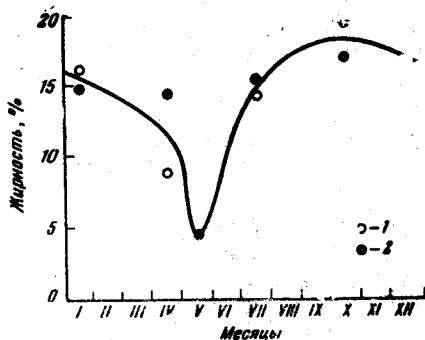


Рис. 11. Сезонные изменения жирности азовской тюльки:

1 — рыба размером 5—7 см; 2 — 7—9 см.

Л. П. Миндера (1955), полученными им в 1952 г. Поскольку стадии зрелости азовской и черноморской тюльки в это время одинаковы, различия в жирности могут быть объяснены разной кормовой базой. Кормовая база планктоноядных рыб Азовского моря выше, чем Черного (даже его наиболее продуктивной северо-западной части) (Брайко и др., 1960; Новожилова, 1960).

Полученные данные дают представление о характере сезонных изменений жирности азовской тюльки (рис. 11). Отсутствующие в нашей работе материалы по жирности тюльки в разгар нерестового периода (май) взяты из исследования Л. П. Миндера (1934). Данные этого исследователя за октябрь совпадают с нашими. Из графика видно, что содержание жира в теле тюльки плавно снижается зимой, затем происходит резкое падение жирности в апреле и мае, связанное с созреванием половых продуктов и нерестом. С мая по июль в теле тюльки происходит интенсивное накопление жировых запасов, а с июля по октябрь — более плавное. После

октября, в связи с резким понижением температуры в Азовском море и прекращением интенсивного питания, жирность тюльки начинает постепенно снижаться. В это время начинается образование зимовальных скоплений.

В декабре — феврале рыба концентрируется в центральной части моря. Интересно, что достижение максимальных концентраций тюльки не совпадает с достижением ею максимального уровня жировых запасов, а происходит на 1—3 месяца позднее, когда жирность тюльки уже начинает снижаться. По-видимому, образование плотных зимовальных скоплений тюльки определяется не только внутренними (высоким уровнем жирности), но и внешними (абиотическими и, может быть, биотическими) факторами.

Сопоставление приведенных результатов с материалами по хамсе, а также с литературными данными, позволяет выявить некоторые особенности обмена веществ и экологии тюльки.

Существует большое сходство характера и количественных показателей динамики жирности у тюльки и хамсы. Сходство сезонных ритмов жирового обмена у обоих видов рыб проявляется, несмотря на существенную разницу в их биологии (хамса лишь половину годового цикла проводит в Азовском море, совершает дальние миграции и, кроме того, гораздо более теплолюбива, чем тюлька). По-видимому, сходство характера изменений жирности (т. е. формы кривых) у тюльки и хамсы определяется синхронностью периодов годового цикла (имеется лишь небольшой сдвиг нерестового периода у тюльки — наиболее интенсивный нерест происходит на месяц раньше, чем у хамсы). Эта синхронность связана с адаптацией обоих видов к температурному режиму Азовского моря. Сходство же количественных параметров кривых изменений жирности тюльки и хамсы, скорее всего, определяется совпадением их кормовой базы. Тюлька и хамса являются потребителями, в основном, одних и тех же кормовых организмов, находясь друг с другом в напряженных конкурентных отношениях из-за пищи (Майский, 1960).

Черноморская хамса

Черноморская хамса — самая массовая теплолюбивая пелагическая рыба Черного моря. Биология черноморской хамсы изучена сравнительно хорошо. В проти-

воположность азовской хамсе, мигрирующей на нерест и нагул в Азовское море, черноморская хамса в основной массе проводит свой жизненный цикл в Черном море, совершая в этом бассейне протяженные нерестовые и зимовальные миграции. Во время нереста и нагула черноморская хамса находится в наиболее кормных и хорошо прогреваемых районах Черного моря (в северо-западной его части, в крымском и кавказском районах), на зимовку уходит на глубины, большей частью в районы Кавказского и Анатолийского побережий. Нерест черноморской хамсы более растянут, чем у азовской. Продолжительность жизни 3—4 года. Половое созревание наступает на втором году жизни.

Исследования динамики содержания жира в теле черноморской хамсы мы проводили в 1960 и 1962—1964 гг. Собрано и обработано 98 проб, включавших 2405 экз. рыб. Кроме того, для анализа динамики жирности черноморской хамсы мы использовали обширные данные Н. Н. Данилевского (1969), полученные в период с 1958 по 1966 г.

Возрастная (точнее размерная) изменчивость жирности черноморской хамсы имеет довольно сложный характер (Шульман, 1969). Отчетливее всего она прослеживается на осенних материалах, полученных ко времени завершения предмиграционного нагула. Жирность сеголетков хамсы (длина 50—70 мм) во всех случаях ниже жирности половозрелых рыб. Однако среди последних зависимость увеличения жирности от размера (возраста) наблюдается лишь в случаях, когда уровень жирности хамсы высок (1963 г., северо-западная часть моря). В других же случаях четкой прямолинейной связи между жирностью и размерами рыб либо не прослеживается, либо рыбы старших возрастов (трех- и четырехлетки, длина 100 мм и более) имеют меньшую жирность, чем рыбы среднего возраста (двухлетки, длина 70—100 мм). Также нет четкой связи между жирностью и размерами (возрастом) взрослых рыб и в другие периоды года (материалы 1960 г.).

Популяционная изменчивость жирности у черноморской хамсы прослеживается довольно хорошо. Она заметна не только при сравнении рыб из разных районов Черного моря, но существует также и в пределах одного района. Популяционная вариабельность жирности хамсы (по коэффициентам вариации) составляла: в марте

и августе 1960 г. 39,7 и 25,1% соответственно, в октябре 1963 г. — 36,8%, в октябре 1964 г. — 29,2%.

Анализ динамики содержания жира в теле черноморской хамсы на протяжении годового цикла мы проводили по статистически обработанным материалам 1960 г., куда вошли осредненные данные по всем возрастным группам и всем районам Черного моря

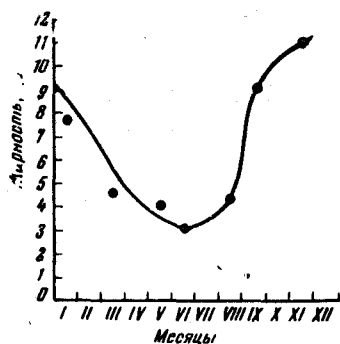


Рис. 12. Изменения жирности черноморской хамсы в 1960 г.

(рис. 12). Сопоставление жирности хамсы из различных районов моря (как и других черноморских рыб) мы приводим ниже при анализе обеспеченности их пищей.

На графике видно, что направленность динамики жирности черноморской хамсы на протяжении годового цикла сходна с направленностью динамики жирности азовской хамсы. У обеих рыб преднерестовый минимум и предмиграционный

максимум жирности приходятся на одни и те же месяцы (июнь и октябрь), накопление жира происходит в нерестовый и предмиграционный период, а расходование — в периоды зимовки, преднерестового нагула и миграций. Это сходство направленности жирового обмена обеих рас хамсы отражает значительное сходство многих сторон их биологии и, прежде всего, их отношение к температурным условиям существования. Обе расы являются теплолюбивыми формами средиземноморского происхождения, осуществляющие наиболее интенсивные процессы жизнедеятельности — нерест и нагул — в теплое время года.

Утверждение Ажары (1956) того, что жирность хамсы во время зимовки у Анатолийского побережья может повышаться, сделано на основании анализа крайне скудного материала, показавшего, что жирность хамсы в этом районе в феврале была несколько выше, чем в январе. При этом не учитывалось, что в исследовании могли быть использованы разные популяции хамсы. Различная жирность хамсы в январе и феврале, скорее всего, говорит лишь об естественной популяционной измен-

чивости жирности, а не о накоплении жира хамсой на зимовке.

Однако если направленность жирового обмена у черноморской и азовской рас хамсы совпадает, то интенсивность накопления и расходования жира у них существенно различаются. Средняя жирность азовской хамсы ко времени завершения предмиграционного нагула составляет 22% массы тела, у черноморской хамсы она значительно ниже (около 10—12%). Такие различия, несомненно, связаны, прежде всего, с более высокой кормностью Азовского моря, что будет подробно рассмотрено нами при дальнейшем изложении материала.

Как и у азовской, у черноморской хамсы наблюдаются значительные колебания жирности в различные годы (табл. 10).

Таблица 10

Год	Жирность, %	Автор	Год	Жирность, %	Автор
1955	8,2	Н. Н. Данилевский, 1966	1961	12,0	Н. Н. Данилевский, 1969
1956	7,0	То же	1962	10,5	Г. Е. Шульман, 1969
1957	10,1	»	1963	13,2	То же
1958	9,0	»	1964	9;1	»
1959	5,0	»	1965	11,5	Н. Н. Данилевский, 1969
1960	10,4	Г. Е. Шульман, 1969	1966	12,5	То же

Средняя жирность черноморской хамсы в период завершения нагула с 1955 по 1966 г. составляла $9,9 \pm 0,69\%$. Эта величина существенно колеблется по годам ($CV=24\%$).

Мелкая ставрида

Мелкая ставрида — вторая по численности теплолюбивая пелагическая рыба Черного моря после черноморской хамсы. Продолжительность ее жизни — 4—5 лет. Половозрелость наступает на втором году жизни. Обитает мелкая ставрида (за исключением нерестового периода) в зоне шельфа вдоль Кавказского и Анатолийского берегов и в западной и северо-западной частях моря. В отличие от типичного планктонофага — хамсы мел-

кая ставрида питается смешанным кормом (планктон, мелкая рыба). Протяженных миграций не совершает. В период нереста (июнь—июль) мелкая ставрида расширяет свой ареал, захватывая удаленные от берегов районы моря.

Динамику содержания жира в теле мелкой ставриды мы изучали с 1959 по 1965 гг. (Шульман, 1964б, 1968). Собрана и обработана 591 проба, включавшая 13824 экз. рыб. До нашего исследования динамику содержания жира в теле мелкой ставриды в районе Румынского побережья изучали А. Е. Пора, Д. П. Рошка и И. Ф. Порумб (1961). Их данные относятся к 1950—1953 гг. К сожалению, это исследование проведено на малом материале, касается локального района и не охватывает полностью годового цикла ставриды. В последние годы динамику содержания жира в теле ставриды изучали В. И. Лисовская (1968) и И. С. Доброволов (1967).

Таблица 11

Орган, ткань	Число рыб	Средняя жирность, %	Им	σ	CV
Мышцы	50	3,21±0,26	0,01—9,25	1,83	57,00
Печень	50	3,82±0,37	0,01—16,06	2,64	69,35

В табл. 11 приведены данные по индивидуальной изменчивости жирности мышц и печени мелкой ставриды. Эти данные получены 3 и 4 июня 1963 г. в районе Кавказского побережья на наблюдательном пункте АзчерНИРО в Ольгинке. Для анализа брали рыб длиной 13—15 см (в основном трехгодовики), имевших IV стадию зрелости половых продуктов, из двух уловов ставного невода. Таким образом, исследованные рыбы принадлежали к одной популяции и находились в сходном физиологическом состоянии. Индивидуальная вариативность жирности мышц и печени ставриды оказалась очень высокой.

С увеличением длины тела (а следовательно, и с возрастом) жирность мелкой ставриды увеличивается (Шульман, 1964б). Эта зависимость прослеживается при сравнении рыб, сильно отличающихся по длине (например, 8—10 и 12—14 см). В пределах близких размерных групп прямая зависимость жирности от длины рыбы

прослеживается не всегда. Сеголетки ставриды имеют более низкую жирность, чем половозрелые рыбы. Популяционная вариабильность жирности мелкой ставриды колеблется в различные месяцы и годы от 12 до 41%. Средняя вариабильность равна 22%.

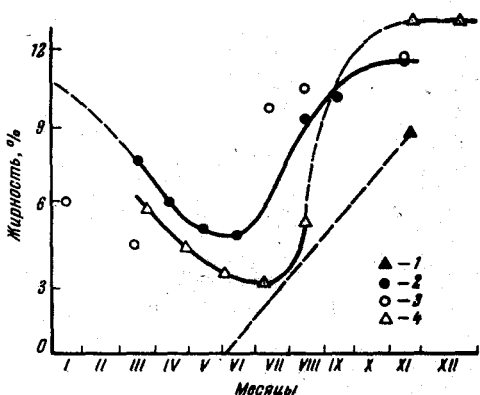


Рис. 13. Содержание жира в теле годовиков мелкой ставриды в 1959 г., сеголетков и двухгодовиков в 1960 г.:

1 — сеголетки; 2 — двухгодовики из Кавказского района; 3 — двухгодовики из Крымского района и северо-западной части моря; 4 — годовики.

Динамика содержания жира в теле мелкой ставриды на протяжении годового цикла изучалась нами на материалах 1959—1961 гг. В 1959 г. основной материал относится к ставриде размером 8—12 см, в 1960 г. — 12—14 см, в 1961 г. — 8—12 и 14—16 см. Согласно определениям А. Г. Гетман (1963), эти размерные группы соответствуют годовикам, двух- и трехгодовикам. В 1960 и 1961 гг. небольшая часть анализов проведена на сеголетках. Интересно, что в продолжение трех лет удалось проследить за одним и тем же поколением ставриды (рождения 1958 г.).

Результаты исследования сезонной динамики жирности представлены на рис. 13—15. Кривые построены по взвешенным точкам, сгруппированным по результатам отдельных анализов. Вес каждой точки определяется количеством проб, собранных в соответствующий месяц исследования. Многочисленность проанализированного материала позволила в ряде случаев (когда данных по

жирности ставриды нет) построить интерполяционные кривые. На графиках они обозначены пунктиром.

Динамика содержания жира в теле мелкой ставриды

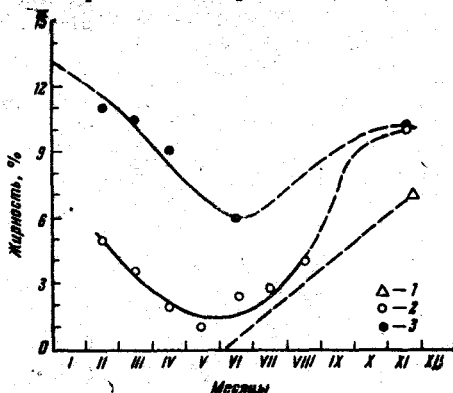


Рис. 14. Содержание жира в теле сеголетков, годовиков и трехгодовиков мелкой ставриды из Кавказского района в 1961 г.:

1 — сеголетки; 2 — годовики; 3 — трехгодовики.

по своей направленности сходна с динамикой содержания жира в теле другой теплолюбивой рыбы — черноморской хамсы. Во время зимовки и преднерестового на-

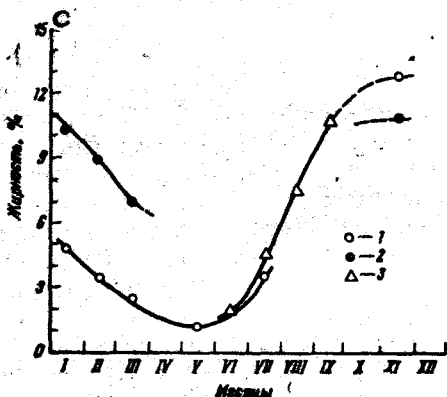


Рис. 15. Содержание жира в теле годовиков (1) и трехгодовиков (2) мелкой ставриды из Крымского района и годовиков (3) из северо-западной части моря в 1961 г.

гула в теле ставриды происходит мобилизация жировых запасов. К началу нереста содержание жира в теле ставриды минимально. С июня по ноябрь жировые запасы интенсивно накапливаются в организме, достигая к концу нагула 10—15% массы тела. Сходный уровень жировых запасов к концу предмиграционного нагула имеет и черноморская хамса. Таким образом, не только по направленности, но и по интенсивности динамики жирности обе рыбы сходны друг с другом. Отличие заключается лишь в том, что у мелкой ставриды (кроме годовиков) нерестовый минимум жирности выше, чем у черноморской хамсы (6 и 1,5% соответственно). Таким образом, расходование жировых запасов у мелкой ставриды происходит менее интенсивно, чем у хамсы.

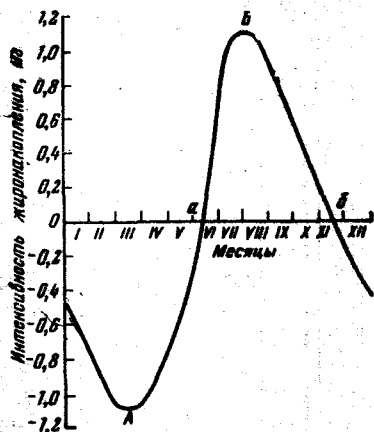


Рис. 16. Интенсивность жиронакопления (в мг на 1 г массы тела в сутки) у двухгодовиков мелкой ставриды в 1960 г.

Анализируя динамику жирности мелкой ставриды, А. Е. Пора и др. (1961) приходят к выводу, что она определяется количеством рыбы в рационе ставриды (этот фактор поставлен авторами на первое место), закономерными сдвигами температурного режима в течение года и процессами созревания. По нашему мнению, сезонную динамику жирности мелкой ставриды (как, впрочем, и большинства других рыб) определяют второй и третий факторы. Что касается первого фактора, то для мелкой ставриды из большинства районов Черного моря он не имеет существенного значения. По данным Л. И. Выскребенцевой (1962), количество рыбы в рационе мелкой ставриды в большинстве районов Черного моря невелико и не испытывает сколько-нибудь заметных колебаний по сезонам.

Рассмотрим изменение интенсивности жиронакопления у ставриды (рис. 16). В работе анализируется дифференциальная кривая, построенная в отношении двух-

годовиков рождения 1958 г. по кривой, которая, как указывалось ранее, является первой производной кривой изменения жирности. Анализ кривой показывает, что в жировом обмене мелкой ставриды есть четыре узловых момента. Первый (А) соответствует максимальному расходованию жира и приходится на начало созревания гонад и переход рыбы к активному питанию. Вторым моментом (а) соответствует смене отрицательного жирового баланса на положительный. Эта смена происходит в начале нерестового периода (выметывания первой порции половых продуктов). Четвертый момент (б) соответствует смене положительного жирового баланса отрицательным и приходится на время прекращения активного питания в начале зимовки. Несколько труднее связать с биологией ставриды третий момент (Б), соответствующий наиболее интенсивному жиронакоплению. По-видимому, он имеет место при достижении рыбой такого уровня жировых запасов (обычно это бывает в конце июля), при котором накопление жира с прежней интенсивностью становится невозможным.

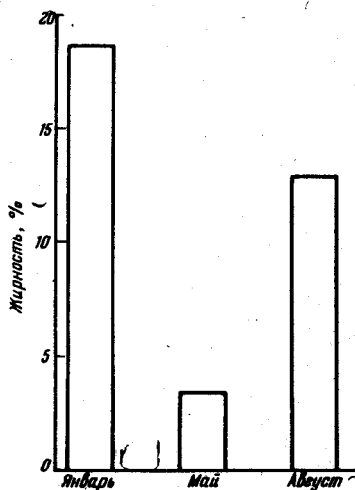


Рис. 17. Содержание полостного жира у мелкой ставриды в 1960 г.

при достижении рыбой такого уровня жировых запасов (обычно это бывает в конце июля), при котором накопление жира с прежней интенсивностью становится невозможным.

У большинства исследованных нами видов рыб основные жировые запасы находятся в мышцах. Направленность изменения содержания жира в полости тела ставриды (рис. 17), где также депонируются жировые запасы, сходна с той, которая наблюдается в целой рыбе (динамика жирности целой рыбы отражает в основном динамику содержания жира в мышцах). Интенсивность расходования и накопления полостного жира выше, чем в целой рыбе. Эти данные, полностью согласующиеся с результатами исследования А. Е. Поря и др. (1961), свидетельствуют о большой лабильности полостного жира, который, в первую очередь, использует-

У большинства исследованных нами видов рыб основные жировые запасы находятся в мышцах. Направленность изменения содержания жира в полости тела ставриды (рис. 17), где также депонируются жировые запасы, сходна с той, которая наблюдается в целой рыбе (динамика жирности целой рыбы отражает в основном динамику содержания жира в мышцах). Интенсивность расходования и накопления полостного жира выше, чем в целой рыбе. Эти данные, полностью согласующиеся с результатами исследования А. Е. Поря и др. (1961), свидетельствуют о большой лабильности полостного жира, который, в первую очередь, использует-

ся организмом в обменных процессах. В печени мелкой ставриды амплитуда сезонной изменчивости жирности (Виноградова, 1957) так же выше, чем в мышцах.

По положению преднерестового минимума жирности можно судить о времени начала нереста мелкой ставриды. Так, в 1959 и 1960 гг. преднерестовый минимум жирности ставриды приходился на июнь, а в 1961 г. у Крымского и Кавказского побережий он сместился на май. Это связано с более ранним нерестом мелкой ставриды в 1961 г. по сравнению с 1959 и 1960 гг. (Ревина и Сафьянова, 1966).

Как следует из полученных данных, в период зимовки мелкая ставрида в районе Крыма расходует жировые запасы интенсивнее, чем в районе Кавказа. Температура воды зимой в районе Крыма ниже, чем Кавказа (Бибик, 1962). Более суровые условия зимовки, несомненно, и приводят к более интенсивному расходованию жира ставридой.

Давно высказывалось предположение, что значительная часть ставриды из района Крыма летом мигрирует для нагула в северо-западную часть моря, а осенью возвращается обратно (Алеев, 1957). Летом 1961 г. мелкой ставриды в районе Крыма почти не было (Гетман, 1963). На рис. 15 видно, что кривая изменения жирности ставриды в северо-западной части Черного моря как бы вписана в такую же кривую изменения жирности ставриды в районе Крыма. Мы считаем, что это может свидетельствовать о нагуле значительной части мелкой ставриды из района Крыма во второй половине лета и в начале осени в северо-западной части моря.

В июне 1960 г. в районе Казантипа мы проанализировали жирность ставриды, зашедшей в Азовское море. Жирность у этой ставриды была в 2 раза выше (11—12%), чем у ставриды, находившейся в это же время в Черном море. Известно, что ставрида в Азовском море не нерестится, и у нее наступает дегенерация половых продуктов. С этим, несомненно, связано и изменение направленности жирового обмена, приводящее к интенсивному жирированию.

Средняя жирность мелкой ставриды в конце нагула за все годы исследования составляла $10,1 \pm 0,9\%$. Она сильно колебалась по годам ($CV = 23,56$).

Крупная ставрида

Крупная черноморская ставрида — это хищная пелагическая теплолюбивая рыба с длительным жизненным циклом (16—20 лет). Половозрелость наступает на третьем году жизни. Зимует крупная ставрида в юго-восточной части моря, у Анатолийского побережья, весной совершает стремительные нерестовые миграции вдоль Кавказского побережья, но на некотором удалении от него (несколько десятков миль), в июне рассеивается в северо-восточной и восточной частях Черного моря и нерестится, а в июле и августе после завершения нереста прекращает нагул и мигрирует обратно вдоль побережья к местам зимовки. До конца 40-х годов крупная ставрида в уловах почти не встречалась. В конце 40-х и в 50-е годы крупная ставрида стала одной из важнейших промысловых рыб Черного моря. В настоящее время численность крупной ставриды снова почти сошла на нет. До сих пор не ясно таксономическое положение крупной ставриды. Одни авторы (Алеев, 1957; Шавердов, 1966) считают крупную ставриду юго-восточным стадом ставриды *Tg. mediterraneus ponticus* Aleev (к этому же виду относится и мелкая черноморская ставрида), другие (Алтухов, 1962) — самостоятельным видом.

Исследование динамики жирности крупной ставриды мы проводили с 1958 по 1962 гг. (Шульман, 1964а). Собрано и обработано 105 проб, включавших 609 рыб. До нас динамику жирности крупной ставриды у Анатолийского побережья изучал турецкий исследователь Ажара (Асага, 1956), а у Новороссийска — В. К. Ращеперин и В. С. Зверева (1959). В последние годы появилось исследование Е. А. Цуладзе и Л. Е. Цуладзе (1963), рассматривающее динамику жирности крупной ставриды в районе Батуми.

В табл. 12 представлены данные по индивидуальной вариабильности содержания жира в мышцах, печени и внутренней полости крупной ставриды. Эти данные получены в мае 1962 г. на рыбах длиной 40—50 см.

Из данных табл. 12 видно, что индивидуальная вариабильность жирности различных органов крупной ставриды составляет 31,5—44,5%. Динамику содержания жира в теле крупной ставриды на протяжении преднерестовой и нерестовой миграций и нерестового нагула

Таблица 12

Орган, ткань	Жирность, %	n	σ	CV	lim
Мышцы	17,23±1,40	15	5,44	31,57	9,03—26,55
Печень	16,99±1,95	15	7,56	44,52	4,89—30,43
Внутренняя полость	11,41±1,11	14	4,16	36,48	5,13—19,54

мы изучали, в основном, на рыбах размером 41—42 см, составлявших в течение нескольких лет основную массу нерестового стада крупной ставриды. В каждую пробу входило 10 рыб.

При анализе материалов (рис. 18 и 19) прежде всего обращает внимание очень высокий уровень жировых запасов в теле крупной ставриды весной, в начале не-

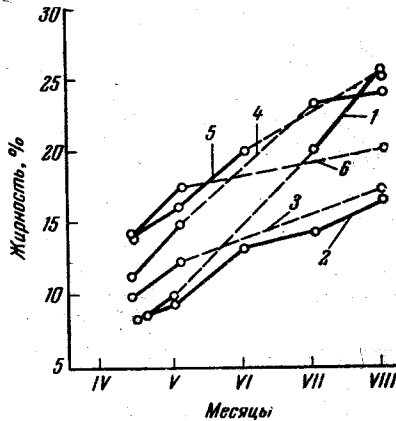


Рис. 18. Изменение содержания жира в мышцах крупной ставриды с апреля по август (за ряд лет):

1 — 1954—1956 гг.; 2 — 1957 г.; 3 — 1958 г.; 4 — 1959 г.; 5 — 1960 г.; 6 — 1961 г.
Каждая точка — среднее арифметическое из нескольких проб.

рестовой миграции, когда рыба отходит от Анатолийского берега с мест зимовки. Жирность крупной ставриды в начале нагула оказывалась нередко выше, чем жирность мелкой ставриды, черноморской хамсы и других черноморских рыб к концу нагула и из года в год неуклонно увеличивалась. Если в 1954—1957 гг. она дер-

жалась на одном уровне¹ и равнялась приблизительно 8%, то с 1958 по 1960 гг. жирность крупной ставриды в апреле увеличилась почти вдвое. Еще более четко это увеличение можно проследить в мае. Как известно, именно с 1958 г. численность крупной ставриды стала

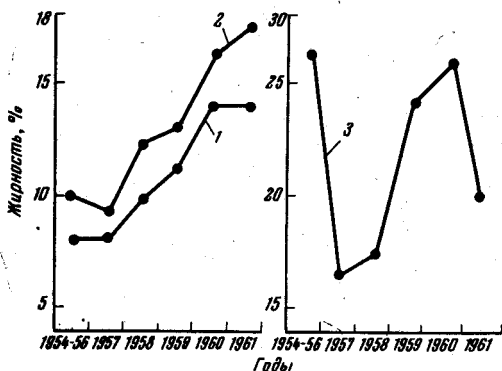


Рис. 19. Изменение содержания жира в мышцах крупной ставриды за ряды лет:
1 — в апреле; 2 — мае; 3 — в августе.

резко уменьшаться (Сафьянова, 1959). Нам кажется, что причину увеличения жирности крупной ставриды в последние годы следует искать в улучшающихся из года в год условиях ее нагула в связи с резким сокращением численности стада.

С конца апреля по конец мая во время нерестовой миграции в организме ставриды интенсивно созревают половые продукты (Ревина и Сафьянова, 1966). Несмотря на значительные энергетические затраты, связанные с преодолением больших расстояний и созреванием гонад, в мышцах крупной ставриды именно в мае интенсивно накапливаются жировые запасы (рис. 20) (ни у одного из исследуемых видов черноморских и азовских рыб в период нерестовой миграции и созревания половых продуктов жир столь интенсивно не накапливался). Указанная особенность жирового обмена крупной ставриды объясняется, безусловно, хищным образом жизни

¹ Данные за 1954—1956 гг. получены А. Ажарой (Асага, 1956), за 1957 г.— В. К. Рашепериним и В. С. Зверевой (1959). В обеих работах анализировали рыбу примерно того же размера, что и мы.

и свидетельствует о больших потенциальных возможностях, которые дает организму в условиях Черного моря хищное питание. Что касается жировых отложений в брюшной полости и печени, то они у крупной ставриды по мере созревания гонад резко снижаются (рис. 21).

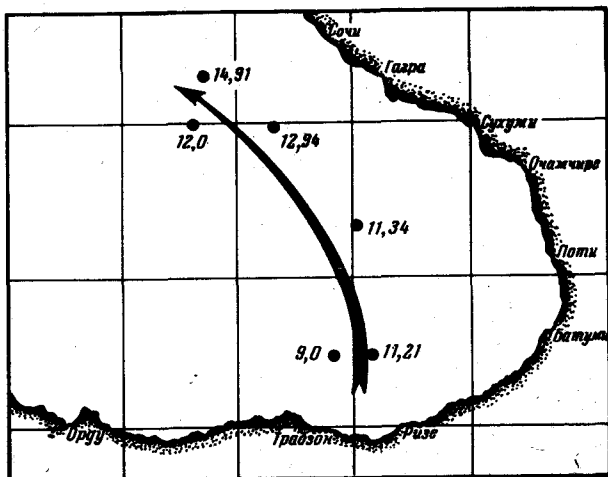


Рис. 20. Изменение жирности крупной ставриды в период весенней миграции (слева от стрелки — 1958 г. справа — 1959 г.).

Следовательно, направленность жирового обмена в мышцах и внутренних органах в период весенней миграции противоположна. Сходную картину наблюдала в период преднерестового нагула Т. Н. Белянина (1966) на беломорской корюшке.

Основные запасы жира у крупной ставриды находятся в мышцах, но их содержание в период весенней миграции не одинаково в различных частях тушки (рис. 22). Содержание жира уменьшается в дорзальном и каудальном направлениях. Больше всего жира содержит передняя брюшная часть тела, меньше всего — задняя спинная часть. Это, несомненно, связано с особенностями движения рыбы. Как известно, основную роль в движении рыб играют мышцы задней части тела. Следовательно, энергетические затраты здесь должны быть выше, чем в остальных частях тела, а содержание жира ниже. Возможно также, что большее количество жира в

брюшной части тела необходимо рыбе для сохранения гонад и других внутренних органов от воздействия низких температур воды.

Данные, сходные с нашими, получены на многих видах рыб, преимущественно хороших пловцах (Подлесный, 1947; Lühmann, 1953; Brandes und Dietrich, 1958; Mogawa, 1955). Брандес и Дитрих (1958) показали, что при созревании рыб расходуются мышечные жиры передней и средней частей тела и совершенно не затрагиваются жиры хвостовой части.

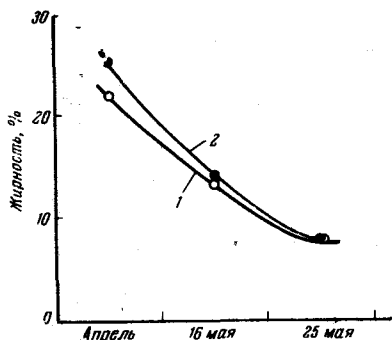


Рис. 21. Изменение содержания жира в печени и брюшной полости крупной ставриды в 1960 г. в начале (апрель), разгаре (16 мая) и конце (25 мая) нерестовой миграции.
1 — в брюшной полости; 2 — в печени.

У крупной ставриды интенсивное накопление жира продолжается и во время нереста. Благодаря этому ко времени окончания нереста ставрида накапливает очень большие запасы жира. Период посленерестового нагула у нее очень короткий.

Уже в конце июля — начале августа крупная ставрида завершает нагул, прекращает питаться и начинает зимовальную миграцию. К этому времени она накапливает в мышцах в отдельные годы до 25, а в некоторых случаях до 30% жира.

Следует, однако, отметить, что в годы, когда летом условия нагула крупной ставриды оказываются плохи-

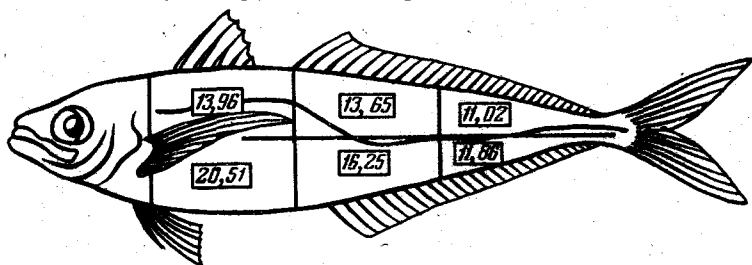


Рис. 22. Содержание жира (в %) в мышцах различных частей тушки крупной ставриды весной 1960 г.

ми (см. рис. 19), ее жирность к концу нагула не превышает 16,5—17,5% (1957—1958 гг.). Плохие условия нагула для крупной ставриды были и летом 1961 г. С мая по август ее жирность увеличилась всего лишь с 17,5 до 20%.

По данным Ажары (1956) и Е. А. Цуладзе и Л. Е. Цуладзе (1963), с конца августа по апрель жирность крупной ставриды неуклонно снижается. Повышение жирности начинается лишь с отходом ставриды от Анатолийских берегов.

Средняя жирность крупной ставриды в период завершения нагула по всем имеющимся данным составляет $21,8 \pm 1,8\%$. Годовая вариабильность жирности — 20,75%.

К особенностям жирового обмена крупной ставриды следует отнести непродолжительный, но чрезвычайно интенсивный период жиронакопления, который сдвинут у нее на весну и лето, и очень короткий посленерестовый нагул. Эти особенности, рассматриваемые в совокупности, говорят о большом своеобразии жирового обмена крупной ставриды, отличающем ее от других рыб Черного моря.

Легче всего можно объяснить сдвиг периода жиронакопления у крупной ставриды на весенне-летнее время. Основной объект питания этой рыбы — молодь шпрота (Логвинович, 1958). Эта молодь наблюдается в Черном море весной и в первую половину лета. По-видимому, раннее начало нагула ставриды и раннее его прекращение, как это считает Н. Н. Данилевский (1969), — результат приспособления этой рыбы к питанию молодью шпрота. Кроме молодежи шпрота в желудках ставриды находят часто и мелкую черноморскую хамсу (Логвинович, 1958; Сафьянова, 1959). Молодь хамсы в больших количествах встречается в Черном море и в августе, когда крупная ставрида уже прекращает нагул. Интересно, что прекращение нагула у ставриды происходит в начале августа и в том случае, когда жирность достигает всего лишь 16—17% (как это было в 1957 и 1958 гг.). Следовательно, если крупная ставрида, несмотря на наличие корма в море, прекращает нагул и начинает зимовальную миграцию, имея всего лишь 16—17% жира, то этого количества ей безусловно достаточно для обеспечения нормального существования в период зимовки. Жир, накапливаемый ставридой сверх этого

количества, можно считать в какой-то степени «избыточным». Об этом свидетельствует также и то, что весной ставрида отходит от Анатолийских берегов, имея все еще очень большой жировой запас. Известно, что все рыбы, накапливающие значительное количество жира в период нагула, почти целиком расходуют его во время зимовки или созревания половых продуктов (Шульман, 1960б). Крупная ставрида в этом отношении представляет исключение.

Накопление крупной ставридой исключительно большого жирового запаса, который в значительной степени остается неизрасходованным, возможно, связано с так называемой гиперфагией (перееданием), которая часто наблюдается в период подготовки к миграциям у птиц. Сама же гиперфагия, несомненно, определяется хищным образом жизни, который позволяет крупной ставриде в Черном море осваивать богатую кормовую базу при отсутствии конкуренции со стороны других рыб.

Впрочем, пока еще трудно говорить о действительном избытке жира у крупной ставриды. Так называемая избыточность нередко обеспечивает надежность функционирования живых систем. Высокое содержание жира у пелагических рыб может служить важным фактором регуляции их плавучести (Алеев, 1963). Возможно, высокая жирность крупной ставриды, сохраняющаяся на протяжении всего годового цикла, как раз и является таким фактором.

Нелегко объяснить и то, что крупная ставрида отходит к местам зимовки за несколько месяцев до ее фактического начала. Ни одна из черноморских рыб не имеет столь длительного интервала между прекращением нагула и началом зимовки. Возможно, этот интервал имеет какой-то пока неясный для нас биологический смысл. Нечто подобное наблюдается и в годовом цикле аральского леща (Никольский, 1965). Большой интервал между завершением жиронакопления и фактическим началом зимовки имеет место также у некоторых планктонных ракообразных. По данным А. П. Сушкиной (1962), *Calanus finmarchicus* сравнительно быстро заканчивает нагул, опускается на глубины, а затем в течение большей части года находится в малоактивном состоянии, постепенно расходуя накопленный жировой запас.

Кажущаяся «несбалансированность» биологии и жирового обмена крупной ставриды с условиями существования в Черном море может также означать, что эта рыба лишь недавно начала осваивать свою «биологическую нишу». Действительно, лишь после массовой вспышки численности в конце 40-х годов крупная ставрида начала интенсивно потреблять кормовую базу Черного моря. Резкое сокращение ее численности в последние годы при полном отсутствии пополнения, несмотря на наличие хорошей кормовой базы, говорит о том, что крупная ставрида не находит условий для массового развития в Черном море.

Содержание жира в теле старших возрастных групп крупной ставриды (рыбы размером 35—36 и 40—50 см) значительно выше, чем у младших возрастных групп (19—25 см). Именно при длине 20—25 см происходит переход ставриды со смешанного на хищное питание. Оно-то и дает возможность рыбе резко увеличить темпы жира накопления и роста.

Барабуля

Барабуля — теплолюбивый бентофаг, обитающий в придонных слоях. Продолжительность жизни — 7 лет. Половое созревание наступает на втором году жизни. Нерест — в июне — июле.

В восточной части Черного моря барабуля образует две экологические формы — жилую и мигрирующую. Первая обитает вдоль Кавказского побережья (главным образом, у Батуми, Супсы, Нового Афона), держится локально и совершает кочевки: весной — на малые глубины (10—20 м) для нереста и нагула, осенью — на глубины 50—80 м на зимовку. Вторая форма весной мигрирует вдоль берегов Кавказа и Крыма на север, доходя до Керченского предпроливья, где нерестится и нагуливается; однако некоторое количество мигрирующей барабули летом встречается и в районе Закавказского побережья. Часть барабули для нагула заходит в Азовское море. Осенью происходят обратные миграции вдоль Кавказского и Крымского побережий на юг. Обе формы барабули различаются морфологически. Кроме того, как показано В. В. Лиманским (1969), мигрирующая и жилая формы обнаруживают четкие серологические различия. И та и другая формы по пищевому спектру существенно не различаются.

В нашем исследовании принадлежность барабули к одной из двух форм любезно определял Н. Н. Данилевский.

Динамику содержания жира в теле барабули мы изучали в 1960—1965 гг. (Шульман, 1966). Всего собрано и обработано 169 проб барабули (3487 экземпляров рыб).

Младшие возрастные группы барабули (особенно неполовозрелые рыбы — сеголетки и годовики) имеют, как правило, более низкую жирность, чем старшие. Различия в жирности между старшими возрастными группами прослеживаются менее четко. Значительные различия в жирности существуют между популяциями барабули. Динамика содержания жира в теле жилой и мигрирующей форм барабули на протяжении годового цикла испытывает однонаправленные колебания, типичные для теплолюбивых форм Азовско-Черноморского бассейна (рис. 23): от зимы к лету наблюдается снижение жирности, связанное с зимовкой и созреванием гонад, а от лета к зиме — повышение уровня жировых запасов, связанное с интенсивным посленерестовым нагулом. Минимальная жирность приходится на нерестовый период (июнь—июль), максимальная — на конец нагула — начало зимовки (ноябрь—декабрь).

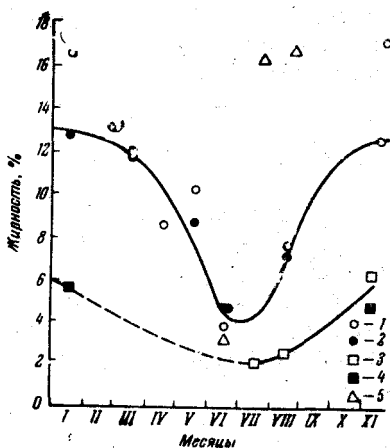


Рис. 23. Изменение жирности в течение года у различных форм барабули:

мигрирующая форма: 1 — 1961 г.; 2 — 1962 г.; жилая форма: 3 — 1961 г., 4 — 1962 г.; 5 — барабуля Азовского моря.

Вместе с тем интенсивность накопления и расходования жира, а вследствие этого и уровень жировых запасов у жилой и мигрирующей форм барабули совершенно различны. Если у первой сезонные изменения жирности происходят в среднем между 2 и 7%, то у второй — между 4—13%. Это позволяет осенью и зимой легко различать обе формы по жирности.

Более высокий уровень жировых запасов у мигрирующей

щей формы барабули, чем у жилой, может быть объяснен различными условиями их откорма. В осенних миграциях на юг принимают участие наиболее крупные и упитанные рыбы. Эти рыбы откармливаются в богатых в кормовом отношении районах бассейна — в Азовском море и в Керченском предпроливном пространстве. Жилая форма барабули нагуливается в Чером море, в менее кормных районах. По мнению Н. Н. Данилевского и А. М. Выскребенцевой (1966), высокий жировой запас обеспечивает мигрирующей барабуле более интенсивное созревание, более жизнестойкое потомство, а тем самым и более мощное пополнение по сравнению с жилой формой. Вероятно, интенсивное расходование жира весной связано у мигрирующей барабули также и с тратой энергии на преодоление больших расстояний во время нерестовой миграции. У мигрирующей барабули, так же как у хамсы и мелкой ставриды, наиболее интенсивное расходование жира происходит после окончания зимовки, в преднерестовый период, когда начинается интенсивное созревание гонад и весенняя миграция.

Значительная часть мигрирующей формы барабули (особенно младшие возрастные группы) заходят в конце мая — начале июня в Азовское море для нагула. В Азовском море нереста барабули не наблюдается; более того, у рыбы происходит резорбция созревших половых продуктов. В июне жирность входящей в Азовское море барабули чрезвычайно низка (см. рис. 23), однако спустя месяц она поднимается до очень большой величины. Такое исключительно интенсивное жиронакопление наблюдалось нами так же у мелкой ставриды, заходящей в некотором количестве в Азовское море для нагула. Резкое повышение уровня жировых запасов у барабули и мелкой ставриды связано не только с богатой кормовой базой Азовского моря, но и с перестройкой метаболизма рыбы в связи с резорбцией гонад. Азовская хамса, которая в Азовском море нерестится и нагуливается, достигает жирности 16—17% лишь осенью. Таким образом, заходящие для нагула в Азовское море барабуля и мелкая ставрида имеют наиболее высокую интенсивность жиронакопления среди всех изученных рыб Азовско-Черноморского бассейна. Жиронакопление у барабули и мелкой ставриды в Азовском море протекают в относительно ограниченные сроки, поэтому их жирность не превышает, как правило, 16—17%.

У Кавказского побережья осенью и зимой в отдельных районах встречается барабуля с жирностью, достигающей 17%. Можно думать, что эта барабуля летом нагуливалась в Азовском море. Средняя жирность мигрирующей формы барабули за 5 лет исследования составляла $9,31 \pm 1,13\%$. Вариабильность жирности — 27,18%.

Смарида

Смарида, или морской окунь, является теплолюбивой рыбой, населяющей прибрежные районы Черного моря. Значительных миграций не совершает. Весной подходит

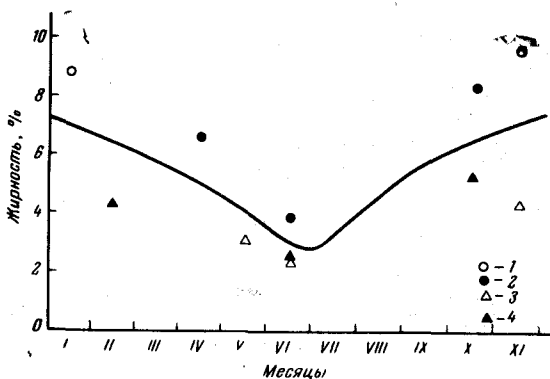


Рис. 24. Изменение жирности смариды у южных берегов Крыма (кружки) и Кавказа (треугольники):

1 и 3 — 1961 г.; 2 и 4 — 1962 г.

в прибрежную зону на нерест и нагул, в конце осени уходит на глубины на зимовку. По характеру питания — всеядная рыба, потребляющая бентос, планктон и мальков рыб. Продолжительность жизни — до 8 лет. Половозрелой становится на втором году жизни.

Динамику содержания жира в теле смариды мы изучали в 1961—1965 гг. (Шульман, 1966). До нас динамику содержания жира в теле смариды не исследовали. Собрано и обработано 97 проб (2001 экземпляр).

По полученным данным, возрастные изменения содержания жира в теле смариды в одних случаях выражены, в других — полностью отсутствуют. Причина такого различия нам не ясна.

Сведений об экологических формах смариды в восточной части Черного моря в литературе нет. Вместе с тем уровень жировых запасов в ее теле (рис. 24) в водах южного берега Крыма всегда выше, чем у смариды из района Кавказа (у первой средняя жирность осенью 9,5, летом 4%, у второй соответственно 5,5 и 2,5%). Это указывает на значительные различия в условиях обитания крымской и кавказской смарид.

Сезонная динамика жирности смариды по своей направленности сходна с той, которая наблюдается у других теплолюбивых черноморских рыб. Средняя жирность смариды в конце нагула за ряд лет составляет $7,07 \pm 0,52\%$. Годовые колебания жирности составляют 16,34%.

Шпрот

Черноморский шпрот является массовой пелагической бореальной формой, населяющей, главным образом, открытые районы моря. Продолжительность жизни 4 года. По характеру питания — планктонофаг. Половозрелость наступает на втором году жизни. Массовый нерест шпрота в Черном море происходит в холодное время года (с октября по март-апрель), достигая наибольшей интенсивности зимой. В отличие от черноморской хамсы шпрот в условиях Черного моря не является стайной рыбой в полном смысле этого слова, большую часть года держится разреженно и образует плотные скопления лишь в северо-западной части моря в период летнего нагула.

По динамике содержания жира в теле шпрота на протяжении годового цикла имеются лишь данные отдельных анализов, проведенных в период летнего промысла Л. П. Миндером (1955), а также данные А. В. Петрова о жирности шпрота в конце весны и осени. Эти данные привели Ю. Г. Алеева (1958) к ошибочному выводу о том, что сезонной динамики жирности у шпрота не наблюдается.

Мы изучали динамику содержания жира в теле шпрота в 1960—1965 гг. (Шульман, 1966). Всего было собрано и обработано 252 пробы шпрота (6489 экземпляров рыб).

Жирность неполовозрелого шпрота (размер 4—6 см), как правило, ниже жирности половозрелых рыб. Воз-

растные различия жирности половозрелых рыб выражены недостаточно четко.

Популяционную изменчивость жирности мы вычисляли в июне 1960 г. (размерная группа 7—8 см), мае 1961 г. и июне 1962 г. (та же размерная группа). Она оказалась равной соответственно 13,8; 21,6 и 25,1%.

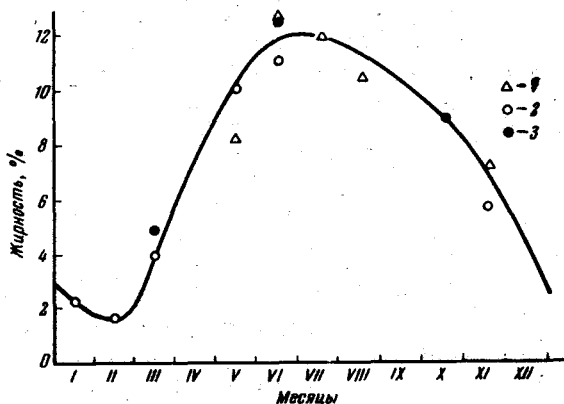


Рис. 25. Изменение жирности шпрота в 1960 (1), 1961 (2) и 1962 (3) годах.

Рассматривая динамику содержания жира в теле шпрота на протяжении годового цикла (рис. 25) можно видеть, что оно бывает минимальным зимой (в феврале всего лишь 1,8%). Содержание жира интенсивно увеличивается в марте — мае, достигая максимума в июне — июле (12%), а затем постепенно снижается в августе и сентябре; темп снижения значительно увеличивается в октябре и ноябре.

Таким образом, резкое падение жирности шпрота совпадает с началом массового нереста, а минимальная жирность — с периодом его наибольшей интенсивности. После завершения нереста жирность шпрота увеличивается. Максимальный уровень жировых запасов приходится на время, когда основная масса шпрота уже закончила или еще не начала нереститься.

Сопоставление динамики жирности черноморского шпрота и черноморской хамсы показывает, что сезонные циклы изменений содержания жира в теле этих двух наиболее массовых рыб Черного моря сходны по численным показателям (интенсивности накопления и

расходования жира), но прямо противоположны по направленности, т. е. находятся в противоположных фазах. Различия в направленности процессов жиронакопления у шпрота и хамсы объясняются особенностями их биологии. Шпрот и хамса в Черном море, как виды-антиподы, занимают различные экологические ниши (Алев, 1958; Асланова, 1954; Стоянов, 1953). Ареал шпрота приурочен в основном к температурам воды 5—18°С, размножается он зимой, обитает на сравнительно больших глубинах, питается в течение всего года преимущественно представителями холодолюбивого комплекса — *Calanus*, *Pseudocalanus*, *Sagitta* (Петипа и др., 1965). В то же время размножение и нагул черноморской хамсы (теплолюбивой средиземноморской формы) происходят в наиболее теплое время, преимущественно в верхних слоях Черного моря. Противоположность сезонных изменений жирности шпрота и хамсы объясняется различными сроками их массового нереста и нагула.

Труднее объяснить сходные величины интенсивности накопления и расходования жира у хамсы и шпрота, а вследствие этого близкие значения максимальной и минимальной жирности у обоих видов. В Черном море наиболее активные процессы жизнедеятельности хамсы и других теплолюбивых рыб ограничены теплым временем года. Жировые запасы теплолюбивых рыб используются не только в процессе созревания гонад, но и в период зимовки, когда они расходуются на поддержание нормальной жизнедеятельности организма в условиях сокращенного поступления питательных веществ извне. У хамсы часть жировых запасов мобилизуется также во время зимовальных и нерестовых миграций. У шпрота, в отличие от хамсы, ни зимовок, ни протяженных миграций не наблюдается. Более того, по данным А. П. Кусморской (1955), шпрот в течение круглого года интенсивно нагуливается и интервалов в питании, как это наблюдается у теплолюбивых рыб зимой, у него нет. Следовательно, критические периоды в его годовом жизненном цикле отсутствуют.

Причина относительно высокого уровня жировых запасов у шпрота нам не совсем ясна¹. Возможно, она заключается в следующем.

¹ Иногда летом жирность отдельных размерных групп шпрота достигает 16—18%. Такую же высокую жирность у шпрота наблюдал и Л. П. Миндер (1955).

Как отмечает Н. Е. Асланова (1954), летом шпрот совершает регулярные суточные вертикальные миграции. В светлое время он держится на значительной глубине в охлажденных слоях воды, а ночью поднимается в поверхностные слои, нагретые до температуры 20° С и выше. В верхних слоях воды шпрот интенсивно питается зоопланктоном, представленным здесь как холодолюбивыми (также поднимающимися ночью из глубин), так и теплолюбивыми формами. Таким образом, амплитуда колебаний температуры воды, с которыми приходится сталкиваться шпроту летом, очень велика. При этом верхняя зона таких температур находится значительно выше оптимальных для шпрота значений.

Теплоизолирующие свойства жировой ткани животных общеизвестны. В период зимовки жировая ткань рыб (и других животных) наряду с энергетической выполняет также и теплоизолирующую функцию, предохраняя организм от чрезмерного охлаждения. Вполне вероятно, что жировая ткань шпрота является фактором, изолирующим холодолюбивую рыбу от чрезмерного воздействия высокой температуры воды.

Интересно сопоставить динамику содержания жира в теле черноморского шпрота с динамикой жирности других представителей этого вида, широко распространенного в бассейнах Балтийского и Северного морей, у Фарерских островов и т. д. В этих районах шпрот нерестится при температуре, сходной с черноморской (Световидов, 1964). У Фарерских островов массовый нерест шпрота происходит с марта по май, в Северном море — с марта по август, в Балтийском — с июня по август (Горбунова, 1958).

К сожалению, данные по сезонным циклам изменений жирности имеются только для шпрота в Балтийском море (*Sprattus sprattus balticus*). Сезонные изменения жирности балтийского шпрота находятся в точном соответствии с половым циклом этой рыбы. Летом, в период массового нереста, жирность шпрота минимальна; период интенсивного жиронакопления приходится на конец лета и осень; максимальной жирности шпрот достигает к зиме; от зимы к лету параллельно с созревaniem гонад жирность шпрота понижается до минимума (Канд и Горбачева, 1950; Elwertowski, Maciejczyk, 1958; Mankowski и др., 1961; Mikicinska, 1955; Moga, 1955).

Таким образом, у балтийского и черноморского шпрота в соответствии со временем их массового нереста оказываются противоположными и сезонные циклы изменений жирности.

Следовательно, в процессе освоения ареала у шпрота происходили изменения циклов метаболизма (и, в частности, жирового обмена), которые обеспечивали наилучшие условия для нереста, т. е. для воспроизводства численности популяции в новых районах обитания. Поэтому в далеко отстоящих друг от друга участках ареала сезонные ритмы физиологических процессов у шпрота оказались в противоположных фазах.

Следует отметить, что максимальный уровень жировых запасов у балтийского шпрота оказывается более высоким, чем у черноморского. К декабрю жирность балтийского шпрота достигает, как правило, 16—20% и лишь в Финском заливе не превышает 12—13%, летом же она составляет 2—4% массы тела. Высокий уровень жировых запасов у балтийского шпрота по сравнению с черноморским, несомненно, имеет приспособительное значение. В зимний период температура воды в Балтийском море падает до 2°С (Зенкевич, 1963), т. е. становится ниже оптимальных для шпрота значений. Вследствие этого в Балтийском море в отличие от Черного у шпрота наблюдается период зимовки (Асланова, 1954; Световидов, 1952). Поэтому балтийскому шпроту и необходим больший жировой запас по сравнению с черноморским.

Средняя жирность шпрота в конце весенне-летнего нагула (июнь) за все годы исследования составляет $11,2 \pm 0,53\%$, годовая вариабильность жирности 11,52%.

Мерланг

Черноморский мерланг представляет собой холодолюбивую форму, приспособившуюся к условиям жизни в теплом Черном море. Диапазон температур, предпочитаемых мерлангом, лежит между 4 и 15°С. Мерланг в Черном море нерестится круглый год, при этом массовый нерест приходится на зимние месяцы. В противоположность черноморскому, мерланги, населяющие Северное, Балтийское и Баренцево моря, нерестятся летом. Мерланг — придонная рыба, обитающая на значительных для Черного моря глубинах. Мерланг не совершает

значительных миграций. Его перемещения представляют собой кочевки: весной на меньшие глубины (верхняя граница ареала лежит на глубине 15—30 м), осенью — на большие (до 80—120 м). В пищевом спектре мерланга преобладает рыба, в меньшем количестве — ракообразные.

Продолжительность жизни черноморского мерланга 6 лет. Половозрелым становится на втором году. Данные по динамике жирности черноморского мерланга (целых рыб) отсутствовали.

Мы изучали динамику жирности мерланга в 1961 и 1962 гг. на целых рыбах и отдельно на печени (Шульман, 1966). Была обработана 81 проба (1594 экземпляра рыб). Четкой зависимости между жирностью и возрастом мерланга не прослеживается. Популяционная изменчивость

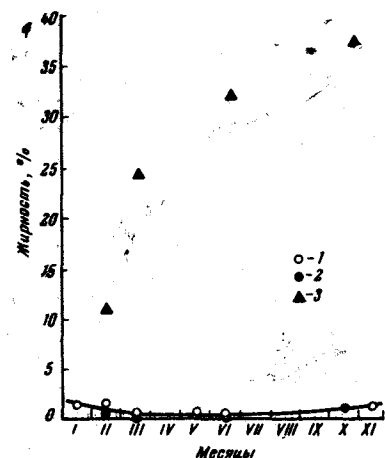


Рис. 26. Изменение жирности мерланга:

1 — 1961 г. (целая рыба); 2 — 1962 г. (целая рыба); 3 — 1962 г. (печень).

жирности для размерной группы 10—12 см в марте 1961 г. составляла 43,7%.

Содержание жира в теле черноморского мерланга в течение года колеблется от 0,5 до 2% (рис. 26). Основным органом накопления жира у мерланга является печень. Жирность ее составляет от 10 до 40% сырой массы тела. Сходные данные по печени мерланга получены З. А. Виноградовой (1957). Жирность тушки мерланга (без печени) лишь изредка достигает 1%. В пересчете на абсолютное количество (в г) в тушке мерланга размером 19—20 см и массой 90 г содержится менее 1 г жира, в то время как в печени количество жира составляет 3—4 г.

Приведенные материалы хорошо согласуются с данными, полученными по мерлангу и другим тресковым (пикша, треска, сайда) Баренцева, Балтийского и дальневосточных морей. Содержание жира в тушках (или в мышцах) тресковых, как правило, ниже 1%, а в печени

колеблется между 10 и 40—70% ее сырой массы (Кизеветтер, 1942; Клейменов, 1962; Bogucki, Trzesinski, 1950; Kordyl, 1951; Morawa, 1955; Tomoto, 1954).

Максимальное содержание жира в печени черноморского мерланга наблюдается летом и осенью, минимальное — зимой. Следовательно, накопление жировых запасов приходится на нагульный период и продолжается большую часть года, а их расходование — на разгар нереста. Согласно литературным данным, у тресковых содержание жира в печени резко падает, как и у черноморского мерланга, в нерестовый период, что связано с расходом энергии в процессе созревания гонад и нереста. Однако массовый нерест у тресковых в северных и дальневосточных морях приходится на весенне-летний период, поэтому в это время происходит наибольший расход жира, и минимальная жирность у них бывает летом. У мерланга же имеется полная аналогия со шпротом. Нерестовый период мерланга удлиняется по мере передвижения от северных границ ареала к южным. Разгар нереста перемещается с весенних и летних месяцев в северных широтах на зимние в умеренных. А соответственно с этим изменяется сезонный цикл жирового обмена: накопление жира с летне-осеннего периода перемещается на весенне-летний, максимальный уровень жировых запасов с зимы передвигается на лето, а минимальный — с лета на зиму.

У большинства тресковых в отдельные периоды годового цикла интенсивность питания в связи с ухудшением кормовой базы снижается (Световидов, 1964). У черноморского мерланга значительных колебаний в интенсивности питания по сезонам не наблюдается (Бурдак, 1964). По-видимому, весь жировой запас мерланга используется для обеспечения энергией формообразовательных процессов и нереста. У остальных же тресковых значительная часть жировых запасов используется на поддержание нормального уровня метаболизма в периоды пониженной интенсивности питания. Возможно, часть энергетических запасов расходуется во время нерестовых и нагульных миграций, которые у многих тресковых хорошо выражены.

Возникает вопрос о приспособительном значении малых жировых запасов в теле черноморского мерланга и других тресковых. Действительно, если принять, как это делает И. В. Кизеветтер (1942), что масса печени у

тресковых может достигать 8% массы тела, то и тогда общая масса жира, аккумулированного в печени и мышцах, не превысит 5% массы тела. В большинстве случаев печень тресковых составляет 2—6% массы тела (Клейменов, 1962; Kordyl, 1951; Кривобок и Тарковская, 1967). Следовательно, общая жирность тресковых не превышает 1—4% массы тела. Как было показано выше, жирность черноморского мерланга (целой рыбы) составляет 0,5—2% массы тела.

Из-за низкой жирности тресковых относят к категории так называемых тощих рыб. У рыб, отнесенных к этой категории, несмотря на разную локализацию жировых запасов, общее количество депонированного жира не превышает 1—4% массы тела, а часто составляет лишь доли процента.

К тощим рыбам относят представителей различных систематических групп, различающихся по важным особенностям биологии. Сюда входят морские и речные виды, холодолюбивые и теплолюбивые формы, мигранты и оседлые рыбы, бентофаги и хищники. В их биологии имеется единственная характерная черта, общая для всех тощих рыб — они обитатели придонных слоев воды. На это обстоятельство обратила внимание З. А. Виноградова (1957).

Еще Полиманти (1913), изучая рыб Неаполитанского залива, показал, что у бентических форм жирность ниже, чем у пелагических. При этом жирность донных рыб тем меньше, чем глубже они обитают. Он объяснял это гидростатической функцией жира. На эту же функцию жира у рыб указывали Тейлор (1924) и Пирс (1925). Особенно подробно этот вопрос рассматривает Ю. Г. Алеев (1963). На многочисленных примерах он показал, что депонированный в теле рыбы жир вследствие своей малой плотности является важным гидростатическим фактором, в значительной степени регулирующим плавучесть рыбы (под плавучестью понимают разность между плотностью рыбы и воды, в которой эта рыба обитает).

Мы считаем, что чрезвычайно малое содержание жира в теле перечисленных выше придонных рыб (тощих) — одно из приспособлений, обеспечивающих уменьшение их плавучести. Естественно, чем ниже плавучесть рыбы, тем меньше действует на нее гидростатическая сила выталкивания и тем меньше должно затрачиваться

энергии для поддержания статического положения тела в придонном слое воды. Пелагическим рыбам (особенно активным пловцам), у которых плавучесть высокая, свойственна и высокая жирность (Алеев, 1963).

У тощих рыб жир никогда не распределен равномерно по всему телу, а локализован, как показал Г. Ф. Бромлей (1934), либо в печени, либо на кишечнике, либо в некоторых других тканях и органах. Характерной чертой физиологии тощих рыб, определяемой особенностями экологии, является концентрация их жировых запасов в активных органах и тканях. Такая концентрация, по-видимому, способствует повышению лабильности энергетических запасов и эффективности их использования, что, вероятно, может в какой-то степени компенсировать «недостаток» жира в теле тощих рыб. Можно предположить, что значительную роль в энергетическом обмене тощих рыб играют белки.

Бычок-кругляк

Бычок-кругляк — самый многочисленный среди азовских бычков вид, играющий существенную роль в продукционных процессах, происходящих в Азовском море. Как и другие бычки, кругляк представляет собой придонную эвригалинную и эвритермную форму, населяющую все Азовское море. По характеру питания — бентофаг. В пределах Азовского моря совершает кочевки — весной и летом в прибрежную зону для нереста и нагула, осенью отходит на большие глубины, где зимует. Бычки обладают ярко выраженным половым диморфизмом, который проявляется в темпе роста, сроках созревания и т. д., поэтому изучение динамики жирности бычков мы проводили с разделением полов. Продолжительность жизни кругляка 3—4 года.

До нашего исследования имелись лишь данные В. Э. Озецкого, В. Н. Кефера и М. Н. Мангуби (1936), показавших, что содержание жира в мышцах азовских бычков очень мало (около 1% массы тела) и незначительно колеблется на протяжении годового цикла. Основные запасы жира у бычков находятся в печени. Поэтому свое исследование мы сосредоточили на изучении динамики жирности именно этого органа (наши определения, проведенные в разное время года на мышцах кругляков, подтвердили данные В. Э. Озецкого и др.).

Динамику содержания жира в печени бычка-кругляка мы изучали ежемесячно с июня 1965 по июнь 1966 г. на наблюдательных пунктах в Мысовке (Казантип), Жуковке и в рейсах экспедиционных судов (Шульман, 1967а). Анализировали индивидуальные пробы (в каждую пробу входила одна рыба). Исследованием охваче-

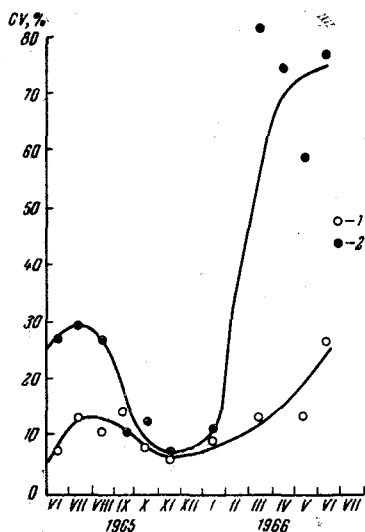


Рис. 27. Индивидуальная вариация жирности бычка-кругляка:

1 — самцы; 2 — самки.

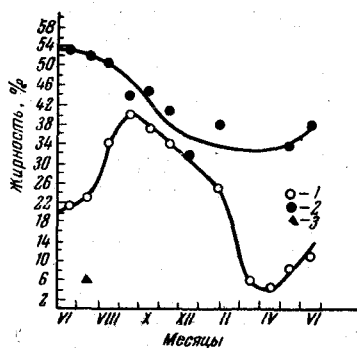


Рис. 28. Изменение жирности печени бычков в 1965 и 1966 гг.:

1 — самцы; 2 — неполовозрелые самцы; 3 — отнерестившиеся самцы.

ны все возрастные группы бычков (годовики, двух- и трех-годовики), исключая сеголетков. Всего было собрано и обработано 753 пробы бычков.

Возрастные и размерные различия в жирности печени бычков оказались не выраженными, поэтому мы рассматриваем полученные материалы без деления на размерные и возрастные группы. Индивидуальная вариация жирности печени самцов бычков (7—27%) намного ниже, чем печени самок (8—82%) (рис. 27). У самцов (все они неполовозрелы) CV мало меняется на протяжении годового цикла, у самок — резко возрастает в преднерестовый и нерестовый период, когда запасы жира в печени рыб снижаются. По-видимому, это связано с различиями в темпе созревания самок бычков.

Процентное содержание жира в печени бычков значительно изменяется на протяжении года (рис. 28). При этом уровень жировых запасов и характер изменений жирности различается у самцов и самок. Сопоставление приведенных материалов с данными по биологии бычков показывает, что важнейшими факторами, определяющими характер ритмов накопления и расходования жира у бычков, являются генеративные процессы, нагул и зимовка. Половые различия в динамике жировых запасов в печени бычков определяются созреванием половых продуктов.

Самки бычка-кругляка созревают на втором году жизни (1+) и нерестятся ежегодно (нерест происходит с апреля по июнь). Самцы созревают и нерестятся лишь на третьем (2+) или четвертом (3+) году, а после нереста охраняют гнездо с молодью и в основной своей массе погибают от истощения. В. А. Костюченко (1961) отмечает, что более позднее созревание самцов бычка по сравнению с самками приводит к значительно более интенсивному линейному росту самцов. То же, несомненно, происходит и с жиронакоплением. У самцов до созревания (2+ ÷ 3+) жировые резервы печени совершенно не вовлекаются в процессы генеративного синтеза, поэтому незрелые самцы имеют очень высокое содержание жира в печени (30—55% против 5—40% у самок).

Интересно, что в результате зимовки у незрелых самцов расходуется лишь $\frac{1}{3}$ или $\frac{1}{2}$ часть накопленного жира. У самок, у которых в период голодной зимовки и после ее окончания происходят интенсивные процессы созревания, жир печени расходуется почти нацело. То же наблюдается у самцов в период их созревания, нереста и охраны гнезда. Следовательно, для обеспечения генеративных процессов у бычков мобилизуется гораздо большее количество жировых запасов, чем для зимовки. По образному выражению В. А. Мейена (1939), «генеративные процессы — это тот внутренний стержень, вокруг которого разворачиваются все процессы жизнедеятельности организма». Это целиком относится к жировому обмену, направленность и интенсивность которого у рыб определяется половыми циклами.

Обращают на себя внимание различия в жирности печени бычков по годам: в июне 1966 г. она была гораздо ниже, чем в июне 1965 г. (несмотря на одинаковую

степень развития половых продуктов). Эти различия, очевидно, указывают на неодинаковые условия нагула в эти годы.

Другие рыбы Азовско-Черноморского бассейна

Кроме описанных выше рыб, динамику содержания жира в теле которых мы изучали более или менее подробно, было проведено несколько определений жирности пузанка, сельди, скумбрии и атерины (Шульман, 1969). Все эти рыбы — мигранты: пузанок, сельдь и атерина заходят на нерест и нагул в Азовское море, скумбрия нерестится в Средиземном море, а нагуливается в Черном.

Всего по этим рыбам собрано и обработано 58 проб (1125 рыб). Анализ полученных данных показывает, что у скумбрии и пузанка существует четкая зависимость между жирностью и размерами (возрастом). У сельди и атерины эта зависимость прослеживается плохо. Направленность динамики жирности у двух последних видов такая же, как у других теплолюбивых черноморских рыб. Жирность у пузанка и сельди достигает такой же большой величины, как и у азовской хамсы и тюльки. При этом жирность пузанка выше, чем сельди. Содержание жира в теле атерины, нагуливающейся в Азовском море, осенью значительно выше, чем у атерины, нагуливающейся в Черном море.

Рыбы Средиземного моря

Имеются лишь отдельные сведения о жирности средиземноморских рыб (Arrignon, 1966; Demir, 1965; El Saby, 1933; Gero, 1961; Herzberg, 1967). Однако они слишком отрывочны и несистематичны, чтобы по ним можно было делать определенные выводы.

Жирность средиземноморских рыб мы изучали в рейсе научно-исследовательского судна «Академик Ковалевский» в августе — октябре 1969 г. (Шульман, 1970). Были обследованы районы центрального Средиземноморья, охватывающие зону прибрежного шельфа и имеющие благоприятные условия для нагула рыб: залив Манфредония и Венецианский залив в Адриатическом море, Тунисская банка (вблизи островов Керкена),

Лионский залив и некоторые другие районы. Был собран материал по шпроту, анчоусу, сардине, двум видам ставриды, двум видам султанок, ласкирю, смарида, макрелешуке, атерине и светящемуся анчоусу.

Во время наших работ у теплолюбивых рыб (анчоус, ставрида, султанка, атерина и др.) был в разгаре период нагула, у холодолобивого шпрота начинался преднерестовый период, когда жирность этой рыбы особенно велика. Всего для определения жирности собрана 101 проба (1750 рыб).

Жирность большинства исследованных средиземноморских рыб в период посленерестового нагула (анчоус, мелкая ставрида, султанка, ласкирь, смарида, атерина, а также светящийся анчоус и макрелешука) составляет в среднем 1—6% (размах колебаний от 0,5 до 9%) (Шульман, 1970). Эти данные согласуются с материалами, опубликованными в литературе. Они свидетельствуют о низком уровне жиронакопления у большинства средиземноморских видов — гораздо более низком, чем у соответствующих им близких видов черноморских и азовских рыб.

Удивляет поразительно высокая жирность шпрота в Венецианском и Лионском заливах и сардины в Лионском заливе (13—20 и 22% соответственно). Сведений о столь высокой жирности средиземноморских рыб в литературе мы не встречали. Жирность шпрота в указанных районах заметно выше жирности шпрота в заливе Манфредония (1—7%), черноморского шпрота в период завершения нагула (10—14%) и находится на уровне жирности балтийского шпрота.

Жирность сардины Лионского залива значительно выше жирности сардины в других районах Средиземного моря (2—6%) и атлантической сардины (10—15%) (Gero, 1961; Hickling, 1938). По-видимому, шпрот и сардина успешно осваивают высокую кормовую базу Венецианского и Лионского заливов, резко отличающихся в этом отношении от других районов Средиземного моря.

Судя по размерному составу, шпрот в Венецианском и Лионском заливах имеет очень высокий темп роста (рыбы размером 100—140 мм, по данным Л. С. Овен и Л. П. Салеховой (1970), — двухгодовики. Этот темп роста значительно более высокий, чем у черноморского шпрота. Таким образом, кормовая база Венецианского и Лионского заливов обеспечивает шпроту возможность

осуществлять одновременно интенсивные процессы жиронакопления и роста.

У анчоуса, ставриды и барабули более интенсивный, чем в Черном и Азовском морях, рост тормозит жиронакопление.

У крупной средиземноморской ставриды жирность составляет 12%, т. е. она выше, чем у мелкой средиземноморской, но значительно ниже, чем у крупной черноморской ставриды (18—30%).

Атлантическая сардина

Динамику жирности атлантической сардины мы изучали во время ее подготовки к нересту в июле — августе и сентябре 1959 г. у западного побережья Африки в районе Дакара (Шульман и Демидов, 1961).

Сардина в районе Дакара держится с начала июня до конца сентября. Несмотря на то, что размерный состав сардины в этом районе подвержен некоторым колебаниям, одни и те же ее группировки находятся у Дакара продолжительное время.

Биологические анализы сардины, проводившиеся по несколько раз в день, показали, что с конца июля по вторую декаду августа включительно половые железы сардины находились на II стадии зрелости. В третьей декаде августа у основной массы сардины наблюдалась стадия II—III, некоторая часть находилась уже в III стадии. В первой декаде сентября у сардины началось интенсивное созревание гонад. Стали преобладать стадии III и III—IV. Во второй декаде сентября половые железы рыбы перешли в основном в IV стадию зрелости. В третьей декаде сентября рыба созрела и ушла на нерест. Таким образом, удалось проследить за сардиной в продолжение преднерестового периода до момента его завершения и перехода рыбы в следующий период годового цикла — нерестовый.

Результаты анализов сардины приведены на рис. 29. Собрана и обработана 51 проба сардины (2509 рыб). Жирность сардины в районе Дакара в августе — сентябре 1959 г. составляла 0,5—4,5%. Колебания жирности сардины внутри одноразмерных групп в близлежащие дни, несомненно, указывают на некоторую физиологическую неоднородность анализируемой рыбы. Однако эти колебания не столь значительны, чтобы затушевать изме-

нение жирности рыбы от начала августа до конца сентября. Оно выражается в уменьшении жирности сардины всех размерных групп, кроме первой (11—12 см), от

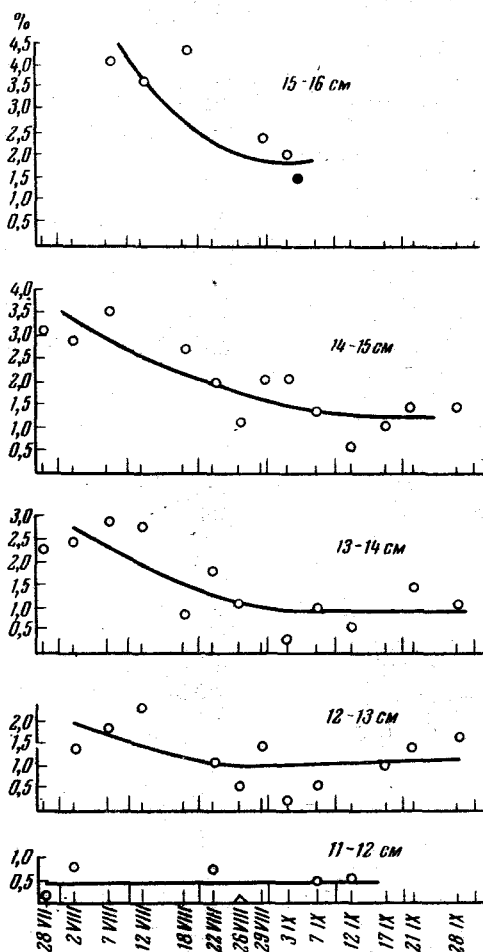


Рис. 29. Изменение жирности атлантической сардины разной длины в районе Дакара в 1959 г., %.

начала августа к началу сентября. Наиболее резко это уменьшение прослеживается в двух первых декадах августа. В третьей декаде августа оно менее выражено.

На протяжении всего сентября жирность сардины остается на одном уровне.

По данным Н. С. Хромова (1960), сардина летом и осенью у Дакара питается не интенсивно. То же наблюдалось и в августе—сентябре 1959 г. Таким образом, изменение жирности сардины в это время целиком зависит от изменений состояния самой рыбы. Таким изменением, несомненно, является созревание половых желез сардины, на обеспечение которого расходуются жировые запасы рыбы. Наиболее резкое падение содержания жира в теле сардины происходит в первой и второй декадах августа, когда визуально половые железы рыбы не изменялись (гонады сардины находились на II стадии зрелости). При переходе желез сардины во II—III стадию (третья декада августа) падение жирности становится менее резким, и, наконец, при переходе гонад в III и IV стадии падение жирности прекращается.

Как известно, визуальное определение стадии зрелости гонад не дает полного представления о процессах, происходящих в генеративной ткани (Мейен, 1939). В частности, на II стадии зрелости гонад, особенно незадолго до их перехода в стадию II—III и III, в железах происходят интенсивные процессы дифференцирования генеративной ткани, не обнаруживаемые при макроскопических определениях. Переход желез в последующие стадии в большей степени связан не с дифференцированием, а с ростом генеративной ткани. Процессы дифференцирования требуют значительно больших энергетических затрат, чем процессы роста. Именно этим, вероятно, объясняется более значительное падение жирности сардины в начале августа по сравнению с последующим временем. Сходные данные были получены на азовской хамсе, у которой скрытые процессы дифференцирования генеративной ткани также вызывают гораздо большую мобилизацию жировых резервов, чем процессы видимого роста гонад. Итак, мобилизация жира в связи с созреванием гонад начинается задолго до видимого изменения половых желез рыбы. Это наглядно показывает недостаточность макроскопического анализа состояния зрелости половых продуктов у рыб. Действительно, если судить только по результатам такого анализа, то интенсивные процессы созревания гонад у сардины начались лишь в конце августа—начале сен-

тября. До этого половые продукты рыбы как будто бы находились в состоянии покоя. На деле же именно этот период кажущейся статичности в состоянии гонад оказался наиболее динамичным с точки зрения мобилизации энергетических ресурсов в организме.

Сравнение данных по жирности различных размеров групп сардины в первую и вторую декады августа показывает, что между содержанием жира в теле рыбы и ее размерами существует линейная зависимость

$$F = -a + bL,$$

где F — жирность сардины, % сырой массы;

L — длина рыбы *см*;

a и b — коэффициенты, равные соответственно 7,63 и 0,75.

По этой формуле можно рассчитать, какую жирность должна была иметь в начале августа сардина более крупных размеров, не встречавшаяся в уловах в районе Дакара в 1959 г. Так, сардина размером 17—18 *см* должна была иметь жирность 6,5%, а сардина размером 20—21 *см* — 8%. Эти цифры сходны с теми данными по жирности сардины, которые получены в августе 1957 г. для района Дакара (Коржова, 1960) и Сенегала (Manguy et Doutre, 1958).

Жирность в течение августа падает у различных размерных групп сардины не одинаково. Чем крупнее рыба, тем это падение резче выражено. Это приводит к тому, что в начале сентября зависимость между жирностью и размерами сардины становится значительно менее заметной, чем в августе. Такое уменьшение жирности сардины разных размерных групп связано с неодинаковой интенсивностью созревания половых продуктов. Увеличение интенсивности созревания половых продуктов у рыб с возрастом приводит к увеличению энергетических затрат, связанных с обеспечением этого созревания. В результате прямая зависимость между жирностью и возрастом сардины временно исчезает. У самой мелкой сардины (11—12 *см*), у которой гонады развиты слабо, падение жирности вообще не наблюдается. Жирность у этой размерной группы все время находится на очень низком уровне: по-видимому, пища у нее идет, главным образом, на интенсивный белковый рост, что отмечено для младших возрастных групп многих других видов рыб (Карзинкин, 1952).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Индивидуальная, возрастная и популяционная изменчивость жирности

Изучение динамики содержания жира в теле рыб Азовско-Черноморского бассейна и сопоставление полученных данных с литературными позволяет сделать некоторые общие заключения об особенностях изменчивости жирности рыб.

В литературном обзоре указывалось, что многие авторы, изучая динамику жирности рыб (находящихся в сходном физиологическом состоянии и одинаковом возрасте), отмечают большую **индивидуальную изменчивость** содержания жира в их теле. По данным некоторых авторов, эта изменчивость достигает 100—200% и более. Однако, как это ни странно, до последнего времени отсутствовали работы, где индивидуальная изменчивость жирности рыб была бы оценена с помощью статистического анализа. В лучшем случае авторы приводят пределы колебаний жирности (лимиты), в то время как критерием изменчивости признака, как известно, является прежде всего коэффициент вариации (*CV*). Необходимо также отметить, что достаточно точно изменчивость признака можно определить лишь на репрезентативном материале. Все это заставляет настороженно относиться к утверждениям о том, что индивидуальная изменчивость жирности рыб достигает сотен процентов.

Лишь в работе В. И. Лисовской (1968), проведенной на черноморской хамсе, ставриде и шпроте, материалы по индивидуальной изменчивости жирности обработаны статистически. Правда, автор не приводит коэффициентов вариации по индивидуальной изменчивости жирности. Наши пересчеты показали, что эти коэффициенты сходны с теми, которые получены при наших исследованиях.

Определение индивидуальной изменчивости жирности рыб, проведенное нами на азовской хамсе, мелкой и крупной ставриде и бычке-кругляке, показало, что хотя она и варьирует в широких пределах (от 7 до 83%), но никогда не достигает 100%. Более того, сама изменчивость подчиняется определенным закономерностям.

У рыб в состоянии функционального покоя (хамса — в конце нагула, самцы бычков — осенью и зимой) инди-

видуальная изменчивость жирности составляет 7—20%, т. е. не является большой. А это означает, что внутри одной популяции в периоды стабилизации обмена, несмотря на безусловно имеющую место физиологическую разнокачественность, существует известная однородность особей, определяемая общностью условий существования, поведения и характера обмена. Такой вывод согласуется с представлением Н. В. Лебедева (1967) о морфофункциональной близости особей в «элементарных популяциях» рыб.

В периоды подготовки к нересту и нереста индивидуальная вариабильность жирности рыб (мелкая и крупная ставрида, половозрелые бычки) очень высока. Она, безусловно, свидетельствует об увеличивающейся разнокачественности особей в популяции, связанной с разновременностью созревания. По-видимому, по величине индивидуальной изменчивости жирности рыб в популяции можно судить об особенностях ее состояния, на что указывают Г. Д. Поляков (1958) и Г. В. Никольский (1965).

Интересно, что индивидуальная вариабильность жирности повышается у рыб при снижении жировых запасов. В связи с этим неправильно считать, как это делают некоторые авторы (El Saby, 1933, например), что индивидуальные колебания от 0,5 до 1,5% относительно меньше, чем от 5 до 15%.

В отличие от индивидуальной изменчивости жирности рыб ее **возрастная изменчивость** исследовалась многими авторами с привлечением строгих количественных оценок (Hata, Tashiro, 1953; Acara, 1956; Oya a. oth., 1937; Thurow, 1957; Morishita, a. oth., 1966; Вещезеров, 1934; Миндер, 1934). Для многих видов рыб (сайра, скумбрия, японский анчоус, речной угорь, лещ) этими авторами, так же как и нами для хамсы, ставриды, барабули, шпрота, пузанка, скумбрии и сардины, найдена прямолинейная зависимость жирности от возраста или размеров рыбы. Однако характер возрастной изменчивости жирности рыб в целом оказывается гораздо более сложным, чем кажется на первый взгляд.

Неоспоримо, что жирность молодежи и неполовозрелых рыб ниже, чем жирность старших возрастных групп. Это объясняется преобладанием у младших возрастных групп рыб процессов белкового роста над жиронакоплением. Наиболее четко прямолинейная зависимость

жирности от возраста проявляется у рыб с длительным жизненным циклом, сильно отличающихся обычно по размерам. Сопоставление же рыб смежных размерных и возрастных групп, а также исследование динамики жирности рыб не в ограниченный период, а на протяжении всего годового цикла, заставляет усомниться в универсальности отмеченной зависимости. Следует говорить лишь о тенденции к увеличению жирности с возрастом.

У некоторых исследованных нами видов рыб (азовская и черноморская хамса, ставрида, барабуля, шпрот, сардина) в период нереста прямолинейная зависимость жирности от возраста может исчезать или становиться обратной. Это связано с более интенсивным у старших возрастных групп расходом жировых запасов на созревание половых продуктов, так как нерест у них значительно более интенсивный, чем у младших. Подобные же данные получены для атлантической сельди, балтийского шпрота, корюшки, ряпушки, сазана, камбал, черноморских кефалей и некоторых других видов.

У азовской хамсы, а также, вероятно, у некоторых других рыб (сельдь, сардина, салака, корюшка) нарушение обычной зависимости жирности от возраста (инверсия) наступает также при неблагоприятных условиях нагула, без всякой связи с нерестом. У таких рыб, как ставрида и сельдь, связи между жирностью и возрастом мы вообще не обнаружили. Отсутствует связь между возрастом и жирностью также у многих рас сельдей, морской форели, лосося, японской ставриды, беломорской камбалы, вьюна, в печени трески.

По-видимому, известная и не вызывающая сомнений закономерность онтогенеза, выражающаяся в сдвиге обмена веществ с возрастом в сторону положительного жирового баланса, у рыб проявляется на фоне сильных и подчас противоположных воздействий экологических и физиологических факторов, осложняющих наблюдаемую картину.

Популяционную изменчивость жирности рыб так же, как и индивидуальную, к сожалению, не подвергали статистическому анализу. Поэтому утверждение о том, что она достигает сотен процентов (Гего, 1961; и др.) нельзя считать достоверным. Популяционная изменчивость жирности азовской и черноморской хамсы, тюльки, мелкой ставриды, шпрота и мерланга колеблется

между 10—45%, в большинстве случаев превышая 20%. Таким образом, эту изменчивость следует признать большой. Она, несомненно, свидетельствует о значительных отличиях в условиях обитания популяций в различных участках видового ареала. Игнорирование популяционной изменчивости жирности может привести к недостаточно точной и достоверной характеристике процесса накопления и расходования жира исследуемым видом в целом.

Особенности сезонной динамики содержания жира в теле черноморских рыб. Типы динамики жирности

Выше уже отмечалось, что депонированный в теле рыб жир играет существенную и многообразную роль в поддержании нормальной жизнедеятельности организма: 1) жир служит основным источником энергии в теле рыбы; 2) уровень жировых запасов имеет прямое отношение к регуляции поведения рыбы в периоды нагула, миграций и зимовки; 3) он является важным гидростатическим фактором, в значительной степени определяющим плавучесть рыбы; 4) играет существенную теплоизолирующую роль. Все эти основные функции резервного жира — энергетическая, регуляторная, гидростатическая и теплоизолирующая — и обуславливают характер динамики его запасов в теле рыбы.

Следовательно, рыбы, обладающие разными особенностями биологии (теплолюбивые и холодолюбивые формы; хищники, планктофаги и бентофаги; дальние мигранты и «жилые» рыбы; обитатели придонных слоев воды и пелагиали) должны иметь и разные типы динамики жирности, т. е. каждому такому типу должен соответствовать свой экологический тип.

В обширной литературе по динамике жирности рыб обычно весьма подробно прослеживают изменения жирности в зависимости от сезона, возраста, физиологического состояния, конкретных условий обитания (температуры воды и количества корма в тех или иных участках ареала). Эти материалы имеют большое значение для характеристики биологического состояния рыб, степени их подготовленности к миграциям и зимовкам, обеспеченности кормом и т. д. Однако в таких работах редко обращают внимание на экологическую специфичность

динамики жирности того или иного вида или расы, на связь особенностей этой динамики с отношением рыбы к температуре, характером питания, протяженностью миграционных путей, обитанием у дна или в пелагиали. Такое сопоставление не только помогло бы связать воедино физиологию и биологию рыб, но и в ряде случаев позволило бы по характеру динамики жирности выявлять неясные стороны их биологии.

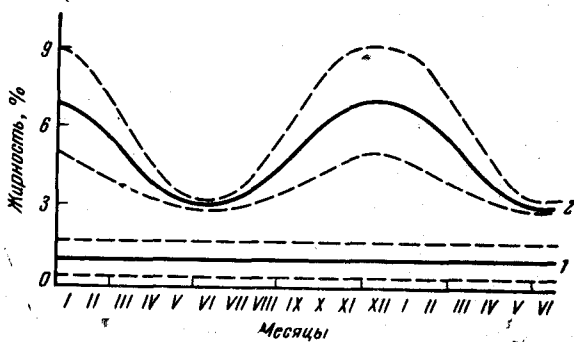


Рис. 30. Изменение жирности мерланга (1), смарида и «жилой» формы барабули (2) (кривые для смарида и барабули совпадают).

Мы попытаемся на примере исследованных нами видов и внутривидовых групп рыб показать наличие нескольких типов динамики жирности.

Рассмотрим данные по динамике жирности нескольких видов и рас черноморских рыб, существенно различающихся особенностями своей биологии: азовская и черноморская хамса, крупная и мелкая ставрида, шпрот, барабуля, смарида, мерланг, скумбрия (данные Толгая—Talgay, 1957) и пелагида (данные Драгунова, 1950).

Естественно, что перечисленные формы не исчерпывают всех экологических типов рыб, встречающихся в Черном море. Но сопоставление данных по динамике жирности этих форм и особенностей их биологии дает возможность выделить несколько типов динамики жирности, характерных для черноморских рыб.

Кривые изменения жирности черноморских рыб на протяжении их годового цикла представлены на рисунках 30—35. На каждом рисунке показано полтора годовых цикла. Сплошными линиями обозначены средние изменения жирности, пунктирными — границы наблю-

даемых отклонений от средней¹. Таким образом, зона, ограниченная пунктирными линиями на каждом графике, соответствует области изменений содержания жира в теле рыбы в различные годы. Отклонения от средней

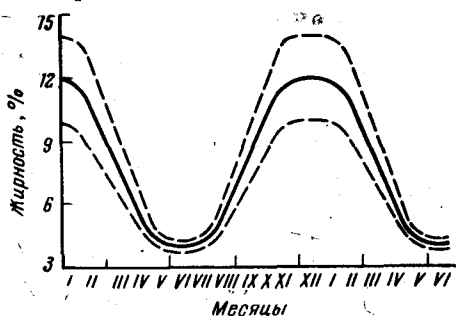


Рис. 31. Изменение жирности мелкой ставриды и мигрирующей формы барабули.

определяются условиями обитания (прежде всего, обеспеченностью рыб кормом). При этом имеет место повышение или понижение жира накопления по сравнению со

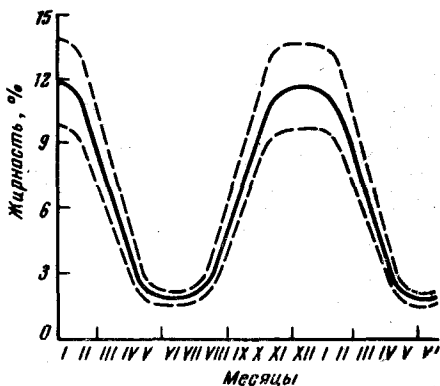


Рис. 32. Изменение жирности черноморской хамсы.

средней интенсивностью. Кривые на графиках несколько схематизированы, точнее выровнены по правилам регрессионного анализа (Плохинский, 1961), так как при-

¹ Среднюю жирность мы брали по данным 60-х годов, так как в 50-е годы она была заниженной в связи с плохими кормовыми условиями.

нималось, что отрезки времени, в течение которых происходит накопление жировых запасов и их мобилизация, приблизительно равны. На самом деле они, как было показано выше, могут отличаться друг от друга на 1—1,5 месяца (обычно период мобилизации жира у рыб несколько более растянут, чем период жиронакопления).

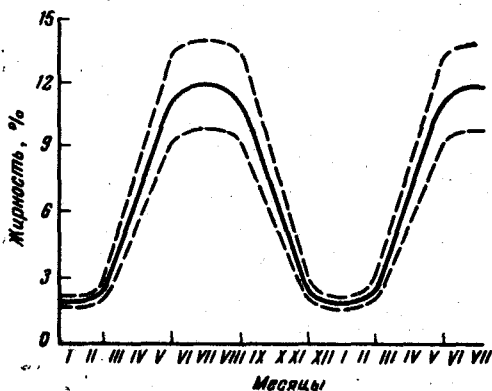


Рис. 33. Изменение жирности шпрота.

Как следует из графиков, все перечисленные виды черноморских рыб по характеру динамики жирности могут быть разбиты на 6 типов. К **первому** типу относится мерланг. Содержание жира в его теле чрезвычайно низко и практически не меняется в течение года.

Ко **второму** типу относятся смарида и жилая форма барабули. Их жирность в среднем изменяется в годовом цикле от 3 до 7%. Минимальный уровень содержания жира приходится на июнь, максимальный — на декабрь. При этом колебания максимальной жирности в различные годы происходят в пределах от 5 до 9%.

Третий тип включает мигрирующую форму барабули, мелкую ставриду и черноморскую хамсу. Направленность жирового обмена в этом типе такая же, как и в предыдущем (минимальный уровень в июне, максимальный — в декабре). Изменения жирности в среднем у ставриды и барабули от 4 до 12%, у хамсы — от 2 до 12%. Максимальный уровень жировых запасов колеблется по годам в диапазоне от 10 до 14%.

К **четвертому** типу относится шпрот. Диапазон изменений жирности у него такой же, как в предыдущем типе

(у черноморской хамсы), однако сезонная направленность жирового обмена прямо противоположна той, которая наблюдалась во всех предыдущих (и последующих) типах (кроме первого). Накопление жира происходит в весенне-летний период, а расходование — в летне-осенний. Максимальная жирность отмечается летом, минимальная — зимой.

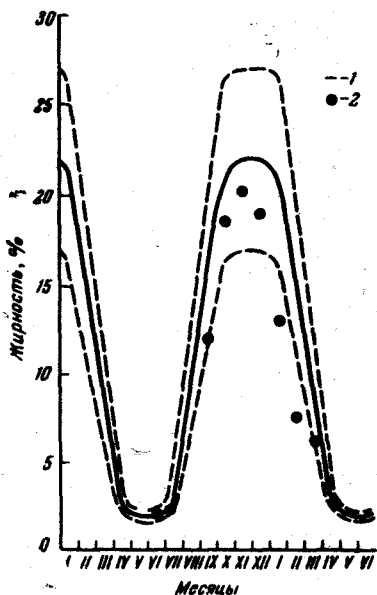


Рис. 34. Изменение жирности азовской хамсы (1) и пеламиды (2)

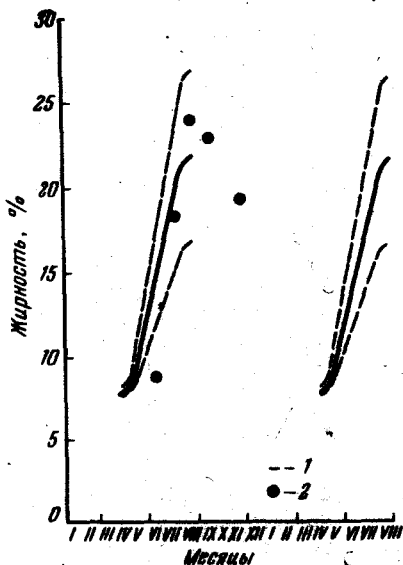


Рис. 35. Изменения жирности крупной ставриды (1) и скумбрии (2).

К пятому типу относится азовская хамса. Направленность жирового обмена у нее такая же, как во всех остальных типах (кроме первого и четвертого). Изменения жирности на протяжении годового цикла составляют в среднем от 2 до 22%. Максимальная жирность колеблется по годам в диапазоне от 17 до 27%. Время достижения максимального и минимального уровней жирности несколько смещено по сравнению со вторым и третьим типами и приходится соответственно на ноябрь и май. В этот же тип можно включить пеламиду. К шестому типу относится крупная ставрида. Изменение

жирности у нее составляет в среднем от 8 до 22%. Максимальный уровень жировых запасов колеблется по годам от 17 до 27%. Максимальная жирность приходится на август¹. К этому же типу, вероятно, можно отнести и скумбрию.

Все приведенные на графиках кривые (за исключением кривой, относящейся к первому типу) имеют четко выраженный циклический характер и представляют собой периодические функции, которые могут быть исследованы при помощи гармонического анализа.

Как известно, периодические функции подчиняются закономерностям, выражаемым тригонометрическим уравнением регрессии (Плохинский, 1961):

$$y = a + b \sin\left(\frac{2\pi}{n}\right)x + c \cos\left(\frac{2\pi}{n}\right)x,$$

где y — значение периодической функции (в нашем случае — жирность F , т. е. содержание жира в % сырой массы рыбы);

n — число измерений функции, взятых в течение одного полного цикла через равные промежутки времени (поскольку мы приводим данные за каждый месяц, в нашем случае $n = 12$);

$\frac{2\pi}{n}$ — часть окружности, *рад*;

x — порядковый номер измерения, начиная с $x_1 \neq 0$ (в нашем случае T — время, выражаемое в месяцах²;

a , b и c — константы.

Следовательно, изменение содержания жира в теле рыб на протяжении годового цикла выражается формулой

$$F = a + b \sin\left(\frac{\pi}{6} T\right) + c \cos\left(\frac{\pi}{6} T\right). \quad (1)$$

Уравнение (1) в общей форме справедливо для всех перечисленных шести типов динамики жирности черноморских рыб, но для каждого типа оно имеет свои численные значения коэффициентов a , b и c . Даже для первого типа, в котором изменений жирности не происходит, можно написать в общей форме то же уравнение (1). При этом, однако, $b = c = 0$ и поэтому $F = a = 1$.

¹ С сентября по апрель данные по крупной ставриде отсутствуют.

² Естественно, что T может быть приравнено не к 30 суткам, как в нашем случае, а к 1 суткам; тогда n будет равно не 12, а 365.

Ниже представлены расчеты коэффициентов a , b и c в уравнениях для каждого типа, проведенные по способу выравнивания периодических рядов².

Тип	a	b	c
Первый	+ 1,00	0	0
Второй	+ 5,00	0	- 2,15
Третий	+ 8,00	0	- 4,14
Третий a^2	+ 6,93	0	- 5,46
Четвертый	+ 6,93	+ 2,73	+ 4,73
Пятый	+ 12,33	+ 2,90	- 10,65

Подставляя полученные значения коэффициентов в уравнение (1), получаем частные уравнения для каждого типа

Первый $F = 1$

Второй $F = 5,00 - 2,15 \cos\left(\frac{\pi}{6}T\right)$

Третий $F = 8,00 - 4,14 \cos\left(\frac{\pi}{6}T\right)$

Третий a $F = 6,93 - 5,46 \cos\left(\frac{\pi}{6}T\right)$

Четвертый $F = 6,93 - 2,73 \sin\left(\frac{\pi}{6}T\right) + 4,73 \cos\left(\frac{\pi}{6}T\right)$

Пятый $F = 12,33 + 2,90 \sin\left(\frac{\pi}{6}T\right) - 10,65 \cos\left(\frac{\pi}{6}T\right)$.

Исследование приведенных выше уравнений показывает, что коэффициент a характеризует среднегодовой уровень жировых запасов в теле рыбы; коэффициент b показывает отклонение в ту или иную сторону максимума и минимума жирности от июня и декабря, т. е. тех месяцев, в которые у большинства черноморских рыб происходит изменение направленности жирового обмена (накопление жира сменяется его расходом или наоборот); коэффициент c характеризует интенсивность жиронакопления, а знак при нем — направленность жирового обмена.

Интенсивность жиронакопления представляет собой скорость изменения жирности, т. е. первую производную от F .

¹ Для шестого типа коэффициенты не вычислялись, так как отсутствуют данные за несколько месяцев, что не дает возможности вывести формулы достаточно точно.

² Черноморская хамса, которую для расчетов целесообразно отделить от барабули и мелкой ставриды.

Продифференцируем уравнение (1):

$$F' = \frac{dF}{dT} = \frac{\pi}{6} \left[b \cos \left(\frac{\pi}{6} T \right) - c \sin \left(\frac{\pi}{6} T \right) \right], \quad (2)$$

где F' выражает прирост жира в теле рыбы в граммах на 100 г массы за 1 месяц.

Отсюда легко определить для каждого месяца и среднесуточное накопление жира, которое мы выражаем в мг на 1 г массы в сутки (I_F).

$$I_F = \frac{F' \cdot 1000 \text{ мг}}{100 \text{ г} \cdot 30 \text{ суток}} = \frac{F'}{3}.$$

При этом среднесуточная интенсивность жиронакопления для каждого типа будет выражена следующим образом:

Первый $I_F = 0$

Второй $I_F = 0,37 \sin \left(\frac{\pi}{6} T \right)$

Третий $I_F = 0,70 \sin \left(\frac{\pi}{6} T \right)$

Третий а $I_F = 0,93 \sin \left(\frac{\pi}{6} T \right)$

Четвертый $I_F = 0,46 \cos \left(\frac{\pi}{6} T \right) - 0,80 \sin \left(\frac{\pi}{6} T \right)$

Пятый $I_F = 0,49 \cos \left(\frac{\pi}{6} T \right) + 1,81 \sin \left(\frac{\pi}{6} T \right).$

На основе полученных уравнений можно построить график изменения интенсивности жиронакопления для всех типов (рис. 36). Из графика видно, что во втором, третьем и пятом типах (см. рис. 36, 1, 2 и 4), включающих теплолюбивые формы, интенсивность жиронакопления по своему знаку в одни и те же месяцы одинакова. В четвертом типе (см. рис. 36, 3) в соответствующие месяцы интенсивность жиронакопления по своему знаку противоположна той, которая характерна для теплолюбивых рыб ($I_F > 0$ свидетельствует о накоплении, а $I_F < 0$ — о расходовании жира).

Во втором, третьем и пятом типах максимальная интенсивность жиронакопления наблюдается в сентябре, максимальная интенсивность расходования жира — в марте (у азовской хамсы эти сроки несколько смещены). В декабре и в июне интенсивность жиронакопления равна нулю — в это время как раз и происходит изменение

направленности жирового обмена. Таким образом, в жировом обмене теплолюбивых рыб, как это уже отмечено для мелкой ставриды, можно выделить четыре узловых момента: 1) окончание зимовки и начало преднерестового нагула, когда увеличивается интенсивность созревания гонад; 2) начало нереста, когда организм переключается на накопление жира; 3) заполнение приблизительно половины емкости жировых депо; 4) окончание нагула и начало зимовки. В четвертом типе (у шпрота) соответствующие моменты приходятся на июль, октябрь, январь и апрель.

Максимальная интенсивность жиронакопления во втором типе равняется в среднем 0,37 мг на 1 г массы в сутки; в третьем — 0,8; в пятом — 1,8 мг. При помощи графического дифференцирования можно определить максимальную интенсивность жиронакопления и в шестом типе (из-за отсутствия уравнения для этого типа аналитическое дифференцирование невозможно). Она оказывается одинаковой в мае, июне и июле и равна в среднем 1,5 мг на 1 г массы рыбы в сутки.

Последняя характеристика динамики содержания жира в теле рыб — изменение интенсивности жиронакопления. Оно характеризует ускорение изменения жирности и является второй производной от F .

$$F'' = \frac{dF'}{dT} = -\frac{\pi^2}{36} \left[b \sin\left(\frac{\pi}{6} T\right) + c \cos\left(\frac{\pi}{6} T\right) \right]. \quad (3)$$

$$\Delta I_F = \frac{F''}{3} \frac{\text{мг жира}}{\text{на 1 г массы в сутки}}$$

Отсюда изменение интенсивности жиронакопления для каждого типа будет выражено следующим образом:

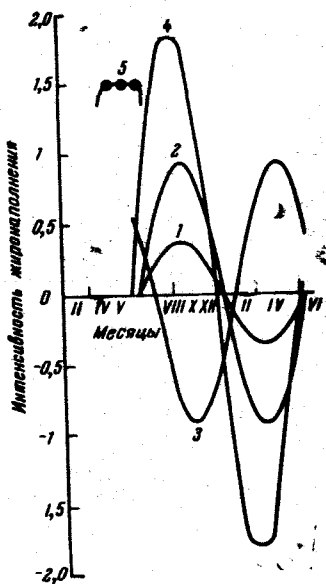


Рис. 36. Интенсивность жиронакопления в теле сари́ды (1), черноморской хамсы (2), шпрота (3), азовской хамсы (4) и крупной ставриды (5).

Первый $\Delta I_F = 0$

Второй $\Delta I_F = 0,19 \cos\left(\frac{\pi}{6}T\right)$

Третий $\Delta I_F = 0,37 \cos\left(\frac{\pi}{6}T\right)$

Третий а $\Delta I_F = 0,93 \cos\left(\frac{\pi}{6}T\right)$

Четвертый $\Delta I_F = -\left[0,25 \sin\left(\frac{\pi}{6}T\right) + 0,43 \cos\left(\frac{\pi}{6}T\right)\right]$

Пятый $\Delta I_F = -0,26 \sin\left(\frac{\pi}{6}T\right) + 0,96 \cos\left(\frac{\pi}{6}T\right)$.

Максимальное изменение интенсивности жиронакопления у рыб второго, третьего и пятого типов (рис. 37, 1, 2 и 4)

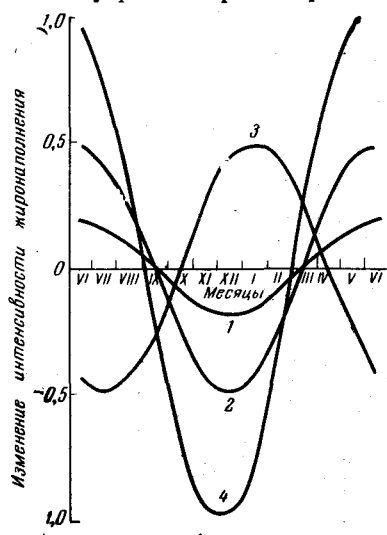


Рис. 37. Изменения интенсивности жиронакопления (мг на 100 мг массы в сутки) в теле смариды (1), черноморской хамсы (2), шпрота (3) и азовской хамсы (4).

наблюдается в июне и декабре, т. е. в момент изменения направленности жирового обмена; минимальное — в сентябре и марте, т. е. в момент наибольшей интенсивности накопления и расходования жира. В четвертом типе (рис. 37,3) максимальное ΔI_F приходится на июль и январь, минимальное — на апрель и октябрь.

Проведенный анализ позволяет более точно охарактеризовать каждый из перечисленных типов динамики жирности черноморских рыб, чем это было сделано выше.

По ориентировочным сопоставлениям у азовской тюльки тип динамики жирности, по-видимо-

му, сходен с типом динамики жирности азовской хамсы. Тип динамики жирности скорпены и азовского бычка-кругляка сходен с типом динамики жирности черноморского мерланга.

Связь динамики жирности черноморских рыб с особенностями биологии и условиями обитания

Попытаемся выявить наиболее важные из особенностей биологии исследованных видов рыб, влияние которых на характер жирового обмена особенно ощутимо. При этом следует различать факторы, влияющие на направленность и на интенсивность жирового обмена¹.

Сразу же отметим, что представители разных систематических групп могут иметь один тип динамики жирности (черноморская хамса, мигрирующая барабуля, мелкая ставрида), а представители близких групп — разный тип (мелкая и крупная ставрида, азовская и черноморская хамса).

Основной фактор, определяющий **направленность** жирового обмена у рыб Черного моря, — их **отношение к температуре**. В Черном море наблюдается «стык» ареалов теплолюбивых и холодолюбивых рыб. У теплолюбивых (хамса, ставрида, барабуля, смарида и др.) и холодолюбивых (шпрот) форм наиболее интенсивные процессы жизнедеятельности (массовый нерест и нагул) осуществляются в противоположные сезоны. Поэтому направленность жирового обмена у этих рыб прямо противоположна (второй, третий, пятый и шестой типы, с одной стороны, и четвертый — с другой).

В силу особенностей температурного режима Черного моря обитающие в нем теплолюбивые и холодолюбивые формы по типу динамики жирности резко отличаются от родственных форм, населяющих другие моря. Для холодолюбивых рыб в Черном море оказывается слишком тепло, а для теплолюбивых — слишком холодно. Поэтому холодолюбивый, нерестящийся в основном зимой черноморский шпрот накапливает жир весной и расходует его осенью, в то время как балтийский, наоборот, накапливает жир осенью и расходует его весной.

Теплолюбивые черноморские рыбы — хамса, барабуля и ставрида, обитая на северных границах своего ви-

¹ В данном разделе мы рассматриваем **экологические** факторы, влияющие на особенности динамики жирности рыб. Сама же динамика определяется внутренними физиологическими ритмами, связанными со сменой периодов годового цикла. Связь динамики содержания жира в теле рыб с периодами их годового цикла рассмотрена в литературном обзоре.

Дового ареала, под воздействием низких температур зимой резко сокращают интенсивность жизнедеятельности и прекращают накопление жира. В то же время у средиземноморских и атлантических форм этих рыб, обитающих в более низких широтах, такое ослабление жизнедеятельности выражено значительно меньше (Fage, 1937). Поэтому периоды накопления и расходования жира у этих рыб (Arrignon, 1966; Fraga, 1955) не так резко разграничены. Наряду с прямым влиянием низких температур на метаболизм рыбы в зимний период в Черном море резко сокращается кормовая база теплолюбивых рыб; представленная в основном теплолюбивым комплексом.

Из факторов, определяющих интенсивность жирового обмена черноморских рыб, прежде всего, нужно назвать протяженность миграционных путей и интенсивность миграций. Из полученных материалов следует, что наибольшего уровня жировых запасов достигают активные, дальние мигранты — крупная ставрида, пелагида, скумбрия, а также азовская хамса (пятый и шестой типы). Затем следуют рыбы, интенсивность миграций которых не столь значительна, — мелкая ставрида, черноморская хамса, мигрирующая форма барабули. И, наконец, жилые формы, совершающие лишь относительно небольшие кочевки к берегу и на глубины, — смарида, немигрирующая форма барабули.

Однако влияние протяженности миграционных путей на интенсивность жиронакопления не прямое, а опосредованное. Известно, что интенсивность жиронакопления у рыб — функция условий нагула. Сезонные колебания жирности рыб связаны с неравномерностью питания на протяжении годового цикла и необходимостью вследствие этого образовывать жировые резервы (Никольский, 1967). Миграции — средство улучшения условий нагула рыбы (Марти, 1961). В процессе миграций рыбы осваивают большие кормовые площади, чем при нагуле в одних и тех же или близко отстоящих один от другого районах. Большая интенсивность нагула рыбы приводит не только к достижению большего уровня жировых запасов, но через накопленную в этом запасе энергию способствует более интенсивному созреванию, влияет на качество икры и тем самым, как отмечает Г. В. Никольский (1963), в значительной мере повышает мощность пополнения. В этом смысле увеличение пополнения нерестово-

го стада рыбы служит компенсацией за удлинение миграционных путей.

Энергетические затраты, которые производит рыба в процессе перемещения в результате мышечной работы, с избытком окупаются интенсивным нагулом в богатых в кормовом отношении районах. Крупная ставрида, например, во время стремительной нерестовой миграции интенсивно питается и поэтому имеет стойкий положительный жировой баланс. Азовская же хамса, хотя и теряет жир во время весенней миграции, но благодаря последней попадает в условия богатейшего в кормовом отношении Азовского моря, которое обеспечивает этой рыбе исключительно высокий темп жиронакопления, высокую по сравнению с черноморской хамсой плодовитость и, следовательно, более высокое, чем у черноморской хамсы, воспроизводство численности. В этом же плане мигрирующая форма барабули имеет преимущество перед «жилой» формой. Приведенные примеры свидетельствуют о тесной взаимосвязи метаболизма рыбы и ее биологии.

Таким образом, интенсивность жирового обмена у черноморских рыб определяется в конечном итоге фактором **кормности**, который дает определенную и вполне ощутимую компенсацию за энергетические затраты, связанные с добыванием пищи. Как же влияет на интенсивность жирового обмена рыб характер их питания или способ добывания пищи?

Один и тот же тип динамики жирности свойствен рыбам, различающимся по характеру питания. Так, третий тип характерен для планктонофагов, бентофагов и рыб со смешанным питанием, пятый — для планктонофагов и хищников. Хищники могут иметь, например, и высокую (пятый и шестой типы), и самую низкую интенсивность жиронакопления (первый тип). Таким образом, характер питания сам по себе как будто бы не оказывает определяющего влияния на интенсивность жирового обмена у черноморских рыб.

Однако способ добывания пищи не следует рассматривать в отрыве от других факторов. Например, в сочетании с интенсивностью миграций хищное питание значительно повышает уровень жирового обмена у рыб, а следовательно, дает им заметные преимущества по сравнению с другими рыбами.

Действительно, из рыб, обитающих в Черном море

(или нагуливающих в нём) и имеющих наиболее высокую интенсивность жиронакопления, лишь азовская хамса является планктонофагом. Крупная ставрида, пелагида и скумбрия — типичные хищники. Что касается азовской хамсы, то высокая интенсивность жиронакопления у этой рыбы — результат освоения исключительно богатого в кормовом отношении Азовского моря. Можно утверждать, что в условиях Черного моря лишь хищное питание может обеспечить интенсивный темп накопления жира и достижение такого высокого уровня жировых запасов, какое наблюдается у крупной ставриды, пелагида и скумбрии. Ни один типично черноморский планктонофаг или бентофаг по уровню жировых запасов даже не приближается к названным хищникам.

Достижение черноморскими рыбами относительно высокого уровня жировых запасов, по-видимому, способствует **изоляция организма рыбы от влияния выходящих за пределы оптимума температур воды**. Очевидно, именно необходимостью теплоизоляции от высоких летних температур можно объяснить тот факт, что у не совершающего протяженных миграций и не образующего плотных скоплений шпрота уровень жировых запасов столь же велик, как у типичных мигрантов — черноморской хамсы, мелкой ставриды, мигрирующей формы барабули. Вероятно, сходный уровень жировых запасов в данном случае свидетельствует лишь о приблизительно одинаковых возможностях к накоплению жира, которые дает кормовая база Черного моря для различных по характеру питания рыб (планктонофагов, бентофагов и рыб со смешанным питанием).

Последний из рассматриваемых в данном разделе факторов, влияющих на характер жирового обмена черноморских рыб — **обитание в придонных слоях воды или в пелагиали**. Выше уже указывалось, что, по данным некоторых авторов, пелагические рыбы, как правило, имеют более высокую жирность, чем донные. Как показал Ю. Г. Алеев (1963), депонированный в теле рыбы жир вследствие своей малой плотности в значительной степени регулирует плавучесть рыбы.

Этим, по-видимому, и следует объяснять чрезвычайно малое содержание жира у черноморского мерланга (первый тип). Отсутствие сколько-нибудь значительных накоплений жира в его теле повышает плотность и, следовательно, понижает плавучесть рыбы, облегчая поддер-

жание статического положения тела в придонном слое воды.

Мерланг принадлежит к «тощим» рыбам. По-видимому, для всех «тощих» рыб низкие жировые запасы — одно из приспособлений, уменьшающих их плавучесть. Естественно, не у всех придонных рыб жирность должна быть низкой. Одним из путей приспособления к придонному образу жизни могут быть морфологические адаптации (Алеев, 1963), компенсирующие высокую плавучесть рыбы. Низкие жировые запасы, вероятно, лишь один из многих возможных путей адаптаций к обитанию в придонных слоях воды.

Влияние степени функциональной активности на динамику содержания жира в теле рыб мы рассмотрим в заключительной главе.

Естественно, что количество типов динамики жирности у рыб Черного моря больше, чем нами перечислено. Тем не менее типы динамики жирности черноморских рыб имеют достаточно много аналогий в других бассейнах. Строго говоря первый тип характеризуется отсутствием сколько-нибудь заметных сезонных изменений жирности; второй тип характеризуется слабыми изменениями; третий и четвертый — средними; пятый и шестой — сильными изменениями. В этом смысле они встречаются у рыб многих водоемов. С поправкой на некоторые количественные различия, связанные с условиями нагула и сроками нереста, эти типы могут характеризовать особенности динамики жирности различных экологических групп рыб.

Первый тип свойствен всем тресковым, а также другим «тощим» рыбам.

Второй наблюдается у «жилых» форм средних и низких широт (анчоус, сардина и др.), т. е. у рыб, живущих в относительно стабильных условиях.

Третий и четвертый типы присущи «умеренным» мигрантам, а также рыбам, обитающим в заметно колеблющихся условиях (балтийский шпрот, салака, некоторые проходные рыбы и т. д.). Подобная же закономерность наблюдается и у других животных. По данным З. А. Виноградовой (1949), моллюски, например, обитающие в более стабильных условиях, имеют более устойчивый химический состав на протяжении годового цикла по сравнению с моллюсками, обитающими в резко меняющихся условиях.

Пятый и шестой типы свойственны дальним мигрантам, обитающим в резко меняющихся условиях и осваивающим исключительно богатую кормовую базу океанов и морей (минога, тихоокеанская сардина, атлантическая сельдь, семга, тунец и т. д.). Как отмечает Б. П. Мантейфель (1959), высокая жирность рыб — часто признак того, что ее обладатель является дальним мигрантом.

Как указывалось выше, исследованные нами типы не исчерпывают всего многообразия типов динамики жирности не только черноморских рыб, но и рыб других бассейнов. В связи с этим прежде всего следует назвать дальневосточных лососевых, характер динамики жирности которых определяется интенсивным созреванием половых продуктов, миграционным голоданием и исключительно высокими энергетическими затратами (Кизеветтер, 1948).

Пожалуй, полной противоположностью всем исследованным нами типам динамики жирности (кроме первого) являются типы, наблюдаемые у речных угрей (Тигон, 1957) и арктических гольцов (Савваитова, 1963). У этих рыб жирность тела сравнительно мало колеблется на протяжении годового цикла. При этом уровень жировых запасов у угрей оказывается исключительно высоким в течение всего года (25—30%). У гольцов он составляет 1—3% массы тела.

Причина отсутствия колебаний жирности у угря нам не ясна. Что касается арктических гольцов, то К. А. Савваитова убедительно показала, что эти рыбы в течение короткого полярного лета не успевают накопить достаточного количества жировых запасов. Они равномерно питаются в течение всего года, поддерживая жировые запасы на постоянном, хотя и невысоком уровне.

УРОВНИ ЖИРОВЫХ ЗАПАСОВ И СКОРОСТЬ ЖИРОНАКОПЛЕНИЯ КАК ИНДИКАТОРЫ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

В силу своей исключительно высокой лабильности показатели жирового обмена являются тонкими индикаторами состояния популяций рыб. По уровню жировых запасов и скорости жиронакопления можно достаточно точно характеризовать состояние популяций в различные периоды годового цикла и при различных условиях обитания, определять «степень благополучия» этого состояния. Одновременно можно делать заключения о состоя-

нии среды, в которой обитают исследуемые популяции рыб.

В какой-то степени мы уже касались оценки состояния популяций рыб при изложении материалов по динамике содержания жира в их теле. Но необходимо подробно остановиться на использовании полученных показателей для характеристики обеспеченности рыб пищей, интенсивности созревания и нагула, подготовленности к миграциям и зимовке и некоторых других существенных особенностей биологии рыб.

Показатели обеспеченности пищей

Краткий очерк состояния проблемы обеспеченности рыб пищей дан нами во введении. Очевидно, что наиболее точным объективным количественным критерием, достоверно оценивающим обеспеченность популяций рыб (или отдельных особей в природных условиях) пищей, является эффект потребления пищи. В оценке этого эффекта физиолого-биохимические подходы должны играть первостепенную роль.

Различия в обеспеченности рыб пищей в определенный интервал времени (при сходных температурных условиях) могут быть выражены различиями в приросте массы рыб за этот интервал. Сходного мнения придерживается также Л. Слободкин (Slobodkin, 1964).

Прирост рыбы с физиологической точки зрения характеризуется увеличением массы белковых веществ, синтезируемых в процессе потребления пищи (так называемый белковый рост), и накоплением жировых резервов. Наиболее точно обеспеченность рыб пищей может быть охарактеризована по суммарному эффекту потребления пищи, т. е. по совокупности белкового роста и жира накопления. Попытка такой комплексной оценки обеспеченности рыб пищей сделана нами после рассмотрения вопросов, связанных с белковым ростом рыб.

Следует, однако, сразу же оговориться, что такая комплексная оценка связана с серьезными трудностями. Дело в том, что более или менее точное определение белкового роста рыб в природных условиях (так же как линейного и весового роста или массы синтезируемых половых продуктов) очень трудоемкая, а подчас и трудно разрешимая задача. Особенно трудно сравнить приросты одновозрастных групп у разных популяций или в разные

годы. Чем старше рыба, тем труднее определяется годовой прирост (а о сезонном и месячном и говорить не приходится), так как необходимо точно установить тот исходный уровень, с которого этот прирост в данном году начинается. Сравнительно легко прирост определяется лишь у сеголетков, но основную массу популяции составляют обычно половозрелые рыбы.

С жиронакоплением дело обстоит совершенно иначе. Этот процесс у разных возрастных групп обычно начинается с одного или близких уровней (в нерестовый период у большинства азовско-черноморских рыб он равен 1—2%). Поэтому уровень содержания жира, достигаемый рыбой к концу нагульного периода (для теплолюбивых рыб Азовско-Черноморского бассейна нагул завершается осенью), является результирующей условий нагула и достаточно хорошо характеризует обеспеченность рыб пищей в этот период. Методическая простота определения содержания жира в теле рыбы и возможность получения огромного полевого материала в любое время и в любом участке ареала делает изучение уровней жировых запасов и интенсивности жиронакопления у рыб очень важным при исследовании обеспеченности рыб пищей в природных условиях.

В литературном обзоре указывались многочисленные работы, в которых отмечаются различия жирности рыб в различных водных бассейнах (или участках бассейна) и в разные годы. Все эти различия (устанавливаемые на рыбах одинакового физиологического состояния), несомненно, связаны с различиями в условиях нагула, точнее с обеспеченностью пищей. В этом смысле рыбы не являются исключением из общего правила. Имеется большое число исследований, устанавливающих географические различия жирности (а иногда и калорийности) планктонных и бентосных организмов в водоемах (Виноградова, 1960; Биргер, 1961; Кизеветтер, 1954; Богоров, 1967; Остапеня и др., 1967; Subrahmanyan and Gupta, 1963; и др.). В некоторых исследованиях установлены межгодовые колебания жирности этих форм (Виноградова, 1960 и др.).

Систематические многолетние исследования колебаний жирности рыб в различных участках ареала — явление крайне редкое. В этой связи можно назвать лишь работы К. Д. Носковой (1965); Elwertowski, Maciejczyk, (1958); Johnstone (1918), Leim (1955), Lümann (1953),

Mankowski a. oth. (1961), Kühl und Lühmann (1965). Простое же упоминание о географических и межгодовых колебаниях жирности для проблемы обеспеченности пищей еще ничего не дает. Помимо исследований популяций рыб с охватом всего видового ареала, проводимых в разрезе многих лет, для оценки обеспеченности рыб пищей совершенно необходимо увязывать данные по жирности рыбы с условиями обитания (характеристика кормовой базы, температурный режим и т. д.).

На этой основе могут быть выяснены количественные закономерности, связанные с использованием рыбой кормовой базы водоема. При этом нужно также помнить, что обеспеченность пищей важная, но не единственная характеристика, используемая в трофологии. Она дает возможность судить о количестве корма, потребляемом одной рыбой (или популяцией) в водоеме или на отдельном его участке, и об условиях этого потребления, но ничего не говорит о том, какое количество рыбы кормовая база этого водоема (или его участка) в состоянии прокормить. Количество и качество корма, количество его потребителей — другие важнейшие (наряду с обеспеченностью пищей) трофологические характеристики. Там, где это возможно, изучение обеспеченности рыб пищей необходимо проводить в комплексе с этими характеристиками.

Очень важным является также выяснение ведущих факторов, играющих наиболее существенную роль в обеспеченности рыб пищей. На этот счет в литературе нет единого мнения. Одни считают ведущим фактором пищевой (Мантейфель и Болдовский, 1938; Никольский, 1965; Желтенкова, 1964; Камшилов, 1961), другие — температурный (Johnstone, 1918; Battle a. oth., 1936; Алеев, 1956; Билый, 1950; Дементьева, 1953; Марти, 1948); третьи придают значение совокупности этих и некоторых других факторов (Карзинкин, 1952; Elwertowski, Maciejczyk, 1958).

Пищевой фактор можно расчленить на несколько факторов: количество пищи, ее качество (содержание белка и жира, калорийность, сбалансированность аминокислотного состава, наличие микроэлементов), экологическая и физиологическая доступность и т. д. И. В. Кизеветтер (1954) и З. А. Виноградова (1960), например, указывают, что осенний планктон из-за высокой

калорийности эквивалентен, с точки зрения пищевой ценности, двойному количеству летнего планктона.

Рассмотрение возможностей и путей использования данных по уровню жировых запасов и интенсивности жиронакопления для характеристики обеспеченности рыб пищей мы начнем с азовской хамсы. Во-первых, именно по этой рыбе у нас накоплены самые большие материалы. Во-вторых, исследования биологии и динамики численности азовской хамсы, а также ее кормовой базы, гидрологического и гидрохимического режимов Азовского моря, в силу особенностей этого водоема, в методическом отношении находятся на более высоком уровне, чем те же исследования в Черном море.

Как указывалось, обеспеченность рыб пищей в значительной степени зависит от количества ее потребителей. Чтобы нивелировать или, по крайней мере, в значительной степени нейтрализовать влияние этого фактора, рассмотрим вначале связь между процессами жиронакопления у хамсы и условиями нагула в разрезе одного года, когда численность стада можно считать величиной, меняющейся сравнительно мало¹. Вернемся к данным по динамике содержания жира и факторам среды в разрезе каждого из трех лет исследований (1954, 1955 и 1956).

Из приведенных в разделе «Результаты исследования динамики содержания жира в теле рыбы» материалов видно, что интенсивность жиронакопления азовской хамсы хорошо коррелирует с биомассой планктона в Азовском море и «чутко реагирует» на ее изменения (см. рис. 4—10). Данные по интенсивности жиронакопления у азовской хамсы позволяли улавливать изменения в состоянии кормовой базы с точностью до 1—2 недель. Это говорит о том, насколько чувствительным индикатором для определения обеспеченности пищей являются интенсивность жиронакопления и уровень жировых запасов в теле рыб.

Попытаемся выяснить, каково влияние температуры на интенсивность нагула хамсы. По данным М. К. Спичака (1960), температура воды в Азовском море в мае

¹ Во время пребывания в Азовском море численность хамсы более или менее сильно меняется лишь после появления сеголетков, но они сравнительно быстро уходят в Черное море (в августе — сентябре) и не составляют старшим возрастным группам серьезной конкуренции.

и июне 1955 г. была ниже, чем в июле. Однако интенсивность жиронакопления оказалась в мае — июне более высокой. В октябре 1955 г. температура воды была более низкой, чем в сентябре. Интенсивность жиронакопления у хамсы в октябре была более высокой, чем в сентябре. В июле и августе 1955 г. температура воды была выше, чем в те же месяцы 1956 г. Интенсивность жиронакопления у хамсы в июле — августе 1955 г. была ниже, чем в июле — августе 1956 г.

Приведенных примеров достаточно, чтобы показать, что прямая зависимость между интенсивностью нагула хамсы и температурой воды в Азовском море — явление не обязательное. Таким образом, температура воды в Азовском море не является фактором, оказывающим непосредственное влияние на интенсивность жиронакопления у хамсы. Объясняется это тем, что во время интенсивного откорма хамсы колебания температуры воды в Азовском море не выходят за пределы оптимальных для этой рыбы значений (Марти, 1948). Аналогичное явление наблюдается при нагуле многих видов рыб и в других водных бассейнах (Никольский, 1963; Мантейфель, 1959 и др.). Что касается колебаний количества корма, то они, как показано выше, бывают очень большими. На фоне последних температурные колебания среды оказываются несущественными.

Следовательно, в пределах одного года именно колебания в количестве корма определяют изменения обеспеченности азовской хамсы пищей в нагульный период. Этот вывод находится в соответствии с заключением Е. А. Яблонской (1955), которая показала, что хамса довольно полно использует в Азовском море свою кормовую базу и поэтому количество корма должно быть лимитирующим фактором для ее роста и нагула.

Влияние количества и качества корма на интенсивность жиронакопления у рыб показано в огромном количестве исследований, перечислить которые здесь невозможно.

Сказанным мы совершенно не хотим умалить значение температуры в жизни хамсы. Речь идет лишь об отсутствии ярко выраженного прямого влияния колебаний температуры на интенсивность жиронакопления. Косвенное влияние температуры на нагул хамсы очень велико. Прежде всего, температура влияет на интенсивность развития фито- и зоопланктона. Кроме того,

в начале пребывания хамсы в Азовском море температура оказывает существенное влияние на интенсивность созревания гонад и продолжительность нереста. В конце пребывания хамсы в Азовском море колебания температуры сказываются на времени выхода рыбы на зимовку. Таким образом, колебания температурного режи-

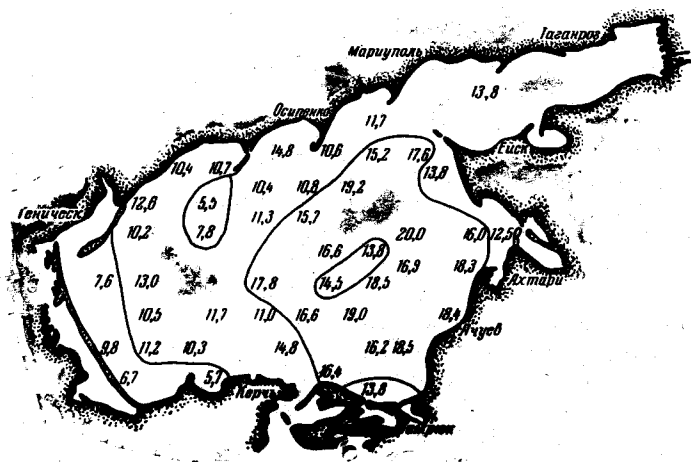


Рис. 38. Жирность азовской хамсы в различных районах Азовского моря в конце августа 1957 г., %.

ма Азовского моря в значительной степени определяют сроки начала и окончания нагула хамсы. Продолжительность же нагула может сильно сказаться на количестве накапливаемых хамсой жировых резервов.

Косвенное влияние температуры на нагул рыб (через регулирование кормовой базы и продолжительности нагула) отмечается многими авторами (Elwertowski, Maciejczyk, 1958; Mankowski i inne, 1961).

Обеспеченность азовской хамсы пищей изменяется не только во времени, но и в пространстве. В конце августа 1957 г. была проведена съемка Азовского моря с трех экспедиционных судов. Результаты съемки показали (рис. 38), что жирность хамсы в конце августа 1957 г. была неодинаковой в различных районах моря. Наивысшей она была в восточной части моря (от 15 до 20%). Самая низкая жирность (5—10%) наблюдалась в крайней западной части моря, а также к югу от косы Обиточной и в районе мыса Чигини. Промежуточное

положение занимала хамса из западной части моря, а также из районов, прилегающих к северному побережью (10—15%). В Таганрогском заливе, где хамсы очень мало, жирность ее составляла 13,8%.

Приведенные данные показывают, что обеспеченность хамсы пищей в нагульный период 1957 г. в восточ-

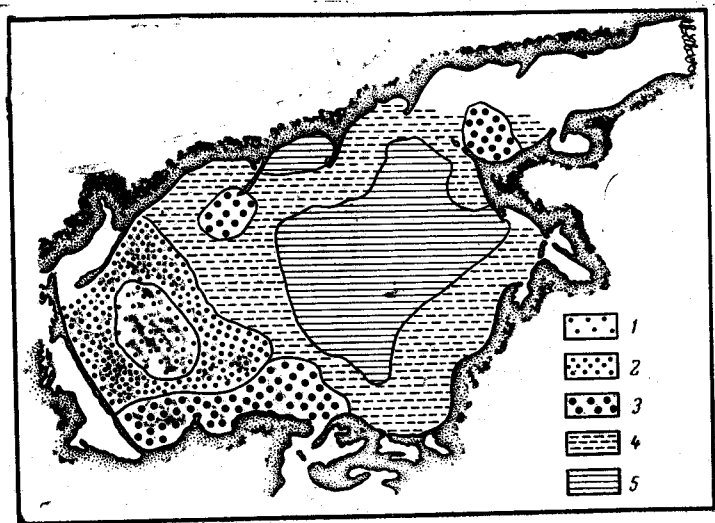


Рис. 39. Биомасса зоопланктона в Азовском море (в $мг/м^3$) в конце августа 1957 г. (по Новожиловой, 1960):
1 — 1—2; 2 — 20—50; 3 — 50—100; 4 — 100—200; 5 — 200—500.

ной части моря была значительно лучшей, чем в западной. Это заключение, сделанное на основании данных по жирности хамсы, хорошо согласуется с данными по биомассе кормового зоопланктона, полученными в июле и августе 1957 г. А. Н. Новожиловой (1960). По ее данным, в июле в западной половине моря концентрация зоопланктона составляла $113,5 мг/м^3$, в восточной — $292,5 мг/м^3$. В конце августа соответственно — $139,4$ и $211,9 мг/м^3$. Таким образом, в месяцы наиболее интенсивного нагула хамсы биомасса планктона в восточной части моря была в 1,5—2 раза выше, чем в западной.

Распределение планктона (рис. 39) поразительно точно соответствует величинам жирности хамсы.

Приведенные данные показывают тесную связь между жирностью хамсы, а следовательно и обеспеченно-

стью ее кормом, с одной стороны, и количеством корма — с другой. Однако эта связь справедлива лишь в пределах одного года, когда численность потребителей

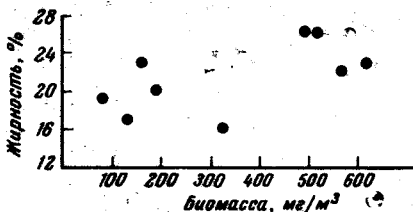


Рис. 40. Связь между жирностью хамсы в октябре (в %) и биомассой зоопланктона в июле—августе в Азовском море в мг/м³ (данные за ряд лет).

планктона (основу их составляет хамса и тюлька) является величиной относительно стабильной.

При сопоставлении данных по жирности хамсы в конце нагула (в октябре) с данными по биомассе планктона в июле—августе (т. е. в месяцы наиболее интенсивного нагула), полученными за ряд лет (рис. 40), связь между этими двумя величинами прослеживается с большим трудом¹.

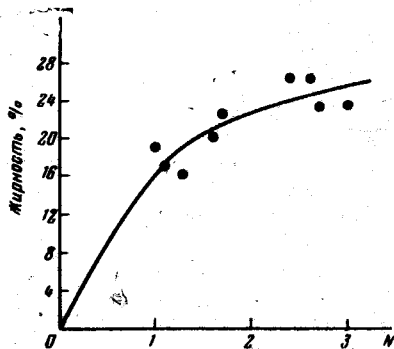


Рис. 41. Связь между жирностью хамсы в октябре и количеством зоопланктона (в г), приходящегося на 1 г рыбы (N) в июле—августе в Азовском море (данные за ряд лет).

Связь между жирностью и обеспеченностью рыбы кормом, с одной стороны, и количеством корма — с другой, в разрезе нескольких лет может быть прослежена лучше в том случае, когда учитывается численность потребителей корма.

На рис. 41 приведены данные о зависимости между жирностью хамсы в октябре и условной величиной N , показывающей количество корма K (в г), приходящегося на 1 г потребителя ($\frac{K}{P}$).

¹ Данные по массе зоопланктона А. Н. Новожиловой (1960).

Количество корма вычисляется как произведение концентрации корма (в $мг/м^3$) на $300 км^3$ (объем Азовского моря без Таганрогского залива). Биомасса потребителей (П) включает взрослую тюльку (молодь тюльки в июле—августе находится главным образом в Таганрогском заливе) и азовскую хамсу (взрослая и молодь)¹. Зависимость между жирностью хамсы и количеством корма, приходящегося на 1 г рыбы, оказывается весьма четкой.

Мы столь подробно останавливаемся на азовской хамсе, чтобы показать, насколько тесно интенсивность нагула рыбы связана с количеством корма и что количество корма лишь тогда характеризует обеспеченность рыбы пищей, когда учитывается количество или биомасса ее потребителей.

Интересно проследить, как меняется обеспеченность азовской хамсы пищей по годам. Жирность азовской хамсы во время завершения предмиграционного нагула за ряд лет приведена ранее (см. табл. 9). На рис. 42 представлена кривая изменений жирности хамсы по годам. Из этих данных видно, что обеспеченность хамсы пищей сильно колеблется по годам. Эти колебания отражают изменения режима Азовского моря, формирующего кормовую базу планктоноядных рыб. В этих изменениях можно выявить определенные тенденции.

Судя по жирности, обеспеченность азовской хамсы пищей была высокой в 20-е и 30-е годы. Затем она резко снизилась в середине 50-х годов. Это снижение было связано с зарегулированием стока р. Дон, совпавшим с периодом маловодных лет. В результате биогенный сток в Азовское море резко понизился и кормовая база рыб значительно сократилась. Высокая жирность азовской

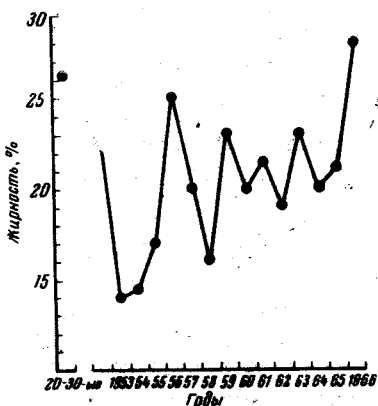


Рис. 42. Средние многолетние изменения жирности азовской хамсы.

¹ Данные по биомассе хамсы и тюльки приведены по материалам В. Н. Майского (1960). Их более удобно использовать для расчетов, чем данные по численности рыбы в штуках.

хамсы в 1956 г. связана не с хорошей кормовой базой (в этом году биомасса зоопланктона оставалась крайне низкой), а с резким уменьшением численности хамсы.

С 1959 г. жирность хамсы увеличивается и в 1959—1966 гг. она значительно выше, чем в предыдущий период, приближаясь к показателям 20—30-х годов. С конца 50-х годов наступил период многолетних лет и это привело к улучшению обеспеченности рыб пищей.

Из данных А. Ф. Карпевич (1965) следует, что наилучшая кормовая база для планктоноядных рыб наблюдалась в Азовском море до зарегулирования Дона, наихудшей она была в середине 50-х годов, а затем снова стала приближаться к прежнему уровню (табл. 13). Материалы по жирности хамсы в целом хорошо согласуются с этими данными.

Таблица 13

Период	Сток Дона, км ³	Биомасса зоопланктона в июле — августе, г/м ³
До зарегулирования Дона . . .	28,7	0,56
1952—1956 гг.	19,7	0,23
1957—1962 гг.	25,3	0,45

В свое время Л. П. Миндер (1934) установил прямую зависимость между жирностью и размерами азовской хамсы и предложил формулу, по которой можно, по его мнению, вычислять жирность хамсы в осенний период на основании ее размеров. Однако соотношения между жирностью и размерами рыб в осенний период сильно меняются по годам. А это влияет на количественные параметры кривой и на численные значения формулы. В годы же с плохой кормовой базой вообще существует не прямая, а обратная зависимость между жирностью и размерами хамсы. По данным Ажары (1956), сходное явление наблюдалось в эти же годы у черноморской хамсы. Нарушение обычного соотношения между жирностью и возрастом рыб при неблагоприятных условиях нагула отмечали Г. Д. Поляков (1960) на карпах, Кларк (1926) на сардине и форели.

Таким образом, показателем обеспеченности рыб

пищей является не только уровень жировых запасов и интенсивность жиронакопления, но и характер связи между жирностью и размерами рыбы. Коэффициент регрессии в формуле, предложенной Л. П. Миндером, может быть показателем обеспеченности хамсы пищей. Чем он выше, тем обеспеченность пищей должна быть лучше. При $R < 0$ обеспеченность пищей плохая.

На Азовском море методика учета количества корма рыбы и численности потребителей этого корма относительно совершенна. На Черном же море учет количества корма хотя и проводится, но из-за методических трудностей дает значительно менее точные результаты, чем на Азовском море. Что касается методики учета численности черноморских рыб, то ее вообще нет. Таким образом, данные по жирности черноморских рыб и интенсивности их жиронакопления становятся совершенно необходимыми для характеристики обеспеченности черноморских рыб пищей.

Систематические данные по жирности черноморских рыб в разрезе нескольких лет имеются у нас по черноморской хамсе, мелкой и крупной ставриде, барабуле, смариде и шпроту.

Данные по средней жирности черноморской хамсы (в %) в разные годы и в разных районах Черного моря представлены в табл. 10 и 14 (использованы материалы наши и Н. Н. Данилевского, 1964) и на рис. 43. Из приведенных данных видно, что жирность черноморской хамсы значительно колеблется по годам и районам моря. Самая высокая жирность в северо-западной части Черного моря и у берегов Анатолии (куда мигрирует хамса из северо-западной части). В районах Крымского и Кавказского побережий жирность черноморской хамсы значительно ниже.

Согласно данным гидробиологов (Брайко и др., 1960)

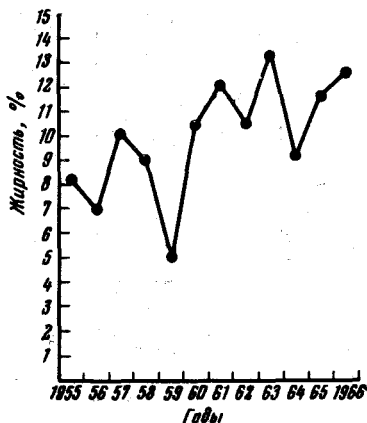


Рис. 43. Средние многолетние изменения жирности черноморской хамсы.

Таблица 14

Год	Район				
	северо-запад- ная часть моря	Крым	Северный Кавказ	Грузия	Анатолия
1955	9,0	6,5	6,1	6,7	12,5
1956	9,0	5,5	—	6,5	—
1957	11,2	7,3	—	7,5	14,6
1958	7,0		11,0		
1959	5,5	—	5,1	4,5	—
1960	11,5	—	11,1	8,6	—
1961	17,0	14,2	10,8	4,8	12,0
1962	14,4	7,5	11,4	8,6	—
1963	15,6	—	14,2	9,8	—
1964	9,3	—	10,5	7,5	—
1965	—	—	11,8	11,3	—
1966	14,5		10,5		
Средняя жирность	11,2±1,12	8,9±1,42	9,5±0,84	8,1±0,66	11,2±1,08

кормовая база для планктоноядных рыб в северо-западной части Черного моря значительно выше, чем в остальных районах. Летом, в период нагула теплолюбивых рыб биомасса зоопланктона здесь составляет 150—200 мг/м³, в то время как в остальных районах лишь 100—150 мг/м³. Обеспеченность пищей хамсы в северо-западной части моря, судя по жирности, выше, чем в других районах.

Такая же зависимость отмечается и для Кавказского побережья. Биомасса зоопланктона и жирность хамсы у Закавказского побережья, как правило, ниже, чем у Северо-Кавказского.

Общие тенденции в годовых изменениях жирности хамсы в различных районах Черного моря сходные, что указывает на единство продукционных процессов в пелагиали в целом.

Данные по средней жирности мелкой ставриды (в %) в различных районах моря представлены в табл. 15.

Уровень жирности мелкой ставриды в различных районах Черного моря соответствует таковому черноморской хамсы. Пониженная жирность ставриды из района Закавказского побережья по сравнению с Северо-Кавказским объясняется, по-видимому, тем, что в Закавказ-

Таблица 15

Год	Северо-западная часть моря	Крым	Северный Кавказ	Грузия
1959	—	11,3	13,4	9,1
1960	13,3	12,5	13,3	10,6
1961	—	10,3	10,3	9,1
1962	14,5	10,5	13,2	8,1
1963	10,8	11,3	11,7	—
1964	11,9	—	10,2	7,6
1965	—	—	5,4	4,7
Средняя жирность	12,6 \pm 0,81	11,2 \pm 0,39	11,1 \pm 1,08	8,2 \pm 0,82

ском районе отсутствуют обширные прибрежные отмели, что сильно снижает нагульный ареал ставриды. Поэтому обеспеченность ее пищей в этом районе оказывается наименее хорошей.

Обеспеченность пищей крупной ставриды, судя по ее жирности в весенний период (см. рис. 21), неуклонно увеличивалась с 1954—1956 гг. по 1962 г., что, как уже указывалось, связано с неуклонным сокращением ее численности. Судя по колебаниям жирности в конце нагула и разнице между жирностью в начале миграции и в конце нагула, обеспеченность пищей крупной ставриды летом колеблется по годам.

Данные по среднегодовым изменениям жирности барабули (в %) в различных районах Черного моря представлены в табл. 16.

Судя по жирности, обеспеченность кормом мигрирующей барабули в районе Крыма и Кавказа примерно одинаковая. Самым худшим по обеспеченности барабули пищей был 1962 г.

У смарида обеспеченность кормом в районе Крыма выше, чем в районе Кавказа (табл. 17).

В отличие от теплолюбивых рыб жирность шпрота в конце нагула (июнь) сравнительно мало колеблется по районам (табл. 18).

Приведенные данные указывают на то, что обеспеченность шпрота кормом на всей акватории Черного моря примерно одинаковая. По-видимому, это связано с его равномерным распределением в Черном море и с питанием, в значительной степени, холодолюбивым комплек-

Таблица 16

Год	Район		
	Кавказ ¹	Закавказье ²	Крым
1961	13,0	8,3	12,5
1962	8,0	3,8	7,4
1963	10,5	—	12,2
1964	13,6	6,7	10,2
1965	9,3	5,8	—
Средняя жирность	10,9±1,07	6,1±0,94	10,6±1,17

¹ Мигрирующая форма.

² Жилая форма.

Таблица 17

Год	Жирность смариды, %	
	Крым	Кавказ
1961	9,5	5,3
1962	8,8	—
1963	9,0	8,2
1964	10,0	6,3
1965	—	4,7
Средняя жирность	9,3±0,27	6,12±0,77

сом, биомасса которого, вероятно, более стабильна, чем биомасса теплолюбивого комплекса.

Т. С. Петипа и др. (1965) считают, что у холодолюбивых черноморских рыб существует меньшая напряженность пищевых отношений по сравнению с теплолюбивыми.

Несмотря на то, что накоплен довольно обширный материал по жирности черноморских рыб за ряд лет, он еще недостаточен для общих выводов. Пока можно говорить лишь об отдельных тенденциях в изменении обеспеченности пищей черноморских рыб.

Таблица 18

Год	Жирность шпрота, %		
	северо-западная и западная части моря	Крым	восточная часть моря
1960	12,5	13,2	12,8
1961	11,3	10,8	11,8
1962	12,0	11,0	10,0
1963	—	—	11,3
1964	—	—	12,6
1965	—	—	9,0
Средняя жирность	11,9±0,35	11,7±0,77	11,2±0,61

Увеличение обеспеченности пищей черноморской хамсы в 60-е годы по сравнению с 50-ми соответствует тому же явлению и у азовской хамсы. Это свидетельствует об улучшении кормовой базы планктоноядных рыб в Азовско-Черноморском бассейне в целом, что связано с изменением общих климатических факторов, влияющих на величину стока рек, впадающих в Черное и Азовское моря. Интенсивность биологического потребления кислорода (БПК) в Черном море, коррелирующая с интенсивностью образования первичной продукции (Гололобов, 1964), в 60-е годы также повысилась. В последние годы в Азовско-Черноморском бассейне возросла биомасса планктона (Каревич, 1965; Брайко и др., 1960) и значительно увеличилась его жирность и калорийность (Виноградова, 1960). В 60-е годы по сравнению с 50-ми в Азовско-Черноморском бассейне возросли и уловы пелагических рыб (прежде всего, азовской и черноморской хамсы). Таким образом, увеличение численности пелагических рыб, увеличение их кормовой базы и обеспеченность пищей — единый процесс, который можно характеризовать как увеличение общей продуктивности пелагиали Азовско-Черноморского бассейна. Аналогичную картину связи жирности балтийского шпрота с мощностью поколений и состоянием кормовой базы наблюдали польские авторы (Mankowski i inne, 1961).

Труднее проследить связь между колебаниями жирности рыб в близкие годы. По-видимому, для этого нужен материал за большее число лет.

У бентосоядной барабули и рыб со смешанным питанием — смариды и мелкой ставриды — в районе Кавказа, судя по жирности, в 1965 г. обеспеченность пищей была резко пониженной по сравнению с предыдущими годами. Интересно, что у побережья Болгарии жирность ставриды в 1965 г., по данным И. С. Доброволова (1967), была также значительно ниже, чем в предыдущие годы. Барабуля Крыма и Кавказа плохо была обеспечена пищей также в 1962 г.

Нам представляется, что систематические многолетние наблюдения за динамикой жирности рыб в различных районах Азовско-Черноморского бассейна могут привести к установлению общих тенденций в колебаниях обеспеченности пищей рыб этого бассейна. Важнейшие показатели этой обеспеченности: интенсивность жиронакопления, уровень жировых запасов, характер соотношения между жирностью и размерами рыб. Можно ввести «индекс обеспеченности рыб пищей» (K_0), который представляет собой отношение уровня жировых запасов в теле рыб (данного вида, расы или популяции) (F_i) к среднемноголетнему уровню (F_M).

$$K_0 = \frac{F_i}{F_M}.$$

При $K_0 > 1$ обеспеченность пищей должна считаться высокой, при $K_0 \approx 1$ — средней и при $K_0 < 1$ — низкой. Таким образом, обеспеченность рыб пищей находит количественное выражение. Когда будут накоплены большие (многолетние) ряды наблюдений, K_0 можно будет выражать как нормированное отклонение от средней многолетней жирности рыб. Пока такой достоверный статистический анализ возможен лишь для азовской хамсы. K_0 может быть использован для оценки обеспеченности рыб пищей на различных водоемах.

Помимо перечисленных показателей, в качестве индикаторов обеспеченности рыб пищей могут быть использованы данные по популяционной и индивидуальной вариability жирности (Никольский, 1965; Поляков, 1958; Беянина, 1966). С ухудшением обеспеченности рыб пищей индивидуальная и популяционная вариability морфо-физиологических и физиолого-биохимических показателей, в том числе и жирности, увеличивается. Г. П. Сигиневич (1967) предложил в качестве критерия обеспеченности рыб пищей использовать соотноше-

ние между содержанием жира в различных жировых депо¹.

Изучая все эти показатели на различных экологических группах рыб — обитающих у дна и в пелагиали, в прибрежных и открытых районах моря, имеющих различный характер питания (хищники, бентофаги, планктонофаги, рыбы со смешанным питанием), теплолюбивых форм, нагуливающих в летне-осенний, и холодолюбивых — в зимне-весенний период, — можно будет охватить всю сложную и во многом, вероятно, противоречивую структуру пищевой обеспеченности рыб водоема, меняющуюся по районам, сезонам и годам.

При этом необходимо помнить, что уровень жировых запасов, интенсивность жиронакопления и другие рассмотренные показатели могут характеризовать обеспеченность рыбы пищей лишь тогда, когда у нее наблюдаются положительный жировой баланс. Для теплолюбивых черноморских рыб этот период — с июня до декабря, для холодолюбивого шпрота — с февраля по июнь. Следовательно, изучая динамику жирности холодолюбивых и теплолюбивых черноморских рыб, можно иметь данные об обеспеченности рыб Черного моря пищей в течение почти всего года.

На основании полученных нами данных в некоторых районах Средиземноморья, можно высказать определенные суждения об обеспеченности пищей средиземноморских рыб (Шульман, 1970).

Самой низкой оказалась жирность у рыб одинаковых размеров в районе Тунисской банки, выше в Адриатическом море, в заливе Манфредония (соответственно 2 и 8% у ласкирей; 1 и 3% у мелкой ставриды; 1,5—2,0 и 4—6% у барабули). В свою очередь, в Венецианском и Лионском заливах жирность рыб значительно выше, чем в заливе Манфредония (жирность шпрота выше в 1,5 раза). Половозрелая барабуля в Венецианском за-

¹ Во всех случаях рассматриваются показатели, отражающие нормальный процесс накопления энергетических резервов рыбой. Имеются случаи патологического ожирения тела рыбы или отдельных ее органов, прежде всего печени (Маликова, 1967; Опо et. oth., 1960). Это ожирение часто свидетельствует о недостатке важнейших компонентов в пище рыбы, поэтому является показателем нарушения нормальных связей между рыбой и ее кормовой базой. При этом непосредственной причиной увеличения жирности печени является снижение ее липолитической активности.

ливе также имеет значительно бóльшую жирность, чем в заливе Манфредония.

Очень показательны данные по жирности мальков барабули в Ионическом море и в различных районах Адриатического моря (табл. 19).

Таблица 19

Район	Длина, мм	Содержание жира, % массы тела
Ионическое море	10—25	0,55
Адриатическое море		
о. Корчул	10—30	2,01
	30—40	2,10
	40—50	2,67
севернее г. Сплита	25—45	2,78
Открытое море у Югославского побережья	25—45	2,02
Венецианский залив	40—45	2,68
	45—50	3,90
	50—55	2,81

Жирность мальков барабули неуклонно увеличивается (так же как и темп роста) при продвижении из низкого по продуктивности Ионического моря в промежуточные по продуктивности районы средней Адриатики, а затем в еще более продуктивный Венецианский залив.

Интересно сопоставить жирность рыб и их кормовую базу в различных водных бассейнах. Мы уже отмечали, что жирность рыб в Азовском море выше, чем жирность тех же видов в Черном море (хамса, атерина, тюлька). Это говорит о том, что кормовая база Азовского моря обеспечивает лучшие условия нагула планктоноядных рыб, чем Черного моря. И действительно, биомасса зоопланктона летом в Азовском море составляет 200—500 мг/м³, в то время как в Черном — только 100—200 мг/м³. Жирность балтийского шпрота выше, чем черноморского. Биомасса зоопланктона в Балтийском море также выше. Жирность рыб и биомасса планктона в Каспийском море занимает промежуточное положение между Черным и Азовским морями.

В большинстве районов Средиземного моря биомасса зоопланктона гораздо ниже, чем в Черном — 50 мг/м³ (Зенкевич, 1963). Жирность большинства средиземноморских рыб — анчоуса, барабули, ставриды, сардины открытых районов — не превышает 5%.

Таким образом, между указанными морями существует четкая градация по величине кормовой базы и жирности обитающих в них рыб (рис. 44). Каждому из морей соответствует свой уровень максимальной жирности, который сходен у различных видов рыб — обита-

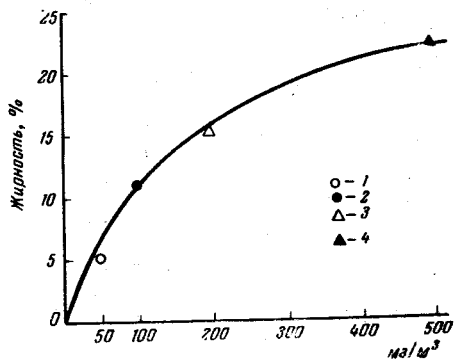


Рис. 44. Схема связи между жирностью рыб различных морей и концентрацией зоопланктона:

1 — Средиземное море (барабуля, анчоус, ставрида, сардина); 2 — Черное море (хамса, барабуля, ставрида); 3 — Балтийское и Каспийское моря (шпрот, килька); 4 — Азовское море (хамса, тюлька).

телей данного водоема. Для Азовского моря — это в среднем 20—22%, для Балтийского и Каспийского — 15—17%, для Черного — 10—12%, для Средиземного — 3—5%. По-видимому, эти цифры отражают «кормовую емкость» каждого водоема — его способность обеспечить рыбам накопление определенного для каждого водоема уровня жировых запасов. Таким образом, для указанных морей получено соответствие между жирностью обитающих в них рыб и их кормовой базой. Это соответствие связано с тем, что определенный уровень кормовой базы является основой, на которой формируется специфический уровень жировых запасов рыб.

Все рассмотренные моря относятся к зоне умеренных температур. Каковы же закономерности динамики жирности рыб в связи с обеспеченностью пищей в Мировом океане? Этот вопрос специально рассматривает Г. В. Никольский (1965, 1967). Он считает, что интен-

сивность накопления и расходования жира рыбой (а в более общем виде — характер динамики жирности) определяется величиной ее кормовой базы и временем, в течение которого рыба может осуществлять нагул. Наиболее интенсивно накапливают жир (и имеют наибольший жировой запас) те рыбы, которые вынуждены

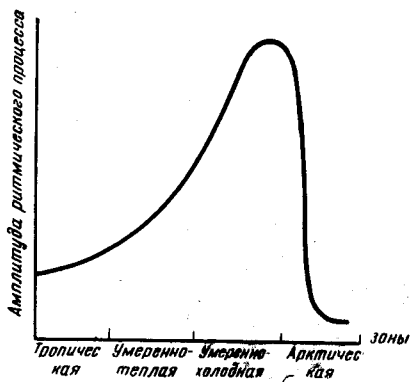


Рис. 45. Схема зависимости амплитуды сезонных изменений жирности рыб от климатических зон.

на длительный срок прекращать питание. Сюда относятся все зимующие, а также совершающие протяженные нерестовые миграции рыбы. Напротив, рыбы не зимующие и не прерывающие питание на длительный срок, не нуждаются в образовании большого жирового запаса. К ним относятся арктические гольцы, которые уже упоминались выше, и многие обитатели тропической области. Таким образом, наиболее выражена сезонная динамика жирности рыб в умеренной области. Она понижается в направлении к экватору и полюсам. Широтная изменчивость амплитуды сезонных колебаний жирности рыб изображена на рис. 45.

Сходные тенденции наблюдаются и в изменениях жирности планктона Мирового океана. Жирность и калорийность тропического и субтропического планктона значительно ниже жирности планктона умеренной зоны (Виноградова, 1960; Богоров, 1967; Остапеня и др., 1967). В умеренной зоне северного полушария жирность планктона также увеличивается с юга на север (Кизеветтер, 1954).

Однако Г. В. Никольский (1967) и В. Г. Богоров (1967) отмечают, что указанные тенденции как для рыб, так и для планктона существуют лишь в самом общем виде. Известно, например, что обитатели тропической зоны — двоякодышащие рыбы — залегают на «сухой» сезон в спячку, а до этого накапливают в теле значительные количества жира (Smith, 1947). С другой стороны, многие «жилые» обитатели умеренной зоны (щука и форель, например) имеют слабо выраженную сезонную динамику жирности.

Как это ни покажется на первый взгляд странным, но четкую сезонную динамику жирности (с накоплением 10—15% жира) имеют многие обитатели тропической зоны океана — сардины, сельди, ставриды и др. (Gego, 1961; Mainguu, Doutre, 1958; Watts, 1957). У этих рыб амплитуда колебаний жирности часто превосходит амплитуду колебаний жирности рыб умеренной зоны. Дело в том, что во многих районах тропической зоны океана, несмотря на высокую и относительно равномерную температуру воды, существует четкая сезонная динамика климатических процессов, оказывающая существенное влияние на гидрологический режим (течения, сток рек и т. д.) и продуктивность этих районов. Вследствие этого и кормовая база многих тропических рыб, прежде всего обитателей пелагиали, существенно колеблется по сезонам (Гейнрих, 1961; Хромов, 1960). Даже глубоководные рыбы, по данным Т. С. Расса (1967), на протяжении года питаются неравномерно, так как «дождь трупов», падающий из верхних слоев, также подвержен сезонным колебаниям.

Колебания обеспеченности пищей обуславливают четкую цикличность различных биологических процессов у многих тропических рыб (нагул, нерест, миграция, рост) и четкую динамику жирности.

Сезонная периодичность многих биологических и физиологических процессов в тропиках наблюдается и у сухопутных животных (Слоним, 1961).

В то же время в расположенном на юге умеренной зоны Средиземном море гидрологический и гидробиологический режимы в большинстве районов оказываются гораздо более стабильными. Здесь цикличность многих биологических процессов у рыб выражена значительно меньше, чем в тропиках. Меньше выражены здесь и колебания жирности. Содержание жира в теле средизем-

номорской сардины открытых вод и ставриды в 2—3 раза ниже, чем у этих же видов в тропиках.

Таким образом, характер динамики жировых запасов у рыб тесно связан с величиной и степенью изменчивости кормовой базы, т. е. в конечном итоге — с обеспеченностью рыб пищей. Уровень жирности, достигаемый рыбой к концу нагула, — индикатор обеспеченности пищей и размаха сезонных изменений этой обеспеченности.

Показатели подготовленности к миграциям

В экологии рыб трудно найти проблему, которая бы привлекала такое внимание исследователей, как проблема миграций. Миграции представляют собой исключительное явление в жизни рыб как по грандиозности своих масштабов, так и по сложности закономерностей. Являясь исторически сложившимися, специфическими периодами годового жизненного цикла, миграции направлены на упрочение вида, усложнение его структуры, расширение ареала, улучшение обеспеченности пищей, повышение численности (выживаемости молоди и взрослых рыб).

Во время миграции рыбы концентрируются в плотные скопления (косяки, стаи), что облегчает их добычу, поэтому человек издавна стремился организовать рыбный промысел прежде всего на миграционных путях. Таким образом, установление закономерностей миграций рыб и специфических показателей их состояния в предмиграционный и миграционный периоды представляет не только теоретический, но и большой практический интерес.

По своим грандиозным масштабам миграции рыб могут быть сравнимы с миграциями птиц. В закономерностях миграций рыб и птиц есть много общего; наряду с этим имеются и существенные отличия.

Изучение миграций проводится во многих аспектах: установление миграционных путей, способов ориентации, навигации и т. д. Нас в данном разделе будут интересовать лишь два аспекта: определение функционального детерминизма миграций (т. е. природы миграционного импульса) и установление показателей подготовленности к миграциям. Естественно, что оба эти аспекта тесно связаны между собой.

Несмотря на большое количество работ, выясняю-

щих внутренние закономерности миграций рыб, обращает на себя внимание их разноплановость. Это объясняется многообразием миграций: имеются зимовальные, нерестовые и кормовые миграции; катадромные и анадромные; одни рыбы в процессе миграции резко меняют среду обитания, другие — нет. В основе каждой из этих миграций лежат свои закономерности. Подчас их трудно сопоставлять. Основное внимание мы уделим зимовальным миграциям.

История изучения зимовальных миграций рыб связана с острой полемикой о природе миграционного импульса. В основном это изучение велось на азовской хамсе — рыбе, которая занимает важное место и в нашем исследовании. Собираясь в плотные косяки, хамса каждую осень покидает Азовское море. Во время миграции через Керченский пролив она подвергается интенсивному промыслу. Естественно, что сроки и характер хода хамсы через пролив сильно колеблются по годам. Для рациональной организации промысла очень важно знать сроки и характер этого хода. Именно поэтому азовская хамса уже в конце 20-х годов стала классическим объектом для изучения закономерностей миграций.

Прежде считалось, что единственным фактором, определяющим переход хамсы (и многих других рыб) в миграционное состояние, является резкое снижение температуры воды до определенной величины (Марти, 1932 и др.); независимо от состояния рыба всегда однозначно реагирует на снижение температуры. При этом зимовальная миграция рыб рассматривалась как простая откочевка.

Тем не менее оказывалось, что переход рыбы в миграционное состояние часто происходит при совершенно различных температурах воды. Выдающиеся значения для изучения проблемы миграций имели работы Н. В. Лебедева (1936, 1940) по азовской хамсе и Б. П. Мантейфеля и Г. В. Болдовского (1938) по мурманской сельди, показавшие, что на протяжении годового цикла рыбы проходят различные периоды, в которые резко меняется их состояние и отношение к факторам среды. Эти авторы считают, что основной целью периода, предшествующего зимовальной миграции, является накопление жировых резервов, необходимых для обеспечения нормальной жизнедеятельности организма в период

зимовки. Н. В. Лебедев утверждал, что азовская хамса, не закончившая нагул и не накопившая достаточного количества жировых запасов, не может перейти в миграционное состояние и остается в Азовском море до поздней осени, где погибает под воздействием низких температур.

К сожалению, все эти, безусловно, правильные положения Н. В. Лебедева были большей частью умозрительными, не опирались на точные количественные показатели, так как ни сам Н. В. Лебедев, ни другие исследователи в то время не изучали процессов жиронакопления у хамсы. Коэффициенты упитанности, которыми пользовался для оценки подготовленности хамсы к миграциям Н. В. Лебедев, а впоследствии и другие авторы (Воробьев, 1945; Корнилова, 1958 и др.), были слишком грубыми показателями, дающими часто искаженное представление об уровне энергетических запасов в теле рыбы.

Вторым, наиболее существенным, недостатком работ Н. В. Лебедева являлось полное отрицание роли температурного фактора в формировании миграционного импульса. Так же, как и представления Ю. Ю. Марти (1932), основывающиеся только на признании этого фактора, представления Н. В. Лебедева, придававшего значение лишь внутренней подготовленности, не согласовывались с имевшимися данными.

Успешную попытку объединить представления Ю. Ю. Марти и Н. В. Лебедева сделал В. П. Воробьев (1945). Он считал, что для перехода хамсы в миграционное состояние необходимо наличие как внутренней подготовленности к миграции (накопление определенного уровня жировых запасов), так и внешнего сигнала (температурного перепада). Эти представления В. П. Воробьева очень близки к современным представлениям о единстве внешних и внутренних стимулов, определяющих переход животных из одного периода годового цикла в другой и рассмотренных нами во введении (Бюннинг, 1961; Наумов, 1963; Слоним, 1961 и др.). Однако исследование В. П. Воробьева все же не решило многих существенных вопросов, связанных с миграцией хамсы. Во-первых, как и Н. В. Лебедев, он не нашел количественных параметров, характеризующих подготовленность хамсы к миграции. Во-вторых, вслед за Ю. Ю. Марти, он считал, что переход хамсы, завер-

шившей нагул, в миграционное состояние может быть осуществлен лишь при перепаде температур в диапазоне 9—14° С. Факты, однако, показывали, что значительная часть хамсы может переходить в миграционное состояние и при более высокой температуре.

Представления В. П. Воробьева также ничего не говорили о том, почему резко меняются по годам не только сроки, но и характер миграции хамсы. В одни годы ход хамсы через Керченский пролив происходит исключительно дружно и интенсивно, рыба образует плотные скопления; в другие годы миграция протекает вяло и растянута во времени.

Исследования, проведенные нами на азовской хамсе в 1954—1956 гг. и в последующие годы (Шульман, 1960а), а также исследования Н. Ф. Тараненко (1966) позволили ответить на некоторые неясные вопросы, поставленные в предыдущие годы. Было показано, что минимальное содержание жировых запасов в теле хамсы, при котором может осуществляться ее переход в миграционное состояние, равно 14% сырой массы рыбы (речь идет о всех возрастных группах хамсы, кроме сеголетков). Рыбы, не достигшие этого уровня жировых запасов, не переходят в миграционное состояние ни при каких внешних условиях, остаются в Азовском море и погибают при воздействии низких температур воды, что наблюдалось неоднократно и иногда в массовых масштабах (например, в 1953 и 1954 гг.). Существует тесная связь между степенью подготовленности хамсы к миграции и силой внешних воздействий, необходимых для осуществления миграционного процесса. Так, хамса, обладающая жирностью 14—17%, начинает мигрировать лишь при понижении температуры воды до 9—14° С. Хамса, жирность которой равна 23% и более, может мигрировать при значительном перепаде температуры в любом диапазоне (например, 15—17° С, 18—19° С и т. д.).

Предмиграционный нагул отдельных скоплений хамсы в Азовском море осуществляется неравномерно. Поэтому степень подготовленности к миграции отдельных популяций хамсы в Азовском море бывает различной. Они в разные сроки и при разной температуре начинают миграцию через Керченский пролив. За 1—1,5 месяца бывает 2—3 массовых выхода хамсы. Первыми через пролив всегда мигрируют скопления рыб,

имеющие более высокую жирность; жирность рыб от выхода к выходу, как правило, неуклонно снижается¹.

Одновременно было показано, что различный уровень жировых запасов определяет не только сроки, но и характер зимовальной миграции хамсы. Так, миграция рыбы, имеющей жирность 14—17%, оказывается

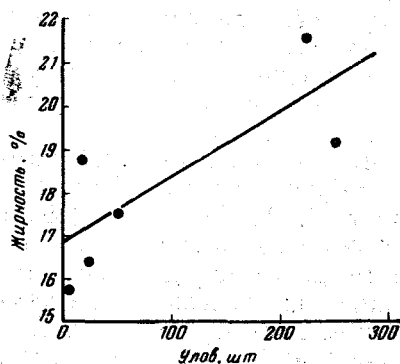


Рис. 46. Зависимость между жирностью и концентрацией азовской хамсы.

вялой и разреженной; при жирности 23% и выше, рыба мигрирует исключительно дружно и интенсивно; при жирности 18—22% миграция носит промежуточный характер.

Влияние высокой жирности хамсы на интенсивность миграций объясняется не только повышением чувствительности рыбы к воздействию внешнего сигнала, но и увеличением концентрации рыб в стаях. На рис. 46 представлены данные о связи между уловами рыбы в период предмиграционного нагула и ее жирностью. С увеличением жирности хамсы увеличивается ее концентрация, а это и определяет в значительной степени дружность хода рыбы через пролив. Эта зависимость отражает тот факт, что у рыб, накопивших большое количество жира, стайный инстинкт начинает преобладать над пищевым. Пока рыбы не накопили больших жировых запасов, они держатся разреженно, что облегчает им освоение кормовой базы. По мере накопления жира их пищевые потребности становятся все меньше. Таким образом, уровень жировых запасов не только подготавливает рыбу к восприятию миграционного импульса, но и регулирует питание и стайный инстинкт.

Количественные показатели подготовленности хамсы

¹ Лишь в 1954 г. жирность хамсы в начале, середине и конце хода почти не менялась. При этом уровень жировых запасов в теле хамсы был невысоким. По-видимому, это свидетельствовало об общей слабой подготовленности хамсы к миграции. Она «сочилась» через пролив мелкими, разреженными косяками.

к зимовальной миграции, полученные нами, были положены Н. Ф. Тараненко в основу методики прогнозирования сроков и характера осеннего хода хамсы через Керченский пролив. Основой этой методики являются данные по уровню жировых запасов различных популяций хамсы на всей акватории Азовского моря в предшествующий миграции период (такие данные получают в августе и сентябре), интенсивности жиронакопления и гидрометеорологический прогноз. Прогнозируют сроки выхода хамсы через пролив, количество массовых выходов, очередность выходов отдельных популяций, вероятность гибели хамсы в Азовском море, степень интенсивности миграций через пролив. Н. Ф. Тараненко (1964) показала, что с увеличением подготовленности хамсы к миграции увеличивается степень обособленности взрослой рыбы от молоди. Эти данные также включаются в прогноз.

С 1959 г. по настоящее время ежегодно даются прогнозы осеннего хода хамсы через Керченский пролив по методике, описанной выше. Все эти прогнозы в достаточной степени оправдались. Вместе с тем в предшествующие годы прогнозы, основанные на методиках Ю. Ю. Марти, Н. В. Лебедева и В. П. Воробьева, часто не оправдывались. В настоящее время промышленность получает достоверные сведения о поведении азовской хамсы в осенний период и успевает подготовиться и рационально организовать добычу рыбы.

Изучение факторов, определяющих переход рыб в миграционное состояние, и поиск показателей, характеризующих степень подготовленности рыб к зимовальным миграциям, естественно, проводились и на других рыбах.

Количественные параметры для прогнозирования миграций черноморской хамсы получены Н. Н. Данилевским (1969), который установил соотношение между жирностью рыбы и сроками подхода скоплений к берегам Грузии. Первой (в декабре) к Закавказскому побережью подходит хамса с жирностью 12,5%, последней (в январе) — с жирностью 6%. При жирности свыше 8% черноморская хамса осенью образует устойчивые скопления, при жирности ниже 6% скопления неустойчивы.

И. С. Доброволов (1967) установил, что 9—11% являются минимальной жирностью, необходимой для ско-

сачивания и начала зимовальной миграции мелкой ставриды у Болгарского побережья. Согласно нашим данным, для крупной ставриды такой величиной является 16%. Аральский лещ, не накопивший достаточных жировых запасов, так же как и хамса, не переходит в миграционное состояние (Никольский, 1963).

Мы показали связь между жирностью крупной ставриды и ее концентрацией в период зимовальных миграций (рис. 47). Зависимость концентрации рыбы от жирности показал на атлантической сельди Д. А. Шубников (1959). Большие комплексные исследования по определению факторов и количественных параметров подготовленности атлантической сельди к миграциям провел Ю. Ю. Марти (1956).

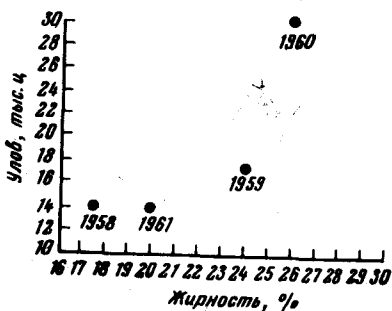


Рис. 47. Зависимость между жирностью крупной ставриды и ее промысловыми уловами в июле — августе (в различные годы).

рыбы в предмиграционный период — не пассивный процесс. Он осуществляется не при снижении пищедобывательной активности рыбы (известно, что снижение активности часто ведет к повышенному жиरोотложению), а при ее максимальном увеличении. При этом имеет место так называемый «жор» (гиперфагия), который позволяет рыбе в относительно сжатые сроки завершить подготовку к миграции.

Считалось, что рыбы не способны синтезировать жир из углеводов и белков пищи и единственным источником резервных жиров у них является жир из пищи (Ловверн, 1964). В настоящее время показано, что пути образования резервных жиров у рыб ничем не отличаются от путей, характерных для других животных (Вельтищева, 1961; Amlacher, 1961; Menzel, 1960). Это объясняет высокие темпы жиронакопления у рыб в предмиграционный период. У других водных животных, как позвоночных, так и беспозвоночных, жиры также образуются из углеводов и белков (Лейтес, 1954; Богоров, 1967; Giese, 1966).

Большое значение имеют исследования функциональной детерминации миграционного импульса в период зимовальной миграции у проходных рыб (лососевых и осетровых), проведенные Н. Л. Гербильским (1958) и И. А. Баранниковой (1965). Внутренним фактором, определяющим подготовленность лососевых и осетровых (так называемые озимые расы) к зимовальным миграциям, является уровень жировых запасов. Гипофиз и щитовидная железа рыб в этот период находятся в состоянии покоя. Внешним фактором, влияющим на формирование миграционного импульса у озимых рас лососевых и осетровых, является изменение прозрачности воды.

Интересно, что если у всех изученных рыб внутренняя подготовленность к зимовальной миграции обуславливается достижением определенного (для каждой формы) уровня жировых запасов, то внешние «пусковые механизмы» миграции могут быть совершенно различными. Часто ими бывают температурные перепады, изменения направления течений, уровень паводка, степень прозрачности воды, исчезновение или уменьшение пищи¹ и т. д. Нередко сигналом к началу миграции одного и того же вида, расы или биологической группы рыб могут быть разные внешние факторы или совокупность факторов. Это имеет определенный биологический смысл, так как дает возможность «продублировать» сигнал и приводит в миграционное состояние популяцию рыб до того, как климатическая ситуация в данном районе изменится настолько, что может оказать на рыбу пагубное действие.

Физиологический детерминизм и количественные показатели миграционного импульса у половозрелой азовской хамсы и ее молоди совершенно разные. Молодь хамсы начинает выход из Азовского моря на 1,5—2 месяца раньше взрослой рыбы при высокой температуре воды и сравнительно низких жировых запасах (7—11%). В годы с плохой кормовой базой выход молоди хамсы осуществляется в более ранние сроки, чем в годы с хорошей кормовой базой. Таким образом, по-видимому, внешним сигналом миграции молоди является ухудшение обеспеченности пищей. Уход из Азовского моря

¹ Последнее, по-видимому, является сигналом к началу зимовальной миграции у крупной черноморской ставриды.

молоди хамсы существенно улучшает обеспеченность пищей взрослых рыб. М. Н. Крибовок (1953) заметил, что при ухудшении кормовых условий молодь сазана пытается уйти из рыбхоза, при этом первыми уходят наиболее откормленные мальки.

В значительной степени сходные закономерности наблюдаются при скате в море молоди проходных рыб (прежде всего, лососевых и осетровых). Скат разных видов лососевых начинается при достижении определенной жирности, а затем его резком уменьшении (Кизеветтер, 1948; Яржомбек, 1964; Акулин, 1966; Ноаг, 1953; Lovett, 1964; Маликова, 1967). Чем более резко падает жирность, тем интенсивнее скат. Степень падения жирности молоди перед скатом является показателем ее подготовленности к скату (Акулин, 1966). Внешним сигналом, приводящим к скату, является резкое сокращение концентрации корма в водоеме. Помимо изменений в жировом обмене, для осуществления перехода в покатное состояние необходимы сдвиги в эндокринной системе, в том числе в функциональной активности щитовидной железы рыб (Fontaine, 1948; Баранникова, 1965).

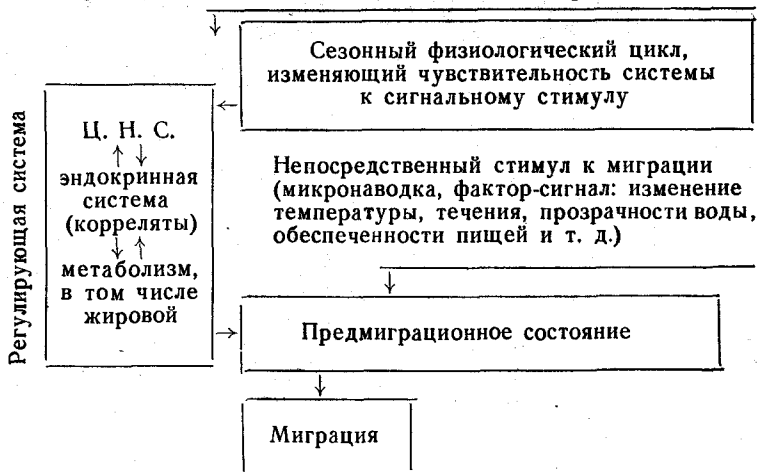
Рассматривая влияние внутренних и внешних факторов на переход рыбы в миграционное состояние, мы не говорили о физиологическом механизме их воздействия на рыб. Этот механизм известен в настоящее время лишь в самых общих чертах (Гербильский, 1958; Fontaine, 1948).

Схему механизмов миграционного импульса применительно к птицам составил В. Р. Дольник (1965). Она может быть применена и к рыбам. Мы приводим ее с некоторыми уточнениями.

Жировой обмен и уровень жировых запасов являются лишь необходимым звеном в цепи сложных процессов становления миграционного состояния рыб¹. Но именно это звено приобретает исключительное значение в проблеме индикации состояния отдельных особей и популяций в предмиграционный и миграционный периоды. Процесс жиронакопления отражает биологический смысл предмиграционного периода, осуществляет регу-

¹ Важные показатели водно-солевого обмена, характеризующие подготовленность рыб к миграциям, нашли М. Л. Закс и М. М. Соколова (1961).

Фактор, контролирующий сезонный физиологический цикл (макронаводка: фотопериодизм, биологический календарь)



ляцию поведения рыб в этот период и дает возможность найти точные количественные показатели для оценки степени подготовленности рыб к переходу в миграционное состояние¹.

Закономерности нерестовых миграций рыб во многом отличаются от зимовальных. Это естественно, так как эти миграции происходят в противоположные по времени периоды годового цикла, при противоположном состоянии среды и резких отличиях в состоянии организма. Особенно подробно эти отличия показаны на примере нейро-гормональной системы проходных рыб (Гербельский, 1958; Баранникова, 1965; Ноар, 1953; Fontaine, 1948). Если в период, предшествующий зимовальным миграциям рыб, гипофизарно-тиреоидный комплекс стабилизируется и наступает стадия относительного покоя в деятельности эндокринных желез, то в период нерестовой миграции происходит резкое усиление активности гипоталамо-гипофизарно-тиреоидно-интерреналовой системы (так называемой «системы корреляторов», по Гербельскому) и именно эти сдвиги формиру-

¹ Параллельно с жиром осенью у рыб накапливается большое количество богатых энергией соединений — АТФ и креатинфосфата (Морозова и Трусевич, 1971).

ют миграционное поведение рыб. Внешним фактором, запускающим «систему корреляторов» перед нерестовой миграцией, является фотопериодизм (этот же фактор в посленерестовый период затормаживает ее). Внешними сигналами, непосредственно приводящими рыбу в миграционное состояние, так же как и в случае зимовальных миграций, могут быть самые различные факторы среды.

Какое же место во всей системе подготовки к нерестовой миграции занимает жировой обмен и уровень жировых запасов в теле рыбы? Ответить на этот вопрос однозначно оказывается трудно. Дело в том, что у многих видов рыб процесс подготовки к нересту (и в том числе нерестовая миграция) осуществляется на фоне отрицательного жирового баланса, поскольку резервный жир используется для обеспечения генеративного синтеза в гонадах. Таким образом, пониженное содержание жира в теле в этот период может свидетельствовать о лучшей подготовленности рыб к нерестовой миграции. С другой стороны, осуществление интенсивных процессов генеративного синтеза и нерестовой миграции оказывается возможным лишь при достижении рыбой определенных жировых запасов. Следовательно, эти процессы будут происходить тем интенсивнее, чем выше исходное количество жира в теле рыбы к началу созревания гонад и нерестовой миграции. Две эти противоположные тенденции создают сложность, а подчас и запутанность картины связи уровня жировых запасов и степени подготовленности рыб к нерестовой миграции.

Согласно данным ряда авторов (Подлесный, 1947; Кизеветтер, 1948; Кривобок и Тарковская, 1957; Шубников, 1959; Сиротенко, 1967), у сельдей, белорыбицы, нерки, горбуши, кеты, кижуча нерестовая миграция начинается раньше и осуществляется более интенсивно у тех рыб, которые накопили большее количество жировых запасов.

С другой стороны, в период нерестовой миграции данный пункт, как было показано выше, вначале проходят менее жирные, а следовательно, более зрелые рыбы (Davidson and Shostrom, 1936 и др.). По-видимому, для более точного определения роли жировых запасов в осуществлении подготовки рыб к нерестовым миграциям необходимо использовать тонкие методы, характеризующие скорость обмена жиров в теле рыб.

Закономерности зимовальных и нерестовых миграций птиц (Дольник, 1965 и др.) во многом сходны с теми, которые установлены на рыбах. Наряду с этим физиология миграций птиц имеет ряд специфических особенностей, отличающих ее от физиологии миграций рыб.

Жировые запасы в теле птиц к началу миграции, как правило, значительно превышают жировые запасы в теле рыб (они достигают 30—50% массы тела). Это, несомненно, связано с необходимостью тратить большую энергию при перелетах по сравнению с энергией, затрачиваемой при миграциях рыб. Помимо более значительной работы, производимой птицами при миграциях (протяженность миграций птиц, как правило, больше, чем у рыб), вероятно, имеет значение также и то, что рыбы обитают в гипогравитационной среде (Коржув, 1967) и им при перемещениях в отличие от птиц не приходится преодолевать силу тяжести.

У птиц подготовка к миграции происходит в значительно более сжатые сроки, чем у рыб. Процесс премиграционного жиरोотложения у птиц осуществляется в течение 10—15 дней, в то время как у большинства рыб он затягивается на 2—3 месяца. Птицы более быстро расходуют свои жировые запасы во время миграций и часто возобновляют их путем докорма. Рыбы же, как правило, во время зимовальных миграций существуют за счет жирового запаса, накопленного ранее. У птиц большую роль в миграциях играет раздражение — подготовленные к миграции особи вовлекают в нее еще неподготовленных. У рыб преобладающая часть особей в косяке имеет жирность, достаточную для перехода в миграционное состояние. В этом смысле структура рыбьего косяка более однородна, чем птичьей стаи.

Сигнал к началу миграций у рыб обычно тесно связан с конкретной климатической обстановкой. У птиц же он может быть индифферентен. Дело в том, что рыбы обычно мигрируют в пределах одной климатической зоны, а птицы, мигрирующие на тысячи километров, перемещаются в совершенно иные климатические зоны, и изменение обстановки в районе старта еще ничего не говорит о том, какая ситуация складывается в районе финиша. Поэтому у птиц миграционный механизм «запускается» по биологическому календарю.

Показатели подготовленности к нересту

Период размножения ключевой момент — в жизни популяций. Именно нерест определяет характер динамики важнейших жизненных процессов в организме, в том числе изменений содержания жира в теле рыбы.

Жировые резервы в значительной степени обеспечивают энергией синтез генеративной ткани. Кроме того, они частично переходят в гонады и включаются в качестве питательного материала в желток овоцитов, выполняя после выметывания и оплодотворения икры роль основного источника эндогенной пищи при развитии эмбриона. Поэтому от уровня жировых запасов в теле рыбы и интенсивности их использования в процессе созревания гонад во многом зависит эффективность самого нереста. Следовательно, показатели динамики жирности могут быть индикаторами подготовленности рыбы к нересту.

Естественно, что, кроме внутренней подготовленности, на нерест рыбы влияют и условия обитания (кормовая база, температурный режим и т. д.). Жирность рыбы является чувствительным индикатором этих условий. Таким образом, по данным об уровне и динамике жировых запасов в теле рыб в преднерестовый период можно не только прямо, но и косвенно судить о том, насколько успешно идет подготовка рыбы к нересту и насколько благоприятны условия для его протекания.

Однако использовать данные по динамике жирности для характеристики подготовленности рыб к нересту значительно трудней, чем, скажем, для характеристики подготовленности к миграциям на зимовку. Для начала интенсивного созревания (так же, как и нерестовой миграции) необходимо достижение определенного уровня жировых запасов. В то же время созревание идет на фоне отрицательного жирового баланса, следовательно, чем сильнее уменьшается жирность рыбы, тем больше масштабы созревания гонад.

Нет ясности и в вопросе о том, что в основном определяет интенсивность созревания: жировые ли запасы, накопленные в теле рыбы в предшествующий созреванию период (часто еще во время нагула предыдущего года) — этого мнения придерживается Г. В. Никольский (1963) и некоторые другие исследователи, или энергия, получаемая с пищей непосредственно в период созре-

вания гонад — этой точки зрения придерживается М. Н. Кривобок (1964).

Все эти неясные вопросы создают сложности в использовании данных по динамике жирности в качестве индикаторов подготовленности рыб к нересту. Тем не менее использование этих показателей чрезвычайно важно уже сейчас и еще более важным должно оказаться в ближайшем будущем.

Некоторые материалы по подготовленности рыб к нересту имеются и в нашем исследовании.

Прежде всего, сопоставление интенсивности расходования жира рыбой в периоды зимовки и преднерестового нагула показывает, что наибольших масштабов этот процесс достигает при подготовке к нересту (и это несмотря на то, что в это время уже имеет место интенсивное питание). Эти материалы говорят об исключительной важности использования жировых резервов при созревании рыб. На азовской хамсе показано, что чем больше израсходовано жировых резервов в теле рыбы в предмиграционный период, тем интенсивнее протекает ее нерест. Таким образом, **первым** показателем подготовленности рыб к нересту могут быть интенсивность и масштабы расходования жира в преднерестовый период.

Особенно резкое падение жирности у рыб наблюдается на начальном этапе созревания, когда в гонадах идут интенсивные процессы дифференцировки (так называемый период малого роста). По шкале Мейена (1939) это соответствует II стадии развития гонад. При наступлении периода большого роста овоцитов (III и IV стадии зрелости), когда дифференцировка генеративной ткани в основном закончена и в овоцитах происходит накопление желтка, расходование жира замедляется. Помимо азовско-черноморских рыб, это особенно наглядно было показано на атлантической сардине. Эти данные подтверждают известное положение о том, что процессы дифференцировки требуют более значительных энергетических резервов, чем процессы роста (Needham, 1964). Одновременно они свидетельствуют о недостаточности визуальных определений созревания рыбы (по стадиям зрелости), так как, судя по изменениям жирности, наиболее интенсивно эти процессы идут на начальном этапе созревания, когда никаких изменений в гонадах еще нет.

Многими авторами на разных видах рыб отмечено, что более высокий исходный уровень жирности (в начале преднерестового нагула) обеспечивает более быстрое и интенсивное созревание рыб и большие масштабы нереста (Подлесный, 1947; Кизеветтер, 1948; Кривобок и Тарковская, 1957; Шубников, 1959; Yamada, 1961). Таким образом, исходный уровень жировых запасов у рыб в начале преднерестового периода —

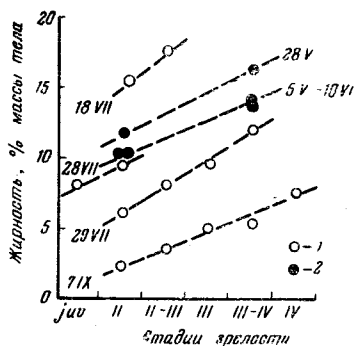


Рис. 48. Связь между жирностью сардины и ставриды и стадиями зрелости гонад:

1 — сардина; 2 — ставрида.

второй показатель подготовленности рыб к созреванию и нересту. Это подтверждается полученными нами данными по мелкой черноморской ставриде и атлантической сардине (рис. 48). Чем выше жирность рыбы, тем скорее она созревает (достигает более высокой стадии зрелости).

Сходные с нашими данными М. Н. Кривобок и О. И. Тарковская (1960) получили на балтийской салаке и некоторых других рыбах. Однако они дают этим данным совершенно другое объяснение. Они считают, что по мере созревания указанных видов рыб их жирность увеличивается.

Данные М. Н. Кривобока и О. И. Тарковской получены в короткий отрезок времени (в течение одного месяца для каждой из форм), поэтому наблюдаемая ими картина, так же как и наша, характеризует структуру данной популяции в определенный момент, а не ход процесса во времени. Если же рассматривать изменения жирности салаки от начала к концу преднерестового периода, как это делают другие авторы (Lühmann, 1953; Brandes und Dietrich, 1958; Левиева, 1952 и др.), то можно совершенно четко проследить уменьшение жирности рыбы по мере созревания гонад¹.

¹ В литературном обзоре указывалось, что у ряда видов рыб жирность тела в преднерестовый период действительно увеличивается. Но это увеличение может быть обнаружено лишь при исследовании хода процесса во времени, а не в короткий его отрезок.

Уменьшение жирности по мере созревания гонад мы наблюдали и на черноморской ставриде. Изменения жирности рыбы и степени зрелости гонад в преднерестовый период представлены на рис. 49.

Расчеты трат жира на созревание и выметывание половых продуктов были сделаны Б. П. Пентеговым и др. (1929) для кеты, Идлером и Клеменсом (Idler, Clemens, 1959) для нерки, Т. Н. Беяниной (1966) для корюшки, Н. П. Макаровой (1961) для сазана, М. Н. Кривобоком и О. И. Тарковской (1960 и 1967) — для балтийской салаки и каспийских осетровых, Блэкстером и Холидеем (Blackter, Holliday, 1963) для атлантической сельди. По этим данным на созревание и выметывание икры у лососевых расходуется 90% жирового запаса, у осетровых — 80, у корюшки — 60, у судака и салаки по 50, у сельди — 15%.

Между самцами и самками имеются большие различия в использовании энергии на созревание гонад (у первых они ниже, чем у вторых). Кроме того, непосредственно на нерестовый «гон» названные рыбы тратят 10—40% жира, аккумулированного в теле. При этом у самцов траты непосредственно на нерест значительно выше, чем у самок (Беянина, 1966).

При всей своей заманчивости приведенные расчеты могут быть приняты лишь с известными оговорками: 1) при расчетах трат жира на созревание и нерест необходимо исходить из данных не по относительному содержанию (в % массы тела), а по абсолютному (в г) количеству жира с учетом его нарастания в организме в связи с линейным и объемным ростом рыбы (примеры таких расчетов мы даем ниже); 2) необходимо опираться на данные по изменению количества жира в теле рыбы **во времени**, а не по различию в жирности рыб различных стадий зрелости (IV, V и VI), выловленных в данный момент, как это делают для салаки М. Н. Кри-

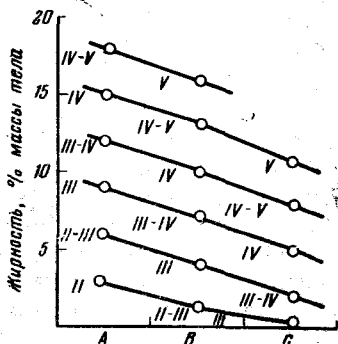


Рис. 49. Схема сопряженных изменений жирности рыбы и стадий зрелости гонад:

А, В и С — три последовательных периода, в течение которых зрелость рыбы растет, а жирность уменьшается. Римскими цифрами обозначены стадии зрелости.

вобок и О. И. Тарковская (1960); 3) необходимо помнить, что созревание и нерест многих видов рыб сопровождается интенсивным потреблением пищи, поэтому фактическое использование жира (в том числе и жира пищи) на эти процессы значительно выше того, которое получается при расчетах; 4) для порционно икромечущих рыб обычные методы учета количества выметанной икры совершенно недостаточны (Овен, 1961)¹. Поэтому расчеты трат жира на созревание таких рыб, проводимые без специального (очень трудоемкого) вычисления всей массы выметанных половых продуктов, не имеют достаточных оснований.

Можно утверждать, что из всех названных выше рыб лишь для лососевых (кета и нерка) проведенные расчеты можно считать близкими к действительности.

Очень интересны данные по перераспределению жира в различных органах и тканях в связи с созреванием и нерестом рыб (Белянина, 1966; Макарова, 1961; Кривобок и Тарковская, 1960; Шатуновский, 1963)². Все эти данные, как и приведенные выше, могут быть использованы как показатели подготовленности рыб к нересту. Однако их получение связано с теми же оговорками, которые перечислены выше. Вряд ли перераспределение жира в органах и тканях рыбы можно представлять как простую «перекачку» из жировых депо. Опыты с C^{14} показывают, что часть жира из жировых депо используется в обмене при синтезе генеративной ткани, с другой стороны, в гонады интенсивно поступают (после соответствующей трансформации) жиры не только жировых депо, но и пищи (Вельтищева, 1961).

У некоторых черноморских рыб минимум жирности предшествует началу массового нереста. В 1954 г. преднерестовый минимум жирности у азовской хамсы пришелся на середину июня, в 1955 г. он наблюдался на месяц раньше — в середине мая. Соответственно массовый нерест в 1955 г. начался на месяц раньше, чем в 1954 г. (Корнилова, 1958). У мелкой ставриды в 1959 и 1960 гг. преднерестовый минимум жирности приходил

¹ Принцип расчета энергетических затрат на созревание порционно икромечущих рыб рассмотрен Н. Я. Липской (1967).

² Plack and Woodhead (1966) показали, что в период созревания у рыб резко повышается содержание липидов крови, что связывается с их транспортом в развивающиеся яичники.

ся на июнь, а в 1961 г. он сместился на май. По данным Н. И. Ревинной и Т. Е. Сафьяновой (1966), в 1961 г. нерест мелкой ставриды был более ранним по сравнению с 1959 и 1960 гг.

О времени нереста отдельных популяций можно судить по динамике жирности рыб уже после окончания периода воспроизводства, во время посленерестового нагула. Так, в июле 1964 г. все нерестовое стадо азовской тюльки уже завершило нерест, и гонады у рыб находились в одинаковой стадии зрелости (II). Однако популяционная изменчивость жирности была высокая. Чем дальше рыба находилась от района нереста (Таганрогского залива) и чем выше была ее жирность, тем раньше она завершила нерест и начала посленерестовый нагул.

Изложенное показывает, что роль жира в обеспечении процессов созревания и нереста у рыб огромна. В данном разделе мы сознательно не касались влияния жирности на плодовитость, размеры овоцитов, коэффициенты зрелости гонад. Эти вопросы рассмотрены нами ранее (Шульман, Ревина, Сафьянова, 1969).

Показатели подготовленности к зимовке. Влияние уровня жировых запасов на выживаемость рыб

Жировые запасы являются основным фактором, обеспечивающим нормальное протекание обменных процессов у рыб в период зимовки. Такое же значение жировые запасы имеют в зимовке и других животных, прежде всего насекомых и млекопитающих (Ушатинская, 1957; Калабухов, 1956; Слоним, 1961; Шварц, 1960). Зимовка рыб, как правило, мало похожа на спячку млекопитающих или диапаузу насекомых, так как только при очень низких температурах воды (близких к 0° С) рыбы впадают в оцепенение. В большинстве же случаев в период зимовки у рыб сильно снижены уровень обмена и двигательная активность, но сохраняются многие рефлексы: рыбы могут питаться, совершать заметные перемещения и т. д. У черноморских рыб, например, снижение потребления пищи зимой объясняется не только значительным падением температуры воды, но и резким сокращением количества планктона, представленного в основном теплолюбивым комплексом.

Влияние жировых запасов на рыбу в период зимовки многообразно. Они не только поддерживают в организме необходимый энергетический баланс, но и уменьшают непосредственное воздействие на рыбу низкой температуры, увеличивают сопротивляемость различным заболеваниям и т. д. Многими авторами установлено, что чем выше исходный уровень жировых запасов в теле рыбы к началу зимовки, тем успешнее она переживает этот период (Ананьев, 1965; Белянина, 1966; Берман, 1956; Кирпичников, 1958; Королев, 1954; Мухина, 1958; Поляков, 1958; Demoll und Jaschott, 1932; Higashi & oth., 1964).

Для карповых рыб установлен тот минимальный исходный уровень жирности, который обеспечивает нормальное протекание зимовки. По данным В. Н. Товстика (1966), П. Н. Бризиновой (1958), Г. Д. Полякова (1958), Войно и др. (Wojno i inne, 1965), он составляет 3—5%.

Наиболее объективным критерием «успешности» зимовки рыб является их выживаемость. Взрослые карпы за зиму теряют обычно до одной трети своих жировых запасов. Когда жирность падает до 0,2—0,4%, наступает массовая гибель карпов (Поляков, 1958; Мухина, 1958). Из-за более высокой интенсивности обмена сеголетки быстрее используют свои жировые запасы, чем рыбы старших возрастных групп. Поэтому отход их на зимовке бывает гораздо большим, чем у взрослых рыб.

С понижением температуры воды обмен веществ у рыб снижается. Поэтому, казалось бы, при особенно низких температурах траты энергетических резервов у рыб должны происходить замедленными темпами. На самом же деле в период зимовки содержание жира в теле рыб снижается тем резче, чем ниже температура воды. В суровые зимы жировые запасы в теле рыбы быстро достигают величин, близких к критическим, и смертность «посадочного материала» на зимовалах резко возрастает.

По нашим данным, в период зимовки мелкая черноморская ставрида в районе Крыма расходует жировые запасы интенсивнее, чем в районе Кавказа (Шульман, 1964 б), что связано с более низкой температурой воды зимой в районе Крыма (Бибик, 1962). В годы с более суровыми условиями зимовки падение жирности ставриды в этот период усиливается. Сходные данные полу-

чены Н. Ф. Тараненко (1955) на азовской хамсе. У этой рыбы, особенно у младших возрастных групп, в годы с низкими жировыми запасами наблюдается массовая гибель в период зимовки. Подобные же сведения приводит Н. И. Чугунова (1951) для каспийской воблы.

Все приведенные материалы косвенно свидетельствуют о том, что у рыб существует компенсаторная реакция, повышающая уровень обмена при температурах, близких к критическим. Существование такой реакции показано и экспериментально при определении потребления рыбами кислорода и интенсивности тканевых процессов в их теле (Пегель и Реморов, 1961; Строганов, 1956; Wohlschlag, 1957). Проссер (Prosser, 1964) установил увеличение в тканях рыб интенсивности жирового обмена при низких температурах. Помимо рыб, такая же «зачаточная» терморегуляция обнаружена у некоторых других холоднокровных (Bullock, 1955).

Уровень жировых запасов влияет не только на выживаемость, но и на поведение рыб в период зимовки. Ставрида и хамса в годы с высокой жирностью образуют плотные зимовальные скопления и опускаются на большие глубины; в годы, когда жирность рыб мала, они держатся в поверхностных слоях воды, более активны и питаются (Тихонов, 1958; Тараненко, 1955). По наблюдениям В. С. Кирпичникова (1958), молодь карпа, не обладающая большими жировыми запасами, в период зимовки настолько слаба, что не в состоянии выбирать участки зимовала с наиболее благоприятными условиями.

Н. Е. Асланова (1954) и Ажара (Agaga, 1956) считают, что в период зимовки черноморские рыбы (хамса, ставрида и некоторые другие) могут интенсивно нагуливаться и даже повышать свою жирность. Однако исследования показывают, что питание черноморских рыб зимой, за исключением сельди (Вещезеров, 1937), да и то эти данные требуют проверки, может быть только «поддерживающим» (Чаянова, 1954), жировой баланс у рыб отрицательный, а их жирность от начала к концу зимовки заметно падает. Описан достоверный факт увеличения жирности карпов на зимовке (Blazka, 1958), но это увеличение осуществлялось в условиях аноксии и было результатом гликолитических процессов, несвойственных рыбам в обычных условиях в широких масштабах.

Из изложенного ясно, что данные по динамике жировых запасов могут быть использованы в качестве индикаторов подготовленности рыб к зимовке. Такими индикаторами должны быть: исходный уровень жировых запасов, обеспечивающий нормальное протекание зимовки и сводящий к минимуму смертность рыб; темпы расходования жира на зимовке; критическая жирность, ниже которой наступает гибель рыбы. Пока подобные показатели разрабатываются лишь в рыбоводстве, в основном на карповых рыбах, где даются даже прогнозы зимоустойчивости (Мухина, 1958). Нет сомнения в том, что эти показатели должны быть широко применены для других, в частности морских рыб, где прогнозы зимоустойчивости очень важны для определения динамики смертности в популяциях.

Влияние жировых запасов на смертность рыб наблюдается не только в период зимовки. В любой период годового цикла накопление или расходование жира тесно связано со смертностью или выживаемостью рыб. В конечном итоге именно выживаемость определяет степень благополучия биологического состояния популяций, а она в значительной степени связана с тем, насколько «нормально» осуществляются процессы жирового обмена у рыб.

Если азовская хамса в период предмиграционного нагула не достигает определенного уровня жировых запасов, это приводит к массовой гибели рыбы при наступлении холодов. В репродукционный период жировые запасы в значительной степени влияют на плодовитость рыб и выживаемость потомства (Никольский, 1963; Владимирова и др., 1965). В этот период многие производители погибают от истощения. При этом смертность производителей зависит от того, до какого уровня снизились во время нереста их жировые запасы. Это хорошо показано Моравой (1955) на балтийском шпроте. В. К. Ращеперин (1967) показал, что из самцов азовских бычков-кругляков, охраняющих гнезда с икрой, погибают наиболее истощенные особи, остальные на следующий год снова принимают участие в нересте.

Таким образом, выживаемость рыб во все периоды годового цикла, а следовательно, и динамика численности популяций находится под заметным контролем жирового обмена рыб.

К этому следует добавить, что жир в теле рыб, как и

других животных, играет роль в повышении устойчивости к высокой и низкой температуре (Королев, 1954), сопротивляемости различным вредным влияниям (Wolf и др., 1954). С увеличением жирности уменьшается инфекционная заболеваемость (Schäperclaus, 1962) и зараженность рыб паразитами (Петрушевский, Когтева, 1954; Kühl und Lühmann, 1965; Müller, 1961). На этом основании В. Н. Догель (по Чечиной, 1952) даже предложил бороться с инвазиями рыб путем усиления их откорма.

Можно надеяться, что в недалеком будущем данные по уровню жировых запасов и динамике жирности у рыб станут необходимой составной частью прогнозов динамики их численности.

Показатели расовых и биологических различий

Уровни жировых запасов у рыб зависят от условий обитания популяций. Вместе с тем они отражают более общие экологические особенности видов и рас и находятся под генетическим контролем. В ряде случаев данные по жирности рыб могут быть использованы для различения рас или биологических группировок в пределах вида. Эти данные имеют особое значение в тех случаях, когда морфологические различия между расами и биологическими группировками рыб выражены плохо.

В Азовско-Черноморском бассейне анализы жирности помогают различать две расы анчоуса (азовскую и черноморскую хамсу) и жилую, и мигрирующую формы бабули.

Осенью, в октябре и ноябре, азовская хамса, выходя через Керченский пролив в Черное море, широко распространяется в его северо-восточной части. Здесь же встречаются и популяции черноморской хамсы. По морфологическим признакам различить эти расы трудно. Однако жирность азовской хамсы в это время года в 2—2,5 раза выше жирности черноморской хамсы. По этому признаку обе расы становятся легко различимыми. Так, в ноябре 1960 г. в северо-восточной части Черного моря в соседних районах были обнаружены две популяции хамсы. Жирность одной из них составляла 15,5% (длина 65—70 мм) и 21,4% (95—100 мм). Жирность другой — 5,9% (65—70 мм); 10,5% (75—80 мм); 11,8% (85—90 мм); 11,4% (95—100 мм); 11,1% (125—130 мм). Ясно, что в первом случае была азовская, а во втором — черноморская хамса.

В октябре 1962 г. в северо-восточной части моря жирность основной массы хамсы составляла 14,8—22,5%. Лишь в отдельных районах она не превышала 10%. Был сделан вывод о том, что в этой части моря обнаружена азовская хамса и лишь незначительная часть черноморской. Сходные данные были получены и в октябре 1963 г. Следует отметить, что во всех случаях выводы, основанные на различиях в жирности хамсы, были подтверждены результатами серологического анализа, проведенного в нашей лаборатории В. В. Лиманским (1969). По различиям жирности удается отличить азовскую и черноморскую хамсу и в период зимовки (Тараненко, 1955). Ясно, что в другие периоды годового цикла, когда жирность хамсы не велика, различия по этому признаку не выражены.

Существенно различаются по жирности также мигрирующая и жилая формы черноморской барабули. Одно-размерные группы обеих форм барабули в одном и том же районе (у Кавказского побережья) отличаются по жирности в 2 раза. И в этом случае, так же как и при сравнении азовской и черноморской хамсы, различие в жирности подтверждается серологическими различиями.

По жирности хорошо различаются весенне- и осенне-нерестующие биологические группы балтийской салаки и шпрота, выловленные в одно и то же время в одном районе (Кривобок и Тарковская, 1960; Morawa, 1955), ранне- и поздне-нерестующая сардина в Атлантике (White, 1933), различные расы атлантических и беломорских сельдей (Wood, 1958; Чепракова, 1962). Н. Л. Гербильский (1958) считает, что жирность — один из самых достоверных показателей для различения «озимых» и «яровых» групп осетровых. Эшмейер и Филлипс (Eschmeyer, Phillips, 1965) использовали данные по жирности для различения двух биологических групп форели в оз. Верхнем в США.

Естественно, что жирность является лишь вспомогательным показателем для различения рас или биологических групп рыб. Тем не менее ее использование в этой связи может в ряде случаев иметь немалое значение. Оно может помочь в установлении ареалов некоторых форм, выявлении локальных группировок и особенностей их распределения. Все это важно для организации промысловой разведки рыбы.

Кроме того, данные по жирности различных групп

пировок могут быть использованы для выявления некоторых важных особенностей биологии рыб, связанных с их распределением и миграциями. Так, жирность сардины *Sardinella aurita* в районе Дакара значительно ниже, чем в районе Токаради. Исходя из данных по жирности, можно предположить, что в первом районе держится так называемая жилая рыба, которая не совершает значительных миграций; во втором — рыба мигрирующая. Чрезвычайно интересно выявить пути миграций токарадской сардины.

В последнее время высказано предположение, что нерестовый ареал европейского угря находится не в районе Бермудских островов, как считалось до сих пор, а значительно западнее (Tucker, 1959). Это предположение сделано на основе расчетов трат жира при нерестовых миграциях угря. По мнению Таккера, европейский и американский угри представляют собой обособленные биологические группы, нерестовые ареалы которых не соприкасаются. Хотя это мнение вызывает возражения, сама постановка вопроса, исходящая из особенностей динамики жирности угрей, кажется нам очень интересной. Кстати, не указывает ли высокая жирность латимерии в районе Коморских островов (15—20%, по Nevenzel, 1966) на то, что мы имеем дело с мигрантом? Может быть следует искать районы ее обитания не только там, где их ищут до сих пор?

Ответы на затронутые здесь вопросы и постановка новых сходных проблем, несомненно, тесно связаны с изучением особенностей динамики жирности рыб, которое до сих пор охватило еще слишком небольшое количество видов.

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА И СОСТАВ ЖИРА

Наряду с данными по динамике содержания жира в теле важными показателями состояния рыб являются данные по физико-химическим свойствам жира и его составу. Существует огромная литература по физико-химическим свойствам и составу рыбьего жира. Однако в подавляющем большинстве эти работы выполнены в чисто химическом или технологическом плане, без учета связи показателей жира с экологией рыб. Другая, более малочисленная группа работ рассматривает динамику состава жира, привлекая данные по экологии

рыб (Ackman, 1964; Brockerhoff and Hayle, 1963; Hilditch and Williams, 1964; Lovern, 1964; Shorland, 1962). Эти работы представляют значительный интерес для биологов. И все же возможности экологического анализа в таких работах еще ограничены. Объясняется это, прежде всего, чрезвычайной трудоемкостью исследований состава жира, что не позволяет проводить их на достаточно репрезентативном материале. В результате удивительно тонкие и трудоемкие работы, скажем, по жирнокислотному составу жиров рыб, выполненные на самом современном методическом уровне, дают исчерпывающую качественную и количественную характеристику нескольких десятков кислот, входящих в состав жира, но очень мало говорят о том, насколько данный состав свойствен исследованным видам, популяциям, возрастным группам, периодам годовых циклов и т. д. Даже индивидуальную вариабильность жирнокислотного состава жира нелегко определить. В целом подобные исследования, с точки зрения экологов, представляют собой, главным образом, тщательно составленные химические «прейскуранты», что, несомненно, не может их удовлетворить. Лишь в самое последнее время наметились пути слияния современного биохимического и экологического подходов к изучению состава рыбьего жира (Farkas and Herodek, 1964; Jangaard & oth., 1967; Johnston and Roots, 1964), которые должны привести к достаточно подробной характеристике динамики качественных показателей состояния популяций рыб. Значение таких исследований для экологической физиологии и биохимии рыб будет огромно.

Поскольку нас интересуют вопросы популяционной физиологии и биохимии, мы остановимся на исследовании ограниченного числа сравнительно легко определяемых показателей, что дало возможность провести работу на большом материале с охватом различных популяций, размерных групп и периодов годового цикла. В качестве таких показателей мы выбрали йодные числа жира, содержание полиненасыщенных жирных кислот, а в последнее время — фракционный состав липидов. Йодные числа являются показателем количества двойных связей в жирных кислотах и вследствие этого характеризуют степень непредельности, или ненасыщенности, жира. Степень непредельности жира прямо пропорциональна степени его лабильности, а следовательно,

характеризует метаболическую активность. Как показал Л. Г. Лешкевич (1964), у животных при активном движении используются наиболее ненасыщенные жиры. У тренированных животных йодные числа выше, чем у нетренированных. Кроме того, йодные числа тесно связаны с некоторыми другими важными показателями жира — температурой плавления, содержанием ненасыщенных кислот и т. д. Таким образом, йодные числа могут быть важными индикаторами как физиологического состояния организма, так и свойств исследуемого жира.

Полиненасыщенные (полиеновые) жирные кислоты являются наиболее лабильной группой кислот в жире рыб. Следовательно, динамика их содержания в жире может дать представление об изменении качественного состава жира в связи с экологическими особенностями рыб.

Литература по динамике йодных чисел жира рыб в связи с особенностями их экологии сравнительно невелика. Работ в таком плане по полиненасыщенным жирным кислотам еще меньше.

В этих работах авторы пытаются проследить связь между названными показателями и состоянием популяций, а также влияние на свойства жира условий обитания (прежде всего, качества корма и температуры).

Йодные числа жира рыб мы изучали на различных видах и внутривидовых формах, обитающих в Азовско-Черноморском бассейне, с 1962 по 1968 г. (Христоферзен и Шульман, 1965; Шульман, 1969). Всего было собрано и обработано 763 пробы жира (8308 рыб).

В табл. 20 приведены данные по йодным числам жира в осенний период. У большинства видов азовско-черноморских рыб осенью завершается предзимовальный нагул; при этом в организме накоплены максимальные жировые запасы, а интенсивность жирового обмена резко снижается. Именно в этот период, по мнению Ловерна (Lovern, 1964), депонированный в теле рыбы жир должен приобретать видоспецифические свойства.

Из приведенных данных видно, что колебания йодных чисел осенью незначительны. Коэффициент вариации йодных чисел жира у разных популяций в пределах вида колеблется от 3,2 до 7,4% и лишь у мерланга достигает 11,9%.

Зависимости между йодными числами жира и раз-

Таблица 20

Вид	Йодные числа		
	$M \pm m$	Им	коэффициент вариации (CV)
Мелкая ставрида	150,0 \pm 1,75	141,1—178,3	5,9
Азовская хамса	158,2 \pm 3,16	150,0—166,2	4,5
Черноморская хамса	154,0 \pm 3,0	146,1—160,2	4,4
Барабуля	120,0 \pm 1,96	109,1—133,0	5,7
Смарида	107,0 \pm 3,52	96,5—115,7	7,4
Шпрот	126,1 \pm 2,32	116,5—132,0	4,3
Камбала	121,3 \pm 2,27	117,6—126,3	3,2
Мерланг	114,2 \pm 4,25	96,1—138,8	11,9
Тюлька	129,7 \pm 3,70	95,5—136,8	7,8
Скорпена ¹	121,2 \pm 2,77	—	—

¹ Данные К. К. Яковлевой (1969).

мерами рыб не обнаружено. Отсутствует также связь между йодными числами жира и районами обитания рыб (исключение представляет лишь барабуля и, в какой-то степени, тюлька). Отсутствие такой связи указывает на независимость качества жира (точнее, степени его непредельности) от района обитания рыбы. С другой стороны, как было отмечено выше, жирность рыбы данного вида и размера существенно меняется в зависимости от района.

Определение йодных чисел жира и жирности азовско-черноморских рыб в одних и тех же пробах (Христоферсен и Шульман, 1965) показало полное отсутствие связи между этими двумя характеристиками. Разумеется это положение справедливо при исследовании жира в определенный момент времени, а не на протяжении годового цикла, а также для сравнительно небольших водных бассейнов (каким и является Азовско-Черноморский), расположенных в одной климатической зоне. В Тихом и Атлантическом океанах, например не только жирность, но и йодные числа жира рыб в разных районах могут сильно различаться (Кизеветтер, 1942). При этом между жирностью и йодными числами жира может наблюдаться прямая зависимость.

Различные районы Черного моря отличаются один от другого по количеству корма, его видовому и химическому составу (Брайко и др., 1960; Виноградова,

1960). Этим и объясняются отличия в уровне жировых запасов в теле рыб, выловленных в разных районах моря. Отсутствие же влияния качественного и количественного состава корма на степень ненасыщенного жира рыб можно объяснить наличием в ее организме мощной ферментативной системы гидрирования и дегидрирования, способной трансформировать жир пищи в специфический для данного вида рыбы жир. По данным Ловерна (Lovern, 1964), такая трансформация жира в теле рыбы может происходить довольно быстро.

Сходство физико-химических свойств жира различных популяций рыб отмечают Акман и др. (Ackman, 1964) для трески районов Новой Шотландии и Ньюфаундленда, Дилл (1921) для сардины, Эшмейер и Филлипс (1965) для форели из Великих озер, И. В. Кизеветтер (1942) для тихоокеанской сельди.

В литературе, вместе с тем, имеются обширные материалы, показывающие, что качество корма существенно влияет на степень ненасыщенности жира рыб и состав входящих в жир кислот (Ackman, 1964; Brockerhoff and Hayle, 1964; Hoar and Cottle, 1952; Lasker, Theilacker, 1962; Lovern, 1964; Ананьев, 1965 и др.). Такие же данные получены для многих других классов животных (Farkas and Herodek, 1964; Lovern, 1964; Кузнецов, 1962; Голдовский, 1960).

Наиболее сильное влияние состава пищи на жир потребителей отмечается в экспериментах с искусственным кормлением, когда у животных наблюдается «перегрузка» пищеварительного аппарата, кстати, часто не всегда адекватным кормом. В природной обстановке, где избыточность питания весьма проблематична, животные, в том числе и рыбы, обычно сохраняют известную независимость качества жира тела от жира пищи, успевая в значительной степени трансформировать последний в специфический для себя жир. Кроме того, часть жира тела синтезируется из углеводов и белков пищи, что еще больше способствует образованию специфического жира. Наконец, рыбы синтезируют некоторые жирные кислоты, которых вообще нет в их пище (так называемые эндогенные жирные кислоты). Значительные отличия жира рыб от жира пищи отмечают Де Витт (De Witt, 1963), Ласкер и Тайлакер (1962), Ловерн (1964) и др. Аналогичные материалы получены и для других классов животных.

Каяма (Кауама, 1964) считает, что каждое звено пищевой цепи не только отражает состав жиров более низкого уровня, но и существенно изменяет его. Действительно, йодные числа зоопланктона и зообентоса составляют 30—80 (Кизеветтер, 1954; Махмудов, 1964), а у их потребителей — рыб — 100—160. Степень трансформации пищевого жира в теле рыб тем выше, чем выше температура и подвижность рыбы, другими словами, уровень обмена (Lovegn, 1964). Н. С. Строганов (1962) отмечает, что при пищевой перегрузке ферментативная система не справляется с трансформацией жира, и он откладывается в неизменном виде; затем по мере завершения нагула он подвергается гидрированию и превращается в специфический жир.

Нами отмечены изменения йодных чисел жира у барабули в зависимости от районов обитания. Это, возможно, объясняется наличием внутри этого вида локальных стад или рас, на что указывают данные В. К. Есипова (1927), Н. Н. Данилевского (1939) и В. В. Лиманского (1969).

Еще Лунд (по Кизеветтеру, 1942) показал, что расы норвежской сельди различаются по йодным числам жира. Сходные данные на некоторых видах рыб получили Акман и др. (Askman, 1964). По-видимому, внутривидовые отличия в йодных числах жира отчетливо проявляются в тех случаях, когда резко различаются условия обитания внутривидовых групп. Эти различия связаны не только с характером питания, но и с различиями температурного режима в районах обитания сравниваемых локальных стад (Hilditch and Williams, 1964). Плотва и лещ из северных районов имеют более высокую ненасыщенность жира, чем из южных (Шкорбатов, 1961). Впервые связь температуры обитания с йодными числами была показана С. Л. Ивановым (1929) на растениях. Сходные данные получены на разных группах животных. У арктических китов, например, йодные числа жира выше, чем у китов у берегов Шотландии (Askman, 1964). По мнению И. В. Кизеветтера (1942), йодные числа жира могут служить важным показателем обособленности стад.

Сопоставление йодных чисел жира у азовско-черноморских рыб показывает, что они по этому признаку четко разделяются на две группы. К первой группе с высокими йодными числами (150 и выше) относятся

мелкая и крупная ставриды, сельдь, атерина, азовская и черноморская хамса. Ко второй группе — с более низкими йодными числами жира (100—130) — все остальные рыбы. У рыб первой группы имеются некоторые общие черты биологии: это пелагические, теплолюбивые формы (планктонофаги и хищники), совершающие в пределах Азовско-Черноморского бассейна значительные по протяженности миграции. В противоположность первой, во вторую группу входят рыбы, существенно различающиеся по биологии. Барабуля и смарида относятся к теплолюбивым формам, а шпрот, камбала и мерланг — к холодолюбивым; камбала, мерланг и скорпена — хищники; барабуля — бентофаг; шпрот и тюлька — планктонофаги, смарида — рыба со смешанным питанием; наконец, шпрот и тюлька — пелагические, а остальные — придонные рыбы. Однако у всех рыб второй группы отсутствуют далекие миграции: перемещения этих рыб в пределах их ареалов ограничены.

Таким образом, намечается связь между степенью ненасыщенности жиров черноморских рыб и интенсивностью их миграций. В Каспийском бассейне, по данным А. М. Махмудова (1964), активные мигранты (лососи, осетры, севрюги) также имеют гораздо более высокие йодные числа, чем жилые рыбы (сазан, лещ, судак, кутум, вобла).

Какой же физиологический смысл может иметь высокая непредельность жира у рыб, совершающих длительные миграции? Уже указывалось, что жиры, содержащие высоконенасыщенные жирные кислоты, обладают повышенной метаболической активностью и лабильнее насыщенных жиров. Это справедливо и для жиров, входящих в состав живого организма. Следовательно, у рыб, совершающих далекие миграции и требующих в связи с этим высоких энергетических затрат, жировые запасы должны находиться в такой форме, которая способствовала бы их быстрой мобилизации. Дальние мигранты в продолжение годового цикла встречают более широкий диапазон условий, чем рыбы, не совершающие больших перемещений. Это, в первую очередь, относится к температурным условиям обитания. По представлениям С. Л. Иванова (1929), Гейльбруна (Heilbrunn, 1942) и Белерадека (Beleradec, 1935), степень ненасыщенности жиров играет существенную роль в формировании температурных адаптаций живого организма.

По-видимому, большая лабильность жиров рыб, отнесенных нами к первой группе, как раз и обеспечивает их более широкую приспособленность к резко меняющимся температурным условиям.

На рисунках 50—52 представлены данные по изменчивости йодных чисел жира азовско-черноморских

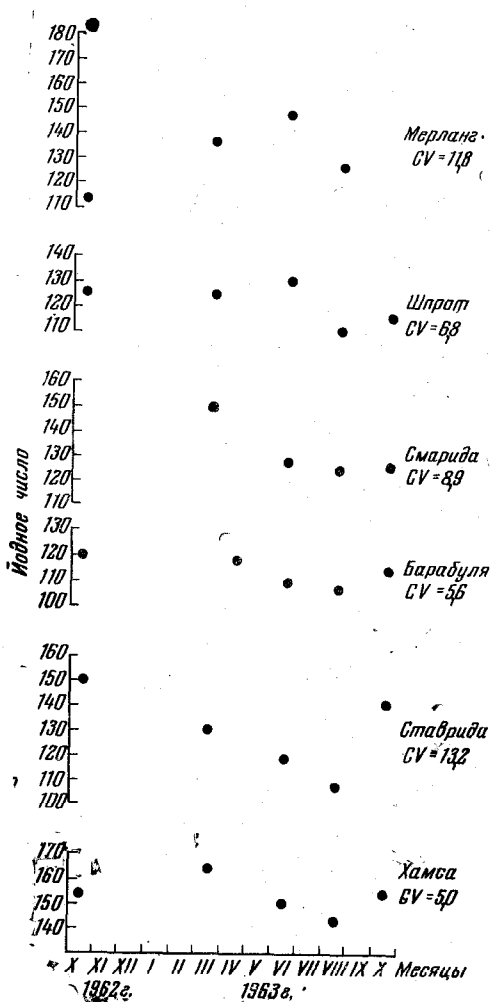


Рис. 50. Сезонные изменения йодных чисел жира черноморских рыб в 1962—1963 гг.

рыб на протяжении годового цикла. Зависимость между йодными числами жира и размерами (а следовательно, и возрастом рыб) не прослеживается на протяжении всего годового цикла (Шульман, 1969). Популяционная изменчивость йодных чисел жира (точнее изменчивость по районам моря) у исследованных видов в среднем для всего годового цикла составляет 10%. По данным К. К. Яковлевой (1969), у скорпены и ставриды и индивидуальная изменчивость йодных чисел жира ($CV=11-12\%$) невелика. По нашим данным, полученным на бычках, индивидуальная изменчивость йодных чисел жира не превышает 10%.

Сезонная изменчивость йодных чисел жира у всех исследованных видов рыб также невелика (коэффициенты вариации составляют у разных видов от 5 до 13%). Эта изменчивость ниже суммарной возрастной и популяционной изменчивости. Другими авторами раньше отмечена незначительная сезонная изменчивость йодных чисел жира (Bottesch, 1958; De Witt, 1963; Shorland, 1962; Tsukuda, Noguchi, 1958). Меньше всего йодные числа жира изменяются по сезонам у черноморской хамсы, барабули и шпрота; больше всего — у мерланга и ставриды. В целом же приведенные данные говорят о консервативности рассматриваемого признака, свидетельствующего о большой устойчивости величины ненасыщенности жиров азовско-черноморских рыб.

У хамсы, ставриды, барабули, смариды и тюльки в холодное время года йодные числа жира выше, чем в теплое (см. рис. 50). Известно, что степень ненасыщенности жиров у животных и растений адаптивно связана с изменением температуры обитания и способствует нормальному протеканию обменных процессов в неблагоприятных условиях среды (Иванов, 1929; Heilbrunn, 1942; Beleradec, 1935; Masoro, 1966; Лейтес, 1954). Этим, несомненно, и объясняется повышение йодных чисел

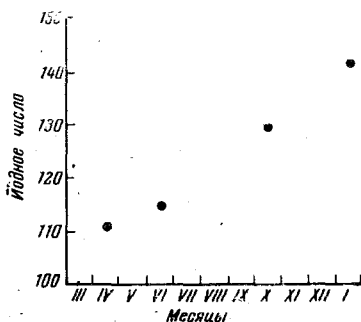


Рис. 51. Сезонные изменения йодных чисел жира азовской тюльки ($CV=11,43\%$).

жира у теплолюбивых рыб в холодное время года. Сходные результаты получены многими авторами на теплолюбивых рыбах. Показано, что повышение ненасыщенности жиров у рыб при низких температурах понижает точку замерзания жира и поддерживает интенсивность обмена в организме на необходимом уровне

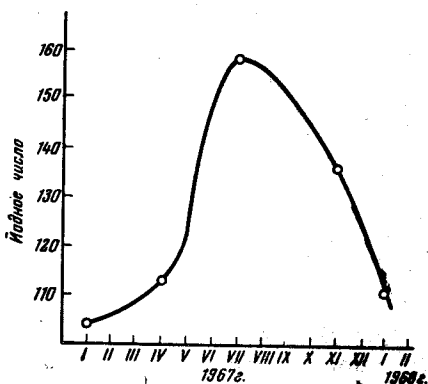


Рис. 52. Сезонные изменения йодных чисел жира печени скорпены ($CV = 5,6\%$ — данные Яковлевой, 1968).

(Hoar, Cottle, 1952; Prosser, 1964; Farkas, Herodek, 1964; Lewis, 1962; Привольнев и Бризинова, 1964). То же самое установлено и на других пойкилотермных и гомотермных животных (McDonald, 1961; Johnston, Roots, 1964; Кузнецов, 1962; Шварц, 1960).

Повышение йодных чисел жира у тюльки зимой, вероятно, указывает на ее принадлежность к теплолюбивым рыбам, у представителей холодолюбивой ихтиофауны — мерланга и скорпены — повышение йодных чисел жира наблюдается в теплое, т. е. в менее благоприятное для этих форм время года. Характер изменения йодных чисел жира у другой холодолюбивой черноморской рыбы — шпрота — выражен недостаточно четко.

Для исследования вопроса о видовой специфичности этого признака необходимо было сравнить йодные числа жира близких видов, относящихся к одному роду. Для сравнения мы взяли пять видов азовских бычков, относящихся к роду *Gobius*, три вида черноморских кефалей (из рода *Mugil*) и два вида камбал из рода

Rhombus (азовскую и черноморскую). Роды Gobius и Mugil объединяют симпатрические виды, у которых тесно соприкасаются, перекрещиваются или совпадают ареалы нереста, нагула и зимовки. Виды рода Rhombus аллопатрические.

По бычкам материал собирали в сентябре 1964 г. в Керченском проливе, по кефалям — летом 1963 г. в Черном море в районе мыса Такиль, по камбалам — в Черном и Азовском морях летом и осенью 1963 г. Для исследования брали половозрелую рыбу: бычков — после завершения нерестового периода с одинаковой (II—III) стадией зрелости половых продуктов, кефаль — в период подготовки к нересту со стадиями зрелости от II до V, камбалу — в посленерестовый период со стадией зрелости преимущественно VI—II. Всех рыб анализировали по индивидуальным пробам.

Поскольку сезонных и половых различий в йодных числах жира у камбал и различий в зависимости от стадии зрелости у кефалей выявлено не было, мы сочли возможным для этих рыб, так же как и для бычков, сгруппировать результаты анализов индивидуальных проб. Наиболее полный и однородный материал собран по бычкам. Йодные числа жира пяти видов азовских бычков приводятся в табл. 21.

Таблица 21

Вид	Длина рыб, см	Йодные числа жира			
		печени			
		М	т	CV	п
Самцы					
Сирман	15,0—16,0	81,68	1,18	4,58	10
Кругляк	14,0—15,0	128,84	1,28	3,14	10
Песочник	14,0—15,0	153,67	2,35	4,33	8
Роган	12,0—14,0	159,83	0,96	1,70	8
Мартовик	16,0—23,0	159,87	4,91	9,71	10
Самки					
Сирман	13,5—14,5	80,67	1,32	5,18	10
Кругляк	11,0—12,0	113,69	1,70	4,71	10
Песочник	14,0—15,0	145,33	5,19	11,28	10
Мартовик	16,0—21,0	168,87	4,40	6,90	7

Вид	Длина рыб, см	Йодные числа жира			
		мышц			
		<i>M</i>	<i>m</i>	<i>CV</i>	<i>n</i>
Самцы					
Сирман	15,0—16,0	115,33	2,70	7,01	9
Кругляк	14,0—15,0	141,53	4,76	10,63	10
Песочник	14,0—15,0	139,02	1,80	3,89	9
Ротан	12,0—14,0	115,10	4,03	9,91	8
Мартовик	16,0—23,0	100,39	2,42	7,22	9
Самки					
Сирман	13,5—14,5	121,51	2,28	5,94	10
Кругляк	11,0—12,0	121,49	1,78	4,40	9
Песочник	14,0—15,0	143,96	2,30	5,06	10
Мартовик	16,0—21,0	95,17	6,11	15,74	6

Из приведенных данных следует, что йодные числа жира печени и мышц как самцов, так и самок разных видов бычков весьма стабильны (коэффициенты вариации, как правило, ниже 10%). Это указывает на незначительность индивидуальных колебаний степени ненасыщенности жирных кислот в пределах одного вида бычков. Половые различия в йодных числах жира печени и мышц сирмана, песочника и мартовика выражены недостаточно четко. Статистически достоверны эти различия лишь у кругляков (данные по йодным числам жира печени и мышц самок ротана отсутствуют).

Йодные числа жира у камбал и кефалей приведены в табл. 22.

Согласно Штраубу (1963) в жире печени у животных, как правило, больше ненасыщенных кислот, чем в жире соединительной ткани и мышц, что должно обеспечить их более быструю мобилизацию. Как видно из данных, приведенных в табл. 21 и 22, у самцов песочника и ротана, самцов и самок мартовика, а также у черноморского и азовского калкана жир печени действительно более неопределен, чем жир мышц. Однако у самцов и самок кругляков и сирманов и всех трех исследованных видов черноморских кефалей получены прямо противоположные результаты. Такие же данные получены нами на крупной ставриде.

Таблица 22

Вид	Длина рыб, см	Йодные числа жира			
		печени			
		<i>M</i>	<i>m</i>	<i>CV</i>	<i>n</i>

Самцы и самки

Черноморский калкан	30/35—55/60	126,00	4,05	11,2	12
Азовский калкан	25/30—35/45	113,41	1,66	3,88	7

Самки

Лобан	33—54	88,48	3,30	12,36	11
Остронос	22—37	65,11	4,79	24,44	11
Сингиль	14—35	58,09	2,84	15,46	10

Продолжение табл. 22

Вид	Длина рыб, см	Йодные числа жира			
		мышц			
		<i>M</i>	<i>m</i>	<i>CV</i>	<i>n</i>

Самцы и самки

Черноморский калкан	30/35—55/60	102,24	8,54	26,4	10
Азовский калкан	25/30—35/45	100,63	7,89	20,77	7

Самки

Лобан	33—54	99,24	4,30	13,70	10
Остронос	22—37	107,19	2,80	10,45	16
Сингиль	14—35	115,89	2,71	8,76	14

Более высокие йодные числа жира в мышцах по сравнению с печенью отмечают Акман (Ackman, 1964) для трески, Гильдич и Вильямс (1964) для осетровых, Ловерн (1964) для угря и трески, Шорланд (1962) — для морского окуня. По-видимому, далеко не у всех видов рыб в жире печени содержатся более ненасыщенные кислоты, чем в мышцах. При этом существенные расхождения в характере соотношений между йодными числами жира печени и мышц наблюдаются даже у близких видов, относящихся к одному роду. Чем можно объяснить эти отличия от классических представлений, установленных на высших животных? Вполне возможно, что они связаны с пойкилотермностью рыб и необходимостью в связи с этим поддерживать ненасыщенность мышечных жиров на высоком уровне. Кроме того, большое значение может иметь теплоизолирующая

функция жира. По данным И. В. Кизеветтера (1942), у китов степень ненасыщенности жиров мышц и подкожного сала также выше, чем жиров печени.

У бычков жировые запасы сосредоточены в печени, где содержание жира достигает 10—60% ее сырой массы. В мышечной ткани содержание жира чрезвычайно мало (1% сырой массы мышц). Поэтому при сопоставлении йодных чисел жира различных видов бычков, прежде всего, следует обратить внимание на печеночный жир. Йодные числа жира печени всех исследованных видов бычков (за одним исключением) специфичны. Разница между полученными значениями йодных чисел статистически достоверна ($t_d > 2$). Наиболее высокие йодные числа печеночного жира оказались у мартовиков (160—170) и ротанов (160). Хотя печеночный жир мартовиков и ротанов по йодным числам достоверно не различается, между двумя этими видами прослеживаются четкие различия по йодным числам мышечного жира (95—100 у мартовика и 115 у ротана). Таким образом, все исследованные виды бычков различаются по йодным числам печеночного, либо мышечного жира.

При установлении специфичности того или иного признака особый интерес представляет анализ его физиологического и экологического значения. По величине йодных чисел бычки располагаются в следующий ряд: мартовики, ротаны, песочники, кругляки, сирманы. Интересно сопоставить этот ряд с данными по некоторым важным сторонам биологии бычков (Костюченко, 1961).

Вид	Объект питания	Время нереста	Приуроченность к грунту
Мартовик	Рыба	Февраль—март	Прибрежные скалы и камни
Ротан	Моллюски	Апрель	То же
Песочник	Моллюски, черви	Май—июнь	Песок
Кругляк	Моллюски	Апрель—август	Ракушечник
Сирман	Моллюски, рыба	Май	Илы и илесты ракушечник

Из приведенного сопоставления следует, что ни характер питания бычков, ни время нереста (точнее, температура, при которой он происходит) четко не связаны со степенью лабильности их печеночного жира. Другое дело — приуроченность к определенным ареалам. Являясь донными рыбами, бычки в чрезвычайно большой степени испытывают на себе влияние характера грун-

тов, у которых они обитают. В Азовском море отсутствуют большие глубины, вся водная толща хорошо прогревается и весьма интенсивны процессы органического распада и синтеза в придонном слое. Вследствие этого наблюдается стратификация в насыщении воды кислородом в зависимости от характера грунтов.

Биотопы различных видов азовских бычков существенно отличаются один от другого. Каждому из этих биотопов свойствен особый кислородный режим. Наибольшая насыщенность воды кислородом наблюдается в зоне прибрежных камней и скал, затем следует песок, после песка — ракушечник. Наихудшие кислородные условия — на илах, где нередко наблюдается большой дефицит кислорода. Обитающий на илах бычок-сирман имеет ряд приспособлений к низкому содержанию кислорода в воде, среди которых одно из главных — пониженный уровень общего, или газового, обмена, определяемый по интенсивности потребления кислорода (Шульман, 1956; Сказкина, 1962). Общий обмен у сирмана в 1,5—2 раза ниже, чем у кругляка. По данным Е. П. Сказкиной, самый высокий уровень общего обмена из всех исследованных видов бычков у мартовика.

Таким образом, между степенью лабильности печеночного жира бычков и интенсивностью их общего обмена наблюдается четкое соответствие, которое указывает на то, что специфические условия обитания разных видов бычков определяют особенности не только газового, но, вероятно, также и жирового обмена. Уменьшение степени оксифильности сопровождается у бычков уменьшением интенсивности как обмена кислорода, так, по-видимому, и обмена жиров.

Из приведенных сопоставлений ясно, что уровень различных сторон метаболизма у бычков специфичен и, скорее всего, имеет приспособительное значение, которое определяется специфичностью их экологии.

В этом же плане следует рассматривать данные, полученные по йодным числам жира камбалы и кефали. Черноморский калкан в пределах своего ареала перемещается гораздо более активно, чем азовский (Попова, 1958). Это, по-видимому, и откладывает отпечаток на степень лабильности его печеночного жира; судя по йодным числам, она выше, чем у азовского калкана. Йодные числа жира мышц у азовского и черноморского калкана одинаковы.

У трех видов черноморской кефали чрезвычайно низкие значения йодных чисел печеночного жира (особенно у остроноса и сингиля). Скорее всего, это связано с особенностями пищи кефали. Кефали — детритофаги, питающиеся обрастаниями камней и верхней пленкой лагунного ила; в их пище значительную роль играют полуразложившиеся остатки растительных и животных организмов (Ильин и Тараненко, 1950). Судя по составу этой пищи, в ее жирах должны преобладать насыщенные жирные кислоты. А это, по-видимому, сильно влияет на жирнокислотный состав печеночного жира кефали.

Йодные числа мышечных жиров кефали хотя и низкие, но не выходят за пределы обычных для других видов рыб (Кизеветтер, 1942; Клейменов, 1962). Так же, как и у камбал, жиры мышц трех видов кефалей по йодным числам не отличаются друг от друга. Степень ненасыщенности печеночного жира у лобана значительно выше, чем у сингиля и остроноса.

Темп роста у лобана значительно более интенсивен, чем у сингиля и остроноса, поэтому он более крупный по сравнению с двумя другими видами. Лобан — наиболее активная форма из всех черноморских кефалей. Интенсивность миграций у него выше, а протяженность миграционных путей больше, чем у остроноса и сингиля. По-видимому, большая лабильность печеночного жира у лобана по сравнению с двумя другими видами кефалей связана, так же как у бычков и камбал, с более высоким уровнем метаболизма.

Рассмотренные материалы свидетельствуют о том, что йодные числа печеночного жира близких видов азовских и черноморских рыб, как правило, специфичны. Эта специфичность определяется особенностями химического состава и обмена жиров, поэтому она и выражена наиболее четко в печени — самом «реактивном» органе, а не в мышцах. Отличия в физико-химических свойствах жира близких видов отмечены также для атлантических трески и пикши и для двух видов сардин в районе Конго (Brocknerhoff, Hoyle, 1963). Видоспецифичность жиров рыб отражает специфичность условий существования вида.

Исследования динамики содержания полиненасыщенных жирных кислот в жире черноморских рыб провела К. К. Яковлева (1969). Материал собирали с января

1967 по январь 1968 г. в Севастопольской бухте по скорпене и мелкой ставриде. Определяли содержание имеющих наиболее важное физиологическое значение пяти кислот: линолевой (18:2), линоленовой (18:3), арахидоновой (20:4), пентаеновой (20:5) и гексаеновой (22:6). Поскольку основные запасы жира у скорпены сосредоточены в печени, исследования проводили главным образом этого органа. У ставриды, напротив, изучали главным образом мышцы, содержащие большую часть жировых запасов. Всего на скорпене проведено 51 определение жирнокислотного состава печени и 16 определений в мышцах, у ставриды — 84 определения в мышцах и 15 в печени. Все пробы были индивидуальными.

Работами многих авторов показано, что жиры рыб отличаются от жиров других, прежде всего, высших животных повышенным содержанием полиненасыщенных жирных кислот. Это приводит к общему увеличению ненасыщенности жира (что отражается на йодных числах). Высокое содержание полиненасыщенных жирных кислот в жирах рыб по сравнению с жирами высших животных, очевидно, связано с тремя факторами, частично рассмотренными нами при анализе йодных чисел.

1. Потребляемая рыбами пища содержит большое количество ненасыщенных жиров. Это объясняется тем, что первичными звеньями пищевой цепи в водоемах являются водоросли, содержащие высоконенасыщенные растительные жиры (масла). Хотя эти жиры в значительной степени трансформируются во вторичных звеньях, они откладывают заметный отпечаток на кислотный состав жиров рыб.

2. Рыбы являются пойкилотермными животными с «незарегулированным» от внешней среды уровнем обмена, который резко колеблется при изменении температуры. Вследствие высокой лабильности обмена у рыб, их жиры должны также обладать повышенной лабильностью. Наряду с этим температура затвердевания ненасыщенных жиров значительно ниже, чем насыщенных. Это позволяет рыбам осуществлять процессы обмена при низких температурах.

3. Рыбы обитают в водной среде, обладающей повышенной теплопроводностью по сравнению с воздухом. Следовательно, потеря тепла у рыб должна происходить более интенсивно, чем у наземных пойкилотерм-

ных животных. В этих условиях высокая ненасыщенность жира препятствует нежелательным сдвигам в организме при резких колебаниях температуры.

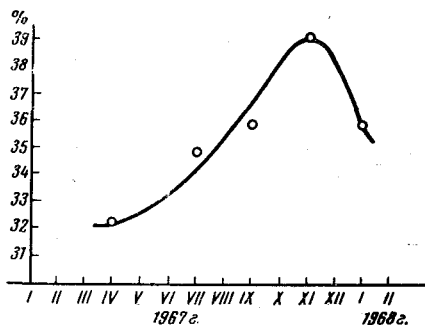


Рис. 53. Сезонные изменения суммарного содержания полиненасыщенных жирных кислот (пять кислот) в мышцах ставриды, %.

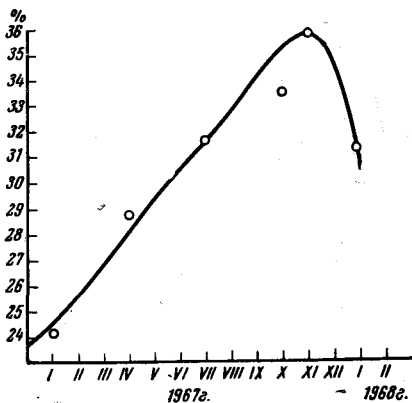


Рис. 54. Сезонные изменения суммарного содержания полиненасыщенных жирных кислот (пять кислот) в печени скорпены, %.

Исследование К. К. Яковлевой показывает, что содержание полиненасыщенных жирных кислот в жире активной пелагической ставриды выше, чем в жире малоподвижной донной скорпены (рис. 53 и 54). Особенно велика разница в содержании самой ненасыщенной,

а следовательно и самой лабильной гексаеновой кислоты, которая и определяет различия суммарного содержания полиненасыщенных кислот (рис. 55). Сходные результаты получил Г. С. Христоферзен (1964) при сравнении подвижных и малоподвижных рыб Черного моря (хамсы и бычков).

Таким образом, содержание полиненасыщенных кислот в жире рыб находится в прямой связи со степенью активности последних. К подобному выводу мы пришли и при анализе йодных чисел жира.

Имеется четкая прямолинейная зависимость между йодными числами жира ставриды и скорпены и суммарным содержанием полиненасыщенных жирных кислот, а также содержанием наиболее ненасыщенных кислот — пентаеновой и гексаеновой (рис. 56—58). Таким образом, именно изменения полиненасыщенных кислот, а среди них пентаеновой и гексаеновой, прежде всего определяют изменения степени непредельности рыбьего жира. Сходные данные получены на атлантической сельди, треске и некоторых черноморских видах рыб. Интересно, что индивидуальная и сезонная вариабильность содержания каждой из изученных пяти кислот гораздо выше, чем вариабильность йодных чисел жира.

На рис. 59—61 приведены данные по динамике содержания отдельных полиненасыщенных кислот в жире мышц ставриды и печени скорпены на протяжении годового цикла. Содержание одних кислот на протяжении годового цикла колеблется незначительно, других — сильно. Содержание некоторых кислот зависит от пола, других — нет. Характер сезонной динамики полинена-

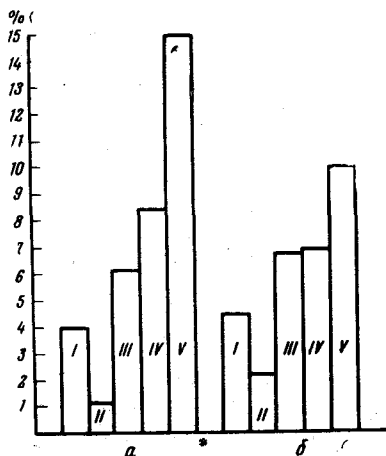


Рис. 55. Среднегодовое содержание полиненасыщенных жирных кислот (в %) в мышцах ставриды (а) и печени скорпены (б):

I — линолевая; II — линоленовая; III — арахидоновая; IV — пентаеновая; V — гексаеновая кислота.

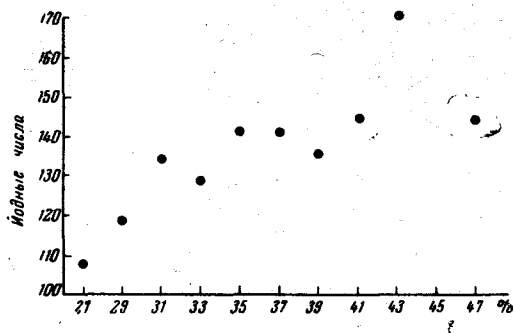


Рис. 56. Зависимость йодных чисел жира мышц ставриды от суммарного содержания полиненасыщенных жирных кислот (в %).

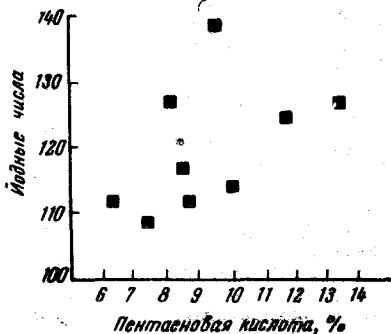


Рис. 57. Зависимость йодных чисел жира печени скорпены от содержания пентаеновой кислоты (в %).

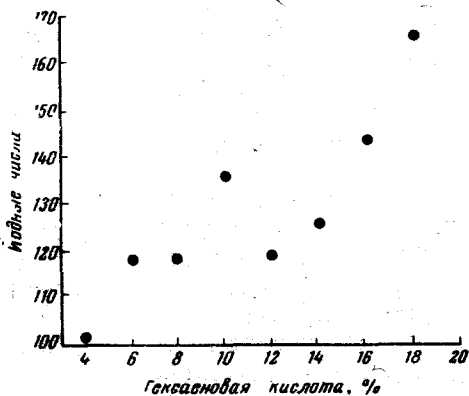


Рис. 58. Зависимость йодных чисел жира печени скорпены от содержания гексаеновой кислоты (в %).

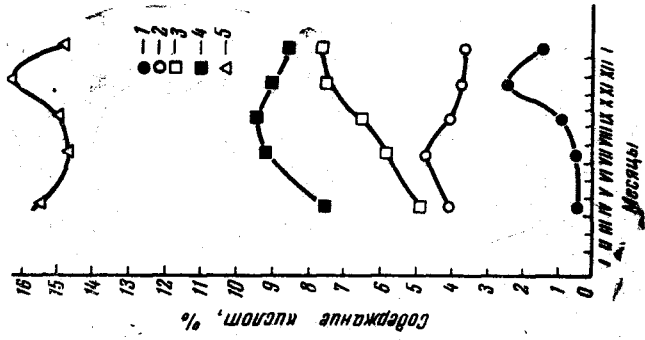


Рис. 59. Динамика содержания отдельных полиненасыщенных кислот в жире мышц ставриды на протяжении годового цикла: 1 — линоленовая; 2 — линолевая; 3 — арахидоновая; 4 — пентаеновая; 5 — тексаеновая кислота.

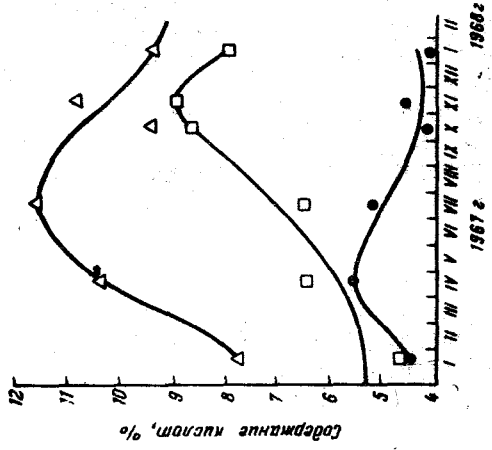


Рис. 60. Динамика содержания полиненасыщенных кислот в жире печени скорпены на протяжении годового цикла. Условные обозначения те же, что и на рис. 59.

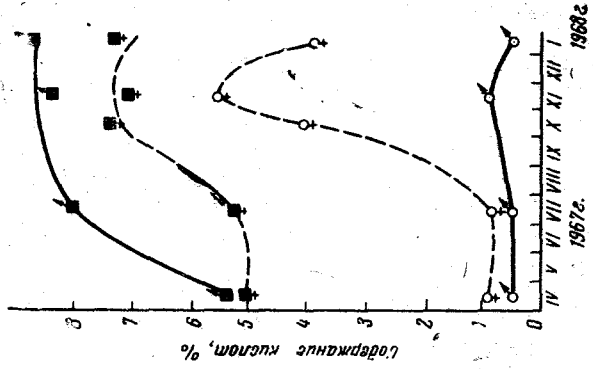


Рис. 61. Динамика содержания полиненасыщенных кислот в жире печени самцов и самок скорпены на протяжении годового цикла. Условные обозначения те же, что и на рис. 59.

сыщенных кислот у ставриды и скорпены не одинаков.

Данные по сезонным изменениям жирности печени скорпены отсутствуют. У ставриды максимальное содержание жира наблюдается в конце осени, минимальное — летом. Точно таким же образом изменяется у этой рыбы суммарное содержание полиненасыщенных жирных кислот. Следовательно, в период предзимовального нагула накопление полиненасыщенных кислот в жире происходит более интенсивно, чем остальных кислот (насыщенных и моноеновых). В период зимовки и подготовки к нересту мобилизация полиненасыщенных кислот также идет особенно интенсивно. Это свидетельствует о большей физиологической лабильности полиненасыщенных кислот в жире рыб по сравнению с другими жирными кислотами¹ и важном их участии в процессах обеспечения энергией рыб на зимовке и при созревании половых продуктов. Борек (Borek, 1958) установил, что у карпов при голодании также расходуются прежде всего ненасыщенные жирные кислоты. Наряду с этим полиеновые кислоты играют важную роль в процессах пластического обмена (Aaes-Jorgensen, 1959).

Динамика липидных фракций. С развитием методов тонкослойной хроматографии широкое распространение получило исследование содержания в тканях липидных фракций. Особенно эффективно это исследование в сочетании с методом газовой хроматографии, что позволяет определить состав жирных кислот каждой из выделенных фракций липидов в отдельности.

Изучение липидного состава тканей в связи с проблемами экологии рыб только начинается. В. Н. Акулиным (1966) и М. А. Чеботаревой (1968) исследована динамика липидного состава дальневосточных лососей во время миграций, а М. И. Шатуновским и др. (1967) — особенности использования различных липидов у тресковых во время созревания и нереста. Изменения липидного состава тканей рыб в течение годового цикла пока еще никем не были изучены.

Мы исследовали липидные фракции и состав полиненасыщенных жирных кислот на двух экологически

¹ Акман (1964) указывает, что содержание отдельных насыщенных и моноеновых кислот в жире рыб более или менее стабильно.

сильно различающихся черноморских рыбах — активной пелагической ставриде и малоактивной донной скорпене. Эти исследования провел В. Я. Щепкин (1971). Работа проведена на рыбах, выловленных в районе Севастополя в 1968—1969 гг. и охватывает полностью годовой цикл исследованных видов. Исследовано 273 экземпляра ставриды и 200 экземпляров скорпены. Определено содержание липидных фракций в жирах мышц и печени рыб.

Результаты этого обширного исследования рассматриваются здесь лишь частично. Прежде всего, было установлено, что содержание липидных фракций в мышцах и печени двух сравниваемых видов рыб сильно различается (табл. 23).

В мышцах ставриды преобладают нейтральные легко мобилизуемые липиды — триглицериды, в мышцах скорпены значительно больше выполняющих структурные функции фосфолипидов.

Таблица 23

Липидная фракция	Ставрида				Скорпена			
	мышцы		печень		мышцы		печень	
	мг %	% сумм фракций	мг %	% сумм фракций	мг %	% сумм фракций	мг %	% сумм фракций
Фосфолипиды . . .	996	28,7	5476	21,3	760	35,7	5987	21,2
Холестерин	522	14,9	1639	6,9	250	11,7	1539	5,2
Неэстерифициро- ванные жирные кислоты	106	3,0	1437	5,0	225	10,5	1879	6,4
Триглицериды . .	1844	52,9	14640	62,6	563	26,4	10705	32,3
Эфиры холесте- рина	20	0,5	1000	4,2	335	15,7	11475	34,9
Общие липиды . .	3488	3,5*	23792	23,8*	2133	2,1*	31585	31,6*

* Вычислено в % массы ткани.

Триглицериды являются основными источниками энергии в теле активных рыб. Малое количество триглицеридов в мышцах скорпены свидетельствует о том, что у этой малоподвижной рыбы, очевидно, существуют какие-то другие формы аккумуляции энергии, используемые при плавании.

Основным жировым депо у «тощей» скорпены является печень. Но и в печени триглицериды не становятся преобладающей фракцией. Их содержание такое же, как эфиров холестерина. Липидный состав жирового депо скорпены с высоким содержанием эфиров холестерина и фосфолипидов указывает на своеобразную метаболическую роль печени у этого вида «тощих» рыб и на более скромное значение в их обмене нейтральных липидов по сравнению с «жирными» рыбами.

Существенно различается содержание общих липидов и отдельных липидных фракций в красных и белых мышцах (табл. 24). В красных мышцах оно значительно выше, чем в белых. При этом в красных мышцах ставриды особенно велико преобладание триглицеридов над другими фракциями, в белых — это преобладание менее выражено.

Таблица 24

Липидная фракция	Ставрида				Скорпена			
	красные мышцы		белые мышцы		красные мышцы		белые мышцы	
	мг %	% суммы фракций	мг %	% суммы фракций	мг %	% суммы фракций	мг %	% суммы фракций
Фосфолипиды . . .	2071	20,6	1152	24,1	1709	33,1	1542	50,1
Холестерин	1379	13,6	1026	21,0	1418	27,3	605	27,1
Неэстерифицированные жирные кислоты	291	2,8	166	3,4	31	0,6	22	0,7
Триглицериды . . .	6140	57,0	2190	44,8	1084	20,9	122	4,0
Эфиры холестерина	615	6,0	390	6,7	927	18,1	530	18,1
Общие липиды . . .	10496	10,5*	4924	4,9*	5169	5,2*	2821	2,8*

* Вычислено в % массы ткани.

Как известно, у большинства высших животных красные мышцы составляют основную массу мышечной ткани, содержат значительное количество липидов и используют их в качестве основного источника энергии при работе, причем это использование происходит в аэробном обмене (Кашпур, Щесно, 1968). Напротив, белые мышцы высших животных в качестве основного источника энергии используют гликоген, который мобилизуется в результате процессов анаэробного гликолиза.

Отсюда функциональное различие между красными и белыми мышцами высших животных. Первые участвуют в продолжительной энергоемкой работе, вторые — в кратковременных, часто «взрывных» усилиях.

У рыб, однако, функциональное значение белых и красных мышц совершенно иное. По своей массе белые мышцы в теле рыб резко преобладают. Они составляют до 90% всей мышечной ткани и лишь у наиболее подвижных видов их масса снижается до 70% (George, 1962; Клейменов, 1962). Содержание жира в белых мышцах рыб в 1,5—2 раза ниже, чем в красных. Тем не менее (в связи с преобладающей массой) белые мышцы содержат свыше 80% общего жирового запаса мышц. Последними нашими опытами показано, что при длительном плавании в гидродинамической трубе ставриды (несмотря на более высокую интенсивность мобилизации жировых запасов из красных мышц, чем из белых), в целом на 85% обеспечивает свою двигательную активность за счет белых мышц.

Таким образом, у рыб в отличие от высших животных основными аккумуляторами жировых запасов, используемых при движении, являются белые мышцы.

Что касается красных мышц, то мы целиком согласны с Виттенбергером (Wittenberger, 1967), который провел расчеты, аналогичные нашим, в отношении углеводных запасов рыб. Он показал, что красные мышцы у рыб играют, в основном, роль дополнительной печени, аккумулируя некоторую часть углеводных резервов и участвуя в их межклеточном обмене.

В экспериментах Виттенбергера со ставридой рыба плавала длительное время после того, как у нее полностью были вырезаны красные мышцы (они расположены у рыб поверхностно).

Содержание отдельных липидных фракций и их процентное соотношение в общей сумме липидов у рыб, по данным В. Я. Щепкина (1971), существенно изменяется на протяжении годового цикла. У ставриды особенно резко меняется содержание триглицеридов в мышцах. Динамика их очень сходна с динамикой содержания общего жира в теле ставриды (рис. 62). Это свидетельствует о том, что изменения общих липидов на протяжении годового цикла, в основном, происходят за счет триглицеридов, которые и являются основными аккумуля-

ляторами резервной энергии в организме. На фоне циклических изменений содержания триглицеридов обращает на себя внимание удивительная стабильность содержания фосфолипидов. Эта стабильность, очевидно, связана с сохранением общей массы структурных липидов, выполняющих важнейшие и многообразные функции в организме.

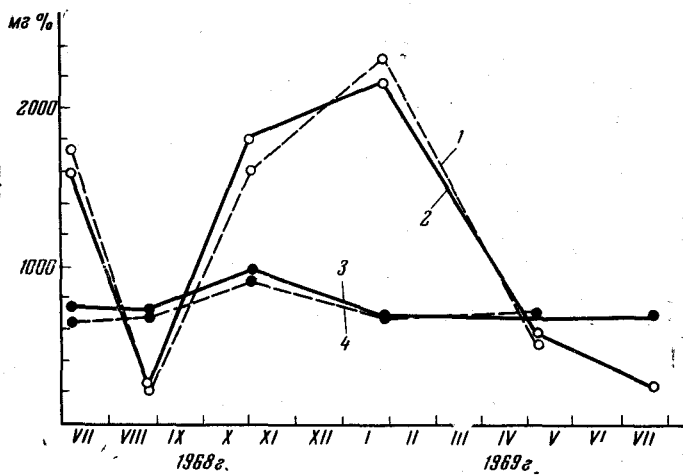


Рис. 62. Изменение концентрации триглицеридов (1 и 2) и фосфолипидов (3 и 4) в мышцах самок и самцов ставриды, мг% на сырую массу ткани.

У скорпены липидный состав тканей также значительно изменяется на протяжении годового цикла. В основном жировом депо скорпены — печени — наиболее изменчивы фракции триглицеридов, эфиров холестерина и фосфолипидов. Содержание всех этих фракций в печени сильно снижается в периоды созревания и нереста, что указывает на использование различных липидов в пластическом и энергетическом обмене рыб, связанном с генеративным синтезом.

ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ ГЛИКОГЕНА В ТЕЛЕ РЫБ И СООТНОШЕНИЕ С ДИНАМИКОЙ СОДЕРЖАНИЯ ЖИРА

Известную роль в аккумуляции энергии в теле рыб играет и гликоген. Содержание его, как правило, не превышает 0,5—1,5% массы рыбы. Однако легкая мобилизуемость, высокая степень восстанавливаемости и спо-

способность освобождать энергию в анаэробных условиях определяют специфику его использования в качестве источника энергии и рыб.

Гликоген у рыб впервые был обнаружен К. Бернаром (по Лейбсону, 1962). Однако изучение его локализации и динамики в теле рыб происходило гораздо менее интенсивно, чем изучение динамики жировых запасов. Возможно, это объясняется представлением о незначительной роли гликогена в энергетическом обмене рыб. Достаточно указать, что до самого последнего времени во многих работах по динамике химического состава рыб гликоген определяли не непосредственно, а по разности между 100% и суммарным содержанием влаги, белка, жира и золы. Таким образом, данные по содержанию гликогена в теле рыб представляли собой сумму всех ошибок определения других компонентов.

В последнее время взгляд на роль гликогена в энергетическом обмене рыб в корне изменился. Это произошло, прежде всего, благодаря исследованиям Фонтена и Хотэ (Fontaine, 1948), Блэка и др. (Black & oth., 1961), Л. Г. Лейбсона, Э. М. Плисецкой и др. (1968) и многих других авторов, установивших большое значение гликогена для осуществления обменных процессов в теле рыб.

В теле рыб гликоген локализован в основном в печени, мышцах, сердце и мозге. Его содержание в печени составляет 0,8—10,0% массы органа, в мышцах 0,01—1,0% (массы рыбы), в сердце 1—2% и в мозге 0,1—0,5% (Плисецкая и Лейбсон, 1967; Cordier, 1959; Ананичев, 1967 и др.).

Наибольшие концентрации гликогена в печени наблюдаются у так называемых «тощих» рыб, а также у камбал, акул и скатов. Если учесть, что печень этих рыб составляет 5—8% массы тела, то общие запасы гликогена в печени следует считать значительными. У большинства других, прежде всего подвижных рыб, печень составляет ничтожный процент массы тела: у этих рыб основные запасы гликогена сосредоточены в мышцах.

При этом содержание гликогена неодинаково в красных и белых мышцах. В первых оно приблизительно в 1,5 раза выше, чем во вторых (Wittenberger, 1967). Однако, поскольку основную массу мышечной ткани рыб составляют белые мышцы, главные запасы глико-

гена сосредоточены именно в них. По мнению Виттенбергера (1967), красные мышцы у рыб играют роль дополнительного депо гликогена, являясь чем-то вроде второй печени.

Динамика содержания гликогена в различных органах рыб на протяжении годового цикла изучена плохо. Можно назвать лишь несколько работ, охватывающих полностью или почти полностью годовой цикл рыбы (Albrecht, 1967; Demael-Suard et Peres, 1964; Janni, 1961; Андреев, 1963). Авторы этих работ считают, что сезонные изменения содержания гликогена в различных органах не однозначны. Наибольшей амплитуды они достигают в печени, затем следуют мышцы. В сердце и особенно в мозгу концентрация гликогена значительно более стабильна. Следовательно, печень является наиболее подвижным «депо» гликогена в теле рыбы.

Именно гликогеновые запасы печени сокращаются наиболее сильно при голодании (Black & oth., 1961; Маликова, 1967 и др.).

Мышечный гликоген используется, в первую очередь, как энергетический источник при движении рыбы, поэтому его изменения менее связаны с сезонными физиологическими ритмами. Кроме того, израсходованные запасы мышечного гликогена все время пополняются за счет гликогеновых запасов печени (Black a. oth., 1961; Hochachka, 1962; Stimpson, 1965; Janssens, 1960; Janni, 1961). Такие жизненно важные органы, как сердце и мозг, требуют исключительной стабильности условий для осуществления своей работы. Несомненно, что гликоген принимает большое участие в обеспечении этой стабильности.

Динамику содержания гликогена в теле рыб при миграциях изучали Н. В. Европейцева (1957), Грин (Greene, 1921); Чанг и Идлер (Chand, Idler, 1960); Фонтен (Fontaine, 1948) и др. Эти работы проведены в основном на лососевых. На этих же рыбах подробно изучали затраты гликогена и особенности углеводного обмена при движении в потоке (Black a. oth., 1961; Miller & oth., 1959), преодолении порогов, рыбоходов и при других резких мышечных усилиях (Drummond, Black, 1960).

Роль гликогена при температурных адаптациях исследовали В. А. Пегель и В. А. Реморов (1961), Проссер (Prosser, 1964). Подробно изучена гормональная

регуляция содержания гликогена в теле рыб (Плисецкая и Лейбсон, 1967) и др. Научным сотрудником Карадагского отделения ИНБЮМ А. Л. Морозовой (1968) изучена динамика содержания гликогена и некоторые показатели обмена у ставриды и скорпены. По ее данным, в мышцах ставриды содержание гликогена заметно выше, чем в мышцах скорпены (187,5 и 82,1 мг% соответственно). Это, несомненно, связано с более подвижным образом жизни первой рыбы по сравнению со второй. Что касается печени, то содержание гликогена в ней, по данным Э. М. Плисецкой и Л. Г. Лейбсона (1967), достигает у ставриды 500 мг% (0,5%), в то время как у скорпены оно равно 5000—10000 мг% (5—10% массы органа). По данным этих же авторов, содержание гликогена в печени другой быстроплавающей черноморской рыбы — смариды — примерно такое же, как у ставриды, а у малоподвижных придонных бычков — как у скорпены.

Скорпена и бычки относятся к категории «тощих» рыб. Из приведенных данных следует, что по характеру локализации и уровню гликогена и жира рыбы разделяются сходным образом. У подвижных целагических рыб основные запасы гликогена и жира сосредоточены в мышцах, у малоподвижных придонных — в печени. По-видимому, энергетические запасы печени малоподвижных рыб оказываются вполне достаточными для обеспечения малоинтенсивных по сравнению с подвижными рыбами метаболических процессов в организме.

С данными по содержанию гликогена в мышцах хорошо согласуются материалы по уровню сахара в крови ставриды и скорпены, также полученные А. Л. Морозовой (1968). Концентрация сахара в крови ставриды составляет $27,9 \pm 4,5$ мг%, скорпены — $18,2 \pm 3,0$ мг%. Сходные цифры получены для этих же видов Э. М. Плисецкой и Л. Г. Лейбсоном (1967). У ставриды значительно выше, чем у скорпены, концентрация в мышцах и крови молочной кислоты (мышцы 127,1 и 96,8, кровь — 36,4 и 15,2), что отражает различия в интенсивности гликолиза у этих рыб (Морозова, 1968).

Известно, что в результате гликолиза (так же, как и липолиза и белкового катаболизма) освобождается энергия, которая «строит макроэргические фосфатные связи» (Вержбинская, 1956). Именно большей подвижностью ставриды можно объяснить, что в ее мышцах и

крови по сравнению со скорпеной повышенное содержание фосфорных соединений (прежде всего, креатинфосфата и АТФ) (Морозова и Трусевич, 1971).

В литературе имеются данные по содержанию гликогена в мышцах и печени средиземноморской скорпены, относящейся к тому же виду (*S. roscus*), что и черноморская (Pavlovic и др., 1965). Летом концентрация гликогена в мышцах средиземноморской скорпены составляет 30 мг%, а в печени — 1700 мг%, т. е. заметно ниже, чем у черноморской. Возможно, что эти различия, так же как и различия в жирности, связаны с лучшей кормовой базой черноморских рыб по сравнению со средиземноморскими. Связь между содержанием гликогена в теле рыб и условиями нагула отмечена для форели (Hochachka, 1962, Miller a. oth., 1959) и для нерки (Chang a. Idler, 1960). Эти авторы считают, что уровень гликогена в теле рыб может служить показателем «степени благополучия» (degree of wellbeing) состояния и, прежде всего, условий нагула рыбы.

Половые и возрастные различия в содержании гликогена в мышцах ставриды и скорпены не выражены (Морозова, 1968). Не обнаружены половые различия в содержании гликогена также и у салаки (Кривобок и Тарковская, 1960). Обращает на себя внимание очень большая индивидуальная вариабильность содержания гликогена в мышцах исследованных рыб (коэффициент вариации достигает 70—80%).

А. Л. Морозова (1968) показала, что у ставриды содержание гликогена в спинных и хвостовых мышцах одинаково — $123,2 \pm 16,2$ и $128,0 \pm 17,4$ мг% соответственно (различие статистически недостоверно). У скорпены же эти различия выражены очень резко: $40,3 \pm 5,1$ и $72,4 \pm 7,6$ мг%. Соотношения между содержанием гликогена в спинных и хвостовых мышцах ставриды и скорпены, несомненно, связаны с особенностями их двигательной активности. У ставриды в плавательных движениях равномерно участвуют мышцы передней и задней частей тела; у скорпены же основным органом движения является хвостовая стебель. Скорпена — хищная рыба, неподвижно лежащая на грунте или в расщелинах скал и совершающая быстрые бросковые движения посредством резкого сокращения хвостовых мышц. Поэтому у скорпены именно в хвостовой части тела сосредоточены наибольшие запасы гликогена. Повы-

шенное содержание гликогена в хвостовой части тела обнаружено также у форели (Black a. oth., 1961), у карпов (Андреев, 1963), у камбал (Trotter, 1963). Интересно, что сходные данные получены Т. А. Гинецинской (1963) на паразитических церкариях. Эти церкарии имеют мощный хвост, с помощью которого они вбуравливаются в стенки пищеварительного тракта хозяина. В хвосте церкариев содержание гликогена всегда значительно выше, чем в остальных частях тела. У видов, обладающих более мощным хвостом, содержание гликогена в хвосте повышено по сравнению с другими видами.

А. Л. Морозовой (1968) установлены изменения в углеводном обмене ставриды на протяжении годового цикла. В период зимовки в тканях ставриды наблюдается низкое содержание углеводов. Среднее содержание гликогена в мышцах равно 161,6 мг%, в печени — 3096 мг%, в крови концентрация глюкозы равна 66,2 мг%, молочной кислоты — 10,9 мг%. Низки также показатели содержания фосфорных соединений. Эти величины соответствуют низкому уровню обменных процессов в тканях ставриды в период зимовки.

В период весеннего преднерестового нагула уровень всех исследованных показателей резко повышается (в 1,5—2 раза), что, несомненно, связано с интенсивным питанием и увеличением общего уровня энергетического обмена организма.

В нерестовый период содержание мышечного гликогена снижается до 165 мг%. Одновременно усиленно расходуются фосфорсодержащие фракции в мышцах. Отмечен максимальный уровень гликемии и высокое содержание гликогена в печени.

В период осеннего посленерестового, или предзимовального, нагула, содержание гликогена в мышцах ставриды увеличивается по сравнению с летним, т. е. нерестовым сезоном (до 210—230 мг%). Запасы мышечного гликогена используются наиболее интенсивно в период зимовки, когда поступление пищи резко сокращено.

На рис. 63 представлены данные по изменению содержания гликогена в мышцах ставриды при значительной функциональной нагрузке. В качестве нагрузки использовалось движение в потоке со скоростью 1—1,2 м/сек. Эта скорость для ставриды является промежуточной между «бросковой» и «крейсерской» скорос-

тями. Кроме содержания гликогена, определяли концентрацию в мышцах и крови конечного продукта гликолиза — молочной кислоты (лактата), а также концентрацию в крови сахара. Опыт длился 7—8 часов.

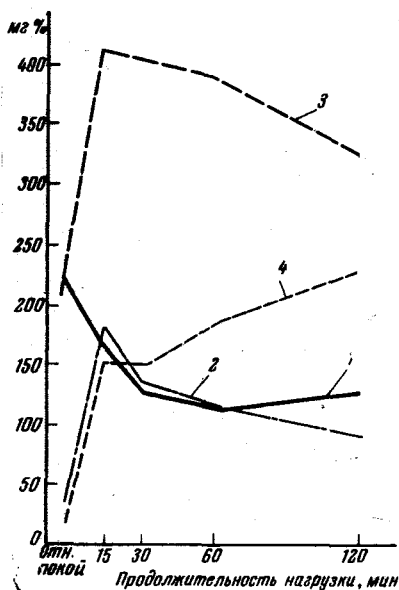


Рис. 63. Изменение содержания гликогена и элементов углеводного обмена у ставриды при функциональных нагрузках:

1 — гликоген мышц; 2 — лактат крови; 3 — лактат мышц; 4 — сахар крови.

Из приведенных материалов видно, что при движении в потоке концентрация гликогена в мышцах ставриды резко снижается (приблизительно наполовину) в первые 30 мин, а затем сохраняется на постоянном уровне. Сходные данные получены Блэком и др. (Black a. oth, 1961) в многочисленных опытах на форели (в отличие от опытов А. Л. Морозовой в опытах Блэка рыбы находились в потоке лишь в течение 15 мин), но снижение гликогена в мышцах рыб было еще более резким, чем в опытах А. Л. Морозовой.

Приведенные данные, несомненно, указывают на то, что гликоген является основным источником энергии лишь в начальной стадии интенсивного движения рыб. Определение дыхательного коэффициента показало, что при продолжительной и интенсивной мышечной работе основным источником энергии у рыб становится жир (Kutty, 1968). То же происходит, по данным Блэка (1961), у рыб и при умеренной работе (при длительном плавании с «крейсерской» скоростью). При крейсерском плавании гликоген мышц у рыб вообще не расходуется.

Уровень лактата в мышцах ставриды в первые 15 мин плавания резко увеличивается. Затем он постепенно снижается, что, очевидно, связано с окислением лактата и диффузией в кровь. Блэк рассчитал, что ко-

личество лактата в мышцах рыб при движении оказывается выше, чем могло бы образоваться только при гликолизе. Это указывает на то, что источником лактата в мышцах рыб является, по-видимому, также катаболизм жирных кислот и белков.

Концентрация лактата в крови ставриды изменяется в строгом соответствии с концентрацией лактата в мышцах. К концу второго часа интенсивного плавания она все еще в 1,5 раза выше, чем до начала плавания. Увеличение лактата в крови рыб при мышечной работе отмечают многие авторы.

Восстановление нормального уровня лактата в крови происходит очень медленно (в опытах Блэка — за 8—12 ч). Лактат частично окисляется до CO_2 и H_2O , частично экскретируется, частично восстанавливается в гликоген.

По мнению ряда авторов (Black a. oth., 1961; Brett, 1964; Ночачка, 1962; Miller a. oth., 1959), повышение концентрации лактата в мышцах и крови обуславливает утомление рыб. Утомление наступает, как считает большинство исследователей, вследствие резкого сокращения концентрации кислорода в тканях, вызванного окислением избытка молочной кислоты в организме. При очень высокой концентрации лактата, которая появляется при особенно интенсивной или слишком продолжительной работе, может наступить асфиксия, а вслед за ней и смерть рыбы. Наблюдение, однако, показывает, что при движении с «крейсерскими» скоростями образование лактата не столь интенсивно, а его окисление и выведение из тканей происходит достаточно быстро. Это и обуславливает практически малую утомляемость рыб.

Другой возможной причиной утомления и смерти рыб может быть избыток концентрации H^+ -ионов в крови при накоплении в ней лактата (Black a. oth., 1961; Ночачка, 1962). Существует также представление, согласно которому утомление связано с тормозной реакцией центральной нервной системы рыбы в ответ на резкие биохимические сдвиги в организме (Пора и др., 1961; Wittenberger et Vitca, 1966). К числу таких сдвигов относится неуклонное повышение концентрации сахара в крови при интенсивном плавании, а затем резкое падение уровня гликемии (Морозова, 1968).

Установление физиолого-биохимических механизмов,

обуславливающих утомление и гибель рыб от истощения при слишком сильных энергетических затратах, представляет значительный интерес. Выявление индикаторов состояния рыб при быстром плавании может привести к точному прогнозу их поведения при нересте, миграциях и других актах, требующих больших энергетических затрат. Хочачка (Hochachka, 1962), например, установил на форелях, что рыбы с более высоким содержанием гликогена в печени обладают большей двигательной активностью, лучшей выживаемостью и доминируют в стае. У рыб с жировым перерождением печени содержание гликогена в ней понижено (Опо а. oth., 1960). По данным Хочачки (1962), адаптированные к большим мышечным нагрузкам форели мобилизуют большее количество гликогена, а затем быстрее его восстанавливают, чем помещенные в те же условия неадаптированные рыбы. У «тренированных» рыб содержание гликогена в сердце выше, чем у «нетренированных».

Из изложенного ясно, что использование гликогена и жира в качестве энергетических источников у рыб имеет специфические особенности. При необходимости быстрой мобилизации, связанной с бросковыми движениями, преодолением порогов, преследованием жертвы или избеганием хищников, используется гликоген. Гликоген является как бы «запальным топливом», обеспечивающим «взрывную» работу, мгновенное «включение» двигательной реакции рыб. Все эти процессы у рыб идут в анаэробной фазе. При длительных мышечных усилиях, связанных с плаванием с крейсерскими скоростями и осуществлением «емкой» работы, начинает использоваться «стратегическое топливо» — жир (Drummond, Black, 1960; Chang, Idler, 1960; Hammond and Nickman, 1966; Bentley, Follet, 1965). Сходная картина наблюдается и при полете насекомых и при длительных мышечных усилиях млекопитающих (Лешкевич, 1964). Кокбейн (Cockbain, 1961) отмечает, что у тлей гликоген используется только в первые минуты полета; 90% энергии при полете тли получают за счет жира.

Можно предположить, что хищные рыбы осуществляют поиск жертвы «с помощью жира», а обнаружив ее, переключают энергетический обмен «на гликоген». Подвижные рыбы, совершающие большие перемещения в пространстве, обычно имеют значительные жировые

запасы в теле, которые в основном и используют. Мало-подвижным рыбам такие запасы не нужны. Скорпена, например, неподвижно лежит на грунте и лишь изредка совершает резкие бросковые движения. Эти броски обеспечиваются гликогеном. Естественно, что его запасы у скорпены легко восстанавливаются за счет пищи.

Но гликоген используется рыбами не только при кратковременных резких мышечных усилиях. У нехищных, малоактивных «тощих» рыб (бычки, собачки и т. д.), не обладающих сколько-нибудь значительными жировыми запасами, гликоген, по-видимому, основной источник энергии при любых перемещениях. У «тощих» рыб содержание гликогена и жира в мышцах вполне сравнимо по величине. Эти рыбы не способны на длительные мышечные усилия.

Приведенные примеры указывают на двойственную физиологическую роль гликогена в энергетическом обмене рыб. С одной стороны, он обеспечивает наиболее тяжелые (но кратковременные) мышечные усилия, с другой — используется для самой «спокойной» работы. Однако эта «двойственность» лишь кажущаяся. В обоих случаях использование гликогена связано с совершением в общем небольшой по объему работы. Кроме того, гликоген становится единственным источником энергии при аноксии рыб (Cordier, 1959; Hochachka, 1962; Blazka, 1958). При этом конечным продуктом углеводного обмена, по данным Блажки (1958), полученным на карпах, может быть жир (!). Сходный процесс наблюдается у некоторых простейших и паразитических червей (Бранд, 1951). Во всех случаях при большом объеме работы в качестве основного энергетического источника вместо гликогена используется жир.

В общем обзоре форм аккумуляции энергии в теле рыб мы отмечали, что основным источником энергии является жир, а дополнительным гликоген (и белок). Теперь мы видим, что это утверждение не совсем точно. В пределах класса рыб существуют значительные различия в использовании жира и гликогена. Эти различия определяются, прежде всего, особенностями образа жизни рыб, точнее — степенью их активности и способности совершать работу разной продолжительности и интенсивности.

При этом, однако, использование жира и гликогена в энергетическом обмене у рыб (как и других живот-

ных) тесно взаимосвязано. Так у рыб гликоген может синтезироваться из продуктов жирового, а жиры — углеводного обмена (Black a. oth., 1961; Chang, Idler, 1960; George, 1962; Камга, 1966 и др.). Интенсивность мобилизации жира из жировых депо регулируется уровнем глюкозы крови (Давтян, 1962).

На представителях других типов и классов животных также можно проследить, что с увеличением подвижности и объема производимой работы степень использования жира в энергетическом обмене растет, а гликогена — падает. Приведем несколько примеров.

У большинства моллюсков основной источник энергии — гликоген. Однако у головоногих он заменяется жиром (Martin, 1961 и др.). По данным И. В. Кизеветтера (1962), отношение жира к гликогену у «прикрепленной» к субстрату мидии значительно ниже, чем у гребешков (*Pecten*), способных к своеобразным «прыжкам» по грунту. По нашим данным, особенно высоко это отношение у головоногих (Шульман и Горомосова, 1970). При этом у более подвижных головоногих (кальмары) отношение жир/гликоген выше, чем у менее подвижных (осьминоги). Наконец, у сверлящих моллюсков (*Teredo* и *Pholas*) при совершении значительной работы так же, как у головоногих, основным источником энергии является жир (Srinivasan, 1963). После прекращения периода сверления основным источником энергии становится гликоген.

У большинства ракообразных основным источником энергии является жир. Особенно велика его роль у пелагических рачков — калянусов, совершающих огромную работу при вертикальных миграциях (Петипа, 1966; Сушкина, 1962; Мантейфель, 1959). У менее подвижных саггит содержание жира значительно ниже, чем у калянусов (Виноградова, 1949). У малоактивных пресноводных копепод и кладоцер источником энергии в равной степени являются жир и гликоген. В то же время у усонюгих рачков — балянусов, ведущих прикрепленный образ жизни, в качестве основного источника энергии используется гликоген (Bagnes, 1965). Среди десятиногих раков наибольшие запасы жира имеют более активные формы — креветки (Виноградова, 1949). У менее подвижных крабов содержание гликогена выше, чем жира.

Среди летающих насекомых, особенно тех, которые мигрируют на большие расстояния (саранча, бабочки и др.), наибольшее значение имеет жир (Kinsella, 1966; Veepakkers, 1965; Blackith a. Howden, 1961; Tietz, 1962). У малоподвижных насекомых основную роль играет гликоген (Niemierko, 1958). У совершающих гигантские прыжки пауков (фаланги) в качестве источника энергии так же в большей степени используется гликоген (Phillipson, 1962).

У иглокожих роль жира увеличивается, а гликогена уменьшается по мере увеличения подвижности животных. Вследствие этого отношение гликогена к жиру последовательно уменьшается в ряду: морской еж, голотурия, офиура и морская звезда (Кизеветтер, 1962; Giese, 1966).

У птиц так же, как и у насекомых, роль жира увеличивается, а гликогена уменьшается с возрастанием их подвижности, особенно — дальности перелетов (George, 1962; Farner & oth., 1961; Odum & oth., 1965; Дольник, 1965). Интересно, что гликоген у птиц используется для аккомодации глаз при полете (Rabaeye, 1963).

Из млекопитающих жир в качестве источника энергии при движении особенно интенсивно используется у летающих, плавающих и ныряющих форм: летучие мыши, тюлени, дельфины, киты и др. (Аскман, 1964; George, 1962; Карандеева и др., 1968; Слоним, 1961). У большинства наземных форм основной источник энергии при движении — гликоген (Аварана & Simpson, 1967; Штрауб, 1963; Пасынский, 1963).

Таким образом, у животных в процессе естественного отбора выработались чрезвычайно тонкие физиологические механизмы, обеспечивающие выбор качественно разных структур и оптимальных способов аккумуляции и использования энергии для осуществления разного характера работы и поддержания разного метаболического уровня. По-видимому, источники энергии у животных формировались конвергентно, в тесной связи с особенностями образа жизни различных групп. Такое формирование облегчалось наличием у всех видов сходных метаболических структур. Это, несомненно, одно из удивительных проявлений биохимической эволюции, на которое до сих пор обращается недостаточное внимание. Помимо важности этого фактора для сравнительной физиологии и экологии, изучение форм аккумуляции

энергии в теле животных, их соотношений при решении разных функциональных задач может представить существенный интерес и для проблем бионики.

ГЛАВА 3

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПРОЦЕССОВ РОСТА РЫБ. НЕКОТОРЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ БЕЛКОВОГО ОБМЕНА

ХАРАКТЕР, МАСШТАБЫ И ИНТЕНСИВНОСТЬ БЕЛКОВОГО РОСТА

Рост является одной из важнейших характеристик жизнедеятельности организма. Он выражается в количественном нарастании массы тела. Согласно Нидхэму (Needham, 1964), рост и дифференцировка являются двумя сторонами (количественной и качественной) процесса развития. Мы остановимся лишь на количественной характеристике процесса развития рыб.

Явления роста исключительно многообразны. Можно изучать морфологические, физиологические и биохимические его стороны, но объединить их в рамках одного исследования практически невозможно. Трудно объединить также изучение роста, связанного с увеличением собственной массы тела животного, с изучением роста его репродуктивной ткани, направленного на процесс воспроизводства.

Исследования количественных особенностей роста рыб проводятся интенсивно. Прежде всего, они касаются установления общих закономерностей роста, определения количественных характеристик линейного и весового роста рыб в тесной связи с условиями их существования (Васнецов, 1947; Шмальгаузен, 1935; Brody, 1945; Зотина и Зотин, 1967 и др.), разработки методики расчисления роста (Чугунова, 1959), выявления связи роста с общим энергетическим обменом (Bertalanffy, 1938; Ивлев, 1939; Винберг, 1956, 1966), а также выяснения количественных особенностей роста генеративной ткани (Никольский, 1965).

Увеличение массы тела животных, в том числе и рыб, связано, в первую очередь, с белковым синтезом, поэтому с физиолого-биохимических позиций рост животных представляет собой, прежде всего, белковый рост. Естественно, что масса тела животных нарастает не только за счет белка (точно так же, как, скажем, энергетические резервы — не только за счет жира), но именно белковый рост определяет основные особенности их линейного, весового или репродуктивного роста. Иногда удается установить корреляцию между физиолого-биохимическими и анатомо-морфологическими характеристиками роста, в отдельных случаях такой корреляции может и не быть. Мы ставим перед собой задачу проанализировать наиболее общие особенности белкового роста рыб, изучить его динамику на протяжении годового жизненного цикла у различных возрастных групп и связать с условиями обитания популяций.

Естественно предположить, что белковый рост рыб тесно связан с накоплением и расходом жировых резервов в их теле. Поэтому установление количественных соотношений этих процессов и выявление степени и характера их влияния друг на друга представляет особый интерес.

Изучение белкового роста рыб, в противоположность жиронакоплению, проводилось сравнительно небольшой группой исследователей. Это объясняется серьезными методическими трудностями, связанными с расчислением белкового роста рыб. Дело в том, что в отличие от динамики содержания жира динамика содержания белка в теле рыб крайне невыразительна. Это связано с тем, что относительное содержание белка в теле рыбы (выраженное в процентах массы тела или в мг на 1 г массы рыбы) почти постоянно на протяжении годового цикла, а его незначительные изменения связаны с сопряженными и разнонаправленными изменениями относительного содержания жира и влаги (Кизеветтер, 1942, Клейменов, 1962; Love, 1957; Шульман, 1960а, и др.). Поэтому только абсолютный прирост количества белка в теле рыбы может дать верное представление о белковом росте. Расчисляют белковый рост рыб исходя из данных по содержанию белка в теле и по величине линейного и весового роста. Получение же данных по линейному и весовому росту представляет собой самостоятельную и очень сложную задачу.

Наибольший вклад в изучение белкового роста рыб внесли исследования Г. С. Карзинкина (1952, 1967 и т. д.) и его сотрудников (Кривобок, 1953, Яблонская, 1951 и др.), Джеркинга (Gerking, 1952) и др. Основные результаты этих исследований сводятся к установлению особенностей белкового роста молоди и половозрелых рыб при различных условиях обитания. Показано, что у молоди белковый рост направлен целиком на накопление собственно массы тела; у взрослых же рыб белковый рост в значительной степени связан с образованием половых продуктов.

В работах Г. С. Карзинкина и его сотрудников белковый рост рассматривается как один из элементов более широкой проблемы белкового (точнее азотистого) баланса.

К сожалению, при всей своей важности почти все перечисленные исследования не охватывают полностью годовой цикл рыбы. Поэтому они не дают достаточного представления о сезонных ритмах белкового роста рыб.

Особенности белкового роста рыб мы изучали на азовской и черноморской хамсе, крупной и мелкой ставриде, мигрирующей и жилой формах барабули, смариде и шпроте, т. е. на тех рыбах, на которых проведены расчисления линейного и весового роста. Под **характером** белкового роста мы имеем в виду форму кривой белкового роста, под его **масштабами** — величины абсолютного прироста, а под **интенсивностью** — удельную скорость роста.

Изучение белкового роста было начато нами на азовской хамсе. Первые данные по этой рыбе относятся к 1954 и 1955 гг. Содержание белка в теле азовской хамсы в эти годы мы определяли по «сырому протеину». Расчисление линейного роста и роста массы хамсы в 1954 и 1955 гг. проведено нами по данным В. Н. Майского (1960) и В. П. Корниловой (1958) и по собственным данным, полученным в Казантипе.

Белковый рост азовской хамсы в 1954 и 1955 гг.

Изменение абсолютного содержания сырого протеина в теле хамсы в 1954 г. изображено на рис. 64, а в 1955 г. — на рис. 65. Кривые на графиках построены с учетом линейного роста и роста массы рыб. Указанные

на графиках размерные группы соответствуют августовским и сентябрьским данным, т. е. тому времени, когда хамса прекращает свой линейный рост. Естественно, например, что рыбы размером 85—90 мм в мае — июле имели меньшую длину и массу.

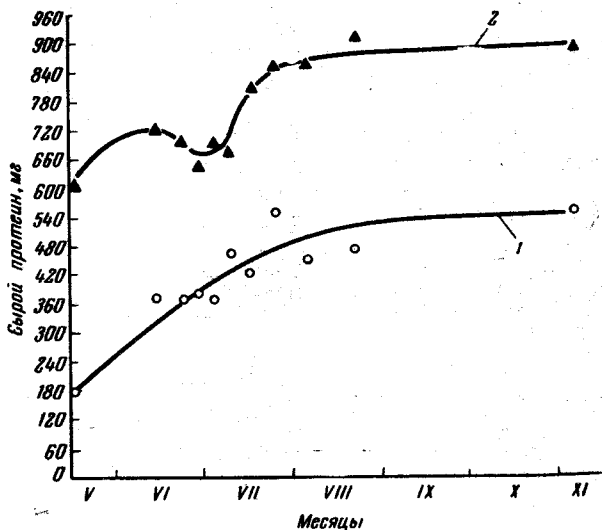


Рис. 64. Количество сырого протеина в теле хамсы в 1954 г. Длина хамсы:
1 — 65—75 мм; 2 — 85—95 мм.

Количество сырого протеина в теле различных размерных групп хамсы в 1954 г. увеличивалось с мая по август. При этом характер кривых роста сырого протеина не одинаков у рыб размером 65—75 мм (годовики) и 85—90 мм (двух- и трехгодовики). В мае и первой половине июня прирост сырого протеина особенно значителен у годовиков, у которых его количество менее чем за полтора месяца удваивается. Этот интенсивный прирост приходится на преднерестовый период, когда происходит формирование половых продуктов и годовики быстро растут в длину. Высокий уровень синтеза белка в это время, очевидно, обеспечивается энергией, получаемой при мобилизации жировых запасов и при диссимиляции пищи. У старших возрастных групп синтезируемый белок предназначается в относительно большей

степени для развития половых желез, у годовиков же он используется в основном на рост.

Во второй половине июня прирост сырого протеина у годовиков замедляется (при этом замедляется и линейный рост), а у двух- и трехгодовиков количество сы-

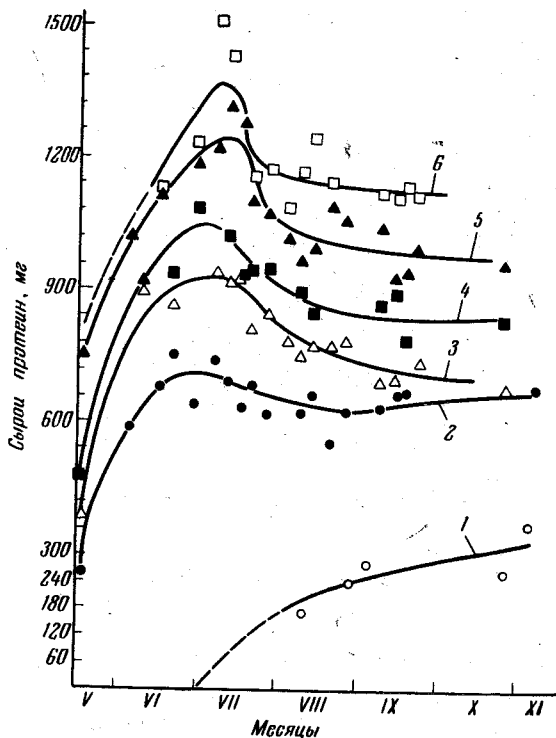


Рис. 65. Количество сырого протеина в теле хамсы в 1955 г.:

1 — сеголетки; 2 — 75—80; 3 — 80—85; 4 — 85—90; 5 — 90—95; 6 — 95—100 мм.

рого протеина в теле даже уменьшается. Это, несомненно, связано с началом массового нереста, в результате чего синтез белка в связи с увеличением расхода энергии на нерест уменьшается и значительная часть белка удаляется из организма в составе половых продуктов. Масштабы нереста (т. е. количество выметываемых половых продуктов) у крупной хамсы выше, чем у мелкой, поэтому у первой влияние выметывания половых продуктов сильнее сказывается на кривой прироста сырого

протеина, чем у второй. Отсутствие уменьшения сырого протеина у мелкой хамсы может быть объяснено тем, что у нее роль синтетических процессов, связанных с нерестом, меньше, чем у старших возрастных групп¹, а белковый синтез в большей степени связан с линейным ростом.

Когда первая порция половых продуктов в основном выметана, оказывается, что количество сырого протеина у двух- и трехгодовиков лишь немного выше, чем в период весенней миграции, т. е. что белковый синтез в мае — июне 1954 г. у старших возрастных групп был в значительной степени связан с развитием гонад. Действительно, линейный прирост крупной хамсы, по данным В. П. Корниловой (1958) и по нашим данным, в это время был мал.

В период между максимумами выметывания первой и второй порций половых продуктов снова наблюдается прирост сырого протеина, причем у старших возрастных групп на этот раз прирост больше, чем у младших. Это объясняется не только тем, что у крупной хамсы по-видимому больше белка накапливается в гонадах, но и тем, что в этот период у двух- и трехгодовиков происходила значительная ретенция белка в теле. Старшие возрастные группы росли в длину в июле интенсивнее, чем в июне (случай редкий для хамсы и объясняющийся, вероятно, тем, что в июне обеспеченность пищей старших возрастных групп была хуже, чем в июле). У годовиков в июле отмечается дальнейшее уменьшение прироста сырого протеина и замедление линейного прироста. В связи с малой интенсивностью нереста во второй половине июля влияние выметывания второй порции половых продуктов на количество сырого протеина в теле хамсы практически незаметно.

С наступлением предмиграционного нагула количество сырого протеина в теле хамсы не увеличивается, устанавливается состояние близкое к динамическому равновесию между приходом и расходом белка. Поскольку интенсивность питания в августе и сентябре велика, часть белка, вероятно, превращается в жир, который усиленно накапливается в это время, часть же, возможно, используется в энергетическом обмене. Таким образом, как и в отношении жирового обмена, преднересто-

¹ Нерест 1954 г. был малоинтенсивный.

вый и предмиграционный нагул характеризуются совершенно различной направленностью белкового обмена.

В период подготовки к нересту прирост сырого протеина идет высокими темпами, что объясняется значительным преобладанием синтеза белка над его распадом, а после окончания нереста баланс белка практически близок к нулю, и хотя синтез белка, по-видимому, по-прежнему высок, величина его распада не уступает синтезу.

Характер прироста сырого протеина у хамсы в 1955 г. иной, чем в 1954 г. (см. рис. 64). Возрастные различия в динамике сырого протеина у хамсы большие, но носят они количественный, а не качественный характер. Направленность белкового обмена у различных размерных групп в каждый из рассматриваемых периодов одинаковая. Исключение составляют лишь сеголетки.

С начала мая у хамсы всех размерных групп наблюдается резкое увеличение количества сырого протеина, которое продолжается и в июне. С середины мая, однако, прирост сырого протеина у мелкой хамсы резко замедляется и к концу июля практически прекращается. У крупной хамсы заметный прирост сырого протеина продолжается до начала июля. Хамса средних размеров занимает промежуточное положение. Таким образом, чем старше хамса, тем больше наблюдается у нее прирост сырого протеина и тем позже количество сырого протеина достигает максимума.

Резкое преобладание белкового анаболизма над катаболизмом у хамсы всех возрастных групп в мае и июне 1955 г. приходится на конец преднерестового и начало нерестового периода. Эти периоды, как уже указывалось, характеризуются значительным линейным и объемным ростом хамсы, формированием и ростом гонад, т. е. проходят под знаком интенсивного белкового синтеза. По величине прироста сырого протеина в эти периоды можно судить о масштабах белкового синтеза в организме (точнее, о степени преобладания синтеза над распадом, которая при прочих равных условиях прямо пропорциональна величине синтеза). Белковый прирост (вернее, прирост сырого протеина) может быть охарактеризован разностью между максимальным количеством сырого протеина в конце июня — начале июля и минимальным количеством в мае. На схеме (рис. 66) эта разность измеряется отрезком ED , равным величине a . Таким образом,

о сравнительной величине белкового роста разных размерных групп хамсы можно судить, сравнивая отрезки, соответствующие ED на схеме.

По абсолютным величинам прирост сырого протеина у старших возрастных групп выше, чем у младшей. Это говорит о том, что с возрастом белковый синтез увеличивается. **Большой белковый синтез в 1955 г. по сравнению с 1954 г. — следствие лучшей обеспеченности хамсы кормом в 1955 г.** Это привело к гораздо большему линейному росту хамсы и к образованию большей массы половых продуктов, чем в 1954 г. В 1954 г. синтез белка в теле хамсы сопровождался крутым падением ее жировых запасов; в 1955 г. интенсивный бел-

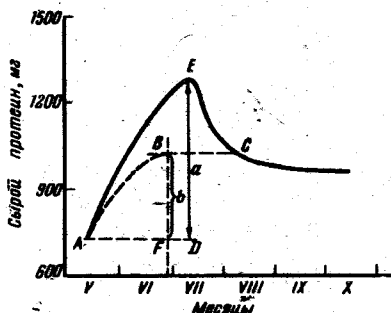


Рис. 66. Схема прироста сырого протеина.

ковый синтез не только не привел к уменьшению количества жира в организме, а наоборот, проходил параллельно с интенсивным жиронакоплением.

Данные о количестве сырого протеина в теле хамсы позволяют судить о масштабах белкового синтеза в связи с линейным и объемным ростом рыбы, а также (правда, с меньшей достоверностью) о белковом синтезе в связи с формированием и ростом гонад. Кроме того, можно приблизительно определить соотношение между этими сторонами белкового синтеза.

Линейный рост хамсы в 1955 г. почти полностью прекратился к концу июня (Майский, 1960). Такие же данные получены и нами. К началу августа закончился нерест. Уменьшение уровня сырого протеина в теле хамсы в течение июля является следствием выметывания половых продуктов, в состав которых входит много белка. Следовательно, уровень сырого протеина в теле хамсы в начале августа совершенно не связан с синтезом генеративной ткани, а целиком зависит от белкового синтеза в мае и июне, связанного с линейным и объемным ростом рыбы.

Точка С (см. рис. 66) показывает количество сырого

протеина в теле рыбы 10 августа (этот день принимается нами за последний день нерестового периода). Проведем из этой точки прямую, параллельную оси абсцисс. Из точки на оси абсцисс, соответствующей 30 июня (этот день принимается нами за день практической приостановки линейного роста), восстановим перпендикуляр к проведенной прямой. Точка пересечения двух прямых (*B*) будет соответствовать количеству сырого протеина, достигнутого в связи с линейным и объемным ростом рыбы. Кривая, проведенная через три точки (*A*, *B* и *C*), показывает характер прироста сырого протеина, идущего на построение собственного тела рыбы (не половых продуктов). Прирост сырого протеина в связи с линейным и объемным ростом рыбы может быть найден по разности между количеством сырого протеина в точке *B* и точке *A* (на схеме эта разность измеряется отрезком *BF* равным *b*).

Сравнение величин прироста сырого протеина, идущего на построение собственного тела у различных размерных групп, может быть проведено путем сопоставления отрезков, соответствующих отрезку на схеме. Это сравнение показывает (см. рис. 65), что прирост сырого протеина у размерных групп 75—80, 80—85 и 85—90 мм выше, чем у 90—95 и 95—100 мм. Из этого следует, что у трех первых групп превышение синтеза белка над его распадом больше, чем у двух последних. Поэтому линейный прирост у младших возрастных групп и оказывается значительнее, чем у старшей.

О ретенции сырого протеина в связи с формированием половых продуктов мы можем судить лишь приблизительно, так как у ряда анализированных нами рыб половые продукты были частично выметаны. Поэтому действительные приросты сырого протеина должны несколько отличаться от полученных нами.

Максимум сырого протеина в теле хамсы приходится на разгар нереста, т. е. на время, когда максимальное количество рыб имеет зрелые половые продукты. Разность между максимальным количеством сырого протеина в нерестовый период и его количеством ко времени окончания нереста и крутизна кривой, характеризующей уменьшение уровня сырого протеина в июле, отражает интенсивность нереста. Интенсивность нереста оказывается наибольшей у самой крупной хамсы и снижается по мере уменьшения размеров рыбы.

Сравнение разностей отрезков, соответствующих на схеме $a - b$, может дать представление о масштабах синтеза белка в связи с созреванием половых продуктов. Это сравнение показывает (см. рис. 65), что количество сырого протеина, идущего на созревание гонад, у крупной хамсы значительно больше, чем у мелкой. Этим и объясняется то, что с возрастом увеличивается относительная масса половых продуктов в рыбе. Из изложенного следует, что с увеличением возраста хамсы доля белка, идущего на рост, в общем белковом синтезе неуклонно уменьшается, а доля, идущая на созревание гонад, растет. Если у годовиков белковый синтез, используемый для формирования половых продуктов, составляет незначительную часть общего белкового синтеза в организме, то у трехгодовиков он преобладает над синтезом белка в остальных тканях тела.

Низкая обеспеченность хамсы кормом в мае — июне 1954 г., как указывалось, отрицательно повлияла на белковый синтез в организме вообще. Это привело в частности к тому, что у годовиков количество сырого протеина, идущего на формирование половых продуктов, оказалось очень мало. Поэтому кривая изменения количества сырого протеина фактически не показывает уменьшения его уровня в связи с выметыванием половых продуктов, так как это уменьшение маскируется приростом сырого протеина, идущего на линейный и объемный рост рыбы.

После прекращения нереста хамса вступает в премиграционный период, который проходит, как отмечалось выше, под знаком интенсивного накопления жировых запасов. Как видно из приводимых данных, белковый обмен двух-, трех- и четырехлетков хамсы в этот период, как и в 1954 г., стабилизируется. Поступающая в организм пища используется главным образом на синтез жира, а не белка, что показано нами в опытах по изучению баланса азота у хамсы (Шульман, 1962). Энергия, освобождаемая в организме в процессе диссимиляции пищи, обеспечивает накопление жира, а не ретенцию белка. Это изменение направленности обмена и приводит к приостановке линейного роста рыбы.

В противоположность половозрелым рыбам, у сеголетков хамсы в августе — октябре абсолютное количество сырого протеина неуклонно и довольно существенно увеличивается. Этим и объясняется значительный прирост сеголетков в длину в эти месяцы. Интересно, что

линейный рост сеголетков в августе — октябре совпадает с подготовкой к миграции, поэтому интенсивный белковый синтез сопровождается у них интенсивным синтезом жира. В этом своеобразии обмена веществ сеголетков по сравнению со старшими возрастными группами.

Общие особенности белкового роста черноморских рыб

На примере азовской хамсы видно, что данные по белковому росту рыб могут быть использованы для детального анализа особенностей этого роста в различные периоды годового цикла, у различных возрастных и размерных групп и в связи с различными условиями обитания. В принципе такой же анализ можно провести и на других рыбах.

В настоящем исследовании мы стремились определить некоторые количественные параметры белкового роста рыб в связи со специфичностью их биологических циклов. Использование в работе массовых осредненных многолетних материалов по многим видам и внутривидовым группировкам черноморских рыб и математический анализ полученных данных позволили сделать некоторые общие выводы, касающиеся особенностей белкового роста каждой из исследованных форм, а также рыб в целом. Это исследование выполнено нами совместно с Л. М. Кокозом (Шульман и Кокоз, 1968).

При проведении исследования мы исходили из следующих положений и допущений.

1. Поскольку относительное содержание белка в теле рыбы мало меняется во времени (Шульман и Кокоз, 1968), изменения массы рыбы и абсолютного количества белка в ее теле в общем пропорциональны. Поэтому к анализу белкового роста рыб можно применить тот же подход, что и к анализу роста массы¹.

2. Берталанфи (Bertalanffy, 1938) показал, что линейный рост рыбы можно вычислить по формуле

$$L_T = L_\infty (1 - e^{-nT}), \quad (4)$$

где L_T — длина рыбы в момент T ;

L_∞ — асимптота данной кривой (максимальная длина, достигаемая рыбой при $T \rightarrow \infty$);

¹ К сходному выводу пришли Н. Ф. Вельтищева (1951) и М. Н. Кривобок (1953).

T — время, протекающее с момента рождения;
 n — постоянный для данной рыбы показатель.

Аналогичную кривую пытались применить к анализу роста массы рыб. Однако оказалось, что формула Бергаланфи (4) недостаточно хорошо описывает изменение массы рыб (Taylor, 1962). Исследуя этот процесс, Бивертон и Холт (Beverton, Holt, 1959) предложили формулу

$$W_T = W_\infty (1 - e^{-nT})^3, \quad (5)$$

где W_T — масса рыбы в момент T ;
 W_∞ — максимальная масса рыбы при $T \rightarrow \infty$.

Необходимо, однако, отметить, что и формула (5), как это убедительно показал Г. Г. Винберг (1966), не является универсальной, так как рост массы далеко не всех рыб носит асимптотический характер.

Исходя из этого, при анализе белкового роста различных видов рыб мы не предreshали конечного вида формулы роста и искали ее в виде функции от времени

$$P_T = f(T), \quad (6)$$

где P_T — количество белка в теле рыбы в момент T^* .

Таким образом, первой задачей исследования было установление специфического вида формулы белкового роста для каждого из исследуемых видов рыб.

3. Формулы (4) и (5), выражая рост рыбы во времени, совершенно не учитывают сезонной специфики роста (хотя при расчислении темпа роста исходят из годовых колец на чешуе или отолитах, которые как раз и указывают на периодичность этого процесса). При рассмотрении белкового роста рыбы на протяжении годового цикла обнаруживаются не только периоды замедления, но и периоды заметного уменьшения абсолютного количества белка в теле рыбы. Это имеет место во время зимовки, когда в процессе использования резервного белка и самообновления тканей белковый баланс организма становится отрицательным (Marshall и др., 1939; Карзинкин, 1952; Строганов, 1962; Поляков, 1958; Марти, 1956; Чугунова и др. 1961; Gerking, 1952). Поэтому кривая, описывающая изменение количества белка в теле

* Для всех рыб, кроме мелкой и крупной ставриды, P дается в мг, T — в месяцах. Для мелкой ставриды — P в г, T в месяцах, для крупной — P в г, T в годах.

рыбы во времени, должна иметь вид, изображенный на рис. 67, 1*.

Приступая к анализу кривых такого вида**, мы проводили среднее течение (рис. 67, 2), т. е. кривую, по которой происходило бы изменение количества белка в теле

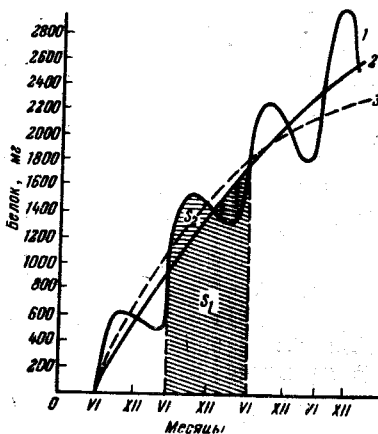


Рис. 67. Характер изменения количества белка в теле рыб во времени (схема).

рыбы, если бы эти изменения не имели сезонного характера, а были бы строго поступательными во времени. Такая кривая представляет белковый рост гипотетической непрерывно растущей рыбы, имеющей к концу каждого годового цикла такое же количество белка, как и исследуемая рыба.

Кривые среднего течения (их можно назвать стержнями) выявляют основные тенденции в изменении количества белка в теле рыбы. «Стержни» лучше отражают среднее

течение роста (белкового или массы), чем все другие монотонно возрастающие кривые, обычно используемые для анализа роста рыб. Такие кривые обычно проводят по случайным точкам, которые могут оказаться максимумами, минимумами или произвольными промежуточными точками, из-за чего вид кривых может сильно варьировать (рис. 67, 3).

Установив характер поступательного роста, можно рассмотреть колебания количества белка в теле рыбы относительно «стержня» (рис. 68). Тогда $P=f(T)$ может быть представлена в виде суммы двух функций

$$P = f_1(T) + f_2(T), \quad (7)$$

* Большинство авторов, изучающих рост рыб, игнорирует его сезонные изменения. Сезонные ритмы роста прослежены лишь в отдельных исследованиях (Bertalanffy, 1938; Brown, 1957; Gerking, 1952; Lühhmann, 1953, 1956; Чугунова и др., 1961; Morawa, 1955; Swift, 1955). Особенно подробно исследовал их Н. С. Строганов (1962).

** Все кривые, рассматриваемые в данной работе, являются интерполяционными.

где $f_1(T)$ — функция, характеризующая среднее течение процесса (стержень);
 $f_2(T)$ — функция, характеризующая колебания процесса около среднего его течения.

4. Среднегодовое абсолютное количество белка в теле рыбы может быть вычислено по формуле

$$\bar{P} = \frac{1}{12} \int_T^{T+12} f(t) dt. \quad (8)$$

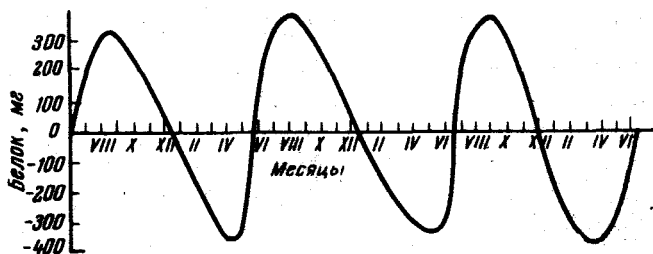


Рис. 68. Характер колебаний абсолютного количества белка в теле рыб относительно «стержня» (схема).

Если колебания белкового роста около среднего течения за полный годовой цикл симметричны¹, то

$$\frac{1}{12} \int_T^{T+12} f_2(t) dt \approx 0. \quad (9)$$

Тогда

$$\bar{P} = \frac{1}{12} \int_T^{T+12} f_1(t) dt. \quad (10)$$

Зная $P_1 = f_1(T)$ и $P_2 = f_2(T)$, можно оценить относительную величину колебаний количества белка в теле рыбы около среднего течения. Для этого необходимо сравнить площади S_1 и S_2 (см. рис. 67).

$$S_1 = 12\bar{P} \quad (11)$$

$$S_2 = 2 \int_T^{T+6} f_2(t) dt, \quad (12)$$

¹ Такое предположение можно сделать на основании данных по периодичности роста массы сельди (Марти, 1956).

отсюда

$$\frac{S_2}{S_1} = \frac{\int_T^{T+6} f_2(t) dt}{\int_T^{T+12} f_1(t) dt} \quad (13)$$

Зная $f(T)$, можно определить скорость изменения количества белка во времени (первая производная)

$$P' = f'(T), \quad (14)$$

а по скорости изменения можно найти мгновенную удельную скорость (т. е. интенсивность процесса)

$$I_P = \frac{f'(T)}{f(T)}. \quad (15)$$

Тогда средняя удельная скорость (средняя интенсивность процесса) за промежуток времени $\Delta T = T_2 - T_1$ может быть найдена по формуле

$$C_V = \frac{\int_{T_1}^{T_2} \frac{f'(t)}{f(t)} dt}{T_2 - T_1} = \frac{\ln f(T_2) - \ln f(T_1)}{T_2 - T_1}. \quad (16)$$

Формула (16) аналогична формуле средней удельной скорости роста И. И. Шмальгаузена (1935).

5. О белковом росте рыб мы судили не по изменению количества сырого протеина, а по изменению количества обезжиренного органического вещества в их теле. Предварительно нами было установлено, что между количеством сырого протеина в теле рыбы, с одной стороны, и обезжиренного сухого вещества (или обезжиренного органического вещества) — с другой, существует прямолинейная зависимость с высоким коэффициентом корреляции — 0,9 (Шульман и Кокос, 1968). Было показано также, что количество обезжиренного органического вещества дает не менее верное представление о содержании белка в теле рыбы, чем количество сырого протеина, рассчитанного при помощи коэффициента 6,25. Обезжиренное органическое вещество, как известно, более чем на 90% состоит из белка (Кривобок и Тарковская, 1962 и др.). Вывод о соответствии обезжиренного органического вещества количеству белка в

теле рыбы согласуется с данными других исследователей (Johnstone, 1920; Brandes и Dietrich, 1958 и др.).

Обезжиренное сухое вещество и обезжиренное органическое вещество (в % массы тела) рассчитывали по формулам

$$\text{ОСВ} = 100 - (\text{В} + \text{Ж})$$

и

$$\text{ООВ} = 100 - (\text{В} + \text{Ж} + \text{З}),$$

где В — вода, Ж — жир; З — зола (в % сырой массы рыбы).

Зная процентное содержание обезжиренного вещества в теле рыбы и ее массу, рассчитывали абсолютное количество этого вещества (в мг). Процентное содержание обезжиренного сухого вещества (и обезжиренного органического вещества) так же, как и сырого протеина в теле черноморских рыб, меняется очень мало (Шульман и Кокос, 1968). Коэффициент вариации содержания обезжиренного сухого вещества в теле исследованных рыб на протяжении годового цикла не превышает 3—7%*. Это позволяет для расчетов абсолютного количества обезжиренного органического вещества принять его содержание постоянным для каждого вида рыб.

* Данные по процентному содержанию обезжиренного сухого и обезжиренного органического вещества в теле черноморских рыб, использованные нами для расчетов абсолютного содержания этих веществ, представлены в табл. 25. Содержание обезжиренного сухого вещества в теле всех черноморских рыб мы определяли на материалах тех же лет, в которые изучали динамику жирно-

Таблица 25

Рыба	ОСВ	З	ООВ
Азовская хамса	18,8	1,1	17,7
Черноморская хамса	18,8	1,1	17,7
Крупная ставрида	19,5	1,4	18,1
Мелкая ставрида	19,7	1,4	18,3
Шпрот	18,0	2,0	16,0
Барабуля	20,7	1,1	19,6
Смариды	23,3	1,4	21,9

* Стабильное содержание обезжиренного сухого вещества наблюдалось также у балтийских рыб (Lühmann, 1956).

сти; содержание золы — для всех рыб, кроме азовской хамсы, заимствовано из книги И. Я. Клейменова (1962).

6. Для расчисления белкового роста использованы данные по росту массы черноморских рыб. Нам известна лишь одна работа, проведенная на мелкой ставриде, в которой расчислен рост массы различных возрастных групп рыбы во все сезоны года (Гетман, 1963). По остальным рыбам такое расчисление мы провели сами. При этом мы исходили из многолетних данных по темпу линейного роста черноморских рыб в различные месяцы, длине и массе различных возрастных групп во все сезоны года. Были использованы материалы, опубликованные в монографии А. Н. Световидова (1964) по рыбам Черного моря и другие работы, ссылки на которые приведены нами ранее (Шульман и Кокос, 1968).

Кроме того, в наше распоряжение Т. В. Луговой был любезно предоставлен материал по линейному росту и массе различных возрастных групп смарида.

Проведенные расчеты позволили получить данные, характеризующие среднемноголетний белковый рост различных черноморских рыб.

В связи с тем, что половых различий в темпе роста хамсы, ставриды и шпрота не наблюдается, расчисление весового и белкового роста у этих рыб проводили для самцов и самок вместе. У барабули четко выражен половой диморфизм в темпе роста, поэтому данные по белковому росту этой рыбы приведены отдельно для самцов и самок. По исследованиям Л. П. Салеховой (1966), смарида в первые три года жизни функционирует как самка, а в последующие годы — как самец. Это нужно учитывать при рассмотрении приведенных ниже данных. Следует также иметь в виду, что у рыб с порционным икрометанием (барабуля, шпрот, хамса и др.) доля генеративных процессов в общем балансе пластических веществ значительно выше, чем предполагалось ранее, и ее определение требует специально поставленных опытов (Овен, 1961). Поэтому полученные в нашем исследовании материалы характеризуют белковый рост, связанный в основном с увеличением собственно массы тела рыбы. Процессы, связанные с ростом гонад, мы специально не анализировали.

Материалы исследования по белковому росту черноморских рыб представлены на графиках и в таблицах. Анализ полученных результатов целесообразно начать

с выяснения **характера** белкового роста. Характером белкового роста мы называем вид той функции, которая описывает данный процесс во времени.

Из рисунков 69—76 и табл. 26 следует, что среднее течение белкового роста у ряда рыб (азовской и черноморской хамсы, шпрота, самцов мигрирующей формы барабули) представляет собой параболическую зависимость от времени

$$P_1 = aT^n. \quad (17)$$

Для всех указанных рыб $n < 1$. Найденная зависимость проявляется на протяжении всего жизненного цикла этих рыб.

У мелкой ставриды на протяжении всего жизненного цикла среднее течение белкового роста выражается линейной функцией.

$$P_1 = aT + b. \quad (18)$$

У смирды (в течение первых 12 месяцев жизни), у самцов и самок мигрирующей и самок жилой барабули (в первые 30 месяцев) проявляется параболическая зависимость белкового роста от времени, а в последующие месяцы и годы — линейная. При этом у всех рыб, кроме самок жилой барабули, показатель степени n , так же как и у хамсы и шпрота, меньше единицы, у самок жилой барабули $n > 1$.

У крупной ставриды зависимость белкового роста от времени имеет более сложный характер и может быть выражена логистической кривой вида

$$P_1 = \frac{310\,000}{1 + 10^{1,8 - 0,0157T}}. \quad (19)$$

Однако кривую среднего течения белкового роста крупной ставриды можно разбить на три участка и найти соответствующие функции, характеризующие белко-

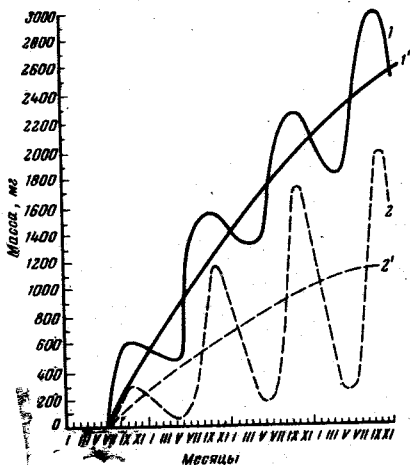


Рис. 69. Белковый рост и жиронакопление черноморской хамсы:

1 — белковый рост; 1' — среднее течение; 2 — жиронакопление; 2' — среднее течение.

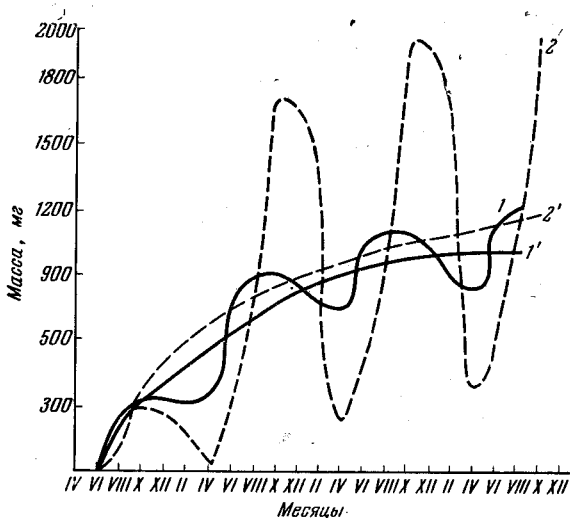


Рис. 70. Белковый рост и жиронакопление азовской хамсы. Условные обозначения те же, что и на рис. 69.

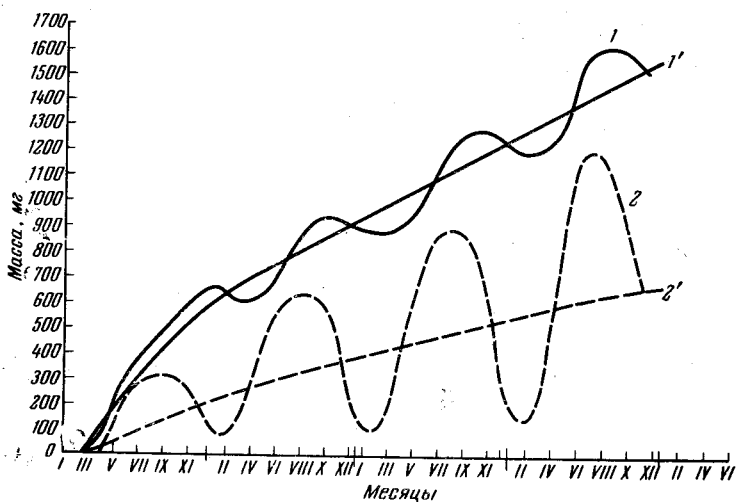


Рис. 71. Белковый рост и жиронакопление шпрота. Условные обозначения те же, что и на рис. 69.

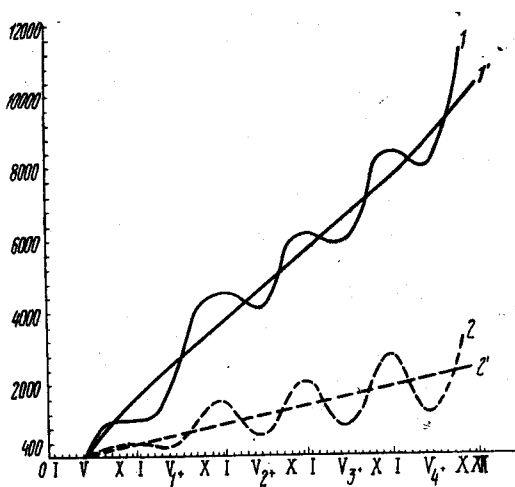


Рис. 72. Белковый рост и жиронакопление смирды. Условные обозначения те же, что и на рис. 69.

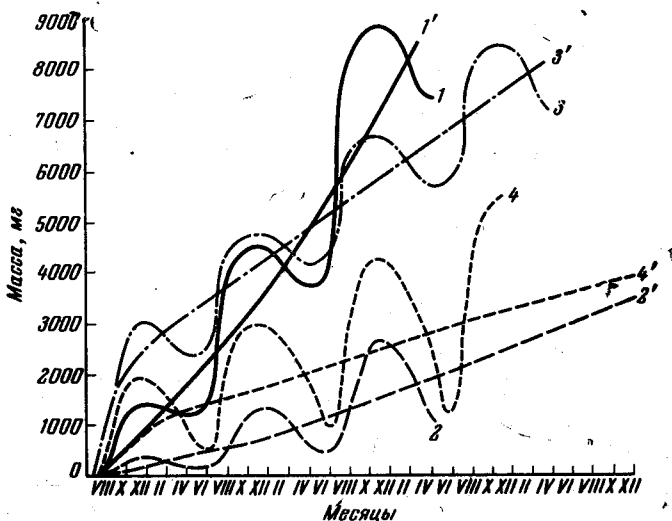


Рис. 73. Белковый рост и жиронакопление самок барабули: 1 и 1' — белковый рост мигрирующей формы; 2 и 2' — белковый рост жилой формы; 3 и 3' — жиронакопление мигрирующей формы; 4 и 4' — жиронакопление жилой формы.

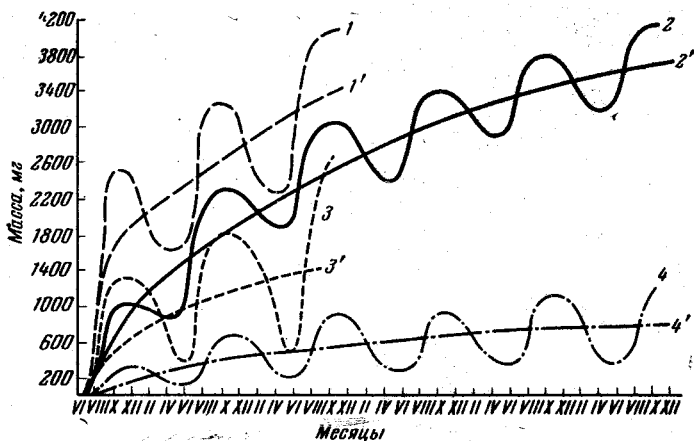


Рис. 74. Белковый рост и жиронакопление у самцов барабули. Условные обозначения те же, что и на рис. 73.

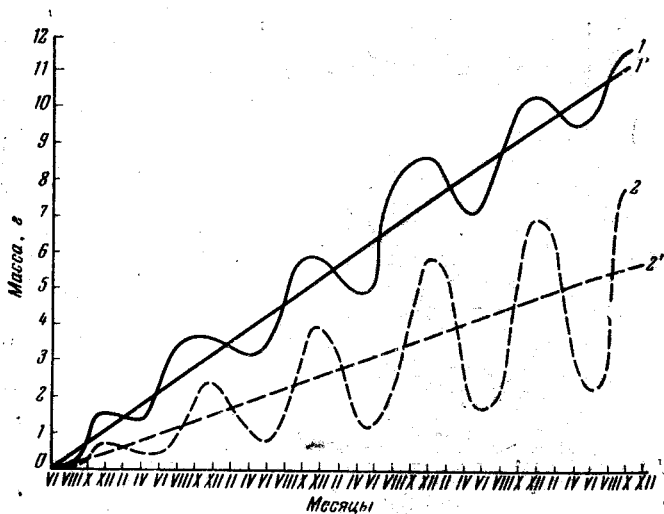


Рис. 75. Белковый рост и жиронакопление мелкой ставриды. Условные обозначения те же, что и на рис. 69.

Таблица 26

Рыба	Белок P_1 , мг	Жир F_1 , мг	Время, месяц
Черноморская хамса	130 $T^{0,8}$	67 $T^{0,8}$	
Азовская хамса	135 $T^{0,6}$	130 $T^{0,6}$	
Шпрот	106 $T^{0,7}$	42 $T^{0,7}$	
Смарида	130 $T^{0,8}$	67 $T^{0,8}$	≤ 12
	172 $T + 400$	45 T	≥ 12
Барабуля			
мигрирующие			
самки	1080 $T^{0,5}$	420 $T^{0,5}$	≤ 30
	150 $T + 1800$	57 $T + 920$	≥ 30
жилые самки	130 $T^{1,2}$	28 $T^{1,2}$	≤ 30
	370 $T - 2260$	80 $T - 760$	≥ 30
мигрирующие			
самцы	980 $T^{0,4}$	340 $T^{0,4}$	
жилые самцы	215 $T^{0,75}$	50 $T^{0,75}$	≤ 30
	30 $T + 1800$	6 $T + 420$	≥ 30
Мелкая ставрида	180 T	90 T	
Крупная ставрида	502 $T^{0,9}$	246 $T^{0,9}$	≤ 54
	1,54 $T^{2,4}$	58 $T^{2,4}$	54 — 126
	2457 $T^{0,9}$	2090 $T^{0,9}$	≥ 126

Примечание. Отсчет для всех рыб, кроме шпрота, принимается с июля; для шпрота — с февраля. Эти месяцы соответствуют времени наиболее массового появления молоди.

вый рост на протяжении нескольких лет жизни. Такие функции являются параболами.

Аналитические выражения для средних течений белкового роста P_1 и жиронакопления F_1 представлены в табл. 26.

Все рассмотренные кривые и их аналитические выражения представляют среднее течение белкового роста, начиная с третьего — шестого месяца жизни рыбы.

О характере колебания белкового роста рыб относительно среднего течения лучше всего судить, нанеся эти колебания на отдельный график (рис. 77—80). На рисунках ось абсцисс соответствует среднему течению белкового роста. Полученные кривые представляют собой периодические колебания. Из графиков видно, что амплитуда колебаний белкового роста рыб в разные годы жизни (исключая первые шесть месяцев после рождения)

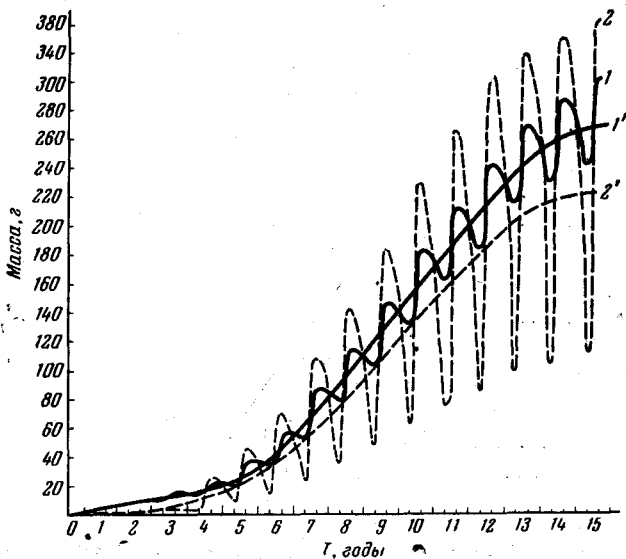


Рис. 76. Белковый рост и жиронакопление крупной ставриды. Условные обозначения те же, что и на рис. 69.

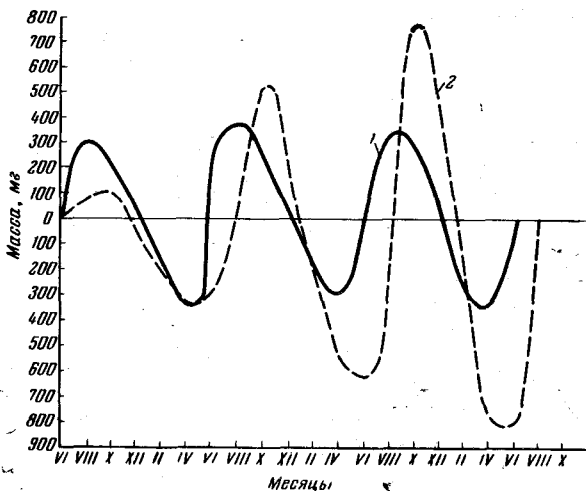


Рис. 77. Колебания белкового роста (1) и жиронакопления (2) черноморской хамсы.

изменяется в сравнительно узких пределах, а период колебаний составляет примерно 12 месяцев.

В общем случае для каждого из рассматриваемых годовых циклов рыбы следует искать свое аналитическое

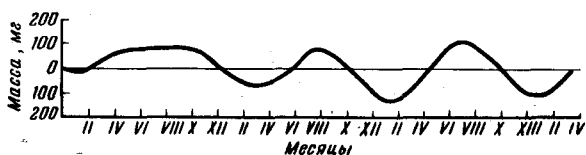


Рис. 78. Колебания белкового роста шпрота.

выражение колебательного процесса. Учитывая, однако, громоздкость таких выражений, мы принимали колебания в один из годов жизни (средние по амплитуде для всего жизненного цикла) за наиболее типичные и для

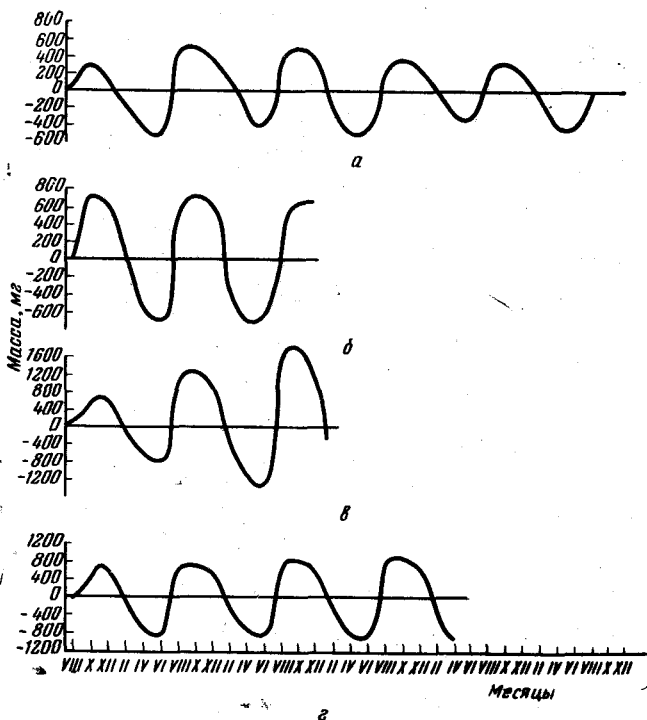


Рис. 79. Колебания белкового роста барабули:

а — самец жилой; б — самец мигрирующий; в — самка жилая; г — самка мигрирующая.

этих колебаний, используя метод гармонического анализа Рунге (Шульман и Кокос, 1968), находили аналитическое выражение и считали его пригодным для характеристики колебаний количества белка в теле рыбы (относительно среднего течения белкового роста) в любой из годов жизни.

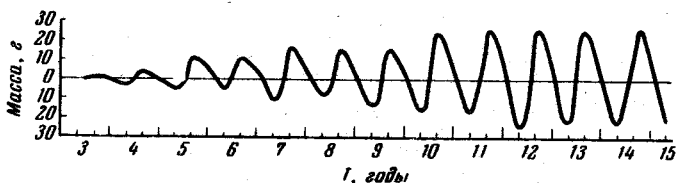


Рис. 80. Колебания белкового роста крупной ставриды.

Хотя такое осреднение изменяет несколько эмпирическую кривую, оно позволяет судить о характере сезонной динамики абсолютного количества белка около среднего течения кривой белкового роста¹.

Обычно аналитические выражения для периодических колебательных процессов находят в виде первых нескольких членов ряда Фурье, применяя один из известных в математическом анализе методов вычисления коэффициентов этого ряда (мы пользовались, как указано в методике, методом Рунге для 12 точек).

Результаты расчетов представлены в табл. 27. Поскольку полученные приближения являются относительно «грубыми», мы все коэффициенты округляли с точностью до 10. Из данных табл. 27 видно, что колебания количества белка (P_2) около среднего течения белкового роста (P_1) выражаются формулой вида

$$P_2 = a + b \sin\left(\frac{\pi}{6} T + \varphi\right) + c \sin\left(\frac{\pi}{3} T + \varphi\right) + k \sin\left(\frac{\pi}{2} T + \varphi\right), \quad (20)$$

где a , b , c и k — коэффициенты.

¹ Исключение составляют самки жилой барабули и крупная ставрида. У первых колебания белкового роста не носят гармонического характера, поэтому более или менее простое аналитическое выражение этих колебаний невозможно. У второй — амплитуды колебаний сильно различаются в начальный, средний и конечный периоды жизненного цикла; поэтому для каждого из этих периодов необходимо искать свои выражения.

Вид	Общий вид формулы (белок, мг)	Основная гармоника
Черноморская хамса	$350 \sin \left(\frac{\pi}{6} T - 3^{\circ}48' \right) + 12 \sin \left(\frac{\pi}{3} T + 55^{\circ} \right) + 17 \sin \left(\frac{\pi}{2} T - 28^{\circ}42' \right)$	$350 \sin \left(\frac{\pi}{6} T - 3^{\circ}48' \right)$
Азовская хамса	$190 \sin \left(\frac{\pi}{6} T \right) + 50 \sin \left(\frac{\pi}{3} T + 7^{\circ} \right) + 20 \sin \left(\frac{\pi}{2} T \right)$	$190 \sin \left(\frac{\pi}{6} T \right)$
Шпрот	$5 + 110 \sin \left(\frac{\pi}{6} T + 4^{\circ} \right) - 10 \sin \left(\frac{\pi}{3} T \right) - 8 \sin \left(\frac{\pi}{2} T - 23^{\circ} \right)$	$110 \sin \left(\frac{\pi}{6} T + 4^{\circ} \right)$
Смарида	$-15 + 720 \sin \left(\frac{\pi}{6} T + 7^{\circ} \right) + 100 \sin \left(\frac{\pi}{3} T + 17^{\circ}30' \right) + 70 \sin \left(\frac{\pi}{2} T - 55 \right)$	$720 \sin \left(\frac{\pi}{6} T + 7^{\circ} \right)$
Барбуля мигрирующие самки	$950 \sin \left(\frac{\pi}{6} T \right) + 160 \sin \left(\frac{\pi}{3} T \right) + 120 \sin \left(\frac{\pi}{2} T \right)$	$950 \sin \left(\frac{\pi}{6} T \right)$
мигрирующие самцы	$810 \sin \left(\frac{\pi}{6} T - 3^{\circ} \right) + 85 \sin \left(\frac{\pi}{3} T + 19^{\circ}46' \right)$	$810 \sin \left(\frac{\pi}{6} T - 3^{\circ} \right)$
жилые самцы	$10 + 530 \sin \left(\frac{\pi}{6} T - 3,5^{\circ} \right) + 60 \sin \left(\frac{\pi}{3} T \right) + 60 \sin \left(\frac{\pi}{2} T \right)$	$530 \sin \left(\frac{\pi}{6} T - 3,5^{\circ} \right)$

Вид	Общий вид формулы (белок, мг)	Основная гармоника
Мелкая ставрида . .	$-120 + 990 \sin\left(\frac{\pi}{6} T - 13^{\circ}3'\right) +$ $+ 130 \sin\left(\frac{\pi}{3} T + 9^{\circ}9'\right) - 135 \sin\left(\frac{\pi}{2} T - 60^{\circ}10'\right)$	$990 \sin\left(\frac{\pi}{6} T - 13^{\circ}3'\right)$
Крупная ставрида	$-120 + 990 \sin\left(\frac{\pi}{6} T - 13^{\circ}3'\right) +$ $+ 130 \sin\left(\frac{\pi}{3} T + 9^{\circ}9'\right) - 135 \sin\left(\frac{\pi}{2} T - 60^{\circ}10'\right)$ $- 1500 + 17\,000 \sin\left(\frac{\pi}{6} T\right) +$ $+ 1000 \sin\left(\frac{\pi}{3} T + 14^{\circ}\right) - 1200 \sin\left(\frac{\pi}{2} T + \frac{\pi}{4}\right)$ $- 1000 + 18\,600 \sin\left(\frac{\pi}{6} T\right) +$ $+ 2300 \sin\left(\frac{\pi}{3} T + 7,5^{\circ}\right) - 300 \sin\left(\frac{\pi}{2} T\right)$	$990 \sin\left(\frac{\pi}{6} T - 13^{\circ}3'\right) \quad T \ll 54$ $17\,000 \sin\left(\frac{\pi}{6} T\right) \quad 54 \leq T \leq 126$ $18\,600 \sin\left(\frac{\pi}{6} T\right) \quad T \geq 126$

Примечание. Для самок жилой барабули формула не рассчитывалась, так как амплитуда колебаний у нее резко меняется.
В первые 4,5 года жизни колебания у мелкой и крупной ставриды совпадают.

Гармоника $b \sin\left(\frac{\pi}{6}T + \varphi\right)$ с наибольшим по абсолютной величине коэффициентом является главным показателем характера и масштабов колебательного процесса.

Очевидно, что аналитическое выражение для эмпирической кривой белкового роста рыбы (P) представляет собой сумму аналитических выражений кривых среднего течения (P_1) и колебания белкового роста (P_2).

$$P = P_1 + P_2. \quad (21)$$

Формула (21) аналогична записанной в общем виде формуле (7). Важным показателем особенностей белкового роста рыб являются данные об абсолютных количествах белка в их теле, по которым можно судить о масштабах белкового роста. Если характер белкового роста зависит от времени, то его масштабы определяются численным значением коэффициентов в формулах (17—21).

Так, в формуле параболического роста (17) коэффициент a характеризует масштабы процесса в течение первого месяца жизни (точнее, теоретически ожидаемый прирост белка за первый месяц жизни при условии, что характер белкового роста такой же, как и в последующие месяцы и годы). Логарифмируя средние течения белкового роста для рыб с параболическим характером роста, получаем

$$\lg P_1 = \lg a + n \lg T, \quad (22)$$

т. е. линейную зависимость между логарифмом количества белка и логарифмом времени (рис. 81).

Коэффициент n характеризует средний темп увеличения абсолютного количества белка на протяжении жизненного цикла. О масштабах белкового роста можно судить также по величинам среднегодового прироста абсолютных количеств белка в теле рыб

$$\Delta P = \bar{P}_{T+12} - \bar{P}_T. \quad (23)$$

Таким образом, задача сводится к вычислению среднегодовых абсолютных количеств белка в теле рыб.

Так как колебания количества белка около среднего течения на протяжении одного годового цикла почти симметричны, то

$$\bar{P} \approx \frac{1}{12} \int_T^{T+12} P_1(t) dt.$$

Данные по среднегодовым количествам белка и жира в теле рыб, рассчитанные по формулам (8 и 10), представлены в таблицах 28 и 29. Эти таблицы позволяют сопоставить масштабы белкового роста черноморских рыб, а также вычислить абсолютные приросты белка в теле по годам жизни.

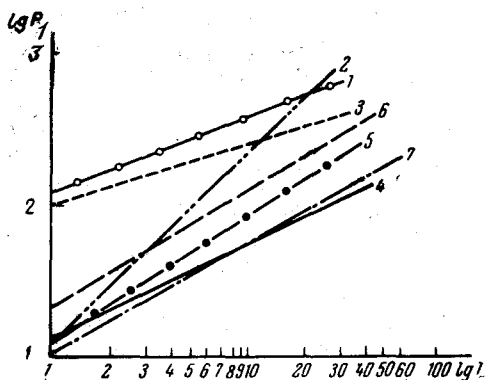


Рис. 81. Характер белкового роста рыб в логарифмической системе координат:

1 — барабуля мигрирующая (самки); 2 — барабуля жилая (самки); 3 — барабуля мигрирующая (самцы); 4 — азовская хамса; 5 — черноморская хамса; 6 — барабуля жилая (самцы); 7 — шпрот.

Из приведенных данных видно, что у черноморской хамсы на протяжении всего жизненного цикла (за исключением первого месяца жизни) масштабы белкового роста выше, чем у азовской. К концу жизни у черноморской хамсы количество белка в теле в 1,5 раза больше, чем у азовской. У шпрота белковые приросты выше, чем у азовской, но ниже, чем у черноморской хамсы. Так как продолжительность жизни у шпрота больше, чем у черноморской хамсы, количество белка в его теле к концу жизни достигает того же уровня, что и у хамсы на четвертом году жизни.

У барабули в величинах белкового прироста имеются четкие половые и экологические различия. Вследствие полового диморфизма масштабы белкового роста у самцов барабули гораздо ниже, чем у самок (в пределах одних и тех же экологических групп). Мигрирующая барабуля (и самцы, и самки) на первом месяце жизни имеет

Таблица 28

Рыба	Белок (в мг) по годам жизни				
	0-1	1-2	2-3	3-4	4-5
Шпрот	360	810	1 170	—	—
Азовская хамса	370	760	1 040	—	—
Черноморская хамса	530	1310	1 970	—	—
Смарида	—	6600	10 720	14 850	—
Барабуля					
самец жилой	790	1870	2 700	3 060	3 780
самец мигрирующий	1890	3100	3 830	—	—
самка мигрирующая	2500	4560	5 930	8 100	—
самка жилая	1160	4170	7 700	13 280	30 920
Ставрида мелкая	1200	3250	5 400	7 500	9 700

Продолжение табл. 28

Рыба	Жир (в мг) по годам жизни					Конс- танта К
	0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	
Шпрот	140	310	450	—	—	2,6
Азовская хамса	390	800	1090	—	—	0,95
Черноморская хамса	260	650	980	—	—	1,94
Смарида	—	1570	2550	3530	—	4,2
Барабуля						
самец жилой	180	430	630	670	720	4,3
самец мигрирующий	650	1070	1320	—	—	2,9
самка мигрирующая	960	1750	2280	3370	—	2,6
самка жилая	250	950	1670	2600	6060	4,6
Ставрида мелкая	600	1600	2700	3800	4800	2

Показатели	Среднее количество белка и жира					
	0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6
Белок, г	1,2	3,25	5,4	7,5	9,7	36,1
Жир, г	0,6	1,6	2,7	3,8	4,8	32,5
Абсолютная калорийность, кал	10,5	28,4	47,2	66	85	405,1

Примечание. Константа *K* у крупной ставриды равна: Доля белка в общей калорийности равна: в возрасте 0—5 лет —

значительно более высокий белковый рост, чем жилая. Затем, однако, белковый рост мигрирующей барабули увеличивается гораздо медленнее, чем жилой. Поэтому на 2—3 году жизни жилая барабуля обгоняет по величине белкового прироста мигрирующую, а к концу жизни этот разрыв достигает значительной величины.

У смариды на 3—4 годах жизни, когда у рыб изменяется пол, белковый прирост увеличивается. При этом у самцов белковые приросты оказываются выше, чем у самок.

У крупной ставриды на первых годах жизни масшта-

Показатели	Возраст	Хамса	
		черноморская	азовская
Относительные величины отклонения белкового роста от среднего течения	0—1	12,50	13,50
	1—2	5,08	6,58
	2—3	3,38	4,81
	3—4	—	—
	4—5	—	—
Уменьшение белка зимой	0—1	16,70	16,70
	1—2	13,30	16,70
	2—3	18,00	18,00
	3—4	—	—
	4—5	—	—

Примечание. У крупной ставриды относительные величины как у мелкой, уменьшение белка зимой на 5—6 году составляет

Таблица 29

у крупной ставриды по годам жизни

6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14	14-15	15-16
53,7 48,3	75,8 68,2	102,1 91,9	133,6 120,2	184 165,6	206 175,1	222 188,1	241 204,8	255 216,8	271 230,4
602	850	1145	1274	1665	2293	2568	2767	3004	3178

в возрасте 0—5 лет — 2, в 5—13 лет — 1,1, в 13—16 лет — 1,1.
46,9%, в 5—13 лет — 33%, в 13—16 лет — 33%.

бы белкового роста немного выше, чем у мелкой. Начиная с пятого года, когда жизненный цикл мелкой ставриды близится к завершению, белковый прирост крупной ставриды резко возрастает.

Наиболее важными для характеристики колебательно-го процесса являются данные, показывающие относительную величину отклонений белкового роста от среднего течения. Эти данные рассчитаны по формуле (13). Относительная величина колебаний белкового роста различается у разных видов рыб (табл. 30). У всех исследованных видов она заметно уменьшается с возрастом.

Таблица 30

Шпрот	Смаида	Барабуля				Мелкая ставрида
		самцы		самки		
		жилые	мигрирующие	мигрирующие	жилые	
3,70	—	9,20	15,80	9,30	—	—
1,60	2,30	5,60	6,70	5,10	—	—
1,10	1,40	4,60	4,60	3,93	—	—
—	1,00	4,10	—	2,88	—	—
—	—	3,30	—	—	—	—
7,70	—	20,00	32,00	20,00	20,00	20,00
10,50	10,90	21,70	30,20	17,40	12,50	20,00
7,70	4,80	23,30	—	16,20	15,50	20,80
—	—	20,40	—	15,20	—	17,10
—	—	18,40	—	—	—	—

чины отклонений белкового роста от среднего течения такие же, 13%, на 6—16 годах — 13—15%.

У сеголетков барабули и хамсы, например, колебания белкового роста относительно среднего его течения достигают 9—16%, у трехгодовиков — 3—5%, у сеголетков шпрота эти колебания равны 4%, у трехгодовиков они составляют лишь 1%.

Дополнительные сведения об относительной величине колебаний количества белка в теле рыб дает расчет потерь белка в процентах от максимального уровня, достигнутого рыбой в данном году. Расчет ведется по формуле

$$m = \frac{P_{\max} - P_{\min}}{P_{\max}}. \quad (24)$$

Из табл. 30 видно, что потери белка по сравнению с максимальным уровнем у черноморских рыб составляют от 5 до 30%.

Для характеристики белкового роста важно знать **скорость** протекания этих процессов во времени. Скорость белкового роста — это прирост белка в теле рыбы за единицу времени T (в нашем случае — за один месяц). Поскольку прирост белка у разных рыб происходит часто от совершенно различных уровней, а величины этих приростов также сильно различаются, необходимо помимо скорости вычислять и удельную скорость обоих рассматриваемых процессов. Удельная скорость, или **интенсивность**, белкового роста — прирост белка в теле рыбы за время T .

Остановимся на скорости белкового роста черноморских рыб, представляющей, как известно, первую производную от P . Из формул (7) и (14) следует, что

$$P' = f_1'(T) + f_2'(T). \quad (25)$$

По результатам дифференцирования формул, представленных в табл. 26 и 27, можно построить графики скорости белкового роста рыб (рис. 82 и 83).

Первое слагаемое в формуле (25) характеризует скорость изменений количества белка в теле гипотетической непрерывно растущей рыбы. Второе слагаемое характеризует скорость сезонных изменений количества белка в теле рыбы.

Скорость белкового роста у исследованных рыб имеет четко выраженный циклический характер.

Интенсивность среднего течения белкового роста является наиболее универсальной характеристикой роста

рассматриваемых рыб. Она позволяет наиболее точно сопоставить белковый рост черноморских рыб между собой. Пользуясь формулой средней интенсивности белкового роста (16) в случае параболического роста имеем

$$C_V = \frac{n (\ln T_2 - \ln T_1)}{T_2 - T_1} \quad (26)$$

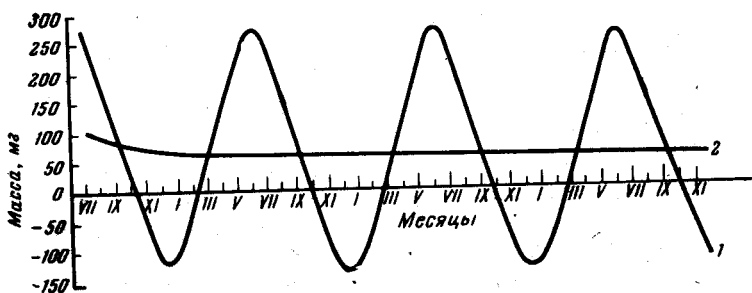


Рис. 82. Скорость белкового роста черноморской хамсы: 1 — фактическая; 2 — вычисленная по среднему течению.

Если выбрать для всех рыб постоянное ΔT и одинаковое T_1 , то множитель $\frac{\ln T_2 - \ln T_1}{T_2 - T_1}$ будет одинаковым для всех рыб в данном месяце (необходимо только помнить, что этот множитель меняется от месяца к месяцу). Тогда удельная скорость белкового роста рыб в каждый из месяцев характеризуется множителем n . Этот множитель является константой удельной скорости белкового роста.

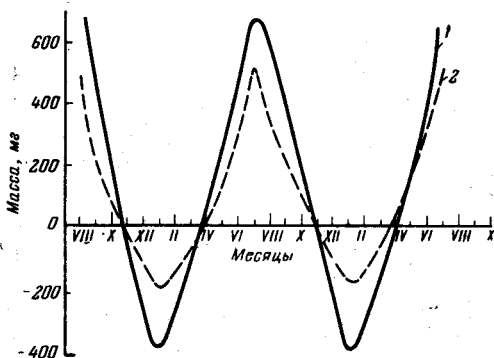


Рис. 83. Скорость белкового роста самцов барабули: 1 — мигрирующая форма; 2 — жилая. Скорости, вычисленные по средним течениям, не приведены.

Как следует из табл. 26, константы n у шпрота (0,7), азовской (0,6) и черноморской (0,8) хамсы близки по своему значению. У самцов жилой барабули в первые 30 месяцев жизни $n=0,75$, у самцов мигрирующей — 0,4, у самок мигрирующей — 0,5. У мелкой ставриды, смарида и барабули (за исключением самок жилой формы) $n=1$ *. У самок жилой барабули $n=1,2$. У крупной ставриды, жизненный цикл которой разбивается на три периода с разными скоростями белкового роста, константа удельной скорости (n) соответственно для каждого периода равняется 0,9; 2,4 и 0,9.

Приведенные материалы показывают, что средние течения белкового роста (по которым можно судить о главных тенденциях роста) у рыб с коротким жизненным циклом (3—4 года) представляют собой параболическую зависимость от времени (черноморская и азовская хамса). Такая зависимость прослеживается также в первые 2—2,5 года у рыб со средней продолжительностью жизни (шпрот, барабуля, смарида). В последующие годы у этих рыб наблюдается линейная зависимость среднего течения белкового роста от времени. Асимптотический характер кривой белкового роста выражен лишь у крупной ставриды — рыбы с длительным жизненным циклом (15 лет и более). Таким образом, данные, полученные нами на черноморских рыбах, показывают, что асимптотический характер белкового (или роста массы) роста у рыб вовсе не является универсальным. По-видимому, асимптотический рост присущ лишь рыбам с длительным жизненным циклом и не успевает проявиться у рыб с короткой и средней продолжительностью жизни.

Наиболее общей кривой роста массы и белкового роста у черноморских рыб, очевидно, является параболическая кривая. С помощью степенной функции удается выразить зависимость среднего течения белкового роста от времени для всех исследованных рыб (в том числе для крупной ставриды, разбивая жизненный цикл этой рыбы на три периода), что значительно облегчает вычисление параметров роста. Г. Г. Винберг (1966) также считает параболическую (а не экспоненциальную) кривую самой универсальной характеристикой роста рыб.

В большинстве случаев в формуле AT^n показатель

* При $n = 1$ скорость белкового роста — величина постоянная.

степени $n \leq 1$. Лишь у самок жилой барабули, а также крупной ставриды в возрасте с 5 до 11 лет $n > 1$. Это указывает на чрезвычайно интенсивные процессы белкового роста у этих рыб, связанные с особенностями метаболизма и характером питания.

У многих черноморских рыб имеются два (а у крупной ставриды три) периода роста. Под периодом роста мы подразумеваем время, в течение которого характер роста рыбы остается неизменным. Переход рыбы от одного периода роста к другому связан, очевидно, с возрастными и экологическими факторами. У крупной ставриды, например, переход на хищное питание на 5—6 годах жизни приводит к резкому увеличению интенсивности белкового роста; значительное замедление роста намечается на 12—14 годах жизни.

В первые месяцы жизни белковый рост черноморских рыб значительно отличается от роста в последующие месяцы и годы. Его масштабы и интенсивность выше теоретически ожидаемых, т. е. тех, которые должны были быть, если бы характер белкового роста в первые месяцы жизни был таким же, как в последующие. Объясняется это повышенным использованием молодью рыб пищи на рост (Карзинкин, 1952).

Особенно интересны показатели белкового роста рыб на последнем отрезке жизненного цикла. Параболический и линейный характер роста черноморских рыб (т. е. роста, не имеющего предела) указывает на то, что завершение их жизненного цикла происходит раньше, чем резко тормозится ассимиляторная фаза белкового обмена. На последнем году жизни белковый синтез продолжает все еще преобладать над процессами белкового катаболизма. По данным В. Д. Бердышева (1967), при старении рыб РНК-азная активность тканей не уменьшается, что также свидетельствует об отсутствии торможения белкового синтеза. Старение рыб, как видим, не сопровождается уравниванием противоположных фаз белкового обмена. Более того, у некоторых рыб с возрастом величина белкового баланса либо вообще не уменьшается ($n=1$), либо даже растет ($n > 1$). Отсутствие резкого затухания синтеза белка при старении рыбы свидетельствует о большом своеобразии рассматриваемого процесса в классе рыб.

Видна четкая связь между продолжительностью жизни и характером белкового роста рыб. Чем меньше жи-

вет рыба, тем меньше выявляется в ее жизненном цикле периодов роста (фиксируемых по точкам перегиба кривой среднего течения белкового роста) и тем слабее выражено затухание роста во времени.

Хотя у многих рыб (азовская и черноморская хамса, шпрот) замедление белкового роста совпадает с первым созреванием (на втором году жизни), у некоторых из них это замедление происходит позднее. У мелкой ставриды и смарида белковый рост в связи с созреванием вообще существенно не меняется. Более того, у крупной ставриды и самок жилой барабули белковый рост после созревания увеличивается.

Таким образом, непосредственной связи между временем первого созревания (а иногда и последующих созреваний) и масштабами белкового роста рыб часто не наблюдается. Сходные данные получены на многих видах рыб (Albrecht, 1967; Brown, 1957; Kubota, 1961; Марти, 1956; Решетников, 1966; Чугунова, 1961; Бердичевский, 1964).

В связи с этим представляется недостаточно обоснованным широко распространенное среди ихтиологов мнение о замедлении роста у рыб в связи с наступлением половозрелости (Монастырский, 1952; Дементьева, 1953 и др.). Это мнение в основном базируется на данных по линейному росту. Но линейный рост, являясь превосходным косвенным показателем состояния рыбы, непосредственно не отражает сути тех процессов, которые происходят в организме. Масса тела растет в трех измерениях и у рыб ее приращение сходно с приращением конуса (или усеченного конуса). Белковый рост и рост массы, которые как раз и отражают это приращение, у половозрелых рыб часто не только не замедляются, но иногда и увеличиваются. Замедление же линейного роста связано с изменением геометрических пропорций тела, а не с физиологическими причинами. То, что это замедление иногда приходится на период наступления половозрелости, вероятнее всего, простое совпадение. Нам кажется правильным мнение В. С. Смирнова (1967), который пишет, что «изменение тех или иных соотношений в организме имеет нередко не биологическую, а чисто математическую подоплеку». И действительно, увеличение длины взрослой рыбы, скажем, на 1 см соответствует гораздо большему приросту массы и белковому приросту, чем увеличение длины молоди на 2—3 см и более. Увеличе-

ние массы и белковый рост гораздо точнее отражают истинную картину роста рыбы.

Некоторые авторы противопоставляют линейный рост и увеличение массы рыб. И. В. Европейцева (1957) даже говорит об антагонизме между ними. Такое противопоставление части целому не может быть верным, это несоизмеримые понятия.

Н. И. Чугунова (1961) пишет, что изучение весового роста имеет преимущество перед изучением линейного роста, так как дает характеристику товарной ценности рыбы. Дело здесь не столько в товарной ценности (хотя ее характеристика имеет определенное значение), а в том, что именно прирост массы дает количественное представление о белковом синтезе в организме.

В пределах близких систематических и экологических групп возможно сопоставление масштабов белкового роста различных рыб между собой. Так, мигрирующая форма барабули в силу гораздо лучших кормовых условий в местах рождения и нагула молоди растет быстрее, чем жилая форма. Затем, вследствие разной направленности метаболизма у обеих форм (у мигрирующей формы обмен направлен, прежде всего, на накопление жира, а у жилой — на рост), мигрирующая барабуля отстает в росте от жилой.

На масштабы белкового роста у некоторых видов влияет и пол рыбы. Так, у смариды белковый рост самцов выше, чем самок, а у барабули — наоборот. Высокие скорости белкового роста в первые месяцы жизни рыбы свидетельствуют об исключительно интенсивных процессах белкового синтеза у молоди. По мере роста рыбы эти скорости стабилизируются на определенном для каждой из рассматриваемых рыб уровне. При этом у некоторых рыб даже в конце жизненного цикла скорости среднего течения белкового роста лишь незначительно уступают скоростям роста в первые месяцы жизни. Лишь у крупной ставриды в период с 5 до 11 лет и у самок жилой формы барабули в связи с особенностями, рассмотренными выше, скорость белкового роста с возрастом увеличивается.

Интенсивность белкового роста у большинства черноморских рыб, определяемая по его среднему течению, в одни и те же отрезки времени сравнительно близка у разных форм со сходной продолжительностью жизни. Это означает, что масштабы белкового синтеза рассмат-

риваемых нами рыб, отнесенные к массе уже синтезированного белка, выражаются сходными величинами.

Несмотря на большую возрастную лабильность удельной скорости белкового роста рыб, эта характеристика содержит в себе показатель (n), стабильный для каждой из анализируемых форм. Он меняется лишь при резком изменении характера роста и поэтому является константой удельной скорости белкового роста рыбы в каждый из стабильных периодов.

Естественно, что n характеризует удельную скорость не только белкового, но и роста массы рыб. Отличие n от «константы роста» И. И. Шмальгаузена (1935) и «характеристики роста» В. В. Васнецова (1947) в том, что она в противоположность двум другим показателям не зависит в пределах рассматриваемого периода от промежутка времени $\Delta T = T_2 - T_1$ и начала отсчета T_1 .

Все изложенное касалось анализа среднего течения белкового роста, т. е. относилось к гипотетической непрерывно растущей рыбе. Белковый рост реальных рыб подчиняется строгому сезонному ритму. Материалы, приведенные в предыдущем разделе, показывают соотношение «колебательных» и «поступательных» процессов в онтогенезе рыбы или, говоря точнее, соотношение масштабов сезонных ритмов белкового роста и его возрастных изменений. Естественно, что на протяжении жизненного цикла рыбы удельный вес «колебательных» процессов в белковом обмене неуклонно уменьшается, а «поступательных» — растет. Доля колебаний в общем «поступательном» процессе белкового роста у взрослых рыб составляет всего 2—6%. Это говорит об очень «бережном» отношении организма к своему белковому фонду, являющемуся структурной основой живой ткани. У сеголетков колебания белка достигают 10—15% общего количества белка в теле. При этом за зиму количество белка у них снижается на 20—30% от максимального уровня, достигнутого в первые месяцы жизни. Значительные потери белка у сеголетков рыб во время зимовки, по-видимому, свидетельствуют о большой «напряженности» обменных процессов у них по сравнению со взрослыми рыбами. Возможно, что значительные потери белка являются важным фактором, определяющим выживаемость молоди рыб на местах зимовок.

У рыб с короткой и средней продолжительностью жизни относительная величина колебаний белкового рос-

та примерно одинаковая. Заметно меньше эта величина лишь у крупной ставриды. Относительная величина колебаний белкового роста рыб зависит не только от продолжительности жизни, но и от экологических факторов, прежде всего, по-видимому, от отношения рыб к температуре. У «холодолюбивого» шпрота удельный вес колебательных процессов в белковом росте по сравнению с теплолюбивыми рыбами очень мал.

У теплолюбивых рыб в период зимовки из-за резкого уменьшения интенсивности питания количество белка значительно понижается. Возможно, это понижение частично связано с компенсаторным увеличением интенсивности обмена в связи с терморегуляторными реакциями. У шпрота, который в Черном море продолжает и зимой интенсивно осуществлять процессы жизнедеятельности (созревание, нерест, нагул), резкого снижения уровня белка в теле не наблюдается. Относительно невелики колебания белкового роста и у смирды, как известно, рыбы менее теплолюбивой, чем ставрида, барабуля и хамса. Что касается теплолюбивых рыб, то у них, несмотря на существенные различия в биологии, относительная величина колебаний белкового роста в общем сходна.

ДИНАМИКА МИНЕРАЛЬНОГО ОСТАТКА В ТЕЛЕ РЫБ

Рост рыб наряду с белковым синтезом определяется также увеличением массы костной ткани и чешуи — тех образований, которые состоят в основном из минеральных веществ. Следовательно, об особенностях роста рыб можно судить и по характеру приращения суммы этих веществ — так называемого минерального остатка, или зола.

Содержание зола в теле рыб, так же как и белка, относительно стабильно и составляет у различных видов 1—3% массы тела. Даже у лососевых во время миграций процентное содержание зола в теле почти не меняется (Greene, 1914; Пентегов и др. 1928; Тилик 1932). Расчисление прироста абсолютных количеств зола в теле рыбы (проводимое аналогично расчислению белкового роста) может дать представление о росте рыбы в целом. При этом, поскольку количество зола в гонадах рыбы очень мало по сравнению с ее количеством в рыбе в целом, прирост зола говорит исключительно о росте

собственно массы рыбы. В этом отношении данные по приросту золы имеют даже некоторое преимущество перед данными по белковому росту, который отражает также и генеративный синтез.

Расчисление «зольного» роста рыбы мы проводили только у азовской хамсы в 1954 и 1955 гг. Результаты

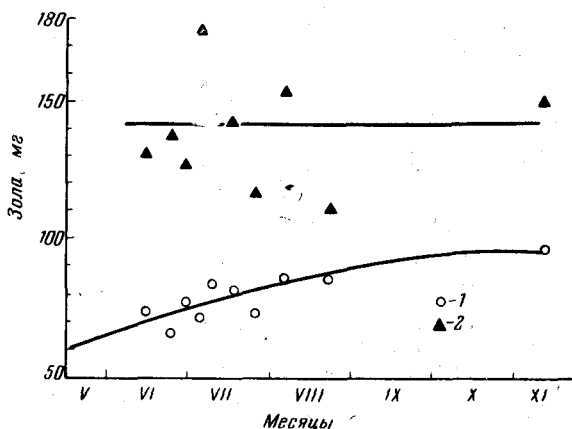


Рис. 84. Изменение абсолютного количества золы в теле азовской хамсы в 1954 г. длиной: 1 — 65—75 мм; 2 — 85—95 мм.

представлены на рис. 84 и 85. В эти годы в теле различных возрастных групп хамсы содержание золы в среднем составляло 1,1% (Шульман, 1960а). Однако расчисление прироста золы в теле хамсы, так же как и прироста сырого протеина, мы проводили исходя из данных фактических анализов, а не из средних данных. В 1954 г. у годовиков хамсы абсолютное количество золы увеличивалось от мая к ноябрю, причем прирост золы в преднерестовый и нерестовый периоды был выше, чем в премиграционный. У старших возрастных групп количество золы в теле с мая по ноябрь держалось примерно на одном уровне. Возрастные различия в характере изменения абсолютного содержания золы у хамсы указывают на возрастные различия роста: у годовиков он выражен сильнее, чем у старших возрастных групп.

В 1955 г. у годовиков и двухгодовиков хамсы в мае и июне наблюдался значительный прирост абсолютных количеств золы, что свидетельствует об интенсивном

росте. Прирост зола у хамсы в 1955 г. оказался гораздо большим, чем в 1954 г. В июле прирост зола замедлился, после чего абсолютное его содержание в теле хамсы стабилизировалось. У трехгодовиков хамсы в июле — сентябре количество зола находилось на одном уровне.

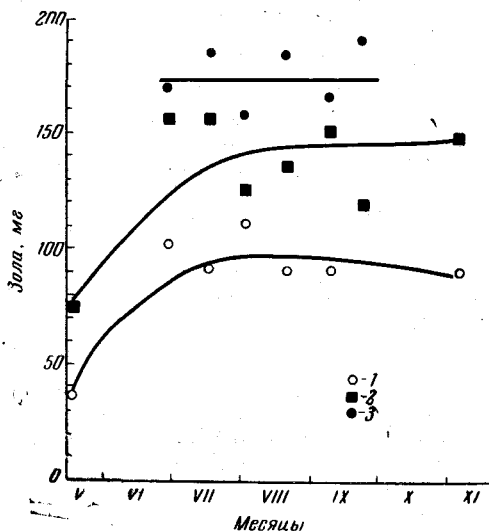


Рис. 85. Изменение абсолютного количества зола в теле азовской хамсы в 1955 г. длиной:

1 — 75—80 мм; 2 — 85—90 мм; 3 — 95—100 мм.

Нетрудно заметить, что характеры колебаний абсолютного содержания зола и абсолютного количества сырого протеина (с поправкой на то, что сырой протеин увеличивается более резко в мае и июне в связи с развитием гонад, а затем падает при нересте) в общем сходны. Это указывает на тесную связь направленности и интенсивности белкового и минерального обмена в теле рыбы.

АКТИВНОСТЬ ЩЕЛОЧНОЙ ФОСФАТАЗЫ ЧЕШУИ В РАЗЛИЧНЫЕ ПЕРИОДЫ ГОДОВОГО ЦИКЛА И ЕЕ СВЯЗЬ С ОСОБЕННОСТЯМИ РОСТА РЫБ

В связи с проблемой годовых циклов чрезвычайно интересно исследовать уровень активности тканевых ферментов рыб, отражающих уровень и направленность их метаболизма. Поскольку в основе изменений метабо-

лизма рыб на протяжении годового цикла лежат сезонные физиологические ритмы, зависящие от климатических факторов, можно ожидать, что активность тканевых ферментов у рыб также должна быть подвержена сезонной изменчивости. Однако неясно, сохраняется ли эта изменчивость после устранения влияния климатических факторов — прежде всего, сезонных колебаний температуры.

Как известно, определение ферментативной активности проводится при стандартной температуре. Если несмотря на это тканевая ферментативная активность будет меняться по сезонам года, это, вероятно, укажет на наличие автоматического ритма ферментативной деятельности, связанного со сдвигами физиологического состояния на протяжении годового цикла и непосредственно не зависящего от температуры обитания рыбы.

Данные по активности тканевых ферментов рыб могут существенно дополнить физиолого-биохимическую характеристику периодов их годового цикла. Поэтому мы поставили перед собой задачу исследовать активность одного из важнейших ферментов тканевого обмена — щелочной фосфатазы чешуи рыб на протяжении значительной части их годового цикла.

Щелочная фосфатаза костной ткани животных имеет прямое отношение к процессам кальцификации, а следовательно, участвует в конструктивных процессах роста этой ткани (Еремин и Касперская, 1950). Есть основание полагать, что аналогичную роль этот фермент играет в чешуе рыб. Следовательно, изучение активности щелочной фосфатазы чешуи рыб может дать представление об особенностях метаболизма этой ткани в связи с процессами роста рыб.

Выше указывалось, что динамика абсолютных количеств белка и минерального остатка в теле рыб отражает сущность роста и подчеркивает его общие особенности. Но, строго говоря, эта динамика не может служить индикатором роста массы или линейного роста. Действительно, белковый и минеральный рост рыбы расчисляются по росту ее массы и линейному росту. Поэтому последние скорее являются индикаторами белкового и минерального роста, а не наоборот. Необходимо разработать экспрессивный биохимический метод для определения интенсивности роста массы и линейного роста рыб. Эта необходимость диктуется несколькими причинами.

Существующие методы оценки роста рыб и его интенсивности очень трудоемки, подчас недостаточно точны, требуют огромных выборок, а в итоге нередко приводят к получению недостоверных материалов. Это особенно относится к наиболее широко распространенному методу обратных расчислений роста рыб по отолитам или чешуе. Обратное расчисление роста рыб возможно лишь для сравнительно большого промежутка времени (год или, по крайней мере, несколько месяцев), так как за более короткое время на чешуе или отолите не успевают достаточно четко оформиться зоны роста. Из-за больших индивидуальных и популяционных вариаций скорости роста сравниваемые выборки следует делать из сотен (а иногда и тысяч) рыб. В противном случае может оказаться, что рыбы растут «вспять». Трудно, а порой и просто невозможно по чешуе и отолитам установить сроки начала и окончания роста. Особенно проблематично это для многих тропических и глубоководных рыб, у которых годовые кольца роста откладываются нерегулярно (Липская, 1967). У многих видов кроме годовых образуются также и нерестовые кольца, не всегда связанные с приостановкой роста (Чугунова, 1959, 1961; Анохина, 1962). Наконец, как показал Ю. Е. Лапин (1965), процесс роста чешуи гораздо более сложен, чем это представлялось до сих пор, и годовые кольца вообще могут не соответствовать периоду покоя.

Применяют также расчисления роста по изменению вариационных рядов размерного состава рыб. Однако этот метод имеет ограниченное значение, так как требует охвата всех популяций рыб исследуемого вида или расы, обитающих в данном водоеме. Он может быть применен лишь в небольших замкнутых водоемах типа прудов и озер, а также, с известной погрешностью, на Азовском море, где практически в любой точке возможен облов. В больших открытых водоемах (в том числе и в Черном море) расчисление роста рыб по изменению размерного состава практически невозможно.

Еще более ограниченное значение имеет метод Н. В. Лебедева (1967), который предполагает продолжительные наблюдения за изменением вариационных рядов длины рыб, входящих в состав так называемых элементарных популяций. Использование этого метода, чрезвычайно ценного для наблюдений за локальными стадами (Чугунова, 1951), в более широких масштабах,

скажем для изучения различных популяций открытых водоемов, сталкивается с непреодолимыми трудностями.

В противоположность всем описанным методам, биохимические методы дают возможность определить скорость изучаемого процесса в данный момент времени. При этом отпадает необходимость сопоставления огромных выборок, взятых со значительными интервалами.

За счет сокращения количества анализируемого материала, необходимого для оценки интенсивности роста, можно было бы увеличить объем исследований и проводить сравнение интенсивности роста различных популяций в данный момент, а также в близкие и отдаленные промежутки времени. И наконец, определяя непосредственно скорость процесса, а не его результат, можно было бы точно установить сроки начала и прекращения роста, т. е. период роста.

Естественно, что речь идет не о том, чтобы заменить морфологические методы расчисления роста рыб биохимическими. В любом случае необходимо установление точного соответствия между активностью процесса, определяемого биохимическим методом, и фактическим приростом рыбы. Речь идет о значительном уточнении и дополнении существующих методов. Расширение арсенала средств, используемых для изучения темпа роста рыб, чрезвычайно важно как для физиологов, так и для ихтиологов.

Французскими исследователями (Motais, 1959; Roche et Collet, 1940) было показано, что активность щелочной фосфатазы чешуи связана с ростом последней. Поскольку рост чешуи пропорционален линейному росту рыбы, можно было ожидать, что активность щелочной фосфатазы в чешуе также будет пропорциональна линейному росту.

В лаборатории физиологии АзчерНИРО Н. К. Сенкевич в 1962—1965 гг. изучала активность щелочной фосфатазы чешуи барабули и бычков в различные периоды их годового цикла. Всего за время исследования была собрана и обработана 2661 индивидуальная проба рыб. Результаты этих исследований подробно изложены в работах Н. К. Сенкевич (1967). Мы остановимся лишь на некоторых из них. В 1962—1963 гг. активность щелочной фосфатазы чешуи определяли на барабуле. Большинство исследованных рыб составляли самки.

Было установлено, что активность щелочной фосфа-

тазы чешуи барабули четко меняется по сезонам (рис. 86). Она минимальна с ноября по май, неуклонно увеличивается с мая по август, а затем уменьшается. Эти изменения активности щелочной фосфатазы чешуи у барабули на протяжении года свидетельствуют о наличии

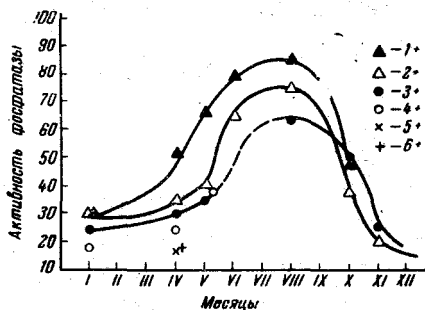


Рис. 86. Сезонные изменения активности щелочной фосфатазы чешуи у различных возрастных групп самок черноморской барабули в 1963 г.

у рыб сезонного ритма ферментативной тканевой активности, который проявляется несмотря на стабильные температурные условия инкубации фермента и несомненно связан с сезонной цикличностью метаболизма рыб в целом. С этим заключением хорошо согласуются полученные в нашей лаборатории на скорпене данные по тканевому дыханию белых скелетных мышц (Юркевич, 1968). Несмотря на стабильные температурные условия экспериментов (20°C), тканевое дыхание у скорпены так же имеет четкий сезонный ритм, тесно связанный с периодами годового цикла этой рыбы.

Установлена обратная зависимость между активностью фермента и возрастом (или размерами) барабули (рис. 87). Особенно четко эта зависимость прослеживается летом. В мае и ноябре активность фосфатазы в чешуе у младшей возрастной группы барабули выше, чем у старших.

Лето у барабули, как и у других теплолюбивых черноморских рыб, является временем наибольшей физиологической активности. В это время происходит интенсивный нерест и нагул рыб. Расчисление темпа роста барабули проводилось болгарским исследователем Л. С. Ивановым (1960). Сопоставление данных Н. К. Сенкевич с данными

Л. С. Иванова (рис. 88) показывает, что активность щелочной фосфатазы в чешуе барабули и темп ее линейного роста поразительно совпадают (несмотря на то, что те и другие данные получены в разные годы и на разных популяциях). Вероятно, характер роста барабули сходен в различных районах Черного моря и в различные годы.

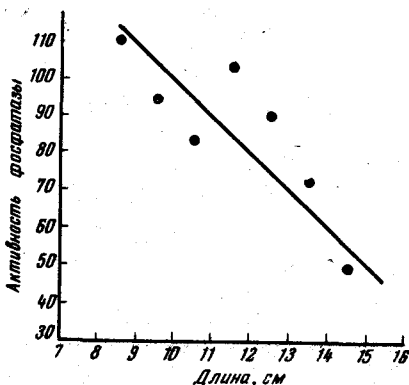


Рис. 87. Зависимость активности щелочной фосфатазы чешуи черноморской барабули от размера рыб (август 1963 г., самки).

Сопоставление активности фермента и величины линейного прироста барабули (см. рис. 88) показывает, что между сравниваемыми величинами существует криволинейная экспоненциальная зависимость

$$L = C - K \ln(A - p),$$

где C — постоянная, характеризующая активность фосфатазы при отсутствии роста;

A — асимптота функции (максимальное значение активности фермента, к которой стремится кривая);

p — активность фосфатазы в данный момент;

K — коэффициент.

При расчете по способу наименьших квадратов получаем

$$L = 15,6 - \frac{\lg(95 - p)}{0,12}.$$

В 1964—1965 гг. был исследован азовский бычок-кругляк. Активность щелочной фосфатазы чешуи у двух возрастных групп бычков (1+ и 2+) в 1964 г. изменя-

лась в течение года. Она значительно увеличивалась от апреля к июню — июлю, затем резко снижалась в августе, снова повышалась в сентябре и падала в октябре до апрельского уровня (как у самцов, так и у самок).

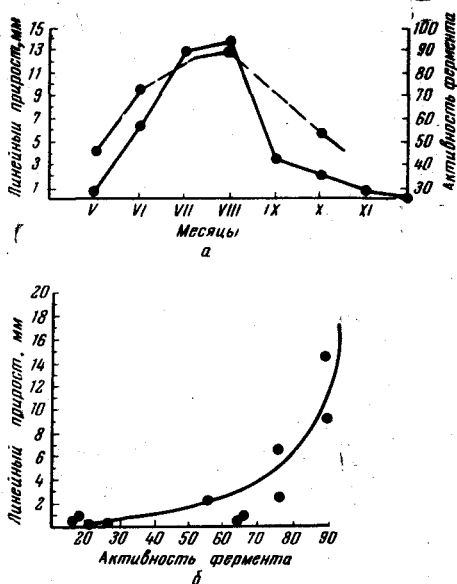


Рис. 88. Активность щелочной фосфатазы чешуи трехлетков барабули и линейный рост рыбы по месяцам (1963 г., самки):

а — изменение по месяцам; б — соотношение месячного роста и активности.

В 1965 г. характер изменения активности фермента отличался от 1964 г. Она с некоторыми колебаниями снижалась от мая к ноябрю, достигая максимума в мае и июле. Колебания активности фермента, по-видимому, связаны с колебаниями темпа роста бычков.

Сопоставление данных по активности фермента в чешуе бычков в 1964 и 1965 гг. показывает, что в 1964 г. она была значительно выше (за исключением августа), чем в 1965 г.

В 1964 г. Н. К. Сенкевич провела обратное расчисление темпа роста бычков по отолитам (на 716 рыбах). В основном это были трехлетки (2+). Сопоставление

данных по линейным приростам и активности фосфатазы бычков приведено на рис. 89. Линейные приросты и активность ферментов у бычков, так же как и у барабули, в общем совпадали. В июне и июле сравнимые величины были примерно одинаковые, затем они резко снизились к августу и снова повысились в сентябре¹. В октябре ак-

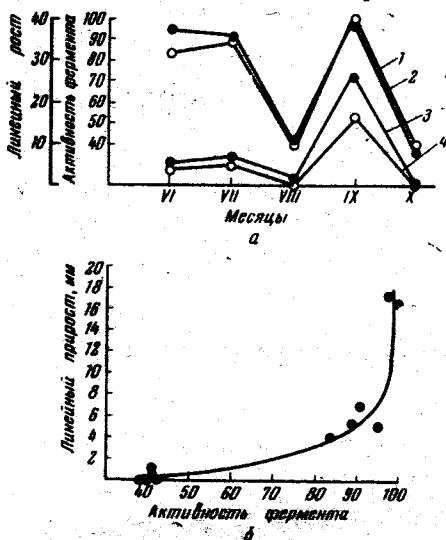


Рис. 89. Активность щелочной фосфатазы чешуи самцов (1) и самок (2) и линейный рост самцов (3) и самок (4) бычков-кругляков в 1964 г.:

а — изменение по сезонам; б — сокращение линейного прироста и активности.

тивность фермента и прирост снизились до минимального уровня.

Линейный прирост бычков и активность фермента показывают зависимость, сходную с той, которая отмечена для барабули. Отличия касаются лишь численного значения параметров. Для бычков

$$L = 11,7 - \left(\frac{\lg(100 - p)}{0,151} \right).$$

¹ По данным В. А. Костюченко (1961), в августе 1964 г. условия обитания бычков в Азовском море резко ухудшились по сравнению с предыдущими месяцами, а затем снова улучшились в сентябре.

Таким образом, характер зависимости между величиной линейных приростов и активностью щелочной фосфатазы у разных видов азовско-черноморских рыб оказался сходным.

При исследовании барабули и бычков активность фермента и рост рыб сопоставлялись на разных рыбах. Поэтому на следующем этапе работы этот недостаток был устранен — оба показателя сопоставлялись на одних и тех же особях. В Азовско-Черноморском бассейне не нашлось объектов для такого сопоставления, поэтому в 1966 г. Н. К. Сенкевич провела изучение активности щелочной фосфатазы чешуи и интенсивности линейного прироста нескольких популяций чешуйчатого карпа в выростных прудах ВНИИПРХа.

Всего было исследовано пять популяций. Каждая популяция находилась в отдельном пруду. Результаты исследования по каждой популяции содержатся в работе Н. К. Сенкевич (1967). Было показано, что у карпов, так же как и у других исследованных рыб, колебания активности фермента совпадают с колебаниями линейных приростов. Понижение тех и других совпадает, как было установлено Н. К. Сенкевич, с ухудшением условий обитания карпов; при улучшении условий обитания активность фермента и линейные приросты повышаются.

Интересно, что у зеркального карпа, обладающего гораздо более крупной чешуей, чем чешуйчатый карп, активность щелочной фосфатазы была значительно выше (в августе, например, 90 ед. против 50) во все месяцы.

Активность исследуемого фермента с температурой обитания рыб не связана; в ряде случаев более высокая активность фермента у исследуемых рыб соответствует месяцам с пониженной температурой воды. Такие же данные получили Мате (1960) и Роше (1940). Таким образом, очевидно, что активность щелочной фосфатазы чешуи рыб связана с их функциональным состоянием и коррелирует с интенсивностью роста.

Это позволяет нам считать активность щелочной фосфатазы чешуи индикатором особенностей роста рыб.

Нам представляется, что с помощью этих данных будет возможно оценивать интенсивность роста, улавливать его колебания, связанные с изменением условий обитания, определять время начала и прекращения активности роста.

Изучение активности щелочной фосфатазы чешуи имеет и самостоятельное значение, так как характеризует интенсивность биохимических процессов в чешуе рыбы на протяжении годового цикла.

ИССЛЕДОВАНИЯ АЗОТИСТОГО БАЛАНСА

Наряду с белковым ростом важный материал для характеристики белкового обмена у рыб дает изучение азотистого баланса организма и белкового состава сыворотки крови. Определение элементов азотистого баланса у рыб в связи с экологическими проблемами широко применяется в исследовательской практике (Карзинкин, 1952; Кривобок, 1953; Gerking, 1952; и др.). Однако до последнего времени такие опыты проводились исключительно на пресноводных рыбах.

Мы ставили опыты на азовской хамсе летом 1955 г. (см. методику). Элементы азотистого баланса у азовской хамсы (в мг азота на 1 г массы рыбы в сутки) представлены в табл. 31.

Т а б л и ц а 31

Элементы баланса	Сего- летки	Трехлетки			Четырехлетки	
	август	июнь	июль	август	июль	август
Азот жидких выделений	2,99	2,12	2,73	2,75	2,09	2,39
Азот экскрементов . . .	0,69	0,09	0,07	0,23	0,05	0,07
Задержанный азот . . .	1,92	1,27	0	-0,30	0,17	-0,13
Усвоенный азот	4,91	3,39	2,73	2,45	2,26	2,26
Азот пищи	5,60	3,48	2,80	2,68	2,31	2,33
Коэффициент перевари- мости (N усв./N пищи)	0,88	0,97	0,975	0,91	0,98	0,97
Суточный азотистый ра- цион $100 \times (N \text{ пищи}/N$ тела)	20,7	12,6	11,0	11,4	10,6	10,2

Расчеты показывают, что максимальный коэффициент использования, или продуктивного действия (отношение задержанного азота к азоту пищи в процентах), равняется 36%; кормовой коэффициент колеблется в разные месяцы от 15 до 95. Интенсивность потребления, усвоения, ретенции и выделения азота у хамсы с возрастом уменьшается. Это свидетельствует об уменьшении с

возрастом как анаболической, так и катаболической фаз белкового обмена. Одновременно с этим ухудшается использование усвоенной пищи вследствие того, что удельный вес диссимиляторных процессов растет, а ассимиляторных — падает.

Ежесуточное потребление азота у двух- и трехгодовиков хамсы в течение лета составляет 10—12%, а у сеголетков в августе 20%. Такое высокое потребление хамсой азота свидетельствует о чрезвычайно большой интенсивности обмена веществ у этой рыбы и объясняется, очевидно, тем, что хамса имеет небольшие размеры и является пелагическим планктонофагом. Сходные данные получены и на других пелагических рыбах: мелкой ставриде (Ревина, 1964) и верховке (Яблонская, 1951). Остальные работы по азотистому балансу у рыб проводились на малоактивных формах (карпы, караси, плотва и т. д.). Расчеты показывают, что потребление азота у этих рыб ниже, чем у активных форм (сравнивались рыбы одинакового размера).

Суточные пищевые рационы хамсы, которые оказались возможным рассчитать с помощью данных по химическому составу корма, полученных студенткой МГУ С. А. Ермаченко, у сеголетков в августе составляли 25%, у трех- и четырехгодовиков в июне — августе — 10—12%. Это значит, что 100 тыс. *ц* молоди хамсы в августе 1955 г. потребили 700—800 тыс. *ц* корма, а 100 тыс. *ц* хамсы старших возрастных групп — 300—400 тыс. *ц*. Эти цифры выедания в 1,5 раза выше тех, которые в свое время были получены А. В. Окулом (1940) при изучении индексов наполнения желудков и кишечника хамсы. Необходимо отметить, что материалы по потреблению хамсой азота по месяцам (июнь, июль, август) очень хорошо согласуются с данными по интенсивности жиронакопления (Шульман, 1960а) и по биомассе планктона (Новожилова, 1960) и довольно плохо — с данными по индексам наполнения желудков и кишечника хамсы (Корнилова, 1958).

Приведенные материалы наряду с данными по численности хамсы могут служить исходными цифрами для ориентировочного расчета потребления и выделения азота всем стадом хамсы за все время пребывания в Азовском море в 1955 г., а также для вычисления валового потребления корма.

По данным августовской учетной съемки, в 1955 г.

в Азовском море находилось 400 тыс. ц хамсы двух-, трех- и четырехлетков и приблизительно 100 тыс. ц сеголетков (Корнилова, 1958). Взрослая хамса находится в Азовском море шесть месяцев, молодь — два месяца. Нетрудно рассчитать, что потребление хамсой азота за все время пребывания в Азовском море выражается величиной порядка 20—30 тыс. т, что составляет 10—15% биогенной емкости Азовского моря по азоту. В 1955 г. численность хамсы в Азовском море была невелика. В другие годы общее потребление азота всем стадом хамсы должно быть намного больше. Поскольку значительная часть потребленного хамсой азота выделяется из тела в виде экскретов, хамса играет существенную роль в круговороте и трансформации азотистых продуктов в Азовском море.

Можно предположить, что потребление азота другой планктоноядной рыбой Азовского моря — тюлькой — сходно с потреблением азота хамсой. Это дает возможность рассчитать удельный вес основных планктоноядных рыб Азовского моря в круговороте и трансформации азотистых продуктов в водоеме.

ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ БЕЛКА И БЕЛКОВЫЙ СОСТАВ СЫВОРОТКИ КРОВИ

Некоторые тонкие особенности белкового обмена и состояния рыб можно выявить, исследуя динамику содержания белка и белковый состав сыворотки крови. Такие исследования оказались возможными благодаря широкому применению метода электрофореза, позволяющего разделять тканевые белки (в том числе и белки сыворотки) на ряд фракций. Изучение белкового состава сыворотки крови рыб (а также гемоглобина) проводится с начала 50-х годов. Было показано, что относительное содержание и концентрация белковых фракций сыворотки крови меняются при изменении физиологического состояния и условий обитания рыбы (Drilhon, 1953; Сорвачев, 1959; Коржуев, 1967; Кирсипуу, 1965 и др.). При этом некоторые сдвиги в белковом составе сыворотки крови часто наступают гораздо раньше других физиологических сдвигов, что позволяет с успехом использовать электрофоретическое разделение белков для определения состояния рыб.

Н. И. Куликова провела исследование динамики со-

держания белка и белкового состава сыворотки крови мелкой и крупной ставриды Черного моря и азовского бычка-кругляка. Исследование по ставридам проведено в 1962 г., а по кругляку в 1963—1964 гг. По мелкой ставриде и кругляку получены данные, относящиеся ко всем основным периодам годового цикла. Всего было собрано и обработано 1142 пробы рыб (преимущественно

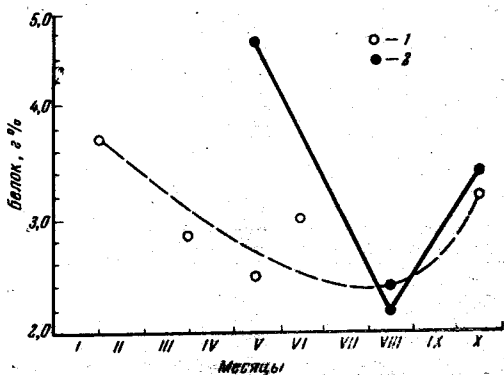


Рис. 90. Сезонные изменения содержания общего белка в сыворотке крови мелкой (1) и крупной (2) ставриды.

индивидуальных). На графиках представлены средние данные по динамике содержания белка в сыворотке крови мелкой ставриды и бычка-кругляка. Содержание белка в сыворотке резко снижается в преднерестовый период (рис. 90). Это, несомненно, связано с использованием резервного белка сыворотки на формирование половых продуктов. У бычков концентрация белка в сыворотке крови при созревании половых продуктов также снижается (рис. 91). Сходные данные получены на других рыбах (Сорвачев, 1959 и др.). Таким образом сывороточные белки рыб (как и других животных) играют заметную роль в пластическом обмене при синтезе генеративной ткани. Кроме того, они используются в качестве резервного источника «пластического материала» при голодании рыб. У голодающих самцов кругляка (при охране гнезд) содержание сывороточного белка составляет всего 2 мг% против 5 мг% у неголодавших рыб. Интересно также, что в период зимовки у ставриды концентрация белка в сыворотке крови находится в прямой

зависимости от степени наполнения желудков пищей (рис. 92).

После окончания нереста концентрация белка в сыворотке крови ставриды и бычков повышается, достигая

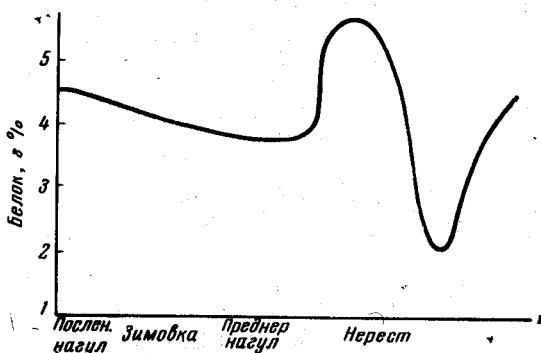


Рис. 91. Сезонные изменения содержания общего белка в сыворотке крови бычка-кругляка.

максимального уровня осенью и зимой. Здесь существует заметная аналогия между формой кривых, характеризующих изменения концентрации сывороточного белка, и содержанием жира в теле рыбы. По-видимому, эта аналогия подчеркивает связь обоих показателей с сезонными физиологическими ритмами рыб, а точнее — с направленностью пластического и энергетического обмена в организме.

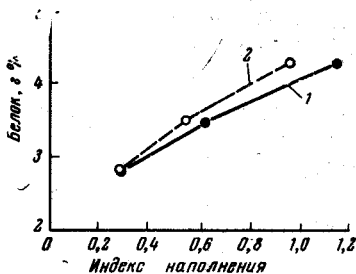


Рис. 92. Зависимость между концентрацией сывороточного белка у ставриды и степенью наполнения желудков (1) и кишечника (2) пищей.

Важно установить, за счет каких фракций происходит изменение общего содержания сывороточного белка крови на протяжении годового цикла. У ставриды эти изменения происходят

в основном за счет альбумина (рис. 93) — наиболее низкомолекулярной, а вследствие этого и наиболее лабильной и метаболически активной фракции сывороточных белков. Известно, что помимо важной роли в поддержании онкотического давления крови, имен-

но альбумины осуществляют транспорт многих метаболитов по кровяному руслу, образуя с ними растворимые комплексы (Штрауб, 1963). Н. И. Куликова (1968) показала, например, что липопротеидная фракция в крови рыб находится в тесной связи с альбуминовой. Альбумины составляют основную массу резерв-

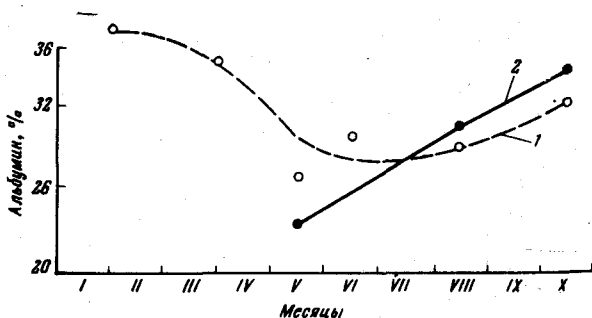


Рис. 93. Сезонные изменения содержания альбумина в сыворотке крови мелкой (1) и крупной (2) ставриды.

ных белков сыворотки, используемых при формировании половых продуктов рыб. Интересно, что у бычка-кругляка, у которого альбуминовая фракция сыворотки крови не обнаружена, основную метаболическую роль выполняет следующая по подвижности после альбумина фракция α -глобулинов (рис. 94). Наиболее стабильной фракцией сыворотки крови исследованных видов рыб являются γ -глобулины, выполняющие, как известно, иммунную роль в организме. М. И. Шатуновский (1967) обнаружил связь γ -глобулиновой фракции у рыб со степенью зараженности их паразитами.

У бычков в преднерестовый период увеличивается гетерогенность сывороточных белков — появляются дополнительные подфракции α и β -глобулинов, начинают проявляться половые различия, отсутствующие в остальные периоды годового цикла (Куликова, 1968). После окончания нереста белковый состав сыворотки крови стабилизируется. У ставриды, по данным Н. И. Куликовой (1964), в нерестовый период также наблюдается значительное отличие в белковом составе сыворотки крови между крупной и мелкой формами, что связано с их различной функциональной активностью. Крупная ставри-

да — хищник, значительно более подвижна, чем родственная ей мелкая форма (уровень белка и содержание альбумина у нее в нерестовый период также выше). После окончания нереста и стабилизации обмена различия в белковом составе сыворотки крови крупной и мелкой ставриды сглаживаются.

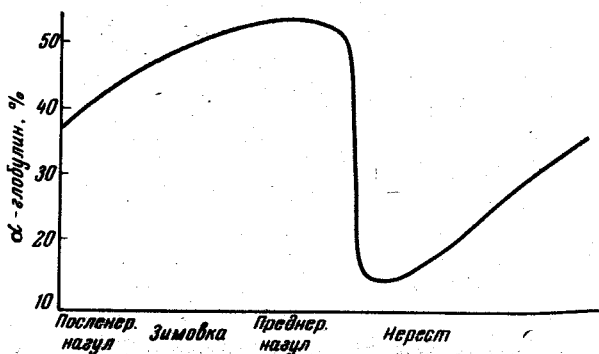


Рис. 94. Сезонные изменения процентного содержания α-глобулина в сыворотке крови бычка-кругляка.

По данным Н. И. Куликовой (1968), индивидуальная, популяционная и сезонная изменчивость процентного соотношения отдельных белковых фракций в сыворотке крови ставриды и бычка-кругляка во все периоды годового цикла, кроме преднерестового и нерестового, не превышают 10%.

ГЛАВА 4

СООТНОШЕНИЕ ПРОЦЕССОВ ЖИРОНАКОПЛЕНИЯ И РОСТА У РЫБ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП

СООТНОШЕНИЕ МАСШТАБОВ И ИНТЕНСИВНОСТИ ЖИРОНАКОПЛЕНИЯ И БЕЛКОВОГО РОСТА

Две предыдущие главы были посвящены, главным образом, рассмотрению жиронакопления и белкового роста — двух основных процессов, составляющих пласти-

ческий обмен рыб. Чрезвычайно важно сопоставить эти процессы.

Выше указывалось, что белковый рост рыб изучался сравнительно мало. Сопоставление же его с жиронакоплением проводилось лишь единичными исследователями. Г. С. Карзинкин (1952) и его сотрудники (Кривобок, 1953; Яблонская, 1951 и др.) установили возрастные особенности соотношений жиронакопления и белкового роста. Согласно их данным, а также данным некоторых других авторов (Marshall a. oth., 1939) резкий сдвиг в сторону преобладания жиронакопления над белковым ростом происходит на первых годах жизни после наступления половозрелости рыбы и затем усиливается с возрастом.

Сравнительно большее количество авторов сопоставляет жиронакопление не с белковым, а с линейным и весовым ростом рыб (Чугунова и др., 1961; Константинова, 1958; Шубников, 1959; Кривобок и Тарковская, 1957; Bottesch, 1958; Morawa, 1955).

Недостатком таких сопоставлений является то, что рост рыб анализируется в абсолютных величинах (граммах), а жиронакопление в относительных (% массы тела). И хотя колебания относительного содержания жира в теле рыб (в отличие от колебаний содержания белка) столь значительны, что в общем правильно характеризуют направленность и интенсивность процесса жиронакопления, для еще более тесной увязки его с белковым ростом необходимы данные по изменению абсолютных количеств жира в теле рыб. Без таких данных невозможно рассчитать, сколько тратится жира на зимовке, при созревании и нересте, а также соотношение величины жировых запасов в различных депо. Не всегда возможно и правильно определить моменты достижения рыбой максимальной и минимальной жирности, а следовательно, и точные сроки накопления и мобилизации жира. Действительно, уменьшение жирности рыбы (т. е. процентного содержания жира в теле) может происходить не только при отрицательном его балансе в организме, но и при преобладании накопления над расходом — это может иметь место при интенсивном росте рыбы, когда ретенция белка происходит более быстрыми темпами, чем накопление жира. Определение масштабов и интенсивности жиронакопления в абсолютных величинах важно во всех тех случаях, когда необходимо строгое его

сопоставление с белковым ростом. На необходимость получения данных по изменениям абсолютных количеств жира при исследовании млекопитающих обратил внимание Н. И. Калабухов (1956).

Особенности изменения абсолютного содержания жира в теле рыб выявляли на тех же объектах, на которых изучали белковый рост (азовская и черноморская хамса, жилая и мигрирующая барабуля, крупная и мелкая ставрида, смарида, шпрот). Жиронакопление рассчитывали на основании данных по линейному и весовому росту и жирности рыб. Математический анализ результатов исследования изменений абсолютного содержания жира в теле рыб проведен совместно с Л. М. Кокосом (Шульман и Кокос, 1968). Кроме того, нами рассчитаны абсолютные изменения содержания жира в печени и мышцах азовского бычка-кругляка, для чего были использованы наши данные по жирности и росту массы печени и жирности мышц этой рыбы и данные В. А. Костюченко (1961) по росту массы мышц.

При анализе особенностей жиронакопления (в абсолютных количествах) рыб мы исходили из тех же положений, что и при анализе белкового роста. Изменение количества жира в теле рыб во времени обозначали $F = \varphi(T)$.

Зная среднегодовое количество белка и жира в теле рыбы, можно вычислить отношение между этими величинами за каждый год жизни рыбы

$$K_T = \frac{\int_T^{T+12} f(t) dt}{\int_T^{T+12} \varphi(t) dt}, \quad (27)$$

где K_T — показывает соотношение масштабов белкового роста и жиронакопления в теле рыбы.

По величинам белкового роста и жиронакопления можно также определить роль каждого из исследованных процессов в обеспечении прироста абсолютной калорийности тела у рыб различных экологических групп.

Результаты исследований абсолютных количеств жира в теле рыб представлены в таблицах и на графиках (см. рис. 69—76). Из приведенных материалов, а также из сопоставления с данными по белковому росту видно,

что характеры среднего течения жиронакопления черноморских рыб и их белкового роста полностью совпадают. При этом в случаях параболической зависимости рассматриваемых процессов от времени коэффициенты α и β у одной и той же рыбы различны для белка и жира, показатели же степени n одинаковы. В тех случаях, когда аналитическое выражение кривых белкового роста и жиронакопления задано разными формулами, переход от одного выражения к другому для каждого из двух процессов происходит в одни и те же месяцы.

Однако колебания количества жира относительно среднего течения кривой жиронакопления у исследованных рыб имеют значительно более сложный, по сравнению с белковым ростом, характер, так как амплитуда этих колебаний резко отличается у разных возрастных групп (см. рис. 69). Эти колебания с каждым годом становятся все значительнее, однако их нарастание от года к году происходит скачкообразно. Вследствие этого нельзя осреднить колебания количества жира в теле рыб относительно среднего течения процесса жиронакопления.

Динамика относительного содержания жира в теле рыбы (в % к сырой массе) вычисляется по формуле

$$F_{\text{отн}} = \alpha + \beta \sin \left(\frac{\pi}{6} T + \varphi \right), \quad (28)$$

где α и β — коэффициенты.

Абсолютное количество жира в теле рыбы (F) можно найти из формулы

$$F = \frac{W \cdot F_{\text{отн}}}{100}, \quad (29)$$

где W — масса рыбы.

Из предыдущего раздела известно, что

$$P = \frac{W \cdot P_{\text{отн}}}{100}. \quad (30)$$

Следовательно,

$$W = \frac{100P}{P_{\text{отн}}}. \quad (31)$$

Для P аналитическое выражение известно. Отсюда

$$F = \frac{P \cdot F_{\text{отн}}}{P_{\text{отн}}}. \quad (32)$$

Таким образом, получаем аналитическое выражение, описывающее процесс жиронакопления у рыб в целом. Например, для черноморской хамсы

$$F \approx 36,929 \cos \left(\frac{\pi}{6} T \right) \left[130T^{0,8} + 350 \sin \left(\frac{\pi}{6} T \right) - 3^{\circ}48' \right]. \quad (33)$$

Аналогичным образом можно получить формулы F и для других рыб.

Исходя из того, что

$$F = F_1 + F_2, \quad (34)$$

можно найти аналитическое выражение для колебаний абсолютного количества жира в теле рыбы (F_2) около кривой среднего течения (F_1) для всего жизненного цикла рыбы

$$F_2 = F - F_1. \quad (35)$$

При вычислении среднего количества жира за год воспользуемся тем, что

$$\frac{1}{12} \int_T^{T+12} F(t) dt \approx \frac{1}{12} \int_T^{T+12} F_1(t) dt, \quad (36)$$

так как площади «уступов» над и под кривой среднего течения жиронакопления примерно одинаковы за каждый год жизни рыбы.

Абсолютная и относительная величина колебаний количества жира в теле черноморских рыб (см. рис. 67) гораздо выше колебаний количества белка. Колебания количества жира в теле рыб настолько велики, что кривые среднего течения накопления жира характеризуют лишь самые общие тенденции процесса. Поэтому смысл кривых среднего течения белкового роста и жиронакопления совершенно разный. Если в первом случае они отражают приближенный ход изменений количества белка, то во втором — лишь отмечают среднюю линию, около которой происходят резкие колебания количества жира.

В принципе относительную величину колебаний количества жира в теле рыб можно оценивать по формуле, аналогичной формуле (36), но это связано с трудоемкими вычислениями. Ориентировочные подсчеты показывают, что величина этих колебаний достигает у разных рыб 40—60%. С возрастом эта величина меняется мало. Потери количества жира в теле рыб по сравнению с максимальным уровнем составляют 60—85%. Соотношения

между масштабами белкового роста и жиронакопления вычисляем по формуле

$$K_T = \frac{\int P_1(t) dt}{\int F_1(t) dt} \quad (37)$$

При параболическом росте $P_1 = aT^n$ и $F_1 = bT^n$ формула (37) превращается в равенство:

$$K_T = \frac{a}{b} \quad (38)$$

Иными словами, при параболическом росте соотношение белкового роста и жиронакопления на протяжении всего жизненного цикла рыб определяется соотношением обоих процессов при $T=1$.

При прямолинейном росте $P_1 = uT + v$ и $F_1 = qT + p$.

$$K_T = \frac{\frac{1}{2}(uT + v)}{\frac{1}{2}(qT + p)} = \frac{u + \frac{v}{T}}{q + \frac{p}{T}} \approx \frac{u}{q} \quad (39)$$

(при достаточно больших T).

Величины K_T представлены в табл. 28. Соотношения между белковым ростом и жиронакоплением у одной и той же рыбы при разных T выражаются либо одинаковыми, либо близкими значениями¹. Наибольшие значения K_T имеют жилая барабуля (самцы и самки) и смарида. Затем следует мигрирующая барабуля (самцы и самки), шпрот, мелкая ставрида и черноморская хамса. Самые небольшие значения K_T имеют крупная ставрида и азовская хамса.

Установив соотношение белкового роста и жиронакопления черноморских рыб, можно суммировать оба процесса, определив динамику абсолютной калорийности тела черноморских рыб, и вычислить долю белка и жира в общей калорийности. Результаты вычислений представлены в табл. 32.

¹ При этом нужно помнить, что P_1 и F_1 для первых шести месяцев жизни, строго говоря, не являются кривыми среднего течения рассматриваемых процессов. Поэтому фактически соотношения белкового роста и жиронакопления в первые месяцы жизни отличаются от соотношений, которые имеют место на протяжении большей части жизненного цикла.

Таблица 32

Вид	Абсолютная калорийность по годам жизни, <i>Мкал</i>					Процент белка в общей калорийности
	0—1	1—2	2—3	3—4	4—5	
Азовская хамса	5 127	10 530	14 410	—	—	29,6
Шпрот	2 770	6 230	9 000	—	—	53,3
Черноморская хамса . .	4 710	11 650	17 520	—	—	46,1
Смарида	—	42 080	94 680	—	—	64,3
Барабуля						
самец жилой	4 950	11 710	16 900	19 160	23 660	65,5
самец мигрирующий	13 810	26 600	27 990	—	—	56,1
самка жилая	6 800	24 430	45 110	77 810	181 160	70,0
самка мигрирующая	19 230	35 070	45 610	60 430	—	53,3
Ставрида мелкая	10 490	28 410	47 200	65 560	84 790	46,9

Из приведенных данных видно, что у самок и самцов жилой барабули и смариды доля белка в общей калорийности больше, чем доля жира. У черноморской хамсы, шпрота, самок и самцов мигрирующей барабули и мелкой ставриды доля белка и жира в общей калорийности примерно одинакова. У крупной ставриды и азовской хамсы доля жира в общей калорийности значительно преобладает.

Сопоставление данных, приведенных в этом разделе, с данными главы 2 показывает, что положение во времени максимумов содержания жира в теле рыбы в абсолютных и относительных показателях совпадают. У некоторых рыб (барабуля, мелкая ставрида) абсолютный минимум содержания жира приходится на май, а относительный — на июнь. Эти данные говорят о том, что накопление жира начинается у указанных рыб еще в преднерестовый период, а нерест проходит на фоне интенсивного жиронакопления. Но белковый рост в это время у черноморских рыб преобладает над жиронакоплением, поэтому жирность рыб (в % к сырой массе) от мая к июню продолжает падать.

На рис. 95 и 96 приведены кривые изменения абсолютного количества жира в печени и мышцах самцов и самок азовского бычка-кругляка. Хотя эти кривые получены по материалам одного года, используя данные по процентному содержанию жира в печени и ее массе у разных возрастных групп, можно представить принци-

пиальный ход изменений на протяжении всего жизненного цикла. У самок изменения количества жира в печени на втором (1+), третьем (2+) и четвертом (3+) годах жизни носят строго циклический характер. Амплитуда сезонных колебаний количества жира в печени самок увеличивается с возрастом. Характер сезонных изменений количества жира в печени самцов более сложный, чем у самок.

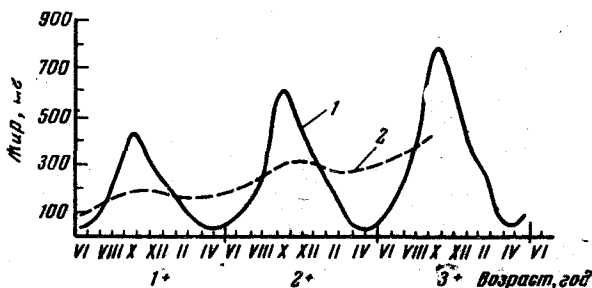


Рис. 95. Изменения абсолютных количеств жира в печени (1) и мышцах (2) самок бычка-кругляка.

Сопоставление приведенных материалов с данными по биологии бычков показывает, что важнейшими факторами, определяющими характер ритмов накопления и расходования жира у бычков, являются генеративные процессы, нагул и зимовка. Фактором, определяющим половые различия в динамике жировых запасов печени бычков, является созревание половых продуктов.

Самки бычка-кругляка созревают на втором году жизни (в возрасте 1+) и нерестятся ежегодно (нерест происходит с апреля по июнь). Самцы созревают и нерестятся лишь на третьем (2+) или четвертом (3+) году, а после нереста охраняют гнездо с молодью и в основной своей массе погибают от истощения. В. А. Костюченко (1961) отмечает, что более позднее созревание самцов бычка по сравнению с самками приводит к значительно более интенсивному линейному росту первых. То же, несомненно, происходит и с жиронакоплением. У самцов до третьего или четвертого года жизни жировые резервы печени совершенно не вовлекаются в процессы генеративного синтеза, поэтому незрелые самцы имеют очень высокое содержание жира в печени (30—55% против

5—40% у самок), а в абсолютных количествах жира в печени этих самцов во много раз больше, чем в печени зрелых самок.

В результате зимовки у незрелых самцов расходуется лишь $\frac{1}{3}$ или $\frac{1}{2}$ часть накопленного жира. У самок после зимовки происходят интенсивные процессы созревания и жир печени расходуется почти нацело. То же

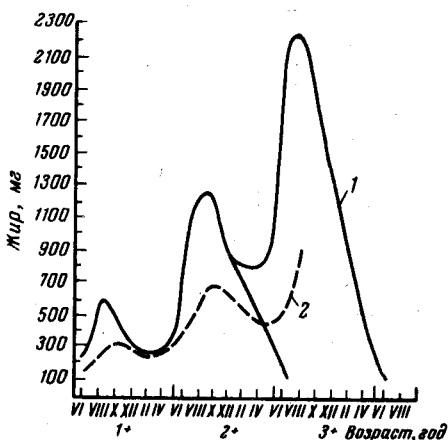


Рис. 96. Изменение абсолютных количеств жира в печени (1) и мышцах (2) самцов бычка-кругляка.

наблюдается у самцов в период их созревания, нереста и охраны гнезда. Следовательно, для обеспечения генеративных процессов у бычков мобилизуется гораздо большее количество жировых запасов, чем для обеспечения зимовки.

Несмотря на то, что процентное содержание жира в мышцах у бычков (как и у других тощих рыб) во много раз ниже, чем в печени, абсолютное количество жира в мышцах вполне сравнимо с абсолютными количествами жира в печени. При этом, однако, количество жира в мышцах у бычков не испытывает резких колебаний по сезонам. Оно лишь незначительно понижается зимой. Таким образом, физиологическая роль жира печени и мышц у бычков, по-видимому, совершенно разная. Жир печени — основной источник энергии для обеспечения генеративных процессов, а также общего метаболизма в

период зимовки. Жиры мышц, вероятно, выполняют теплоизолирующую функцию, а также являются источником энергии при плавании рыбы.

У большинства исследованных черноморских рыб белковый рост преобладает над жиронакоплением. По соотношению масштабов (и скорости) среднего течения белкового роста и жиронакопления черноморских рыб можно разделить на три группы. В **первой** группе белковый рост резко преобладает над жиронакоплением. В эту группу входят смарида и жилая форма барабули (самцы и самки). У этих рыб количество белка в 4—4,5 раза превышает количество жира, общая калорийность белка в 2 раза выше общей калорийности жира. Во **второй** группе белковый рост также преобладает над жиронакоплением (в 2—3 раза), калорийность белка и жира примерно равны. Сюда относятся черноморская хамса, шпрот, мигрирующая форма барабули (самцы и самки) и мелкая ставрида. В **третьей** группе масштабы и скорость белкового роста и жиронакопления приблизительно одинаковы, по «энергоёмкости» жир тела в 2 раза превышает белок. В эту группу входят азовская хамса и крупная ставрида.

Каждая из трех перечисленных групп включает рыб, сходных по некоторым важным особенностям биологии и обмена. В первую группу входят не совершающие сколько-нибудь протяженных миграций жилые формы, обитающие в относительно мало меняющихся условиях среды и поэтому не требующие для осуществления физиологических процессов больших затрат энергии. Основное количество потребляемого ими корма идет на белковый рост, а не на жиронакопление. Ко второй группе относятся рыбы, совершающие более или менее протяженные миграции или обитающие в условиях, требующих накопления в теле относительно больших запасов энергии. Поэтому у этих рыб потребляемая пища гораздо более равномерно используется на белковый рост и жиронакопление, хотя первый процесс все же преобладает. Наконец, в третью группу входят рыбы, совершающие в пределах Азовско-Черноморского бассейна интенсивные миграции, осваивающие исключительно богатую кормовую базу и требующие для своей жизнедеятельности больших энергетических расходов. У таких рыб пища в одинаковой степени используется на белковый рост и жиронакопление.

При анализе динамики процентного содержания жира в теле черноморских рыб, проведенного ранее, также удалось разделить рыб на три группы, различающиеся по интенсивности жиронакопления. Несмотря на совершенно иной методический подход, эти группы полностью совпадают с приведенными выше. По-видимому, это свидетельствует о том, что именно особенности жиронакопления, а не белкового роста, в силу гораздо большей лабильности первого определяют характер соотношения обоих процессов друг с другом.

Таким образом, намечается тесная связь между соотношениями белкового роста и жиронакопления в теле черноморских рыб и особенностями их биологии и экологии. Чем разнообразнее условия обитания популяций того или иного вида, чем лучше их кормовая база, тем сильнее проявляется тенденция к сбалансированию процессов белкового роста и жиронакопления. При этом уменьшается удельный вес белкового роста и увеличивается доля жиронакопления в общем балансе веществ в организме рыбы.

Экологические условия по-разному влияют на соотношение белкового и жирового обмена рыб. У крупной ставриды при переходе на хищное питание жиронакопление увеличивается больше, чем белковый рост. У мигрирующей формы барабули улучшение кормовых условий увеличивает масштабы и интенсивность жиронакопления, но тормозит белковый рост. Лучшие кормовые условия Азовского моря по сравнению с Черным привели к тому, что у азовской хамсы резко увеличилась интенсивность жиронакопления, но замедлился белковый рост.

Сопоставим данные по жирности (в % к массе тела) и длине одновозрастных групп трех рас европейского анчоуса и внутривидовых форм некоторых других видов рыб южных морей. Из данных, приведенных в табл. 33, видно, что линейный (а следовательно, весовой и белковый) рост и жиронакопление у анчоусов, барабуль, ставриды, атерины и килек (в пределах вида) находятся в обратной зависимости: чем интенсивнее рост, тем слабее жиронакопление и наоборот. На примере анчоусов видно, что по мере завоевания новых ареалов при проникновении из Средиземного моря в Черное и из Черного в Азовское наряду с возникновением внутривидовой дифференцировки менялось соотношение роста и жиронакопления между расами.

Т а б л и ц а 33

Вид	Жирность, %	Длина двухгодо- виков, см	Автор
Средиземноморский анчоус <i>E. encrasicolus mediterraneus</i>	3	12,0	Fage, 1937; Arrignon, 1966; Шульман, 1970
Черноморская хамса <i>E. encrasicolus ponticus</i>	12	10,5	Данилевский, 1964; Шульман, 1965; Световидов, 1964
Азовская хамса <i>E. encrasicolus maeoticus</i> . .	22	8,1	Шульман, 1960а; Световидов, 1964
Средиземноморская барабуля <i>M. barbatus</i>	2	15,0	El Saby, 1933; Шульман, 1970; Липская, 1967
Черноморская жилия барабуля <i>M. barbatus ponticus</i>	6	10,2	Шульман, 1966; Данилевский и Выскребенцева, 1966
Черноморская мигрирующая барабуля <i>M. barbatus ponticus</i> .	12	8,0	То же
Атерина Черного моря <i>A. moschon pontica</i> . .	5	9,0	Шульман, 1966; Световидов, 1964
Атерина Азовского моря <i>A. moschon pontica</i>	9—13,5	7,5	Шульман, 1966; Карпевич, 1960
Азовская тюлька <i>C. delicatula delicatula</i> . .	18—19	6,3	Миндер, 1934; Шульман, 1968; Майский, 1960
Тюлька Днепровско-Бугского лимана Черного моря <i>C. d. delicatula n. pontica</i>	12—13	6,7	Миндер, 1955; Шульман, 1968; Владимиров, 1950
Каспийская килька <i>C. delicatula caspia</i>	10	8—8,2	Казанчеев, 1963; Киселевич, 1924; Леванидов, 1932

Вид	Жирность, %	Длина двухгодо- виков, см	Автор
Мелкая ставрида Средиземного моря <i>Tr. mediterraneus</i>	3	14,7	Corpini, 1967; Шульман, 1970; Липская, 1967
Мелкая ставрида Черного моря <i>Tr. m. ponticus</i>	12	11,5	Шульман, 1964; Липская, 1967

Примечания: 1) Приведенные данные относятся к периоду окончания нагула.

2) Вследствие полового диморфизма у всех барабуль приводятся размеры самок.

Обратное соотношение между ростом и жирностью отмечены также у балтийской салаки (Кривобок и Тарковская, 1957), ряпушки из карельских озер (Потапова и Титова, 1967), атлантической и беломорской сельди (Шубников, 1959; Ерастова, 1963), дикой и искусственно выращенной форели (Swift, 1957). По мнению Д. А. Шубникова (1959), такая картина должна наблюдаться у всех рыб бореальной зоны. Судя по приведенным данным, отмеченная зависимость имеет более общий характер.

Чем определяется у рыб такое соотношение между двумя основными процессами пластического обмена? Несомненно, важную роль в установлении соотношения между ростом и жиронакоплением играют регуляторные механизмы. Показано, что повышенная секреция гормона роста (соматотропина) увеличивает интенсивность белкового синтеза у животных (в том числе и у рыб), ускоряет липолиз и тормозит липогенез (Needham, 1964; Brown, 1957; Steinberg, 1963 и др.). С другой стороны, усиленное жиронакопление по принципу «обратной связи» тормозит секрецию соматотропина.

По-видимому, соотношение роста и жиронакопления у рыб регулируется на самом деле гораздо более сложным гормональным комплексом, в котором соматотропин играет важную, но не исключаящую действия других

гормонов роль. Известно, например, что в регуляции соотношения белкового роста и жиронакопления принимает участие целый ряд гормонов: тироксин, инсулин, глюкокортин, половые гормоны (Steinberg, 1963; Needham, 1964).

Несомненно также, что соотношение роста и жиронакопления у рыб находится под контролем факторов внешней среды. Многие исследователи выясняли влияние внешних факторов на рост рыбы. Мы назовем прежде всего работы, выясняющие влияние количества и качества корма на интенсивность роста (Васнецов, 1947; Никольский, 1965; Монастырский, 1952; Чугунова, 1961; Земская, 1961; Swift, 1955; Gerking, 1952; Lüthmann, 1955 и др.).

Ряд авторов считает температуру воды важным фактором, влияющим на рост рыб через интенсивность и продолжительность нагула (Алеев, 1956; Дементьева, 1953; Марти, 1956 и др.). Некоторые авторы придают особое значение солености (Blaxter a. Holliday, 1963; Ноаг, 1952). Впрочем влияние температуры на рост рыб не однозначно. Наряду с увеличением интенсивности потребления пищи и синтетических процессов в организме повышенная температура ускоряет процессы катаболизма, что может замедлить рост (Кирпичников, 1958; Сигиневич, 1967; Поляков, 1958; Swift, 1955; Строганов, 1962). Жирность рыбы при повышении температуры в связи с увеличением интенсивности энергетического обмена также может понижаться (Кирпичников, 1958).

При анализе влияния на рост рыб определенных факторов среды следует учитывать воздействие на этот процесс и интенсивности жиронакопления. Рост и жиронакопление — взаимозависимые переменные и игнорирование одной из них может привести к значительным ошибкам в оценке влияния на эти процессы внешних факторов.

Сопоставление рассмотренных выше данных с различными факторами среды показывает, что ни температура, ни соленость не оказывают заметного влияния на соотношение роста и жиронакопления у популяций и рас в пределах изученных нами видов рыб. Единственным фактором, с которым удастся связать соотношение роста и жиронакопления рыб, является **концентрация корма**. Действительно, в большинстве районов Среди-

земного моря концентрация зоопланктона составляет в среднем лишь 50 мг/м^3 (Зенкевич, 1963); в Черном море она колеблется от 150 до 200 (Брайко и др., 1960), а в Азовском достигает 500 мг/м^3 (Новожилова, 1960). В Каспийском море биомасса планктона ниже, чем в Азовском и в опресненных районах Черного моря (Зенкевич, 1963). Таким образом, по мере увеличения концентрации корма в южных морях обмен веществ рассматриваемых видов рыб, по-видимому, сдвигается в сторону увеличения жиронакопления и торможения белкового роста.

Каков механизм этого влияния концентрации корма на соотношение различных сторон обмена у рыб, сказать пока трудно. Мы можем выдвинуть лишь рабочую гипотезу, которая заключается в следующем.

В. С. Ивлев (1961) показал, что увеличение концентрации корма приводит к резкому уменьшению у рыбы энергетических затрат, связанных с его добыванием. Уменьшение расходной части энергетического баланса сдвигает его в сторону накопления жира, а это, в свою очередь, тормозит белковый рост.

Обратное соотношение между ростом и жиронакоплением у рыб заметно не только при сопоставлении популяций и рас в пределах вида. Так называемые ножницы между ростом и жиронакоплением рыб хорошо прослеживаются и при сравнении рыб разного возраста (Карзинкин, 1952; Шульман, 1960 б; Константинова, 1958; Корженко, 1964; Chidambaram a. oth., 1952; Elwertowski, Maciejczyk, Maciejczyk, 1958 и др.), а также при сопоставлении различных периодов годового цикла (Шульман, 1960; Поляков, 1958; Кривобок, 1964, и др.). Некоторые авторы отмечают, что при повышении темпа роста рыб в пределах одной популяции интенсивность жиронакопления снижается и наоборот (Вещезеров, 1934; Берман, 1956; Кирпичников, 1958; Корженко, 1964; Никитина, 1963). И. В. Кизеветтер (1942), Корженко (1964), Люман (1953) и другие отмечают, что процесс роста обеспечивается мобилизацией жировых резервов.

«Ножницы» между ростом и накоплением резервных веществ наблюдаются не только у рыб, но и у других животных, например, у ракообразных (Сушкина, 1962), а также растений. Фогг и Каллой (по Ланской и Пшениной, 1961) отмечают, например, что при быстром росте водорослей мало откладывается запасных питательных

веществ. При замедлении же роста происходит относительно большее накопление запасных питательных веществ — углеводов и жира.

Однако установленное соотношение в классе рыб не носит универсального характера. У многих видов рыб популяции с повышенным темпом роста более интенсивно накапливают жировые запасы (Никольский, 1963; Wohlschlag, 1957). Рассматривая рыб внутри одной популяции, часто можно видеть, что улучшение обеспеченности пищей приводит одновременно к увеличению темпа роста и интенсивности жиронакопления (Поляков, 1960; Калашникова и др., 1963; Карзинкин, 1952; Zhang Gu-Shu, 1965).

Различный характер соотношения роста и жиронакопления в пределах класса рыб, несомненно, определяется физиологическими и экологическими факторами. Выяснение специфических изменений метаболизма у рыб различных экологических групп в связи с определенными сдвигами условий существования представляет одну из важных областей исследования.

Так, параллельное увеличение интенсивности роста и жиронакопления при улучшении условий нагула отмечено у кефалей, плотвы, карпов, ряпушки, сегов. Все эти рыбы относятся к бентофагам или детритофагам, т. е. к тем видам, у которых добывание пищи не связано с большими затратами энергии. Очевидно, у этих рыб концентрация корма не является фактором, лимитирующим интенсивность энергетического обмена. Поэтому потребляемой пищи хватает на обеспечение роста и жиронакопления.

Большинство исследованных нами видов относится к планктонофагам. По-видимому, обеспеченность пищей планктонофагов, в общем, хуже, чем бентофагов. Как отмечает Медников (1966), они являются «хватателями» и отличаются от хищников размерами пищи. Это приводит к большим расходам энергии при добывании пищи и часто не дает возможности планктонофагам одновременно увеличить темп роста и жиронакопление.

СООТНОШЕНИЕ СРОКОВ БЕЛКОВОГО РОСТА И ЖИРОНАКОПЛЕНИЯ

Наряду с количественной характеристикой белкового роста и жиронакопления несомненный интерес представляет анализ сроков осуществления обоих процессов

и их приуроченности к определенным периодам годового жизненного цикла рыб.

Поскольку белковый рост и жиронакопление имеют совершенно разное физиологическое назначение, можно предположить, что они чаще всего должны быть разделены во времени. Оба эти процесса должны тормозиться в нерестовый период, когда рыбы тратят огромное количество энергии на процесс воспроизводства. В обобщающих работах по росту рыб и других животных Woodhead, 1960; Needham, 1964 и др.) отмечается, что рост приурочен к весенним месяцам (по крайней мере, в средних широтах северного полушария) и тормозится ко времени размножения. Ряд авторов указывает, что жиронакопление у рыб обычно начинается после завершения роста и нереста (Поляков, 1958; Карзинкин, 1952 и др.). Таким образом, на основании имеющихся сведений можно заключить, что все три процесса (рост, жиронакопление и нерест) четко разделены во времени.

Анализ наших, а также многих литературных материалов показывает, однако, что дело обстоит гораздо сложнее. Представление о сроках белкового роста и жиронакопления изученных нами черноморских рыб можно получить сопоставляя минимумы и максимумы абсолютного содержания белка и жира (см. рис. 69—76). На основании этих данных мы построили диаграмму, где указаны сроки обоих процессов (рис. 97). На рис. 97 видно, что у исследованных черноморских рыб белковый рост и жиронакопление в большинстве случаев сопряжены во времени.

У всех теплолюбивых рыб оба процесса протекают в теплое время года, когда в Азовско-Черноморском бассейне имеется значительное количество корма. При этом у крупной ставриды наиболее интенсивные процессы роста и жиронакопления приходятся на апрель—июль, у мелкой—на май—декабрь, у барабули—на июль—сентябрь, у смариды—на июль—октябрь. Лишь у азовской и черноморской хамсы оба процесса оказываются в значительной степени разобщенными. Таким образом, сроки роста и жиронакопления у черноморских рыб, а также степень сопряженности обоих процессов сильно варьируют.

У всех возрастных групп в пределах одной формы (за исключением сеголетков) время роста и жиронако-

пления не меняется. Лишь у холодолюбивого шпрота продолжительность белкового роста с возрастом уменьшается. При этом сроки окончания роста перемещаются с января у годовиков на октябрь у двух- и трехгодовиков и на август у четырехгодовиков. Чем старше шпрот, тем

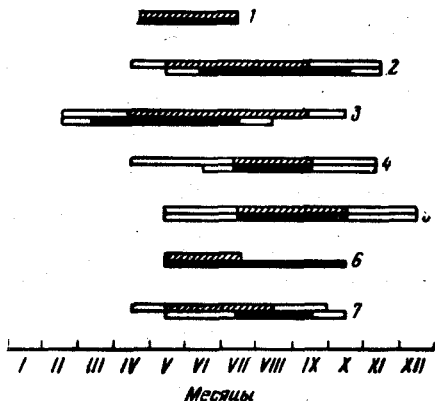


Рис. 97. Соотношение сроков белкового роста и жиронакопления у черноморских рыб:

1— крупная ставрида; 2— мелкая ставрида; 3— шпрот; 4— барабуля; 5— смарида; 6— азовская хамса; 7— черноморская хамса. Вверху — белковый рост, внизу — жиронакопление. Сплошные и заштрихованные полосы — время интенсивного протекания процессов.

меньше продолжительность его роста. То же относится и к жиронакоплению. По-видимому, это связано с началом интенсивного созревания, которое у старших возрастных групп наступает раньше и протекает с большей интенсивностью, чем у младших.

У барабули, смариды и шпрота интенсивный рост и жиронакопление приходятся в основном на посленерестовый период. У крупной и мелкой ставриды и азовской хамсы оба процесса (а у черноморской — один из них) осуществляются параллельно с нерестом. Следовательно, у этих рыб процессы, связанные с репродуктивным циклом, не тормозят их рост и жиронакопление. Эти данные говорят о том, что нет и не может быть универсального правила, устанавливающего сроки роста, нереста и жиронакопления у рыб и их соотношение. У ко-

рюшки, ряпушки, воблы, верховки, сельди и некоторых других рыб рост и жиронакопление могут осуществляться параллельно. У некоторых из этих видов рост и жиронакопление сопряжены с нерестом.

Что касается сеголетков рыб, то по нашим и многочисленным литературным данным белковый рост и жиронакопление у них обычно проходят параллельно.

Несомненно, что сроки протекания рассматриваемых процессов (и нереста) и степень их сопряженности друг с другом определяются экологическими условиями.

У крупной ставриды все три процесса осуществляются исключительно компактно, в сжатые сроки, так как продолжительность нагула и нереста этой рыбы в Черном море очень мала. Компактны рост и нерест у азовской хамсы. Эта рыба, осваивающая богатую кормовую базу Азовского моря, должна иметь значительное время для подготовки к зимовальной миграции, поэтому сроки белкового роста и нереста у нее сжаты и приурочены к первым месяцам пребывания в Азовском море. Зато в метаболизме азовской хамсы резко преобладают процессы жиронакопления. Они осуществляются на протяжении всего времени ее нагула в Азовском море. При этом в первую половину пребывания хамсы в Азовском море интенсивное жиронакопление происходит параллельно с ростом и нерестом, во вторую — на фоне стабилизированного белкового обмена.

В противоположность азовской хамсе, у черноморской хамсы белковый рост преобладает над жиронакоплением. Продолжительность первого процесса значительно большая, чем второго. Пожалуй, черноморская хамса из всех черноморских рыб наиболее близко подходит к схеме Нидхема, хотя рост у нее в период размножения все же не тормозится.

Следует особо остановиться на сроках белкового роста, жиронакопления и нереста у шпрота. Массовый нерест шпрота в Черном море происходит зимой. Ю. Г. Алев (1958) считал, что и рост шпрота наиболее интенсивно происходит в это время, так как именно зимой шпрот находит оптимальные температурные условия для своего роста. Однако С. А. Стоянов (1953) убедительно показал, что черноморский шпрот растет в теплое время года. Причину роста шпрота в летнее время пытается объяснить Л. И. Старушенко (1965). Холодолюбивый шпрот в летнее время, когда верхние слои воды в Черном море

сильно прогреты, уходит на глубины, где находит оптимальные температуры для осуществления интенсивных обменных процессов, в том числе и роста.

Для обеспечения роста шпрота летом имеется достаточно пищи. Шпрот совершает вертикальные миграции, поднимаясь в верхние слои воды за кормом, а затем снова опускаясь на глубину (Асланова, 1954). Он накапливает к лету большие жировые запасы, которые, по-видимому, способствуют его изоляции от перегрева в верхних слоях воды. Продолжительность интенсивного роста у шпрота в теплое время года гораздо большая, чем у теплолюбивых рыб, что, несомненно, свидетельствует о благоприятных условиях для его обитания в Черном море в теплый период. К такому же выводу приходят Т. С. Петипа и др. (1965) на основании изучения кормовой базы шпрота.

Что же препятствует интенсивному росту шпрота в зимнее время? На обеспечение созревания гонад и нереста в зимний период шпрот тратит много энергии, которую мобилизует за счет своих жировых запасов и получает с пищей (последняя является также источником пластических веществ для синтеза генеративной ткани). В Черном море зимой холодолюбивый комплекс планктона, которым питается шпрот, по-видимому, не может обеспечить осуществление двух таких процессов, как нерест и рост. Поэтому оба процесса и оказываются разделенными во времени. Интенсивный белковый рост шпрота начинается лишь тогда, когда массовый нерест идет на убыль.

МАСШТАБЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЖИРА И БЕЛКА В ЭНЕРГЕТИЧЕСКОМ ОБМЕНЕ

Рассматривая соотношение процессов жиронакопления и белкового роста, мы пытались установить «удельный вес» каждого из них в пластическом обмене рыб. Следует остановиться также на соотношениях в использовании жира и белка в энергетическом обмене. Такие соотношения можно установить по уменьшению абсолютных (не относительных!) количеств жира и белка в теле рыбы в те периоды годового цикла, когда в организме имеет место отрицательный энергетический баланс, а также расчетным методом в опытах по потреблению кислорода (или дыхательному коэффициенту) и экскреции азота рыбой.

Достоверных данных о соотношении использования жира и белка в энергетическом обмене рыб чрезвычайно мало. Это объясняется все той же скудностью материалов по динамике абсолютных количеств жира и белка в теле рыб. Выводы же, полученные на основании данных об уменьшении процентного содержания жира в теле рыбы, могут привести к грубым ошибкам. Расчеты показывают, что даже при резком уменьшении жирности (в % сырой массы) абсолютные траты белка в теле рыбы могут значительно превышать абсолютные траты жира. Тем более приходится сожалеть, что многие авторы судят о соотношении трат жира и белка при экспериментальном голодании, зимовке или миграциях рыб лишь по относительным данным, часто не только не делая пересчетов на абсолютные траты, но и вообще игнорируя уменьшение массы рыб. Так, например, в исследованиях К. А. Киселевича (1924) и Vieweger (1928) было показано, что при длительном голодании осетров и угрей в экспериментальных условиях их жирность совершенно не изменяется. На этом основании делалось заключение о равномерном использовании жира и белка при голодании рыб. Это могло бы иметь место лишь при равном содержании жира и белка в теле рыб. Данных по изменению массы рыб при голодании в этих работах не приводится. Пересчеты же на абсолютные траты не подтвердили бы заключения авторов. При этом, если содержание белка в теле рыбы оказалось бы больше, чем жира, то и траты белка были бы выше. Если бы в теле рыб преобладало содержание жира, то траты жира оказались бы выше. К сожалению, и в некоторых новых исследованиях ошибки такого рода встречаются нередко.

При голодании в экспериментальных условиях и на зимовках основным источником энергии для поддержания нормальной жизнедеятельности рыбы является жир (Берман, 1956; Кривобок, 1953; Мухина, 1958; Поляков, 1958). Его потери за зимовку могут составлять 40—60% первоначального количества. Однако потери белка оказываются также часто весьма существенными. На зимовке они составляют от 10 до 30% от первоначального количества и приходятся в основном на так называемые резервные белки, находящиеся в мышечной ткани и в жидкостях тела (Gerking, 1952; Сорвачев, 1959). При длительном экспериментальном голодании, поми-

мо резервных белков, в энергетический обмен вовлекаются и структурные белки (Лысая, 1951). На рыбах, как и на других животных, убедительно показана «сберегающая» роль жира в отношении белков (Карзинкин, 1952; Кривобок, 1953). Во время длительного голодания вовлечение структурных белков в энергетический обмен происходит особенно интенсивно, когда основные жировые запасы израсходованы. При этом, чем меньше количество жира в теле рыб, тем интенсивнее проходит белковый катаболизм.

Известно, что особенно велики потери жира и белка во время нерестовых миграций у лососевых. У мигрирующей нерки тратится 80 кал белка в сутки (Chang a. Idler, 1960). Общие потери жира составляют 94—98% первоначального количества, а белка 42—58% (Пентегов и др., 1928; Idler a. Clemens, 1959). Б. П. Пентегов и др. (1928) подсчитали, что во время нерестового голодания кета теряет за сутки 1—2% своего белкового фонда. Максимально допустимые расходы белка при голодании собаки, по данным Фойта составляют лишь 1%. При этом следует иметь в виду, что белковое голодание лососевых проходит на фоне исключительно высокой мышечной активности и сопровождается интенсивными процессами в генеративной ткани. Белок, как и жир, у лососевых в этот период используется не только как источник энергии, но участвует в конструктивном обмене, связанном с образованием половых продуктов.

Сравнение потерь жира и белка в период зимовки (с декабря по март) у черноморских рыб (см. рис. 69—76) показывает, что использование жира в этот период выше, чем белка. Однако масштабы использования жира и белка в это время вполне сопоставимы. Особенно это касается рыб с небольшими жировыми запасами. Хотя абсолютные количества жира с осени до весны уменьшаются у черноморских рыб на 70%, а белка только на 10—30%, следует помнить, что $\frac{2}{3}$ или, по крайней мере, $\frac{1}{2}$ жировых запасов расходуется на созревание гонад и лишь $\frac{1}{3}$ или $\frac{1}{2}$ на зимовку. Падение абсолютного количества белка в теле рыб приходится в основном на зимовку.

Из всех приведенных данных видно, что белки в энергетическом обмене рыб играют заметную роль. Удельный вес белка в энергетическом обмене рыб значительно ниже, чем у многих беспозвоночных (Мурав-

ская, 1968), но гораздо выше, чем у высших животных. Интересно, что интенсивность экскреции азота у рыб в 3,5 раза выше, чем у теплокровных (Gerking, 1952). Степень его участия в энергетическом обмене рыб определяется наличием резервных белков, уровнем белкового катаболизма, а также содержанием белков в пище. Являясь в теле рыб неспецифической формой энергии (по сравнению со специфическими формами — жиром и гликогеном), белки существенно влияют на характер энергетического обмена рыб в целом. Джеркинг (1952), например, считает, что большая лабильность жирового обмена рыб и, прежде всего, способность к чрезвычайно высоким темпам и большим масштабам жиронакопления в значительной степени объясняется способностью белков заменять жиры в энергетическом обмене. Об этом же свидетельствуют и данные Г. С. Карзинкина (1952).

До сих пор мы сопоставляли траты жира и белка в энергетическом обмене рыб в те периоды годового цикла, когда энергетический баланс в организме отрицательный. Опыты по потреблению кислорода и экскреции азота позволяют выяснить степень использования белка в энергетическом обмене рыб в любой период годового цикла. С этой целью осенью 1967 г. З. А. Муравской (1967) было проведено соответствующее исследование на трех видах черноморских рыб (табл. 34).

Т а б л и ц а 34

Вид	Потребление O ₂ , мг/г массы в сутки	Экскреция азота, мг/г в сутки	Процент белка в энергетическом обмене
Ставрида . . .	0,373±0,022 (19)	0,201±0,013 (18)	43,57±2,32
Смарида . . .	0,233±0,025 (11)	0,175±0,001 (11)	31,95±1,74
Скорпена . . .	0,157±0,020 (13)	0,052±0,003 (14)	65,65±6,39

Примечание. В скобках дано число исследованных рыб.

Из данных табл. 34 видно, что в энергетическом обмене смариды и ставриды от 30 до 40% потребляемого кислорода идет на окисление белка и продуктов белкового катаболизма, у скорпены эта величина достигает 60—70%. Вероятно, полученные величины следует считать завышенными. Во-первых, при расчетах принимается, что весь экскретируемый азот у рыб полностью окис-

лен. На самом деле это, вероятно, не так. Во-вторых, трудно установить, какой процент в жидких выделениях составляет слизь. В-третьих (что важно, однако, только для подвижных рыб — смариды и ставриды), данные получены в условиях стандартного обмена, при активном обмене резко возрастает роль специфического источника энергии — жира. Тем не менее из приведенных данных видно, что у подвижных рыб роль белка в энергетическом обмене заметна, а у малоподвижной скорпены она исключительно велика. Интересно, что в аналогичных опытах М. Н. Кривобока (1953) на малоподвижных рыбах — карпах и сазанах — степень участия белков в энергетическом обмене выражалась цифрами 55—90%, т. е. была близкой к той, которую З. А. Муравская получила на скорпене.

Таким образом, экологические условия откладывают огромный отпечаток на особенности энергетического обмена рыб. У подвижных рыб основным источником энергии являются небелковые вещества (главным образом жир, а также гликоген), у малоподвижных большую роль играет белок. Выше мы рассматривали роль жира и гликогена в энергетике малоподвижных рыб. Было отмечено, что бросковые движения эти рыбы осуществляют за счет гликогена. В состоянии же покоя или слабой активности (в котором карпы, караси и сазаны пребывают почти все время) эти рыбы в качестве основного источника энергии используют белок. Жир становится основным источником энергии у них лишь в период зимовки.

Естественно, что уровень белкового обмена у малоподвижных рыб лишь относительно выше, чем у подвижных. Из табл. 34 видно, что экскреция азота у смариды и ставриды в 3—4 раза выше, чем у скорпены (всюду сравниваются рыбы сходной массы). Подобные данные З. А. Муравская (1967) получила на смариде и скорпене и при сопоставлении уровней белкового катаболизма в опытах по длительному голоданию рыб.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СУММАРНЫХ ДАННЫХ ПО ЖИРОНАКОПЛЕНИЮ И БЕЛКОВОМУ РОСТУ ДЛЯ АНАЛИЗА ОБЕСПЕЧЕННОСТИ РЫБ ПИЩЕЙ

При совместном рассмотрении жиронакопления и белкового роста у рыб обращает на себя внимание тесная взаимосвязь этих процессов, поэтому анализ каждо-

го из них в отдельности правомочен лишь с известными оговорками.

Это отчетливо видно на примере исследования обеспеченности рыб пищей.

Сравним между собой азовскую и черноморскую хамсу. Ко времени завершения нагула в теле азовской хамсы содержится 20—30% жира, в то время как у черноморской хамсы оно приблизительно в 2 раза ниже (10—15%). Концентрация кормового планктона летом в Азовском море достигает 200—500, а в Черном море всего лишь 100—150 мг/м³. Казалось бы, все эти данные говорят о лучшей обеспеченности хамсы пищей в Азовском море по сравнению с Черным.

Однако темп линейного роста у черноморской хамсы значительно выше, чем у азовской. Так, сеголетки черноморской хамсы осенью достигают длины 70, двухлетки — 105 и трехлетки — 115 мм; длина этих возрастных групп азовской хамсы соответственно равна 60, 80 и 90 мм. Это свидетельствует о принципиально различных путях использования пищи и различной направленности обмена у обоих подвигов. Исходя из данных по линейному и весовому росту, белковый рост черноморской хамсы в 2,5 раза выше, чем у азовской. Таким образом, если судить об обеспеченности хамсы пищей по белковому росту, то можно прийти к заключению прямо противоположному тому, которое сделано при сравнении уровней жировых запасов у обеих рас.

Для определения общего эффекта потребления пищи азовской и черноморской хамсой рассмотрим полученные нами данные по белковому росту и жиронакоплению каждого из подвигов, выразив эти данные в калориях. На рис. 98 видно, что изменения калорийности на протяжении всех лет жизни у обоих подвигов хамсы поразительно сходны. Приросты абсолютной калорийности у азовской и черноморской хамсы, а следовательно и обеспеченность их пищей, оказываются очень близкими.

Таким образом, представление о лучшей обеспеченности пищей хамсы в Азовском море по сравнению с Черным неверно. В Азовском море более высокая концентрация корма, поэтому в определенном объеме воды может прокормиться большее количество хамсы, чем в Черном, но это характеристика, говорящая о количестве корма на данной акватории, а не об обеспеченности этим кормом рыб.

Еще более неожиданные результаты получаются при сопоставлении абсолютной калорийности азовской и черноморской хамсы с калорийностью средиземноморского анчоуса. Средиземное море имеет исключительно бедную кормовую базу: концентрация планктона в нем не превышает в среднем 50 мг/м^3 . Жирность средизем-

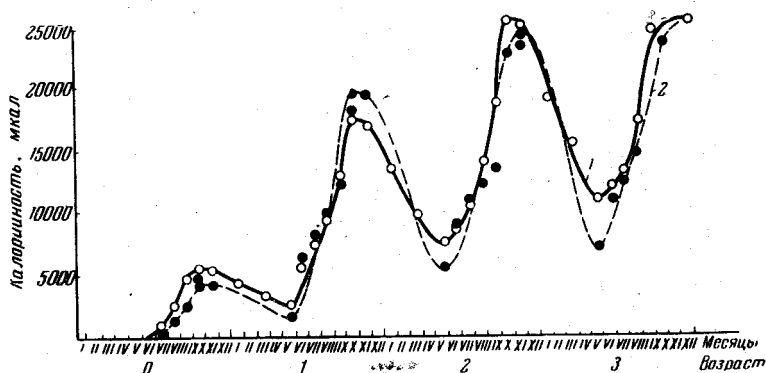


Рис. 98. Изменение абсолютной калорийности у черноморской (1) и азовской (2) хамсы.

номорского анчоуса составляет обычно всего лишь 1—3% массы тела. Сеголетки анчоуса к октябрю достигают 80 мм длины, двухлетки — 120, а трехлетки — 135 мм (Fage, 1937; Demir, 1965; Arrignon, 1966). Это соответствует массе 4400, 16600 и 21000 мг. Если принять содержание белка в теле средиземноморского анчоуса равным 20%, а жира 3%, то расчеты покажут, что абсолютная калорийность рыб трех возрастных групп соответственно составит 4800, 18200 и 21300 кал. Эти величины почти точно соответствуют величинам абсолютной калорийности азовской и черноморской хамсы, приведенным на рис. 98. Следовательно обеспеченность пищей средиземноморского анчоуса такая же, как хамсы в Азовском и Черном море¹.

Таким образом, завоевание анчоусом новых ареалов, приведшее к внутривидовой дифференцировке и изменению соотношения между масштабами белкового роста и жиронакопления, совершенно не отразилось на обес-

¹ Л. А. Дука (1964) нашла, что у личинок хамсы в Черном и Средиземном морях значения рационов близкие.

печенности рыбы пиццей. В связи с этим можно высказать предположение, что проникновение анчоуса из Средиземного моря в Черное, а из Черного в Азовское, по-видимому, было полезно в смысле расширения ареала, но не дало азовской и черноморской хамсе каких-нибудь преимуществ в использовании кормовой базы.

Так обстоит дело при сопоставлении показателей обеспеченности пиццей различных подвидов одного и того же вида. В принципе при сравнении обеспеченности пиццей различных популяций (в пределах одной и той же формы) или при изучении межгодовых колебаний обеспеченности пиццей одних и тех же популяций также следовало бы пользоваться суммарными данными по жиронакоплению и белковому росту. На это указывает также Г. П. Сигиневич (1967). Но здесь дело обстоит гораздо сложнее, так как необходимы систематические данные по белковому, весовому и линейному росту различных возрастных групп исследуемых рыб. Получение же таких данных с достаточной степенью точности связано с большими трудностями. Все же на ряде водоемов данные по темпу линейного или весового роста с успехом использовались для оценки обеспеченности рыб пиццей (Gerking, 1952; Желтенкова, 1964; Дементьева, 1953; Земская, 1961 и др.), но в большинстве своем они ограничивались анализом межгодовых, а не популяционных колебаний.

По-видимому, справедливо указание В. В. Васнецова (1947), что у рыб, достигших половой зрелости, жиронакопление лучше, чем рост, отражает условия нагула (точно так же, как у неполовозрелых, по-видимому, рост лучше отражает эти условия, чем жиронакопление). Все это позволяет считать, что данные по интенсивности жиронакопления и уровню жировых запасов все же могут и сами по себе, с известным приближением, быть индикаторами обеспеченности половозрелых рыб пиццей (при сравнении ее межгодовых и популяционных колебаний внутри одной расы, а не при сопоставлении различных рас). Однако всюду, где к данным по жиронакоплению могут быть добавлены данные по росту рыб, следует давать суммарную оценку обеспеченности пиццей.

Для большинства изученных нами видов рыб отсутствуют точные и систематические данные по линейному и весовому росту, которые можно было бы использовать при оценке межгодовых и популяционных колебаний

обеспеченности пищей. Наиболее достоверные данные имеются по сеголеткам азовской хамсы (Корнилова, 1958; Тараненко, 1966), сеголеткам и двухлеткам черноморской хамсы (Майорова, 1951; Данилевский, 1964), а также сеголеткам и двухлеткам мелкой ставриды (Ревина и Сафьянова, 1966). Сеголетки азовской хамсы имели наименьшую длину в 1953—1955 гг., т. е. в те годы, когда наблюдалась и минимальная жирность рыбы. Несомненно, это связано с общим ухудшением состояния кормовой базы в указанные годы. В последующие годы жирность и темп роста сеголетков азовской хамсы повысились. Особенно интенсивными эти процессы стали в 60-е годы. Судить об условиях нагула хамсы в Азовском море по темпу роста старших возрастных групп трудно, так как в последние годы в Азовском море наблюдаются массовые заходы черноморской хамсы (Данилевский, 1964), а это приводит к значительному увеличению размеров старших возрастных групп в уловах.

Линейные размеры сеголетков и двухлетков черноморской хамсы изменяются так же, как и у азовской. Наименьшая длина рыб наблюдалась в 1953—1958 гг., а в последующие годы линейные размеры черноморской хамсы увеличились. Сходные данные получены по темпу роста сеголетков и двухлетков ставриды, а также годовиков шпрота (Димов, 1965). Следовательно, улучшение обеспеченности рыб пищей в Азовско-Черноморском бассейне в 60-е годы представляет общее явление для планктоноядных рыб.

Накопление многолетних материалов по росту и жиронакоплению различных возрастных групп и различных популяций черноморских рыб позволит в недалеком будущем дать суммарную оценку обеспеченности их пищей на основании точного определения параметров, характеризующих оба исследуемые процесса.

СВЯЗЬ БЕЛКОВОГО РОСТА И ЖИРОНАКОПЛЕНИЯ С ПРИРОСТОМ МАССЫ РЫБ

У рыб на протяжении значительной части годового цикла изменение массы тела определяется в основном изменением содержания белка и воды и мало связано с изменением содержания жира. Однако следует специально остановиться на том периоде годового цикла,

в который у рыб происходит интенсивное накопление жира. Таким периодом для рыб Азовско-Черноморского бассейна является период посленерестового (или предмиграционного) нагула.

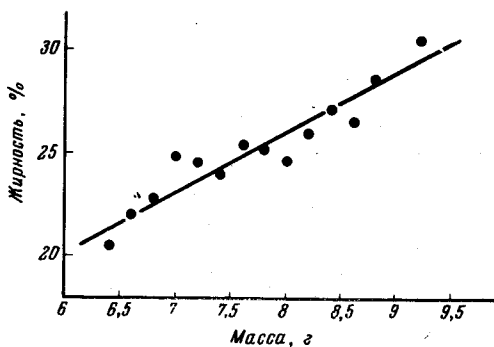


Рис. 99. Соотношение между жирностью и массой азовской хамсы размером 94—96 мм в октябре 1961 г.

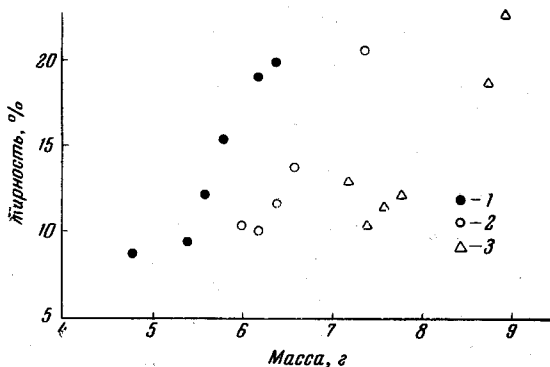


Рис. 100. Соотношение между жирностью и массовой азовской хамсы размером 86—100 мм в августе — октябре 1955 г.:

1 — 86—90 мм; 2 — 91—95 мм; 3 — 96—100 мм.

Сопоставим содержание жира (в % массы тела) и массу одноразмерных групп исследованных нами рыб в посленерестовый период (рис. 99—105). Из приведенных материалов видно, что соотношение между жирностью и массой одноразмерных групп рыб носит раз-

ный характер. Так, у азовской хамсы это соотношение представляет собой прямую линейную зависимость с высоким коэффициентом корреляции (0,8). У одно-размерных групп ставриды никакой зависимости между

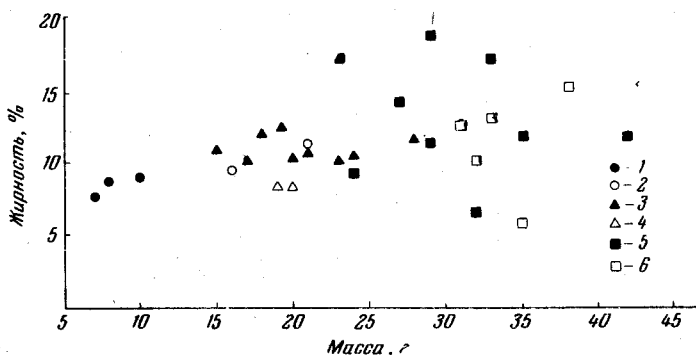


Рис. 101. Соотношение между жирностью и массой черноморской ставриды размером 91—150 мм в августе—октябре 1961 г.:

1 — 91—100 мм; 2 — 101—110; 3 — 111—120; 4 — 121—130; 5 — 131—140; 6 — 141—150 мм.

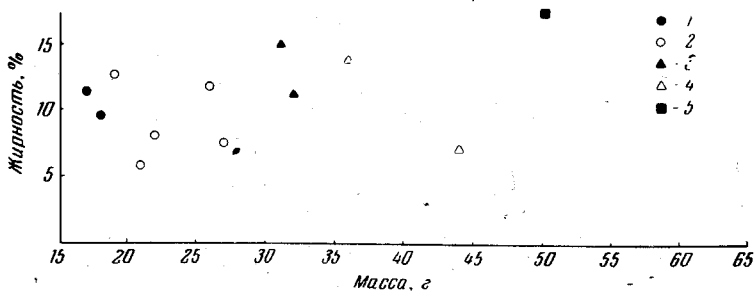


Рис. 102. Соотношение между жирностью и массой барабули размером 91—140 мм в августе—октябре 1961 г.

Условные обозначения те же, что и на рис. 101.

жирностью и массой рыб не прослеживается. То же можно сказать о барабуле. У этой рыбы как будто бы намечается тенденция к обратной зависимости между жирностью и массой, однако для установления такой зависимости материала оказалось недостаточно. Наиболее сложная картина наблюдается у шпрота. У рыб небольших размеров (60—75 мм) обратная зависимость

между жирностью и массой одноразмерных групп выражена достаточно четко. У рыб средних размеров (75—90 мм) такая зависимость отсутствует. Наконец,

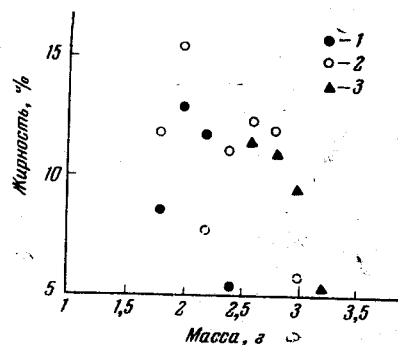


Рис. 103. Соотношение между жирностью и массой шпрота размером 61—75 мм в апреле — июне 1961 г.: 1— 61—65 мм; 2— 66—70; 3— 71—75 мм.

посленерестовый период. Известно, что у азовской хамсы в этот период годового цикла линейный рост прекращается, белковый обмен стабилизируется и

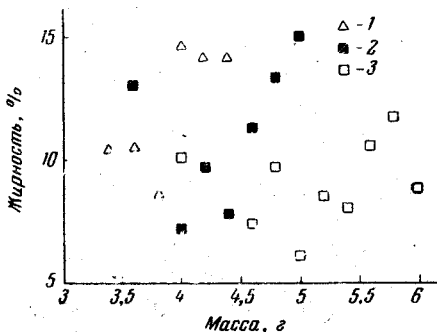


Рис. 104. Соотношение между жирностью и массой шпрота длиной 76—90 мм в апреле — июне 1961 г.: 1— 76—80 мм; 2— 81—85; 3— 86—90 мм.

метаболизм переключается на синтез жира. Поэтому приращение массы у хамсы в посленерестовый (предмиграционный) период целиком зависит от темпов

у крупного шпрота (90—100 мм), как и у хамсы, наблюдается четкая положительная зависимость между массой и жирностью.

Итак, на первый взгляд может показаться, что приведенные результаты слишком противоречивы, чтобы их можно было связать с каким-то определенным фактором. Однако это, по-видимому, не так.

Рассмотрим особенности метаболизма изученных видов рыб в по-

накопления жира. У ставриды и барабули, напротив, в посленерестовый период белковый обмен не стабилизируется, интенсивные процессы жиронакопления и белкового роста протекают параллельно. Поэтому увеличение массы у этих рыб определяется двумя факторами: приростом белка и накоплением жира, причем масшта-

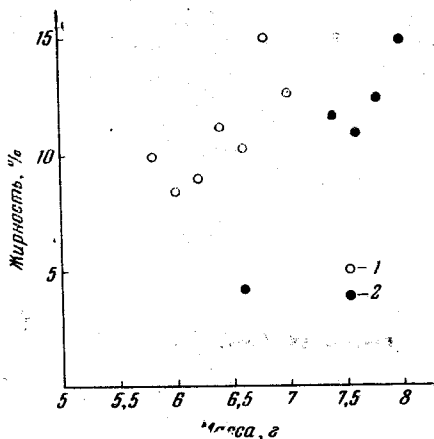


Рис. 105. Соотношение между жирностью и массой шпрота длиной 91—100 мм в апреле—июне 1961 г.:

1 — 91—95 мм; 2 — 96—100 мм.

бы обоих процессов приблизительно одинаковы. У шпрота в посленерестовый период накопление жира также происходит параллельно с белковым ростом. Однако у этой рыбы в рассматриваемый период большие возрастные различия в соотношении темпов обоих процессов. У младших возрастных групп интенсивность белкового роста значительно преобладает над интенсивностью жиронакопления; с возрастом метаболизм сдвигается в сторону преобладания жиронакопления над белковым ростом.

Таким образом, характер соотношения жирности и массы одноразмерных групп рыб в посленерестовый период находится в непосредственной зависимости от соотношения интенсивности белкового роста и жиронакопления в этот период. У рыб, обмен веществ которых сдвинут в сторону преобладания жиронакопления над белковым ростом (хамса, старшие возрастные группы шпрота), прямая зависимость между жирностью и мас-

сой тела выражена достаточно четко. У рыб, белковый рост и жиронакопление которых сбалансированы (ставрида, барабуля, средние возрастные группы шпрота), зависимость между жирностью и массой отсутствует. У рыб, обмен веществ которых сдвинут в сторону преобладания белкового роста над жиронакоплением (младшие возрастные группы шпрота), наблюдается обратная зависимость между жирностью и массой.

В свете этих данных по иному воспринимаются противоречивые литературные материалы о связи жирности и массы (или упитанности) рыб. По-видимому, связь между жирностью и коэффициентом упитанности отсутствует или слабо прослеживается именно у тех видов рыб, у которых процессы роста и жиронакопления не разобщены во времени. У рыб с резким преобладанием жиронакопления над белковым ростом в определенный период годового цикла коэффициент упитанности должен быть тесно связан с жирностью. Для таких рыб при оценке содержания жира в теле можно использовать коэффициенты упитанности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОСТОЯНИЯ РЫБ В РАЗЛИЧНЫЕ ПЕРИОДЫ ГОДОВОГО ЦИКЛА

Мы рассмотрели более или менее подробно некоторые общие особенности динамики содержания жира и белкового роста различных азовско-черноморских рыб, а также исследовали изменения отдельных биохимических показателей, дающих представление о состоянии организмов и популяций. Результаты исследования позволяют дать сжатую комплексную физиолого-биохимическую характеристику состояния популяций рыб в различные периоды годового цикла, а также ответить на ряд других вопросов, поставленных во введении. Вначале мы рассмотрим наиболее общие особенности этих периодов, которые сходны у всех исследованных видов рыб независимо от различий их экологии, а затем покажем их специфичность у различных экологических групп.

Годовые циклы рыб сформировались в процессе естественного отбора и тесно связаны с условиями существо-

вания видов и популяций. Из внешних факторов особенно большое влияние на формирование годовых циклов рыб оказали сезонные ритмы температуры, газового и солевого режимов, обеспеченность пищей и т. д. В связи с этим основные процессы жизнедеятельности рыб — созревание и нерест, рост, накопление энергетических резервов — оказались приуроченными к наиболее благоприятным сезонам года. Обычно в эти сезоны наблюдается высокая обеспеченность рыб пищей, позволяющая с наибольшей эффективностью осуществлять конструктивные процессы обмена. Для теплолюбивых рыб периоды созревания, нереста, роста и нагула ограничены «термическими рамками теплого времени года» (Марти, 1948).

Поскольку репродуктивный процесс, как указывалось, есть тот внутренний стержень, вокруг которого вращается вся биология вида (Мейен, 1939), характеристику годового цикла рыб целесообразно начать с подготовки к размножению.

Преднерестовый период. Для этого периода наиболее характерны интенсивные процессы белкового синтеза, связанного с дифференцированием и ростом генеративной ткани. «Пластический материал» для формирования половых продуктов рыбы черпают из пищи и из тех резервов, которые образуются в организме в предшествующие периоды. В частности, из резервных белков для синтеза генеративной ткани интенсивно используется сывороточный альбумин, а также α -глобулин. В сыворотке крови наряду со снижением концентрации белка увеличивается гетерогенность белковых фракций, свидетельствующих о транспорте к половым железам специфических продуктов обмена. В крови высока концентрация углеводов и фосфорных соединений.

Основными источниками энергии для белкового синтеза в преднерестовый период являются жировые резервы, накапливаемые в значительных количествах в организме рыбы, а также энергия пищи. Во время мобилизации энергии абсолютное и относительное количество жира в теле рыбы снижается. Особенно интенсивно это снижение на первых стадиях развития гонад, поскольку процессы дифференцирования половых продуктов оказываются более «энергоемкими», чем процессы роста. Часть жира используется не в энергетическом, а в пластическом обмене, участвуя в образовании желтка овоцитов. Из резервных жиров наиболее интенсивной мобилизации

подвержены жиры, в состав которых входят полиненасыщенные жирные кислоты. Вследствие этого у большинства рыб на протяжении преднерестового периода степень ненасыщенности жиров понижается. Из липидов «жировых депо» наиболее интенсивно используются триглицериды, которые являются основной формой аккумуляции резервной энергии в теле рыб. Кроме того, в процессе синтеза генеративной ткани используются и структурные жиры — фосфолипиды. К моменту завершения формирования половых продуктов жировые резервы рыб оказываются сильно израсходованными, и если интенсивность питания достаточно велика, начинается процесс накопления жира. Таким образом, минимальное содержание жира в теле рыбы приходится на преднерестовый период.

У многих видов параллельно с формированием половых продуктов происходит интенсивный белковый синтез, связанный с линейным и объемным ростом рыбы, а также рост количества минеральных веществ. Вследствие этого увеличивается тканевая ферментативная активность, в частности активность щелочной фосфатазы чешуи. Уровень тканевого дыхания повышается.

По данным ряда исследователей (Гербильский, 1965; Баранникова, 1965 и др.), у рыб резко возрастает активность нейрогуморальной системы, прежде всего преоптико-гипофизарно-тиреоидно-интерреналовой системы «корреляторов», оказывающей гонадотропное воздействие на рыбу. Резкие сдвиги в нейро-эндокринной системе приводят к изменению ряда стабильных характеристик состояния организма, в частности к изменению клеточной и тканевой теплоустойчивости (Алтухов, 1962).

Преднерестовый период разделяется у большинства рыб на два подпериода. Первый (начальный) связан в основном с дифференцировкой половых продуктов и началом трофоплазматического роста (малый рост), второй (конечный) с основным трофоплазматическим ростом (большой рост). Соответственно этим подпериодам изменяется и физиолого-биохимическая характеристика состояния популяций. В первый подпериод наблюдается наиболее значительное падение содержания жира в теле рыбы, во второй — наиболее интенсивны процессы белкового роста. Экологически эти подпериоды также резко различаются. В первый подпериод рыбы обычно поднимаются из глубин в поверхностную зону моря, где начи-

нают интенсивно нагуливаться. Во второй подпериод они либо подходят к берегам, либо совершают протяженные и дружные нерестовые миграции, продолжая интенсивно нагуливаться.

Нерестовый период. Это переломный период в годовом цикле рыб как с точки зрения их экологии, так и с точки зрения обмена веществ. Именно в этот период у большинства рыб происходит изменение направленности обмена. Поскольку у большинства азовско-черноморских рыб порционное икрометание, нерест у них растянут (до трех месяцев). В нерестовый период выметывание половых продуктов чередуется с созреванием очередных порций, которых может быть три, а по последним данным (Овен, 1961) и значительно больше. Выметывание половых продуктов и созревание следующих порций, естественно, связаны с большими энергетическими затратами. Тем не менее нерестовый период у азовско-черноморских рыб в целом проходит на фоне интенсивных процессов накопления жировых запасов и белкового роста. Это свидетельствует об исключительно высоком в нерестовый период уровне метаболизма у рыб, позволяющем осуществлять с достаточной интенсивностью как катаболические, так и анаболические процессы. Это согласуется с данными Л. Л. Хамайдэ (Лебедев, 1940), показавшей, что потребление кислорода у хамсы в нерестовый период выше, чем в остальные периоды годового цикла. По данным Г. Н. Юркевича (1969), у скорпены в нерестовый период значительно увеличивается интенсивность тканевого дыхания.

Высокий уровень метаболизма в нерестовый период у большинства азовско-черноморских видов рыб достигается за счет интенсивного потребления пищи. В этот период у азовско-черноморских рыб интенсивность питания не только не уменьшается, но и заметно увеличивается по сравнению с предшествующим периодом. У рыб наблюдается так называемый нерестовый жор. Сходное явление отмечено у многих видов рыб в других бассейнах.

Если преднерестовый период характеризуется отрицательным энергетическим балансом, то в нерестовый период у рыб устанавливается стойкий положительный энергетический баланс. Лишь у тех рыб, которые совершенно не питаются в период нереста (самцы бычков, например), энергетические (содержание жира) и пластические (содержание белка в различных органах, а также в сыворотке кро-

ви) запасы настолько истощаются, что это приводит к гибели рыбы.

Посленерестовый период. Этот период проходит у большинства азовско-черноморских рыб под знаком интенсивного накопления жировых запасов, необходимых для обеспечения нормального существования в последующие периоды годового цикла, когда потребление пищи прекращается полностью или в значительной степени сокращено. Такими периодами являются зимовальная миграция и зимовка. Поэтому посленерестовый период часто называют периодом предмиграционного или предзимовального нагула. Этим значение посленерестового периода не ограничивается. Значительная часть накопленных жировых запасов используется рыбой при формировании половых продуктов после окончания зимовки (Никольский, 1963). Этот период имеет непосредственное отношение и к процессам воспроизводства рыбы.

Интенсивное накопление жира в посленерестовый период достигается не путем снижения активности рыбы, а путем поддержания ее высокого уровня. Этот высокий уровень обеспечивается интенсивным потреблением пищи. По аналогии с высшими животными его можно назвать гиперфагией. К концу посленерестового нагула жировые запасы рыбы достигают максимальных величин. В жировых депо накапливаются, главным образом, высоконасыщенные жиры (в первую очередь, триглицериды). В мышцах и печени рыб значительно возрастает содержание гликогена, АТФ и креатинфосфата.

В это же время восстанавливается белковая картина сыворотки крови, изменившаяся в преднерестовый период (концентрация сывороточных белков повышается, а белковый состав сыворотки стабилизируется). У ряда рыб белковый рост, связанный с линейным и объемным ростом рыбы, продолжается, но его интенсивность в этот период ниже, чем интенсивность жиронакопления.

Активность нейро-эндокринной системы у рыб, обусловившей подготовку и осуществление репродуктивного процесса, резко снижается. Клеточная и тканевая теплоустойчивость рыб возвращается к существовавшему до нереста уровню.

Если в начале посленерестового периода рыбы держатся разреженно, то по мере накопления жировых запасов они концентрируются в плотные косяки, образующие миграционные или зимовальные скопления.

Зимовальная миграция или откочевка, характеризуется прекращением интенсивного нагула (продуцирующее питание заменяется поддерживающим) и полной стабилизацией обмена. В этот период жиронакопление и белковый рост отсутствуют, активность щелочной фосфатазы чешуи резко падает, белковый состав сыворотки крови стабилен. Рыбы активно (миграция) или пассивно (откочевка) возвращаются на места зимовки.

Зимовка. В период зимовки уровень метаболизма у рыб резко понижен. Потребление кислорода рыбой и тканевое дыхание гораздо ниже, чем в остальные периоды. Питание прекращено полностью или в значительной степени сокращено. Жировые запасы, обеспечивающие нормальную жизнедеятельность организма в этот период годового цикла, неуклонно сокращаются. Степень насыщенности жиров у зимующих рыб максимально высокая, что является своего рода компенсаторной реакцией на низкую температуру воды. Наряду с жирами мобилизуется значительная часть резервного белка, участвующего как в пластическом, так и в энергетическом обмене. Содержание гликогена и фосфорных макроэргических соединений минимально. Активность щелочной фосфатазы чешуи низкая, белковый состав сыворотки крови стабилен.

Несмотря на суровые условия среды и низкий уровень обмена, в организме идут формообразовательные процессы, связанные с начальной дифференцировкой генеративной ткани — массовым образованием овоцитов из оогоний, что в немалой степени определяет характер дальнейшей подготовки рыб к нересту.

Таким образом, зимовка рыб представляет собой вовсе не пассивный, как у многих зимоспящих животных, а достаточно активный конструктивный процесс, тесно связанный со всеми остальными периодами годового цикла.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИЧНОСТЬ СЕЗОННЫХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ РИТМОВ У РЫБ. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ РЫБ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП

Характеристика физиолого-биохимических особенностей различных периодов годового цикла даже для изученных азовско-черноморских рыб является лишь общей

схемой, дающей целый ряд исключений. Еще больше исключений выявляется при более широком рассмотрении особенностей сезонных циклов рыб с привлечением данных по другим водоемам. Так, в преднерестовый период у многих рыб наблюдается интенсивное жиронакопление, в нерестовый — отсутствие роста, в посленерестовый — интенсивный белковый рост или падение жирности. У многих видов рыб зимовальные миграции и зимовки вообще отсутствуют. У тех же рыб, которые зимуют, интенсивность обмена также может быть совершенно различной, так как одни рыбы в этот период ведут себя активно (в Черном море — шпрот, сельдь, крупная ставрида), другие находятся в состоянии, близком к оцепенению.

Все это лишний раз предостерегает от чрезмерного увлечения схемами. Сезонные физиологические ритмы у рыб так же разнообразны, как разнообразен их образ жизни. Лишь конкретный анализ различных экологических групп рыб позволяет выявить действительную специфичность сезонных ритмов и отдельных периодов годового цикла и в какой-то степени систематизировать их.

В основе физиологических ритмов рыб, несомненно, лежит обеспеченность пищей (если понимать эту обеспеченность в широком смысле). На обеспеченность пищей, так сказать, в глобальном масштабе больше всего влияют климатические факторы (Никольский, 1967), поэтому физиологические ритмы внешне тесно связаны именно с ними.

Во всех климатических зонах, кроме тропической, наибольшее влияние на сезонные колебания обеспеченности пищей оказывает температурный режим. Кроме того, температура непосредственно влияет на интенсивность обмена рыб. Вот почему в пределах даже одной зоны именно температурный режим определяет направленность физиологических ритмов у рыб. Это хорошо видно на примере теплолюбивых и холодолюбивых рыб Черного моря. У этих рыб направленность физиологических процессов на протяжении года прямо противоположна.

Если температура в пределах климатической зоны определяет направленность метаболизма, то его интенсивность (в пределах этой же зоны) зависит в основном от состояния кормовой базы (количества и качества корма) и возможностей ее усвоения. Именно поэтому мигранты, имеющие более широкий ареал, чем жилые рыбы, а среди мигрантов — хищники, более интенсивно потреб-

ляющие пищу, характеризуются более широкой амплитудой сезонных физиологических ритмов. Особенно широка она у рыб, резко меняющих на протяжении года условия существования.

В настоящем исследовании мы подробно рассматривали различия между формами, ведущими разный образ жизни (теплолюбивые и холодолюбивые рыбы; мигранты и жилые; хищники, планктонофаги и бентофаги; обитатели придонных слоев и пелагиали и т. д.). Следует специально остановиться на рыбах, различающихся степенью функциональной активности, или подвижности.

Известно, что эволюция подвижности связана, прежде всего, с изменениями активного энергетического обмена, проявляющегося сильнее всего на организменном уровне. Однако данные, полученные в отделе физиологии Института биологии южных морей (Муравская, 1967; Белокопырин, 1968; Юркевич, 1968), показывают, что эти изменения затрагивают также стандартный и основной обмен. Подвижные рыбы — ставрида и смарида — при стандартном и основном обмене потребляют в 2—3 раза больше кислорода, чем малоподвижная скорпена. У ставриды и смариды по сравнению со скорпеной в 2 раза выше и тканевое дыхание. Эти данные согласуются с данными Н. А. Вержбинской и М. В. Савиной (1965), показавшими, что у подвижных рыб более высокий уровень окислительного фосфорилирования по сравнению с малоподвижными.

Наряду с энергетическим обменом у активных рыб повышен и пластический обмен. У пелагической подвижной хамсы, например, не только потребление кислорода, но и пищевые рационы и экскреция азота гораздо выше, чем у малоподвижных прудовых рыб. Экскреция азота у активных рыб (ставрида и смарида) оказалась в 2—3 раза выше, чем у малоактивной скорпены. Сходные данные получены на пресноводной пелагической рыбе — верховке.

У малоактивных рыб большой удельный вес в энергетическом обмене имеет белок. У активных рыб, требующих высоких энергетических затрат, основную роль в этом обмене играет наиболее калорийное топливо организма — жир. Этим и определяется то, что у активных рыб содержание жира в теле намного выше, чем у малоактивных, и более резкие колебания жирности на протяжении годового цикла. Основные запасы жира у актив-

ных рыб локализуются в мышцах и брюшной полости, у малоактивных — гораздо чаще в печени.

Значительные различия наблюдаются и в качественном составе жира. В составе жиров активных рыб преобладают легко мобилизуемые триглицериды, а у малоактивных — стерины и фосфолипиды. Жир активных рыб обладает более высокой степенью ненасыщенности, а следовательно, и реакционноспособности и повышенным содержанием полиненасыщенных жирных кислот, главным образом, гексаеновой. Содержание жира у активных рыб значительно превышает содержание гликогена, у малоактивных такого превышения нет. При плавании активные рыбы в основном используют жир, малоактивные — гликоген. Основные запасы гликогена у активных рыб находятся в мышцах, у малоактивных — в печени. В мышцах активных рыб значительно более высокий уровень фосфорных соединений (прежде всего, креатинфосфата и АТФ). Выше у них и АТФ-азная активность.

Повышенный уровень энергетического и пластического обмена у активных видов обеспечивается усиленной работой транспортной системы: у активных рыб повышенное количество эритроцитов и содержание гемоглобина, более высокое содержание альбуминовой фракции в сывороточных белках, повышенная концентрация сахара, фосфорных соединений, аминного азота и свободных жирных кислот.

По данным Е. М. Крепса и др. (1963), концентрация сфингомиелина в нервной системе у активных рыб значительно выше, чем у малоактивных, что говорит о функционально более развитой нервной системе у первых. Реактивность эндокринной системы у подвижных рыб также выше, чем у малоподвижных.

Ясно, что перечисленными признаками различия между активными и малоактивными формами не исчерпываются. Но и приведенных различий достаточно, чтобы показать, что адаптация к повышенной активности у рыб приводит к полной перестройке, исключительной интенсификации обмена и захватывает самые разнообразные его стороны.

Своеобразная физиологическая конвергенция произошла при формировании так называемых тощих рыб. В эту группу входят рыбы, далекие в систематическом отношении (тресковые, бычковые, скорпеновые и др.), но обитающие исключительно в придонных слоях. Все они

обладают малыми жировыми запасами, причем эти запасы почти целиком сконцентрированы в печени. Мы предполагаем, что малые жировые запасы тощих рыб — своеобразное приспособление к понижению плавучести. Высокая же концентрация их в печени — наиболее «реактивном» органе — несомненно, компенсация за малые жировые запасы. Большинство тощих рыб — малоактивные формы, так что им свойственны все те физиолого-биохимические особенности, которые мы перечислили выше¹. Вероятно, для них характерна высокая оборачиваемость ряда веществ в организме. Таким способом тощие рыбы обеспечивают себя достаточным количеством энергии и пластического материала. Н. И. Куликова (1968), например, показала, что у бычков наблюдается очень высокая концентрация жира в плазме.

Сопоставляя между собой активных и неактивных рыб, мы в основном брали формы, резко отличающиеся многими важными особенностями биологии. Однако такое сопоставление интересно провести и на близких по своей биологии формах, например, на близких видах, относящихся к одному роду. В этом случае также можно обнаружить пути, по которым идет физиологическая дивергенция. Мы уже указывали, что между пятью видами азовских бычков, относящихся к роду *Gobius*, существуют четкие различия в йодных числах жира печени, тесно связанные с уровнем их энергетического обмена. Последний же находится в зависимости от газового режима, специфичного для каждого из исследованных видов. У всех пяти видов существуют различия в интенсивности потребления кислорода. Значительные различия в потреблении кислорода существуют между близкими видами азовских бычков — сирманом и кругляком. Кругляк обитает на твердых грунтах (преимущественно ракушечнике), в зоне которых наблюдается высокое напряжение кислорода. Сирман, в отличие от кругляка, обитает на илах, в которых наблюдается постоянный дефицит кислорода. Вследствие этого у сирмана пониженный по сравнению с кругляком уровень энергетического обмена и значительно большая доля кожного дыхания (36% против 13%).

Известно, что интенсивность кожного дыхания не за-

¹ Но при характеристике малоактивных форм мы использовали не только тощих рыб (!).

висит от концентрации кислорода в воде. Естественно, что кислородный порог у сирмана ниже, чем у кругляка, и он лучше переносит дефицит кислорода.

Однако во время заморозов, нередко охватывающих в летнее время огромные акватории Азовского моря, наблюдается гораздо более массовая гибель сирмана, чем кругляка. Объясняется это тем, что при снижении концентрации кислорода кругляк не может вынести наступившего дефицита и своевременно уходит в прибрежную более аэрированную зону. У сирмана при дефиците кислорода снижается интенсивность обмена и он хорошо переносит этот дефицит до тех пор, пока он не достигает пороговых величин, после чего наступает массовая гибель рыбы. Таким образом, на примере сирмана мы видим относительность приспособления и противоречие между адаптацией организма и популяции. То, что кажется преимуществом организма, оборачивается вредом для популяции. Именно поэтому численность сирмана в Азовском море значительно уступает численности кругляка.

ЛАБИЛЬНОСТЬ И УСТОЙЧИВОСТЬ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СОСТОЯНИЯ РЫБ

Большинство исследованных нами показателей в той или иной степени лабильны. Они обладают индивидуальной, популяционной, сезонной (а иногда и возрастной) изменчивостью. Вместе с тем они, как правило, устойчивы для каждой из рассматриваемых форм. Следовательно, мы можем рассматривать лабильность исследованных признаков или процессов как обеспечение относительной стабильности того или иного уровня организации живой системы, или его гомеостаза.

Один из наиболее наглядных примеров устойчивости исследованных физиолого-биохимических характеристик — это степень ненасыщенности жиров рыб. А ведь именно этот признак, по мнению многих авторов, не исследовавших его количественно на массовых выборках, крайне лабилен. Индивидуальная, популяционная и сезонная изменчивость йодных чисел жира азовско-черноморских рыб, как правило, не превышает 10%. Такая изменчивость в статистике квалифицируется как слабая. Интересно, что она оказывается более слабой, чем изменчивость клеточной и тканевой теплоустойчивости, которая, как показал Б. П. Ушаков (1964), является призна-

ком консервативным. По-видимому, сохранение устойчивости этого признака жира имеет важное значение для поддержания нормального жирового обмена в организме. Мы не хотим этим умалить значение изменчивости йодных чисел жира. Эта изменчивость имеет значение, в частности, для обеспечения теплоустойчивости организма при неблагоприятном температурном режиме. На этом примере мы видим иерархию гомеостазисов, существующую в организме и проявляющуюся при сопоставлении различных уровней организации.

Вторым примером устойчивого признака, исследованного нами, является белковый состав сыворотки крови рыб (точнее процентное соотношение отдельных белковых фракций в общей белковой смеси сыворотки)¹. Эта устойчивость проявляется во все периоды годового цикла, кроме преднерестового и нерестового, когда в организме происходят существенные сдвиги во многих физиолого-биохимических характеристиках. Индивидуальная и популяционная изменчивость белкового состава сыворотки крови у азовско-черноморских рыб с сентября по март не превышает 10%. Мало меняется она и в пределах одной популяции на протяжении посленерестового периода и зимовки. Эта устойчивость тем более удивительна, что кровь является наиболее лабильной тканью в организме. По-видимому, относительная стабильность белкового состава сыворотки крови рыб (как и других животных) связана с необходимостью поддерживать постоянство внутренней среды организма (принцип, сформулированный еще К. Бернарром). Содержание такого крайне лабильного компонента крови, как глюкоза, несмотря на все колебания, также выражается **константой**, т. е. устойчивой величиной (в данном случае константа, скорее всего, характеризует тот средний уровень, вокруг которого колеблется содержание глюкозы).

Чрезвычайно устойчивым в теле рыбы (как и у других животных) является относительное содержание белка. Вариабильность этого признака, как и двух рассмотренных выше, также не превышает 10%. Устойчивость общего содержания белка в организме отражает относительное постоянство содержания протоплазмы, структурной основой которой является прежде всего белок.

¹ Концентрации общего сывороточного белка, а следовательно, и отдельных белковых фракций сыворотки могут меняться довольно значительно.

Устойчивость содержания белка в теле рыбы обеспечивается сопряженным и разнонаправленным изменением содержания жира и воды. Сезонный цикл изменений жирности рыбы можно рассматривать как важнейшее средство поддержания постоянства относительного содержания белка. За счет мобилизации жира — основного аккумулятора энергии в организме — обеспечивается устойчивость пластической основы организма (из этого общего правила исключением являются лососевые и некоторые другие рыбы, которых мы рассматривали выше).

Липидные фракции также обладают разной степенью стабильности. Уровень основных резервных липидов — триглицеридов — крайне изменчив, структурных фосфолипидов — очень устойчив.

При большой мышечной активности, а также при голодании рыб, в энергетический обмен прежде всего вовлекаются углеводы. Однако запасы их в организме рыб малы и быстро исчерпываются, поэтому вслед за ними в энергетический обмен вступают жиры (а также резервные белки). На долю жиров приходится основная роль в обеспечении энергетического обмена рыбы. Лишь после исчерпания основных энергетических источников организма (что бывает при длительном голодании) в энергетический обмен вступают структурные белки. Таким образом система «углеводы — жиры — белки» представляет тройной барьер, который обеспечивает устойчивость организма при высоких функциональных нагрузках и при длительном голодании. Известные из классических курсов физиологии принципы «жиры сгорают в пламени углеводов» и «сберегающая роль жиров в отношении белков» как раз и отражают эту тройную систему «забуференности» организма от экстремальных воздействий.

До сих пор под устойчивостью чаще всего подразумевали слабую изменчивость физиолого-биохимических характеристик состояния рыб. Однако понятие устойчивости гораздо шире. Оно включает в себя и чрезвычайно изменчивые показатели при условии, что их изменчивость подчиняется определенному ритму. Следовательно, речь идет об устойчивости динамических характеристик состояния рыб, отражающих относительную стабильность ритмических процессов. В. В. Ковальский (1964) назвал эти характеристики «динамической стабильностью».

По сути дела, все физиологические ритмы рыб (как

и других животных), обладающие специфичностью, являются примерами такой «динамической стабильности». В нашем исследовании самые наглядные ее примеры — сезонный ритм изменения относительного и абсолютного содержания жира и абсолютного содержания белка (белковый рост). Сезонные ритмы изменений относительного содержания жира (жирности), несмотря на колебания, связанные с условиями обитания, специфичны для каждой экологической группы рыб. Сезонные ритмы изменений абсолютного содержания белка и жира специфичны для каждого вида. Эта специфичность определяется как по стержню, отражающему возрастной поступательный процесс, так и по фактическому отклонению от него, характеризующему сезонные особенности роста и жира накопления.

ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МЕТАБОЛИЗМА РЫБ

При анализе физиолого-биохимических особенностей состояния рыб мы нередко сталкивались с возрастными изменениями изучаемых признаков или процессов. Прежде всего, эти изменения касаются белкового роста, жира накопления и соотношения этих процессов.

Белковый рост с особенной интенсивностью происходит у сеголетков рыб. Начиная со второго года жизни, интенсивность белкового роста у рыб, как правило, затухает. С наступлением половой зрелости изменяется направление белкового роста; с возрастом удельный вес белкового синтеза в связи с созреванием половых продуктов увеличивается, а в связи с линейным и объемным ростом — падает. У рыб с длительным жизненным циклом в последние годы жизни наблюдается торможение белкового роста.

Такой тип белкового роста характерен и для большинства высших животных. Изучение элементов азотистого баланса у рыб показывает, что с возрастом потребление, утилизация, эффективность использования и экскреция азота у рыб снижаются. Это отражает, с одной стороны, затухание белкового обмена при старении рыб, с другой — свидетельствует об увеличении удельного веса диссимиляторных процессов. Сходные изменения испытывает и энергетический обмен рыб.

Однако несмотря на снижение интенсивности белкового роста, у очень многих видов рыб его скорость и

масштабы при старении либо продолжают оставаться еще значительными, либо вообще не уменьшаются. Это особенно относится к рыбам с короткой или средней продолжительностью жизни. У этих рыб белковый рост идет по параболе или прямой. У некоторых рыб с возрастом скорость и масштабы белкового роста даже увеличиваются. Эти данные говорят о том, что у рыб процессы белкового роста в старости продолжают с высокой интенсивностью. Такой вывод подтверждается исследованиями Г. Д. Бердышева (1967), показавшего, что у рыб в возрасте, близком предельному, сохраняется высокая РНК-азная и ДНК-азная активность, свидетельствующая об интенсивном белковом синтезе в организме. В этом, несомненно, большое своеобразие процесса старения рыб по сравнению с высшими животными. Отсутствие замедления и прекращения роста у рыб (а также у некоторых других водных животных) по сравнению с наземными Браун (1957) объясняет отсутствием ограничивающего влияния силы тяжести [Коржуев (1967) называет среду обитания водных животных «гипогравитационной» средой].

Другой своеобразной возрастной особенностью белкового обмена у рыб является его исключительно высокая пластичность. Благодаря этой пластичности различные популяции одного вида, обитающие в разных условиях, могут изменять темп роста и продолжительность жизни в несколько раз. Такие различия могут наблюдаться не только в разных водоемах, резко отличающихся климатическими условиями, но и в различных участках одного и того же водоема. Наглядным примером этого являются мелкая и крупная формы черноморской ставриды, относящиеся к одному подвиду *Trachurus mediterraneus ponticus*. Различия в темпе белкового роста наступают у них вследствие дивергенции в характере питания. Мелкая ставрида — планктонофаг, крупная — на 4—5-м годах жизни переходит на хищное питание, благодаря чему у нее резко возрастает интенсивность обмена. Максимальные размеры мелкой ставриды — 20—25 см, а продолжительность жизни — 6—7 лет. Крупная ставрида достигает размеров 50—55 см и возраста 16—18 лет.

Значительные различия в продолжительности жизни, связанные с различиями в темпе роста и условиях обитания, имеют также разные популяции щуки, наваги,

нельмы, сига, леща, хариуса, европейская корюшка и снеток.

Возрастные изменения жирового обмена происходят по-иному, чем белкового. У сеголетков жиронакопление выражено сравнительно слабо. Оно неуклонно увеличивается с возрастом, а резко замедляется иногда лишь у самых старых рыб. Это отражает возрастное уменьшение интенсивности энергетического обмена в организме, что приводит к уменьшению расходной части энергетического баланса и сдвигает его в сторону накопления жировых запасов. Так же, как белковый обмен, жировой обмен чрезвычайно пластичен в возрастном разрезе. Ухудшение условий обитания резко тормозит интенсивность жиронакопления прежде всего старших возрастных групп рыб. Улучшение же условий обитания приводит к быстрому восстановлению жировых запасов, в первую очередь, именно у этих возрастных групп.

Особенно наглядны возрастные изменения соотношений между белковым ростом и жиронакоплением у рыб. Здесь, как правило, существуют «ножницы» в интенсивности этих двух процессов, имеющих приспособительное значение. У сеголетков белковый рост резко преобладает над жиронакоплением. Это связано с необходимостью быстрее достижения более крупных (в пределах возможностей данной формы) размеров с тем, чтобы избежать воздействия пресса хищников и получить преимущество в конкуренции за пищу. С достижением половозрелости и на последующем отрезке жизни удельный вес жиронакопления все более увеличивается по сравнению с белковым ростом. Особенно велико преобладание жиронакопления над ростом у старых рыб. По-видимому, для взрослых рыб жиронакопление приобретает первостепенное значение по сравнению с белковым ростом потому, что именно жировые запасы определяют успешное осуществление жизненного цикла. У взрослых рыб при ухудшении условий существования рост тормозится, что обеспечивает нормальное жиронакопление (Васнецов, 1947). С возрастом доля белка в окислительном обмене падает, а жира растет.

С возрастом происходит неуклонное снижение содержания воды в теле рыбы. Это возрастное «высыхание» организма, наблюдаемое у всех высших животных, связано с уменьшением гидрофильности тканей и с увеличением общей массы метаплазматических веществ.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ ИНДИКАТОРОВ ДЛЯ ХАРАКТЕРИСТИКИ СОСТОЯНИЯ РЫБ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

Физиолого-биохимические показатели, используемые для оценки состояния популяций и отдельных рыб в меняющихся условиях среды, исключительно чувствительны. Особенно велика роль этих показателей в тех случаях, когда морфологические или морфо-физиологические методы оказываются недостаточно тонкими для характеристики состояния рыб. Использование физиолого-биохимических индикаторов при изучении экологии рыб имеет теоретическое и прикладное значение. Эти индикаторы позволяют определить «степень благополучия» состояния популяций и отдельных особей, характер их связи со средой, проследить связь между особенностями метаболизма и закономерностями динамики численности и поведения рыб. Они дают важный материал для оценки состояния запасов промысловых видов, что позволяет подвести более прочную основу под краткосрочное и долгосрочное прогнозирование, а также под промысловую разведку. В ряде случаев физиолого-биохимические индикаторы позволяют найти четкие количественные критерии для оценки состояния популяций.

По интенсивности жиронакопления и белкового роста, по уровню жировых запасов в теле можно точно оценить обеспеченность популяций рыб пищей и колебания этой обеспеченности в различных районах, а также сравнивать обеспеченность пищей различных подвигов и рас. Физиолого-биохимические индикаторы позволяют ответить на некоторые спорные вопросы, связанные с проблемой обеспеченности рыб пищей. Г. Н. Монастырский (1952) и Т. Ф. Дементьева (1953) писали, что судя по слабым межгодовым колебаниям темпа линейного роста азовской хамсы, обеспеченность этой рыбы пищей в Азовском море стабильна. Полученные нами данные о чрезвычайно больших межгодовых колебаниях интенсивности жиронакопления, уровня жировых запасов и белкового роста азовско-черноморских рыб (даже в условиях относительно стабильного температурного режима) показывают, что колебания обеспеченности этих рыб пищей очень велики.

Опыты по балансу азота позволяют вычислить пищевые рационы не только пресноводных, но и морских рыб и рассчитать круговорот азота в водоеме.

Данные по интенсивности жира накопления и уровню жировых запасов дают важный материал для оценки степени подготовленности рыб к зимовальным миграциям, для прогнозирования их характера и сроков. Они могут также быть использованы для определения мощности и сроков образования зимовальных скоплений, для суждения о выживаемости рыб на зимовке. Эти данные имеют значение и для исследования степени подготовленности рыб к нересту, темпа созревания и количества продуцируемой икры. Определение химического состава половых продуктов указывает на их качество и позволяет, в известной мере, судить о выживаемости икры и личинок, а следовательно об урожайности рыб. Данные по жирности рыб в некоторых случаях позволяют различать внутривидовые группировки.

Активность щелочной фосфатазы чешуи рыб указывает на сроки и интенсивность их роста. Белковый состав сыворотки крови — на степень подготовленности к нересту, зараженность паразитами и т. п. Динамика содержания гликогена в мышцах и концентрация молочной кислоты и сахара в крови — на величину двигательной активности и степень утомления рыб.

Любой период годового цикла рыб, любое явление в жизни популяций могут быть проконтролированы физиолого-биохимическими индикаторами. Их следует широко применять в полевых условиях на массовом материале. Вследствие этого определение физиолого-биохимических индикаторов не должно быть слишком сложным. По этой причине при изучении особенностей жирового обмена рыб, например, лучше использовать данные по йодным числам или содержанию наиболее лабильных полиненасыщенных жирных кислот, а не определять полный состав жирных кислот, материал по которому из-за методических трудностей пока еще не может быть репрезентативен для популяций.

В своем исследовании мы затронули лишь небольшую часть проблемы индикаторов состояния рыб. По сути дела, ни один важный вопрос теоретической экологии рыб и практического рыбного хозяйства не может быть до конца решен без применения физиолого-биохимических индикаторов. Разумеется, эти индикаторы

должны использоваться не в отрыве, а в тесной связи со всеми другими показателями состояния рыб, в том числе экологическими и морфологическими.

ОТКРЫТЫЕ ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Наши исследования не только не исчерпывают вопросов, поставленных во введении, но и ставят немало новых проблем. Мы считаем, что продолжение исследований должно проходить следующим образом.

Необходимо значительно расширить и углубить изучение признаков, особенностей и процессов, свойственных популяциям, с тем чтобы основную проблему исследования — комплексную физиолого-биохимическую характеристику годовых циклов рыб — сделать действительно всесторонней. С этой целью мы предполагаем исследовать динамику структурных и запасных жиров (триглицеридов, фосфолипидов, свободных жирных кислот и т. п.), полный жирнокислотный состав жиров; скорость образования и мобилизации жировых и углеводных резервов; соотношение окислительного фосфорилирования и гликолиза; активность ферментов белкового и азотистого обмена; белковый состав мышц; гормональную регуляцию белкового, жирового и углеводного обмена рыб.

Изучение закономерностей сезонных физиологических ритмов у рыб требует значительного расширения объема исследования за счет включения новых объектов как в пределах Азовско-Черноморского бассейна, так и за его пределами. Это позволит создать достаточно полную классификацию сезонных физиологических ритмов, свойственных различным экологическим группам и отражающих условия существования в различных климатических зонах земного шара. Особое значение в связи с рассматриваемой проблемой имеет исследование внутренних и внешних стимулов, регулирующих сезонные ритмы рыб и определяющих их переход из одного периода годового цикла в другой.

Изучение лабильности и устойчивости физиолого-биохимических характеристик состояния рыб требует всестороннего исследования способов и механизмов поддержания гомеостаза. С этой проблемой смыкается проблема физиолого-биохимических адаптаций.

Проблема использования физиолого-биохимических

индикаторов состояния рыб при различных условиях обитания предполагает также выявление новых чувствительных показателей для характеристики функциональной активности, обеспеченности пищей, интенсивности созревания и нагула, подготовленности к миграциям и зимовке, для прогноза динамики численности и поведения популяций. В связи с этим большое значение приобретает проведение экспериментальных работ, с помощью которых можно установить точные количественные зависимости между состоянием рыб и отдельными элементами среды.

Часть этой обширной программы уже выполняется коллективом сотрудников отдела физиологии водных животных, часть будет проведена на более поздних этапах работы. Нам представляется, что это направление важно для экологической физиологии и биохимии рыб, которые с каждым годом все более стремительно развиваются.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Акулин В. Н. Изменения жирности молоди красной и связь их со скатом. «Рыбное хозяйство», 1966, № 8.

Алеев Ю. Г. О некоторых закономерностях роста рыб. «Вопросы ихтиологии». Вып. 6, 1956.

Алеев Ю. Г. Ставриды морей СССР. Труды Севастопольской биологической станции. Т. 9, 1957.

Алеев Ю. Г. О биологии и хозяйственном значении черноморского шпрота. Труды Севастопольской биологической станции. Т. 10, 1958.

Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М., изд-во АН СССР, 1963.

Алтухов Ю. П. Исследование теплоустойчивости изолированных мышц и серологический анализ «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря. Труды Карадагской биологической станции. Т. 18, 1962.

Амброз А. П. Распределение и промысел черноморской ставриды. Труды ВНИРО. Т. 28, 1954.

Ананичев А. В. Сравнительная биохимическая характеристика некоторых пресноводных беспозвоночных и рыб. «Биохимия». Т. 26, Вып. 1, 1961.

Ананьев В. И. Изменение качественного состава резервного жира у сеголетков карпа в зависимости от различных условий выращивания и кормления. Доклады ТСХА. Вып. 110, 1965.

Андреев А. К. Съдържание на гликоген в скелетните мускули на рибите и особености на процеса на следмъртното му разпадане. Тр. Висш. ин-т народно стопанство Варна. Кн. 1, 1963, 347—360.

Анохина Л. Е. О связи плодовитости, жирности рыб и изменчивости размеров икры у сельдевых. Труды совещания по динамике численности рыб. Вып. 13. Изд-во АН СССР, 1961.

Анохина Л. Е. О кольцах и нерестовых отметках на чешуе беломорской сельди. «Вопросы ихтиологии». Т. 2. Вып. 1, 1962.

Анухина А. М. Сезонные и годовые изменения упитанности и жирности беломорской наваги. Зоологический журнал. Т. 43. Вып. 2, 1964.

Анфинсен К. (Anfinsen K.). Молекулярные основы эволюции. Пер. с англ. ИЛ, 1962.

Асланова Н. Е. Шпрот Черного моря. Труды ВНИРО. Т. 28, 1954.

Баранникова И. А. Функциональные основы миграционного поведения анадромных рыб. В сб.: «Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных. М.—Л., изд-во «Наука», 1965.

Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни. Бюллетень МОИП. Т. 69. Вып. 2, 1964.

Белькович В. М. Особенности терморегуляции в водной среде (на примере млекопитающих). В сб.: «Бионика». М., изд-во «Наука», 1965.

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

Берг Л. С. Система рыб. Изд. АН СССР, 1940.

Бергельсон Л. Д. Новое в химии липидов. Вестник АН СССР, 1965, № 9.

Бердичевский Л. С. Биологические основы рационального использования рыбных запасов. М., изд-во «Наука», 1964.

Бердышев Г. Д. О механизмах генетически обусловленной смерти дальневосточных лососей через нереста. В сб.: «Обмен веществ и биохимия рыб». Изд-во «Наука», 1967.

Берман Ш. А. К вопросу о физиологической подготовленности сеголетков карпа к зимовке. Известия АН Латвийской ССР. Вып. 106, 1956, № 5.

Бибик В. А. Гидрологическая характеристика Черного моря в 1961 г. Аннотации работ АзчерНИРО. Вып. 1. Крымиздат, 1962.

Биргер Т. И. Кормовая ценность для рыб массовых форм беспозвоночных Днепра и Днепро-Бугского лимана. Киев, изд-во АН УССР, 1961.

Благовещенский А. В. Биохимическая эволюция цветковых растений. Изд-во «Наука», 1966.

Богоров В. Г. Вопросы продуктивности океана. Гидробиологический журнал. Т. 3. 1967, № 5.

Болдовский Г. В. Пища и питание сельдей Баренцева моря. Труды ПИНРО. Вып. 7, 1941.

Болдуин Э. (Baldwin). Основы динамической биохимии. Пер. с англ. ИЛ, 1949.

Боруцкий Е. В. и Желтенкова М. В. Изучение питания и пищевых отношений рыб за советский период. «Вопросы ихтиологии». Т. 7. Вып. 5, 1967.

Брайко В. Д., Горомосова С. А., Пицък Г. А. и Федорина А. И. Динамика зоопланктона Черного моря по наблюдениям 1956—1958 гг. Труды АзчерНИРО. Вып. 18, 1960.

Бранд Т. (Brandt). Анаэробиз у беспозвоночных. Пер. с нем. ИЛ, 1951.

Бризинова П. Н. Изменение жирности в онтогенезе карпа. Труды совещания по физиологии рыб. Вып. 8. Изд-во АН СССР, 1958.

Бромлей Г. Ф. Распределение жировой ткани у некоторых рыб. Материалы ВНИИРП. Вып. 2, 1934.

Бурдак В. Д. Биология черноморского мерланга. Труды Севастопольской биологической станции. Т. 15, 1964.

Бюннинг Э. (Bünning E.). Ритмы физиологических процессов. Пер. с англ. ИЛ, 1961.

Васнецов В. В. Рост рыб как адаптация. Бюллетень МОИП. Т. 53. Вып. 1, 1947.

Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб. В сб.: «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд-во АН СССР, 1953.

Вельтищева И. Ф. Проникновение карбонатного углерода

(С¹⁴) из воды в тело рыбы и распределение его в органах. Труды ВНИРО. Т. 44, 1961.

Вержбинская Н. А. Эволюция энергетического обмена мозга позвоночных животных. В сб.: «Материалы по эволюционной физиологии». Т. 1, 1956.

Вержбинская Н. А. и Савина М. В. Основные направления эволюции тканевого энергетического обмена в ряду позвоночных. Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 1, 1965, № 1.

Веселов Е. А. Методы изучения газообмена рыб и водных беспозвоночных. В сб.: «Жизнь пресных вод СССР». Т. 4. Ч. 2. М.—Л., изд-во АН СССР, 1959.

Вещезеров Б. И. Лещ, судак и сом Азово-Донского района. Труды ВНИИРП. Т. 3, 1934.

Вещезеров Б. И. Химический состав сельди и хамсы Азовско-Черноморского бассейна. «Рыбное хозяйство», 1937, № 7.

Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, изд-во Белорусского государственного университета, 1956.

Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных. «Успехи современной биологии». Т. 61. Вып. 2, 1966.

Винберг Г. Г. Особенности водных экологических систем. Журнал общей биологии. Т. 28, 1967, № 5.

Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов моря. Труды биогеохимической лаборатории АН СССР. Т. 6, 1944.

Виноградова З. А. О химическом составе беспозвоночных Черного моря и его изменениях. Труды Карадагской биологической станции, № 7, 1949.

Виноградова З. А. Витамин А в печени рыб Черного моря. Киев, изд-во АН УССР, 1957.

Виноградова З. А. Динамика биохимического состава и калорийности планктона Черного моря в сезонном и географическом аспектах. Научные записки Одесской биологической станции. Вып. 2, 1960.

Виноградова З. А. Биохимический состав планктона Атлантики. В сб.: «Биохимия морских организмов». Киев, изд-во «Наукова думка», 1967.

Владимиров В. И. Тюлька бассейна р. Днестра. Труды Института гидробиологии № 25. Киев, 1950.

Владимиров В. И., Семенов К. И. и Жукинский В. Н. Качество родителей и жизнестойкость потомства на ранних этапах жизни у некоторых видов рыб. В сб.: «Теоретические основы рыбоводства». М., изд-во «Наука», 1965.

Воробьев В. П. Хамса. Крымиздат, 1945.

Выскребенцева Л. И. Некоторые данные о распределении и миграциях «мелкой» ставриды в 1961 г. Аннотации работ АзчерНИРО. Вып. 1. Крымиздат, 1962.

Гаевская Н. С. Основные задачи изучения кормовой базы и питания у рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства. Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб. Изд-во АН СССР, 1955.

Гейнрих А. К. Сезонные явления в планктоне Мирового океана. «Океанология», Т. 1. Вып. 3, 1961.

Гербильский Н. Л. Вопросы о миграционном импульсе

в связи с анализом внутривидовых биологических групп. Труды совещания по физиологии рыб. Изд-во АН СССР, 1958.

Гербильский Н. Л. Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения рыб. В сб.: «Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных». Изд-во «Наука», 1965.

Гетман А. Г. Состояние запаса мелкой ставриды в 1961 г. Аннотации работ АзчерНИРО. Сб. 1. М., изд-во «Рыбное хозяйство», 1963.

Гинецинская Т. А. и Добровольский А. А. Гликоген и жир на разных фазах жизненного цикла трематод. Вестник ЛГУ, 1963, № 3.

Гинецинский А. Г. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М.—Л., изд-во «Наука», 1964.

Голдовский А. М. Изменения биосинтеза жира в организмах в ходе эволюции. «Успехи современной биологии». Т. 50. Вып. 5, 1960.

Гололобов Я. К. Оценка состояния химической базы биологической продуктивности Черного моря и некоторые особенности ее формирования. Труды АзчерНИРО. Вып. 23, 1964.

Горбунова Н. Н. Размножение и развитие черноморского шпрота. Труды Севастопольской биологической станции. Т. 10, 1958.

Горомосова С. А. Динамика химического состава черноморских мидий в связи с их биологией. Труды АзчерНИРО. Т. 26, 1968.

Гродинз Ф. (Grodins F). Теория регулирования и биологические системы. Пер. с англ. Изд-во «Мир», 1966.

Гурвич А. Е. Изучение сывороточных белков методом электрофореза на фильтровальной бумаге. «Лабораторное дело», 1955, № 3.

Давтян Н. К. К характеристике липолитической активности жировой ткани. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1962, № 11.

Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., изд-во ЛГУ, 1961.

Данилевский Н. Н. Биология черноморской султанки. Труды научной рыбохозяйственной и биологической станции Грузии. Т. 2, 1939.

Данилевский Н. Н. О проникновении черноморской хамсы в Азовское море и сопутствующих условиях среды. Труды АзчерНИРО. Вып. 18, 1960.

Данилевский Н. Н. Важнейшие факторы, определяющие сроки и районы образования промысловых скоплений черноморской хамсы. Труды АзчерНИРО. Вып. 22, 1964.

Данилевский Н. Н. и Выхребенцева Л. Н. Динамика численности барабули. Труды АзчерНИРО. Вып. 24, 1966.

Данилевский Н. Н. Современное состояние запаса черноморской хамсы и перспективы его использования. Труды АзчерНИРО. Вып. 26, 1969.

Дементьева Т. Ф. Закономерности колебаний численности промысловых рыб и методы промысловых прогнозов. Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства. Изд-во АН СССР, 1953.

Димов И. Някои количествени зависимости между зоопланктона и триционата в Черно море пред Българския бряг. Изв. на и-ррибно стъп. и океаногр. Т. 6. Варна, 1965.

Длин А. М. Математическая статистика в технике. М., изд-во «Советская наука», 1957.

Доброволов И. С. Динамика на химический состав на сафрида пред Българския бриг. Изв. на институт рибно стъп. и океаногр. Варна. Т. 8, 1967.

Долбиш Г. А. Содержание жира и витамина А в печени трески. Известия ТИНРО. Т. 41, 1954.

Дольник В. Р. Физиологические основы миграций птиц. В сб.: «Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных». М.—Л, изд-во «Наука», 1965.

Драгунов А. М. Весовой и химический состав черноморской скумбрии. Труды АзчерНИРО. Вып. 14, 1950.

Дука Л. А. Питание пелагических личинок морских рыб в разных условиях обитания. Автореферат кандидатской диссертации, Одесса, 1966.

Европейцева И. В. Переход в покатное состояние и скат молоди лососей. Ученые записки ЛГУ, 1957, № 228.

Егорова М. Н. Характеристика физиологических показателей крови морских рыб с разной экологией. В сб.: «Физиологические основы жизнедеятельности водных животных». Севастополь, 1965.

Ерастова В. М. О сходстве и различии биологических стад сельдей Онежского залива Белого моря. В сб.: «Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии». Вып. I. М.—Л., изд-во АН СССР, 1963.

Еремин Г. П. и Касперская З. А. Влияние различного количества белка в питании на активность фосфатазы костей у растущих животных. «Биохимия». Вып. 19, 1950, № 2.

Есипов В. К. Султанка в Керченском районе. Труды Керченской научной рыбохозяйственной станции. Т. I. Вып. 2—3, 1927.

Желтенкова М. В. Методика изучения обеспеченности рыб пищей в связи с проблемой их численности. Труды ВНИРО Т. 50, 1964.

Завадский К. М. Учение о виде. Л., изд-во ЛГУ. 1961.

Закс М. Г. и Соколова М. М. О механизмах адаптации к изменениям солености внешней среды у нерки. «Вопросы ихтиологии». Т. I. Вып. 2, 1961.

Земская К. А. О влиянии нагула и численности производителей на величину потомства каспийского леща. Труды совещания по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР, 1961.

Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М., изд-во АН СССР, 1963.

Зотина Р. С. и Зотин А. И. Количественные соотношения между весом, длиной, возрастом, размерами яиц и плодовитостью у животных. Журнал общей биологии. Т. 28, 1967, № 1.

Иванов Л. С. Биологическая характеристика барабули, выловленной по болгарскому побережью. Труды Центрального научно-исследовательского института рыболовства и рыбоводства. Т. 3. Варна, 1960.

Иванов С. Л. Климатическая изменчивость химизма растений. Техническая энциклопедия. Т. 3. М., 1929.

Ивлев В. С. Энергетический баланс карпов. Зоологический журнал. Т. 18. Вып. 2, 1939.

Ивлев В. С. Использование энергии при жиροобразовании у рыб. Доклады АН УССР, 1946, № 1—2.

Ивлев В. С. Метод оценки обеспеченности рыб пищей. Труды совещания по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР, 1961.

Ивлев В. С. Метод вычисления количества пищи, потребляемой растущей рыбой. В сб.: «Биология внутренних водоемов Прибалтики», М — Л., изд. АН СССР, 1962.

Ивлев В. С. Элементы физиологической гидробиологии. В сб.: «Физиология морских животных». М., изд-во «Наука», 1966.

Ильин Б. С. Определитель бычков Азовского и Черного морей. Труды Азово-Черноморской промысловой экспедиции. Вып. 2, 1927.

Ильин Б. С. и Тараненко Н. Ф. Черноморская кефаль. Труды АзчерНИРО. Вып. 14, 1950.

Казанчев Е. Н. Рыбы Каспийского моря. М., изд-во «Рыбное хозяйство», 1963.

Калабухов Н. И. Спячка животных. Изд. Харьковского государственного университета, 1956.

Калашникова З. М., Кузнецова З. М. и Полякова А. А. Некоторые биохимические показатели сеголеток и двухлеток плотвы Учинского водохранилища. В сб.: «Учинское и Можайское водохранилища». М., изд-во МГУ, 1963.

Камшилов М. М. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. М.—Л., изд-во АН СССР, 1961.

Канд М. Э. и Горбачев А. В. Сезонные изменения жирности кильки Финского залива. «Рыбное хозяйство», 1950, № 5.

Карандеева О. Г., Протасов В. А. и Семенов Н. Н. Особенности дыхания дельфинов в связи с водным образом жизни и высокими скоростями движения. Материалы 5-го совещания памяти Л. А. Орбели, Л., изд-во «Наука», 1968.

Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. М., Пищепромиздат, 1952.

Карзинкин Г. С. Развитие проблемы биологической продуктивности водоемов за 50 лет Советской власти. «Вопросы ихтиологии». Т. 7. Вып. 5, 1967.

Карзинкин Г. С. и Кривобок М. Н. Методика изучения физиологии питания и потребности рыб в кормах. Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб. Изд-во АН СССР, 1955.

Каревич А. Ф. Влияние изменяющегося стока рек и режима Азовского моря на его промысловую и кормовую фауну. Труды АзНИИРХ. Т. I. Вып. 1, 1960.

Каревич А. Ф. Изменение продуктивности Азовского моря в условиях зарегулированного стока рек. Гидробиологический журнал. Т. I. 1965, № 2.

Кашпур А. М. и Щесно Т. Ю. Черты ароморфоза в биохимизме мышц у высших позвоночных. Журнал общей биологии. Т. 29. 1968, № 1.

Кизеветтер И. В. Техно-химическая характеристика дальневосточных промысловых рыб. Известия ТИНРО. Т. 21, 1942.

Кизеветтер И. В. Об изменениях химического состава тела красной (нерки). Известия ТИНРО. Т. 28, 1948.

Кизеветтер И. В. О кормовой ценности планктона Охотского и Японского морей. Известия ТИНРО. Т. 39, 1954.

Кизеветтер И. В. Лов и обработка промысловых беспозвоночных дальневосточных морей. Владивосток, Примиздат, 1962.

Кирличников В. С. Холодостойкость и зимоустойчивость

молоди карпа, сазана и их гибридов. Труды совещания по физиологии рыб. Изд-во АН СССР, 1958.

Кирсипуу А. И. О белковых фракциях сыворотки крови некоторых промысловых рыб Эстонии. Автореферат кандидатской диссертации. Тарту, 1965.

Киселевич К. А. Годовой отчет Астраханской ихтиологической лаборатории за 1923 г. Труды Астраханской ихтиологической лаборатории. Т. 6. Вып. I, 1924.

Клейменов И. Я. Химический и весовой состав рыб водоемов СССР и зарубежных стран. М., изд-во «Рыбное хозяйство», 1962.

Книпович Н. М. Работы Азовской научно-промысловой экспедиции в 1922—1924 гг. Труды Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции. Вып. I, 1926.

Ковальский В. В. Химическая изменчивость внутренних сред организмов и ее эволюционное значение. В сб.: «Проблемы эволюционной и технической биохимии». М., изд-во «Наука», 1964.

Константинова Н. А. Динамика основных биологических показателей леща северной части Аральского моря. «Вопросы ихтиологии». Вып. 10, 1958.

Корженко В. П. Сезонная и возрастная динамика жирности тихоокеанских лососей в морской период их жизни. В сб.: «Лососевое хозяйство Дальнего Востока». М., изд-во «Наука», 1964.

Коржова Ю. А. Переработка уловов сардины и других рыб на БМРТ в условиях тропиков. «Рыбное хозяйство», 1960, № 4.

Коржув П. А. Некоторые задачи в области изучения физиологии обмена веществ у рыб. «Вопросы ихтиологии». Вып. 5, 1955.

Коржув П. А. Некоторые проблемы биохимии рыб. В сб.: «Обмен веществ и биохимия рыб». М., изд-во «Наука», 1967.

Корнилова В. П. Состояние запаса и перспективы промысла азовской хамсы. «Рыбное хозяйство», 1958, № 9.

Королев Н. Ф. Топография отношений жировой ткани у прудовых карпов и некоторые вопросы их зимостойчивости. Ученые записки Витебского ветеринарного института. Т. 13, 1954.

Костюченко В. А. Возраст и темп роста бычка-кругляка в Азовском море. Труды АзчерНИРО. Вып. 19, 1961.

Костюченко Р. А. О весенних миграциях азовской тюльки. Труды АзчерНИРО. Вып. 15, 1951.

Краюхин Б. В. Физиология пищеварения пресноводных костистых рыб. М.—Л., изд-во АН СССР, 1963.

Крепс Е. М., Манукян К. Г., Смирнов А. А. и Чирковская Е. В. Исследование фосфолипидов нервной системы в эволюционном ряду животных. «Биохимия». Т. 28. Вып. 6, 1963.

Кривобок М. Н. Использование пищи молодью сазана в нерестово-выростном хозяйстве Азово-Долгий. Труды ВНИРО. Т. 24, 1953.

Кривобок М. Н. О роли печени в процессе созревания яичников салаки. «Вопросы ихтиологии». Т. 4. Вып. 3, 1964.

Кривобок М. Н. и Тарковская О. И. Связь между созреванием половых продуктов салаки и количеством жира в ее теле. Труды Латвийского отделения ВНИРО. Вып. 2, 1957.

Кривобок М. Н. и Тарковская О. И. Определение сроков нерестовых миграций салаки на основании изучения ее жирового обмена. Труды ВНИРО. Т. 42, 1960.

Кривобок М. Н. и Тарковская О. И. Определение

жира в теле рыб. В сб.: «Руководство по методике исследования физиологии рыб». М., изд-во АН СССР, 1962.

Кривобок М. Н. и Тарковская О. И. Обмен веществ у производителей волго-каспийского осетра и севрюги. В сб.: «Обмен веществ и биохимия рыб». Изд-во «Наука», 1967.

Крыжановский С. Г. О значении жировых включений в яйцах рыб. Зоологический журнал. Т. 39. Вып. 1, 1960.

Кузнецов Б. А. Жировые отложения в теле млекопитающих и их зависимость от экологии животных. Известия ТСХА. Вып. 6, 1962.

Куликова Н. Н. Электрофоретическое исследование белков сыворотки крови «крупной» и «мелкой» ставрид Черного моря. Труды АзЧерНИРО. Вып. 22, 1964.

Куликова Н. И. О сезонной динамике белкового состава сыворотки крови бычка-кругляка Азовского моря. Труды АзЧерНИРО. Вып. 27, 1968.

Кусморская А. П. Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря. Труды Всесоюзного гидробиологического общества. Т. 6, 1955.

Лазаревский А. А. Техно-химический контроль в рыбообработывающей промышленности. М., Пищепромиздат, 1955.

Ланская Л. А. и Пшенина Т. И. Содержание белка, жира, углеводов и золы в некоторых массовых планктонных водорослях Черного моря, выращенных в культурах. Труды Севастопольской биологической станции. Т. 14, 1961.

Лапин Ю. Е. О сезонном росте рыб и некоторых особенностях роста чешуи. В сб.: «Теоретические основы рыбоводства». М., изд-во «Наука», 1965.

Ларионова Е. А. Некоторые данные о биологии и химическом составе трески Балтийского моря. «Вопросы питания». Вып. 1, 1952.

Лебедев Н. В. Опыты над отношением хамсы к течению и их значение для объяснения миграций. «Рыбное хозяйство», 1936, № 9.

Лебедев Н. В. Возможность предсказания сроков миграции азовской хамсы. Зоологический журнал. Т. 19. Вып. 4, 1940.

Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб. М., изд-во «Пищевая промышленность», 1967.

Леванидов И. П. Химический состав сельдей Каспийского моря. Бюллетень Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции, 1932, № 5—6.

Левиева Л. С. Весовой и химический состав салаки Финского залива, невской корюшки и трехиглой колюшки. Труды ВНИРО. Т. 23, 1952.

Лейбсон Л. Г. Сахар крови. М.—Л., изд. АН СССР, 1962.

Лейбсон Л. Г., Плисецкая Э. М., Стабровский Е. М. и Чуйко В. А. Особенности эндокринной регуляции метаболизма у рыб в зависимости от их образа жизни. Материалы 5-го совещания памяти Л. А., Орбели. Л., изд-во «Наука», 1968.

Лейтес С. М. Физиология и патология жировой ткани. Медгиз, 1954.

Лешкевич Л. Г. Влияние мышечной деятельности и экспериментальной тренировки на содержание и йодное число липидов в тканях крыс. Украинский биохимический журнал. Т. 36, 1964, № 5.

Лиманский В. В. Иммунологический анализ внутривидовой

- дифференцировки азово-черноморского анчоуса. Автореферат кандидатской диссертации. М., МГУ, 1969.
- Липская Н. Я. Об оценке энергетических трат на построение половых продуктов у рыб. «Вопросы ихтиологии». Т. 7. Вып. 6, 1967.
- Лисовская В. И. Динамика индивидуальных колебаний жирности мышц планктоноядных рыб Черного моря. Гидробиологический журнал, 1968, № 5.
- Логвинович Д. Н. К изучению биологии азовских хамсы и тюльки. Сообщения АН Грузинской ССР. Вып. 21, 1958, № 5.
- Луговая Т. В. Эмбриональное и раннее постэмбриональное развитие черноморской смариды. Труды Севастопольской биологической станции. Т. 13, 1960.
- Лысая Н. М. Об изменении состава крови лососей в период нерестовых миграций. Известия ТИНРО. Т. 35, 1951.
- Лэк Д. (Lack D.). Численность животных и ее регуляция в природе. Пер. с англ. ИЛ, 1957.
- Майорова А. А. Биология и промысел черноморской хамсы. Симферополь. Крымиздат, 1951.
- Майский В. Н. Состояние запасов бычков, хамсы и тюльки в Азовском море в 1931—1958 гг. Труды АзНИИРХ. Вып. 1, № 1, 1960.
- Майский В. Н., Миндер Л. П. и Дорменко В. М. Тюлька Азовского моря. Симферополь, Крымиздат, 1950.
- Макарова Н. П. О некоторых закономерностях жиронакопления у сазана. Труды совещания по динамике численности рыб. Вып. 13, Изд-во АН СССР, 1961.
- Макфедьен Э. (McFadyen). Экология животных. Пер. с англ. Изд-во «Мир», 1965.
- Маликова Е. М. Некоторые вопросы воспроизводства в укреплении рыбных запасов в Латвии. «Вопросы ихтиологии». Т. 7. Вып. 6, 1967.
- Малюкина Г. А. Некоторые вопросы физиологии стадного поведения рыб. Труды ВНИРО. Т. 60, 1966.
- Мантейфель Б. П. Адаптивное значение периодических миграций водных организмов. «Вопросы ихтиологии». Вып. 13, 1959.
- Мантейфель Б. П. Изучение поведения и рецепции рыб в Советском Союзе. «Вопросы ихтиологии». Т. 7. Вып. 5, 1967.
- Мантейфель Б. П. и Болдовский Г. В. О зимовке сельди Баренцева моря в связи с вопросом о причинах зимних заходов ее в губы Мурманского побережья. Труды ПИНРО. Вып. 1, 1938.
- Марти Ю. Ю. О реальности прогнозов характера хода рыбы. «Рыбное хозяйство», 1932, № 7.
- Марти Ю. Ю. Промысловая разведка рыбы. Пищепромиздат, 1948.
- Марти Ю. Ю. Основные этапы жизненного цикла атлантиско-скандинавских сельдей. Труды ПИНРО. Вып. 9, 1956.
- Марти Ю. Ю. Миграции и проблемы обеспеченности пищей морских рыб. Труды совещания по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР, 1961.
- Маслова Н. И. К жировому обмену у карпов-двухлетков в условиях высоких степеней уплотнения посадок. Доклады ТСХА. Вып. 85, 1963.

Махмудов А. М. О химическом составе бентоса Среднего и Южного Каспия. Зоологический журнал. Т. 43. Вып. 9, 1964.

Медников Б. М. Эволюционные аспекты термоллабильности развития насекомых. «Успехи современной биологии». Т. 61. Вып. 2, 1966.

Мейен В. А. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб. Известия АН СССР, 1939, № 3.

Мельникова О. М. Технологическая характеристика японской ставриды. «Рыбное хозяйство», 1963, № 11.

Мешкова Н. П. и Северин С. Е. Практикум по биохимии животных. Изд-во «Советская наука», 1950.

Мина М. В. Отолит как регистрирующая структура. Автореферат кандидатской диссертации. М., МГУ, 1967.

Миндер Л. П. Промысел и обработка рыбы Азовского бассейна. Труды ВНИИРП. Т. 3, 1934.

Миндер Л. П. Технологическая характеристика некоторых рыб Черного моря. Труды АзчерНИРО. Вып. 16, 1955.

Миндер Л. П. и Юданова О. Н. Весовой и химический состав атлантической сельди. Труды ПИНРО. Вып. 13, 1962.

Миндер Р. А. Технологическая характеристика кефалей северо-восточной части Черного моря. «Рыбное хозяйство», 1950, № 10.

Мовчан В. А. Изучение физиологии прудового карпа. Труды совещания по физиологии рыб. Изд-во АН СССР, 1958.

Монастырский Г. Н. Динамика численности промысловых рыб. Труды ВНИРО. Т. 21, 1952.

Морозова А. Л. Влияние мышечной нагрузки на некоторые элементы углеводно-фосфорного обмена в тканях черноморской ставриды. Материалы 3-ей Всесоюзной конференции по бионике. М., изд-во «Наука», 1968.

Морозова А. Л. и Трусевич В. В. Содержание кислоторастворимых фосфатов в скелетных мышцах и крови при продолжительной мышечной нагрузке и утомлении. В сб.: «Эволюция вегетативных функций». Л., изд-во «Наука», 1971.

Мошков Б. С., Фукшанский Л. Я. и Юзefович Г. И. К построению математической модели «биологических часов». Доклады АН СССР. Т. 167, 1966, № 2.

Муравская З. А. Соотношение интенсивности азотного и энергетического обмена у рыб с различной экологией. Материалы 3-го Всесоюзного совещания по экологии и физиологии. Новосибирск, Изд. Сиб. отд. АН СССР, 1967.

Муравская З. А. Интенсивность азотистого обмена и его соотношение с энергетическим обменом у морских беспозвоночных. Автореферат кандидатской диссертации. Л., ЛГУ, 1968.

Мухина Р. И. Качество сеголетков карпа, выращенных в удобренных прудах с применением кормления. Труды ВНИИПРХ. Т. 9, 1958.

Нагорный А. В., Никитин В. Н. и Буланкин И. Н. Проблема старения и долголетия. Медгиз, 1963.

Найденова И. Н. Изменение содержания белка в органах ставриды и скорпены в процессе развития половых продуктов. В сб.: «Обмен веществ и биохимия рыб». Изд-во «Наука», 1967.

Наумов Н. П. Экология животных. М., изд-во «Высшая школа», 1963.

Никитина С. М. Изменение пищевых потребностей в питании

балтийской трески по мере роста и созревания гонад. Труды АтлантНИРО. Вып. 10, 1963.

Никольский Г. В. Частная ихтиология. М., изд-во «Советская наука», 1954.

Никольский Г. В. Экология рыб. М., изд-во «Высшая школа», 1963.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., изд-во «Наука», 1965.

Никольский Г. В. О зональности продукционного процесса и биотических отношениях в водоемах. Зоологический журнал. Т. 46. Вып. 4, 1967.

Никонова Н. А. Химический состав тела терпуга и его жира. Известия ТИНРО. Т. 34, 1951.

Новожилова А. Н. Состояние зоопланктона Азовского моря в 1967 г. Труды АзНИИРХ. Т. 1. Вып. 1, 1960.

Носкова К. Д. Содержание жира в снетке и планктоне Куршского залива. Труды АтлантНИРО. Вып. 14, 1965.

Овен Л. С. О специфике порционного икротетания и о плодовитости черноморской саланки. «Вопросы ихтиологии». Вып. 6, 1961.

Овен Л. С. и Салехова Л. П. Материалы по росту рыб в Средиземном море. В сб.: «Экспедиционные исследования в Средиземном море в августе — сентябре 1969 г.» Киев, изд-во «Наукова думка», 1970.

Озецкий В. Э., Кефер В. Н. и Мангуби М. Н. Химический состав некоторых сортов рыбы. «Вопросы питания», 1936, № 2.

Окул А. В. Питание и пища планктоноядных рыб Азовского моря. Труды АзчерНИРО. Вып. 12, 1940.

Остапеня А. П. и Сергеев А. И. Калорийность сухого вещества кормовых водных беспозвоночных. «Вопросы ихтиологии». Т. 3. Вып. 1, 1963.

Остапеня А. П., Сущеня Л. М. и Хмелева Н. Н. Калорийность планктона тропической зоны океана. «Океанология». Т. 7. Вып. 6, 1967.

Пасынский А. Г. Биофизическая химия. М., изд-во «Высшая школа», 1963.

Пегель В. А. Физиология пищеварения рыб. Томск, изд. Томского государственного университета, 1950.

Пегель В. А. и Реморов В. А. Влияние нагревания и охлаждения воды на газообмен и концентрацию молочной кислоты в крови у адаптированных к определенной температуре рыб. Научные доклады Высшей школы. 1961, № 1.

Пентегов Б. П., Ментов Ю. Н. и Курнаев Е. Ф. Физико-химическая характеристика нерестово-миграционного голодания кеты. Известия Тихоокеанской научно-промысловой станции. Т. 2. Вып. 1, 1928.

Переплетчик Р. Р., Карасикова А. А. и Мишаква Р. Г. Характеристика печени и внутренностей некоторых рыб Южной Атлантики и Индийского океана. «Рыбное хозяйство», 1967, № 6.

Петипа Т. С. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus*. В сб.: «Физиология морских животных». М., изд-во «Наука», 1966.

Петипа Т. С., Сажина Л. И. и Делало К. П. Кормовая база тепловодных и холодноводных рыб в Черном море. В сб.:

«Исследования планктона Черного и Азовского морей». Киев, изд-во «Наукова думка», 1965.

Петрунькина А. М. и Петрунькин М. Л. Практическая биохимия. Медгиз, 1961.

Петрушевский Г. К. и Когтева Е. П. Влияние паразитарных заболеваний на упитанность рыб. Зоологический журнал. Т. 33. Вып. 2, 1954.

Плисецкая Э. М. и Лейбсон Л. Г. Эндокринные факторы в регуляции углеводного обмена у круглоротых и рыб. В сб.: «Обмен веществ и биохимия рыб». Изд-во «Наука», 1967.

Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, изд. Сибирского отделения АН СССР, 1961.

Подлесный А. В. Белорыбца. Труды Сибирского отделения ВНИОРХ. Т. 7. Вып. 1, 1947.

Пожогина П. М. Характеристика печени балтийской трески. «Рыбное хозяйство», 1950, № 5.

Поляков Г. Д. Истощение как одна из причин гибели сеголетков карпа во время зимовки. Труды совещания по физиологии рыб. Вып. 8. Изд-во АН СССР, 1958.

Поляков Г. Д. Приспособительные изменения размерно-весовой структуры одновозрастной популяции рыб в связи с условиями питания. «Вопросы ихтиологии». Вып. 16, 1960.

Полякова О. И., Сопрунов Ф. Ф. Проблемы гельминтов. В сб.: «Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними». М., изд-во АН СССР, 1963.

Полянский Ю. И. Зависимость содержания гликогена и жира в цитоплазме *Paramecium caudatum* от температуры. В сб.: «Работы института цитологии АН СССР», № 3. Изд-во «Наука», 1963.

Попова В. П. Питание камбалы-калкана в Черном море. «Вопросы ихтиологии». Вып. 11, 1958.

Пора А. Е., Рошка Д. П. и Порумб И. Ф. Биология черноморской ставриды. Изменение липоидного обмена в зависимости от сезона (май — октябрь). «Вопросы ихтиологии». Вып. 17, 1961.

Потапова О. И. и Титова В. Ф. Материалы по жирности крупной ряпушки некоторых озер Карелии. В сб.: «Обмен веществ и биохимия рыб». изд-во «Наука», 1967.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М., изд-во «Пищевая промышленность», 1966.

Привольнев Т. И. и Бризинова П. Н. Температура плавления жиров рыб. Известия ГосНИОРХ. Т. 58, 1964.

Пробатов А. Н. и Москвин Б. С. Материалы к систематике и биологии смариды северо-восточной части Черного моря. Труды Новороссийской биологической станции. Т. 2. Вып. 3, 1940.

Проссер К. и Браун Ф. (Prosser C. L. and Brown F.). Сравнительная физиология животных. Пер. с англ. Изд-во «Мир», 1967.

Протасов В. Р. Биоакустика рыб. М., изд-во «Наука», 1965.

Прохорова М. Н. и Тупикова З. Н. Большой практикум по углеводному и липидному обмену. Изд. ЛГУ, 1965.

Расс Т. С. Географические основы развития рыболовства в Мировом океане. Гидробиологический журнал. Т. 3, 1967, № 5.

Ращеперин В. К. Экология размножения бычка-кругляка Азовского моря. Автореферат кандидатской диссертации. Калининград, 1967.

Ращеперин В. К. и Зверева В. С. Сезонные изменения жирности и весовой состав крупной ставриды Черного моря. «Рыбное хозяйство», 1959, № 9.

Ревина Н. И. Некоторые элементы азотистого обмена у сеголетков ставриды. Труды АзчерНИРО. Вып. 24, 1964.

Ревина Н. И. и Сафьянова Т. Е. Линейный рост и созревание черноморской ставриды. Труды АзчерНИРО. Вып. 26, 1966.

Решетников Ю. С. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера. В сб.: «Закономерности динамики численности рыб Белого моря». Изд-во «Наука», 1966.

Римш Е. Я. Биохимические изменения, происходящие в гонадах самок белого амура в процессе их созревания. «Биологические науки», 1967, № 8.

Рокицкий П. Ф. Основы вариационной статистики для биологов. Изд. Белорусского государственного университета. Минск, 1961.

Савваитова К. А. К вопросу о возможности применения некоторых физиологических показателей в систематике рыб. Вестник МГУ. Биология, почвоведение, 1963, № 3.

Салехова Л. П. Половой состав стада морского карася и смарицы. В сб.: «Эколого-морфологические исследования nektonных животных». Киев, изд-во «Наукова думка», 1966.

Сафьянова Т. Е. Перспективы промысла крупной ставриды в Черном море. «Рыбное хозяйство», 1959, № 1.

Световидов А. Н. Сельдевые. Фауна СССР. Т. 2. Вып. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1952.

Световидов А. Н. Рыбы Черного моря. Изд-во «Наука», 1964.

Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса (Морфобиологическая теория эволюции). М.—Л., Биомедгиз, 1934.

Сенкевич Н. К. Связь активности щелочной фосфатазы чешуи некоторых азово-черноморских рыб с темпом и сроками их линейного роста. В сб.: «Обмен веществ и биохимия рыб», изд-во «Наука», 1967.

Сигиневич Г. П. О характере связи между приростом молодки балтийского лосося и температурой воды. Гидробиологический журнал. Т. 3, 1967, № 2.

Сиротенко М. Д. Роль жирности как фактора миграции сельдей через Керченский пролив. «Вопросы ихтиологии». Т. 7. Вып. 6, 1967.

Сказкина Е. П. Некоторые особенности дыхания бычка-кругляка. Труды АзчерНИРО. Вып. 22, 1962.

Скадовский С. Н. Экологическая физиология водных животных. М., изд-во «Советская наука», 1955.

Слоним А. Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.—Л., изд-во АН СССР, 1961.

Смирнов А. Н. Распределение хамсы в Азовском море и ее питание. Труды АзчерНИРО. Вып. 11, 1938.

Смирнов В. С. К вопросу об элементарных соотношениях весовой и линейной изменчивости животных. Журнал общей биологии. Т. 28, 1967, № 6.

Сорвачев К. Ф. К вопросу об азотистом обмене мышц у рыб. «Биохимия», Т. 24. Вып. 3, 1959.

Сорокин С. М. О сезонном содержании жира у тюленя Ладожского озера. Научно-технический бюллетень ГосНИОРХ, 1960, № 13—14.

Спичак М. К. Гидрологический режим Азовского моря в 1951—1957 гг. и его влияние на некоторые химические и биологические процессы. Труды АзНИИРХ. Т. 1. Вып. 1, 1960.

Старушенко Л. И. О возрастном составе промыслового стада черноморского шпрота и причинах колебания его численности. «Рыбное хозяйство», 1965, № 5.

Стейси М. и Баркер С. (Stacy and Barker). Углеводы живых тканей. Пер. с англ. Изд-во «Мир», 1965.

Стоянов С. А. Черноморски шпрот. Трудове на института по зоология, № 3, Варна, 1953.

Стрельцова С. В. Кожное дыхание рыб. Известия ВНИОРХ. Т. 33, 1953.

Строганов Н. С. Физиологическая приспособленность рыб и температура среды. М., изд-во АН СССР, 1956.

Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. Изд. МГУ, 1962.

Сушкина А. П. Скорость расходования жира при различной температуре и жизненный цикл у *Calanus finmarchicus* и *C. glacialis*. Зоологический журнал. Т. 41. Вып. 7, 1962.

Талиев Д. Н. Опыт применения реакции преципитации к познанию происхождения и истории байкальской фауны. Труды Байкальской лимнологической станции. Вып. 10, 1940.

Тараненко Н. Ф. Особенности поведения хамсы зимой в Черном море при воздействии хищников и некоторых орудий лова. Труды АзчерНИРО. Вып. 16, 1955.

Тараненко Н. Ф. Уровень жировых запасов в теле азовской хамсы как показатель воспроизводительных свойств стада и сроков миграций. Труды АзчерНИРО. Вып. 22, 1964.

Тараненко Н. Ф. К динамике численности азовской хамсы. Труды АзчерНИРО. Вып. 24, 1966.

Тилик З. Е. Изменение химического состава мяса свирских лососей в связи с нерестовой миграцией. Известия ВНИОРХ. Т. 14, 1932.

Тихонов В. Н. О миграциях и поведении крупной ставриды в Черном море. Труды ВНИРО. Вып. 36, 1958.

Товстик В. Зимовка сеголетков карпа в прудах разных категорий. «Рыбоводство и рыболовство», 1966, № 1.

Томилин А. Г. О приспособлениях китообразных к быстрому плаванию и о возможности использования этих адаптаций в судостроении. Бюллетень МОИП. Т. 67. Вып. 5, 1962.

Трифонов Г. П. Биология размножения азовских бычков. Труды Карадагской биологической станции. Вып. 13, 1955.

Уолд Дж. (Wald G.). Филогения и онтогенез на молекулярном уровне. В сб.: «Эволюционная биохимия». Изд-во 1962.

Ушаков Б. П. Исследование теплоустойчивости клетки и протоплазматических белков пойкилотермных животных в связи с проблемой вида. В сб.: «Клетка и температура среды». М.—Л., изд-во «Наука», 1964.

Ушатинская Р. С. Основы холодостойкости насекомых. М., изд-во АН СССР, 1957.

Факторович К. А. Об особенностях жирового обмена в пе-

чени некоторых видов рода *Salmo* в связи с различиями их биологии. В сб.: «Обмен веществ и биохимия рыб». М., изд-во «Наука», 1967.

Флоркен М. (Florkin M.). Биохимическая эволюция. Пер. с франц., ИЛ, 1947.

Холдейн Д. Время в биологии. «Природа», 1966, № 8.

Христоферзен Г. С. Содержание полиненасыщенных жирных кислот в жирах основных промысловых рыб Азово-Черноморского бассейна. «Вопросы питания». Т. 23, № 5, 1964.

Христоферзен Г. С. и Шульман Г. Е. Изучение йодных чисел жира черноморских рыб. «Вопросы ихтиологии». Т. 5. Вып. 3, 1965.

Хромов Н. С. Распространение планктона и питание сардинеллы в районе Дакара. «Рыбное хозяйство», 1960, № 1.

Цуладзе Е. А. и Цуладзе Л. Е. Весовой и химический состав хамсы и ставриды, вылавливаемой в юго-восточной части Черного моря. Труды Грузинской рыбохозяйственной станции. Т. 8, 1963.

Чаянова Л. А. Питание черноморской хамсы. Труды ВНИРО. Т. 28, 1954.

Чеботарева М. А. Жирнокислотный состав фосфолипидов мозга проходного лосося — красной на разных стадиях жизненного цикла. Автореферат кандидатской диссертации. Институт физиологии им. И. П. Павлова, Л., 1968.

Чепракова Ю. И. Изменение количества жира в теле мелкой беломорской сельди Кандалакшского залива в связи с ее биологией. Труды института морфологии животных. Вып. 42, 1962.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. Журнал экспериментальной биологии. Вып. 2, 1926, № 1.

Чечина А. С. Влияние упитанности карпа на динамику его паразитофауны. Доклады АН СССР. Т. 86, 1952, № 1.

Чугунова Н. И. Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма. Труды ВНИРО. Т. 18, 1951.

Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. Изд-во АН СССР, 1959.

Чугунова Н. И., Асман А. В. и Макарова П. П. Рост и динамика жирности у рыб как приспособительные процессы. Труды института морфологии животных. Вып. 39, 1961.

Шавердов Р. С. О взаимоотношении крупной и мелкой ставриды Черного моря. «Вопросы ихтиологии». Т. 4. Вып. 1, 1964.

Шатуновский М. И. Динамика жирности и обводненности мяса и гонад балтийской речной камбалы и ее связь с особенностями созревания гонад. «Вопросы ихтиологии». Т. 3. Вып. 4, 1963.

Шатуновский М. И. Изменения биохимического состава печени и крови беломорской речной камбалы во время созревания ее половых продуктов в летне-осенний период. Вестник МГУ. Биология, почвоведение, 1967, № 2.

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

Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных. Труды института биологии. Вып. 21. Свердловск, изд. Уральского филиала АН СССР, 1960.

Шварц С. С. Популяционная структура вида. Зоологический журнал. Т. 46. Вып. 10, 1967.

Шварц С. С., Добринский Л. Н. и Топоркова Л. Я. Динамическая характеристика морфо-физиологических особенностей животных. Бюллетень МОИП. Т. 70, № 5, 1965.

Шкорбатов Г. Л. Внутривидовая физиологическая изменчивость у водных пойкилотермных животных. Зоологический журнал. Т. 40. Вып. 10, 1961.

Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методики исследования роста. В кн.: «Рост животных». Биомедгиз, 1935.

Шмальгаузен И. Н. Интеграция биологических систем и их саморегуляция. Бюллетень МОИП. Т. 46. Вып. 2, 1961.

Штрауб Ф. (Straub F. V.). Биохимия. Будапешт, изд. АН Венгрии, 1963.

Шубников Д. А. О применении данных анализов жирности и крови рыб в промысловой разведке атлантическо-скандинавской сельди в летний период. «Рыбное хозяйство», 1959, № 3.

Шульман Г. Е. К вопросу о кожном дыхании у бычков. Зоологический журнал. Т. 35. Вып. 2, 1956.

Шульман Г. Е. Динамика химического состава азовской хамсы в связи с особенностями ее биологии. Труды АзчерНИРО. Вып. 18, 1960а.

Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в теле рыб. «Успехи современной биологии». Т. 49. Вып. 2, 1960б.

Шульман Г. Е. Элементы азотного баланса и пищевые рационы азовской хамсы. Доклады АН СССР. Т. 147, № 3, 1962.

Шульман Г. Е. Определение обеспеченности рыб кормом по интенсивности жиронакопления и уровню жировых запасов в их теле. Зоологический журнал. Т. 42. Вып. 4, 1963.

Шульман Г. Е. Особенности динамики жирности крупной ставриды Черного моря в связи с ее биологией. Труды АзчерНИРО. Вып. 22, 1964а.

Шульман Г. Е. Сезонные изменения содержания жира в теле «мелкой» черноморской ставриды. «Вопросы ихтиологии». Т. 4. Вып. 4, 1964б.

Шульман Г. Е. О типах динамики жирности черноморских рыб. «Успехи современной биологии», Т. 59. Вып. 1, 1965.

Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в теле некоторых черноморских рыб. Труды АзчерНИРО. Вып. 24, 1966.

Шульман Г. Е. Особенности динамики жировых запасов в печени азовского бычка-кругляка. Доклады АН СССР. Т. 175, 1967а, № 3.

Шульман Г. Е. Об индивидуальной изменчивости содержания жира в теле азовской хамсы. «Вопросы ихтиологии». Т. 7. Вып. 6, 1967б.

Шульман Г. Е. Проблемы физиологических индикаторов биологического состояния и межвидовой дифференциации у рыб. В сб.: «Биохимия и обмен веществ рыб». Изд-во «Наука», 1967в.

Шульман Г. Е. О соотношении между жирностью и весом одноразмерных групп некоторых видов рыб Азово-Черноморского бассейна. «Биологические науки», 1968, № 7.

Шульман Г. Е. Исследование жирности и йодных чисел жира азовской тюльки. Зоологический журнал. Т. 67. Вып. 10, 1968.

Шульман Г. Е. Сезонные изменения йодных чисел жира черноморских рыб. Трубы АзчерНИРО. Т. 26, 1969.

Шульман Г. Е. Соотношение между уровнем жировых запасов и темпов роста некоторых видов рыб южных морей. «Биологические науки», 1969, № 12.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности состояния рыб в различные периоды годового цикла. Автореферат докторской диссертации. М., Институт эволюционной морфологии и экологии животных, 1969.

Шульман Г. Е. Определение уровня жировых запасов в теле средиземноморских рыб в летне-осенний период. В сб.: «Экспедиционные исследования в Средиземном море в августе — сентябре 1969 г. Киев, изд-во «Наукова думка», 1970.

Шульман Г. Е. и Горомосова С. А. Изучение соотношения жира и гликогена в теле головоногих моллюсков. В сб.: «Экспедиционные исследования в Средиземном море в августе — сентябре 1969 г.» Киев, изд-во «Наукова думка», 1970.

Шульман Г. Е. и Демидов В. Ф. Изменение жирности сардины района Дакара в преднерестовый период годового цикла. Зоологический журнал. Т. 40. Вып. 10, 1961.

Шульман Г. Е. и Коккоз Л. М. Об обеспеченности пищей азовской и черноморской рас европейского анчоуса. Доклады АН СССР. Т. 172, № 6, 1967.

Шульман Г. Е. и Коккоз Л. М. Особенности белкового роста и жиронакопления у черноморских рыб. В сб.: «Биология моря». Вып. 15, Киев, изд-во «Наукова думка», 1968.

Шульман Г. Е., Ревина Н. И. и Сафьянова Т. Е. Связь между возрастом, темпом роста, интенсивностью нагула производителей и особенностями овогенеза. Труды ВНИРО. Т. 49. 1969.

Шульман Р. А. Химия и технология азовского судака. Труды ВНИИРП. Т. 3, 1934.

Шульман С. С. Паразитофауна сельди, корюшки и наваги Белого моря. Труды Карело-Финского филиала АН СССР. Вып. 4, 1956.

Щепкин В. Я. Липидный состав черноморской ставриды и скорпены. Материалы конференции молодых ученых. Киев, изд-во «Наукова думка», 1968.

Щепкин В. Я. Динамика липидного состава скорпены и ставриды в связи с созреванием и нерестом. «Вопросы ихтиологии». Т. 11. Вып. 2, 1971.

Элтон Ч. (Elton C.). Экология нашествий животных и растений. Пер. с англ. ИЛ. 1960.

Эшби Р. (Achby W. R.). Конструкция мозга. Пер. с англ. Изд-во «Мир», 1964.

Юданова О. Н. Химический состав мурманской сельди. «Рыбное хозяйство», 1940, № 7.

Юз В. (Hughes W. Z.). Белки крови. В кн.: «Белки». Т. 3, 1958.

Юркевич Г. Н. Исследование тканевого дыхания черноморских рыб с различной экологией. В сб.: «Материалы конференции молодых ученых». Севастополь, 1968.

Яблонская Е. А. Некоторые данные по росту и обмену веществ у верховки в период нереста. Труды Всесоюзного Гидробиологического общества. Т. 3, 1951.

Яблонская Е. А. Возможные изменения кормовой базы рыб

Азовского моря при зарегулировании стока рек. Труды ВНИРО. Т. 31. Вып. 1, 1955.

Яковлева К. К. Динамика полиненасыщенных жирных кислот у некоторых видов черноморских рыб. «Вопросы ихтиологии». Т. 9. Вып. 4, 1969.

Aaés-Jorgensen E. Essential fatty acids as food supplements. Journ. Agricult. and Food Chemistry, v. 7, № 4, 246—249, 1959.

Aaronson S. and Baker H. Lipid and sterol content of some protozoa. Journ. Protozool., v. 8, № 3, 274—277, 1961.

Asara A. Research on the industrial utilisation of fishes in Turkey and characteristics of their products. Gen. Fish. Council for the Mediterranean. Istanbul, 145—150, 1956.

Ackman R. G. Structural homogeneity in unsaturated fatty acids of marine lipids. Journ. Fish. Res. Board Canada, v. 21, № 2, 247—254, 1964.

Albrecht M. L. Beobachtungen über den Eiweiß—und Kohlenhydrats—toffwechsel des Karpfens im 1. und 2. Aufzuchtjahr. Zeitschr. f. Fischerei, Bd 14, H. 3—4, 249—276, 1967.

Alexander K. M. A comparative study of fat and carbohydrate content of skeletal muscle of some vertebrates. Science and Culture, v. 31, № 2, 100—101, 1965.

Alston R. E. and Turner B. L. Biochemical systematics. N. Y.—L., 1963.

Amlacher E. Das Verhalten der inneren Organe und der Muskulatur dreisömmeriger Karpfen aus dem Teich des Dresdner Zwinigers bei extremer Kohlenhydratfütterung. Zeitschr. f. Fischerei Bd 9, H. 7—10, 749—761, 1961.

Arrignon J. L'Anchois des Cotes d'Oranie. Rev. des Travaux de l'Institut. des Peches Maritimes, t. 30, f. 4, 317—342, 1966.

Atwater W. O. The chemical composition and nutritive values of food-fishes and aquatic invertebrates. Rep. U. S. Commis. Fish. and Fisheries for 1888, pt 16, 679—868, 1892.

Awapara J. and Simpson J. W. Comparative physiology: metabolism Ann. Rev. of Physiology, v. 29, 87—112, 1967.

Barnes H. Studies in the biochemistry of cirripede eggs. Journ. Marine. Biol. Assoc. Un. King., v. 45, № 2, 321—339, 1965.

Battle H. G., Huntsman A. G., Geffers A. M., Geffer G. W., Johnson W. H. and McNairn N. A. Fatness, digestion and food of Passama—quoddy young herring. Journ. of the Biol. Board of Canada, v. 11, № 4, 401—429, 1936.

Beenackers A. M. Transport of fatty in *Locusta migratoria* during sustained flight. Insect Physiol., v. 11, № 7, 879—888, 1965.

Beleradek J. Temperature and living matter. Berlin, 1935.

Bently P. J. and Follett B. K. The effects of hormones on the carbohydrate metabolism of the lamprey. Journ. Endocrin., v. 31, № 2, 127—137, 1965.

Bertalanffy L. A. A quantitative theory of organic growth. Hum. Biol. v. 10, 1938.

Beverton R. G. and Holt S. G. A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature, and their relation so growth and othes physiological characteristics. Ciba Foundation symposium on the Lifespan of Animals, 1959.

Black E. C., Rodertson A. C. and Parker R. R. Some

aspects of carbohydrate metabolism in fish. In: *Compar. Carboh. Metabolism in Heterotherm*, 89, 1961.

Blackith R. E. and Howden G. F. The food reserves of hatchling locusts. *Compar. Biochem. and Physiol.*, v. 3, № 2, 108—124, 1961.

Blaxter J. H. and Holliday F. G. The behaviour and physiology of herring and other Clupeids. *Advances Marine Biol.*, v. 1, 261—393, 1963.

Blazka P. The anaerobic metabolism of fish. *Physiol. Zool.*, v. 31, № 2, 117—128, 1958.

Bogucki M. and Trzesinski P. Fluctuations in the water and fat content of the cod. *Journ. du Conseil*, v. 16, № 2, 208—211, 1950.

Borek Z. Zawartosc lipidow i innych skladnikow ciala u Karpia w czasie zinzowania oraz glodu doswiadezalnego. *Polskie Arch. hydrobiol.*, v. 5, № 1, 65—91.

Bottesch A. Variatii, cantitative si calitative ale grasimii czapulii de cultura in timpul unni au. *Bul. Inst. cercetari Piscicole*, v. 17, № 3, 45—54, 1958.

Brandes C. H. und Dietrich R. Detrachtungen über die Beziehungen zwischen dem Fett- und wassergehalt und die Fettverteilung bei Konsumfischen. *Veröffentl. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, Bd 5, 299—305, 1958.

Brett G. R. The swimming energetics of salmon. *Scientific American*, v. 213, № 2, 1965.

Brocknerhoff and Hoyle R. J. On the structure of the depot fats of marine fish and mammals. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, v. 102, № 3, 452—455, 1963.

Brody S. *Bioenergetics and growth*. N.-Y., 1945.

Brown M. E. Experimental studies on growth. *Physiol. of Fishes*, v. 1, N.-Y., 1957.

Brozek J. Symposium on nutrition and behaviour. *Amer. Journ. Clin. Nutr.*, v. 5, № 2, 103—105, 1957.

Bruce J. R. Changes in the chemical composition of the herring in relation to the age and maturity. *The Biochem. Journ.*, v. 18, № 3, 469—485, 1924.

Bull H. O. The relationship between state and maturity and maturity and chemical composition of the whiting. *Journ. of the Marine Biol. Assoc.*, v. 15, 207, 1928.

Bullock T. H. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. *Biol. Revs. Cambridge Philos. Soc.*, v. 30, № 3, 1955.

Cannon W. B. *The wisdom of the body*. N.-Y., 1932.

Chang V. M. and Idler D. R. Biochemical studies on sockeye salmon during spawning migration. *Canad. Journ. Bioch. and Physiol.* v. 38, № 6, 553—558, 1960.

Channon H. G. and El Saby M. K. Fat metabolism of the herring. *Biochem. Journ.*, v. 26, 2021, 1932.

Chidambaram K., Krichnamoorthy C. C., Venkataraman R. and Chari S. T. Studies on mackerel: fat variations and certain biological aspects. *Proc. Indian Academy of Science*, B. 35, № 2, 34, 1952.

Clark E. D. and Clough R. W. Nutritive value of fish and shellfish. *Rep. U. S. Commis. Fish and Fisheries*, 501, 1926.

Coëkbain A. J. Fuel utilization and duration of tethered

- flight in *Aphis fabae*. Journ. Exptl. Biol., v. 38, № 1, 163—174, 1961.
- Collins G. B., Elling C. H., Gauley J. R. and Thompson C. S. Effect of fishway slope on performance and biochemistry of salmonids. Fish. Bull. Fish. and Wildlife Serv. U. S. Dept. Inter. v. 63, № 1, 221—253, 1963.
- Comfort A. Effect of deleyed and resumed growth on the longevity of a fish in captivity. Gerontologia, v. 8, № 2—3, 150—155, 1963.
- Cook R. P. Riochemistry and metabolism of fats. Proc. Nutr. Soc., v. 20, № 2, 140—143, 1961.
- Coppini R. Etude des variations de la composition chimique de la chair des maquereaux de l'Adriatique moyenne occidentale, particulierement en ce qui concerne les lipids. FAO. Debats et docum. techn. Conseil gen. peches Mediterranee, № 8, 395—399, 1967.
- Cordier G. Recherches surle taux du glycogene cardiaque chez les poissons d'eau douce. Comparaison avec les poissons marine. Compt. rend. Soc. biol., v. 153, № 3, 435—437, 1959.
- Damberg's N. Extractives of fish muscle. 4. Seasonal variations of fat, water-solubles, protein and water in cod fillets. Journ. Fish. Res. Board Canada, v. 21, № 4, 703—709, 1964.
- Davidson F. A. and Shostrom O. E. Physical and chemical changes in the pink salmon the spawning migration. Invest. Report of U. S. Bureau of Fisheries, № 35, 1—37, 1936.
- Demeal-Suard A. et Peres G. Les variations des reserves en glycogene de la Tanche su cours de l'annee. Journ. de Physiol., v. 56, № 3, 336—337, 1964.
- Demir N. Synopsis of biological data on anchovy (Mediterranean and adjacent seas). FAO Fish. Synopsis, № 26, 50, pp., 1965.
- Demoll R. und Gaschott O. Untersuchungen über den Stoffwechsel von Süswasserfischen mit besonderer Berücksichtigungs des Karpfens. Intern. revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, B. 26, 119, 1932.
- Dessauer H. C. Seasonal changes in the gross organ composition of the lizard. Journ. Exptl. Zoology, v. 128, № 1, 1—12, 1955.
- Deuel H. J. Newer concepts of the role of fats and of the essential fatty acids in the diet. Food Research, v. 20, № 1, 81—91, 1955.
- De Witt K. W. Seasonal variations in cod liver oil. Journ. Sci. Food and Agric., v. 14, № 2, 92—98, 1963.
- Dill D. B. A comparative study of the chemical composition of the sardine from California and British Columbia. Ecology, v. 7, № 2, 221, 1926.
- Dorst J. Les migrations des oiseaux. Paris, Payot, 447 pp., 1962.
- Drihlon A. Etude de quelques diagrammes electrophoretiques de plasma des poissons. Compt. Rend. Acad. Sci., v. 237, № 25, 1779—1781, 1953.
- Drummond and Black. Ann. Rev. Physiol., v. 22, 169—190, 1960, Comparative physiology: fuel of muscle metabolism.
- El Saby M. K. Dietetic value of certain Egyptian food fishes. Rapports et Proces — Verb. des Reunions, v. 8, 1933.
- Elwertowski J. and Maciejczyk J. O wahanich zawartosci tluszczu w szprocie Zatoki Gdanskiej. Gospodarska rybna, v. 10, № 5, 16—18, 1958.

Eschmeyer P. H. and Phillips A. M. Fat content of the flesh of Siscowets and Lake trout from Lake Superior. *Trans. of the American Fisheries Society*, v. 94, № 1, 62—73, 1965.

Fage L. La ponte et les races locales de l'anchois de la Méditerranée. *Rapp. et proces-verb. des Reunions*, v. 10, 67—71, 1937.

Farkas T. and Heródek S. The effect of environmental temperature on the fatty acid composition of crustacean plankton. *Journ. Lipid Research*, v. 5, 369—374, 1964.

Farner D. S., Oksche A., Kamemoto F. J., King J. R. and Cheyney H. E. *Comp. Biochem. and Physiol.*, v. 2, № 2, 125—142, 1961.

Fisher L. and Hosking Z. D. Vitamin A and fat in the herring of the blackwater estuary. *Some contemp. Studies Marine Sci.*, 297—311, 1966.

Fontaine M. Du rôle joué par les facteurs internes dans certaines migrations de poissons. *Etude critique de diverses méthodes d'investigation. Journ. du Conseil*, v. 15, № 3, 284—294, 1948.

Fraga F. Variación estacional de la composición química de la anchoa. *Investigación Pesquera*, v. 2, 21—31, 1955.

Fraser J. F. Seasonal rhythms and survival. *Sympos. Zool. Soc. London*, № 13, 71—77, 1964.

Furuya M. Variacao sazonal do teor materia graxa em sardinha verdeira. *Bol. Inst. oceanogr.*, v. 10, № 3, 21—23, 1959.

George J. C. A histophysiological study of the red white muscles of the mackerel. *Amer. Midland Naturalist*, v. 68, № 2, 487—494, 1962.

Gerking S. D. The protein metabolism of sunfishes of different ages. *Physiological Zoology*, v. 25, 358—372, 1952.

Gero J. B. Composition biochimique de la Sardine des côtes Atlantique du Maroc. *Bull. de l'Institut des Pêches Maritimes du Maroc*, № 6, 69—75, 1961.

Giese A. C. Lipids in the economy of marine invertebrates. *Physiol. Reviews*, v. 46, № 2, 244—298, 1966.

Greene C. W. The stage of fat in the muscular of the King salmon and its resorption during the fast of the spawning migration. *Bull. U. S. Bureau of Fisheries*, v. 33, 69—138, 1914.

Greene C. W. Carbohydrate content of the King salmon tissues during the spawning migration. *Journ. Biol. Chemistry*, v. 48, 429, 1921.

Gumbmann M. and Tappel A. L. The tricarboxylic acid cycle in fish. *Arch. Biochem. and Biophys.*, v. 98, № 2, 262—270, 1962.

Halberg F. Physiologic 24-hour rhythms: a determinant of response to environmental agents. *Man's Dependence Early Atmosphere*, N.-Y., 48—96, 1962.

Hammond B. R. and Hickman C. P. The effect of physical conditioning on the metabolism of lactate, phosphate and glucose in rainbow trout. *Journ. Fish. Res. Board Canada*, v. 23, № 1, 65—83, 1966.

Hamoir G. Fish proteins. *Advances in protein chemistry*, v. 10, Academic Press, N.-Y., 227—282, 1955.

Hart J. L., Tester A. L., Beell D. and Tully J. P. Proximate analysis of British Columbia herring in relation to season and condition factor. *Journ. Fisher. Research Board Canada*, v. 4, № 5, 1940, 478—490.

Hata M. and Tashiro M. Biochemical studies in Skipper. Bull. Jap. Scient. Fisher., v. 19, № 4, 1953.

Heilbrunn L. An outline of general physiology. Phill.-London, 1942.

Herrera J. and Munoz F. Consideraciones biologicas sobre la composicion quimica de la sardina de Castellon. Invest. Pesquera, t. 7, 33—48, 1957.

Herzberg A. Preliminary data on the fat content of *Sardinella aurita* Mullus barbatus and *Scomber japonicus*. FAO. Debats et docum. techn. Conseil. gen. peches Medit., № 8, 417—420, 1967.

Hickling C. F. Notes on the biology of the cornish pilchard. Rapp et proces-verb. d. Reunios, v. 107, № 3, 26—28, 1938.

Higashi H., Kaneko T., Ishii S., Mashida I. and Shugichasi T. The influence of food fats on fish. Bull. Japan. Soc. Scient. Fisher., v. 30, № 9, 778—785, 1964.

Hilditch T. P. and Williams P. N. The chemical constitution of natural fats. London, 745 pp., 1964.

Hoar W. S. Factors controled and regulated the time of migration in fish. Biol. Reviews, Camdridge Philos. Society, v. 28, № 4, 246—286, 1953.

Hoar W. S. and Cottle M. K. Some effects of temperature acclimatisation on the chemical constitution of goldfish tissues. Canad. Journ. Zoology, v. 30, № 1, 49—54, 1952.

Hochachka P. W. Glycogen stores in trout tissues before and after stream planting. Journ. Fish. Res. Board Canada, v. 19, № 1, 127—136, 1962.

Holt H. K. The rhythmic space and space-time relation. Atti 7. Conf. internaz. Soc. studio ritmi biol., siena, 82—87, 1962.

Hurwicz L. Basic mathematical and statistical considerations in the study of rhythms and near-rhythms. Ann. N. Y. Acad. Sci. v. 98, 851—857, 1962.

Idler D. R. and Bitners I. Biochemical studies on sockeye salmon during spawning migration. Canad. Journ. Bioch. and Physiol., v. 36, № 8, 793—798, 1958.

Idler D. R. and Clemens W. A. The energy expeditures of Fraser river sockeye salmon during the spawning migration. Intern. Pacif. Salmon Fish. Commiss., Progress Report, 1—80, 1959.

Igarashi H. and Zama K. Biochemical studies of the salmon, *Oncorhynchus keta*, Bull. Jap. Soc. Scient. Fish., v. 18, № 11, 6—10, 1953.

Inui Y. and Ohshima Y. Effect of strvstion on metabolism and chemical composition of cells. Bull. Jap. Scient. Fisher., v. 32, № 6, 492—501, 1966.

Jangaard P. M., Ackman R. G. and Sipos J. C. Seasonal changes in fatty acid composition of cod liver, fiesh, roe and milk lipids. Journ. Fish. Res. Board Canada, v. 24, № 3, 613—627, 1967.

Janssens P. A. The metabolism of the aestivating african lungfish Compar. Biochem. Physiol., v. 11, № 1, 105—117, 1960.

Jensen A. J. Cahnges in the quality of the herring in the course of the year and from year to year. Rep. Danish Biol. Stat. 1—19, 1950.

Johnston P. V. and Roots B. I. Brain lipid fatty acids and temperature acclimation. Compar. Biochem. and Physiol., v. 11, № 3, 303—309, 1964.

- Johnstone J. The dietetic value of the herring. Proc. and Trans. Liverpool Biol. Soc., v. 32, 85—131, 1918.
- Jowett W. G. and Davies W. A. Chemical study of some Australian fish Council Scient. and Industr. Research., № 85, 1938.
- Kamra S. K. Effect of starvation and refeeding on some liver and blood constituents of Atlantic cod. Journ. Fish. Res. Board. Canada, v. 23, № 7, 975—982, 1966.
- Karrick N., Clegg W. and Stansly M. Composition of freshwater fish. Commercial Fisher. Review, v. 18, № 2, 13—16, 1956.
- Katada M.; Zama K. and Igarashi H. Lipids of the muscle of tuna. Bull. Jap. Soc. Scient. Fisheries, v. 26, № 4, 425—429.
- Kayama M. Lipid metabolism in fish. Journ. of Japan. Oil Chemists Soc., v. 13, № 10, 511—519, 1964.
- Keiz G. Die Abhängigkeit des Rohfettgehaltes der Leber des Karpfens Naturwissenschaften, Bd 46, № 21, 610, 1959.
- Keyvanfar A. Serologie et immunologie de deux especes de thonides de l'Atlantique et de la Mediterranee. Revue des Travaux de l'Institute des Peches Maritimes, v. 26, № 4, 407—457, 1962.
- King J. R., Backer S. and Farner D. S. A comparison of energy reserves during autumnal and vernal periods in the white-crowned sparrow. Ecology, v. 44, № 3, 513—521, 1963.
- Kinsella J. E. General metabolism of the hexapod embryo with particular reference to lipids. Compar. Biochem. and Physiol., v. 19, № 1, 291—304, 1966.
- Knauth K. Die Karpfensucht, 1901.
- Kordyl E. Sklad chemiczky dorsza i sledzia baltyckiego w zalezno sci od stopnia dojrzalosci plciowej. Prace morskiego instytutu tybackiego w Gdyni, № 6, 1951.
- Krvaric M. and Musinic R. Investigation into the fat content in the sardine tissues. Acta Adriatica, v. 4, № 8, 291—314, 1950.
- Kubota Z. Ecology of the Japanese Loach. IV. Growth and fathess. Journ. Shimonoseki college of the Japanese Loach. IV. Growth and fathess. Journ. Shimonoseki college of Fisheries, v. 11, № 1, 213—233, 1961.
- Kühl H. und Lü h m a n n M. Über Sandspierling und Sandspierlingfischerei in südlichen Nordsee. Archiv. f. Fishereiwiss. Bd. № 2, 182—197, 1965.
- Kutty M. N. Respiratory Quotients in Goldfish and Rainbow Trout. Journ. Fish. Board Canada, v. 25, № 8, 1968.
- Lasker R. and Theilacker G. H. The fatty acid composition of the lipids of some pacific sardine tissues in relation to ovarian maturation and diet. Journ. Lipid Research, v. 3, № 1, 60—64, 1962.
- Leim A. H. Fatness of small herring in the bay of fundy. Journ. Fish. Research Board Canada, v. 15, № 6, 1259—1267, 1958.
- Lewis R. W. Temperature and pressure effects on the fatty acids of some marine ectotherms. Compar. Biochem. and Physiol., v. 6, № 1, 75—89, 1962.
- Lexow T. Nordnorges sildolveindustri en Kemiskteknisk undersökelse. Trondheim, 125 pp., 1925.
- Lichtenfeldt H. Über die chemische Zusammensetzung einiger Fischarten warum und wie sie periodisch wechselt. Archiv f. gesammte Physiologie, Bd 103, 353, 1904.
- Linko R. The lipid composition of Baltic herring. Suomen. Kem., v. 37, № 5—6, 90—92, 1964.

- Lo Bin-chang. Сезонный рост *Pseudosciaena crocea*. Oceanol. et limnol. sinica, v. 8, № 2, 121—139, 1966.
- Love R. M. The biochemical composition of fish. In: *Physiol. of Fishes*, v. 1, N.-Y., 401—418, 1957.
- Lovern J. A. The lipids of marine organisms. *Oceanogr. and Marine Biol. Annual Rev.*, v. 2, 169—191, 1964.
- Lovern J. A. and Wood H. Variations in the chemical composition of herring. *Journ. Marine Biol. Assoc. Un. King.* v. 22, № 1, 281—293, 1937.
- Lühmann M. Über die Fettspeicherung bei Ostseeheringen und ihre Beziehung zum Fortpflanzungszyklus. *Kieler Meeresforschungen*, Bd 9, № 2, 213—227, 1953.
- Lühmann M. Über die Fettspeicherung bei der Makrele. *Archiv f. Fischereiwiss.*, Bd 7, № 1, 61—74, 1956.
- Lunde G. Underskelser over variasjoner i Brisingens fettinnhold. *Tidsskrift f. Hermetikindustri*, v. 23, № 9, 15, 1937.
- Lusk S. Užitková hodnota a obsah tuku ve svalovine ostroretky stehovave *Chondrostoma nasus*. *Zoologicke listy*, v. 15, № 1, 55—68, 1966.
- McCance R. A. and Widdowson E. M. The chemical structure of the body. *Quart. Journ. of Exptl. Physiology*, v. 41, № 1, 1—17, 1956.
- McDonald J. Ambient temperature and depot fat iodine number in children. *Nature*, v. 192, № 4800, 362—364, 1961.
- Mainguy P. et Doutre M. Variations annuelles de la teneur en matieres grasses de trois cluoides du Senegal. *Revue d. Travaux de l'inst. d. Peches marit.*, t. 22, f. 3, 303—321, 1958.
- Mankowski W., Elwertowski J. and Maciejczyk J. Produkcja planktonu w Południowym Bałtyku a biologia szprota. *Gospod. rubna*, v. 13, № 8, 8—9, 1961.
- Mannan A., Fraser D. G. and Dyer W. G. Proximate composition of Canadian Atlantic fish. *Journ. Fish. Res. Board Canada*, v. 18, № 4, 483—493, 1961.
- Marshall S. M., Nicholls A. G. and Orr A. P. On the growth and feeding of young herring in the Clyde. *Journ. marine biol. Assoc.*, v. 23, № 2, 427—456, 1939.
- Martin A. W. The carbohydrate metabolism of the mollusca. In: *Compar. Physiol. of carbohydrate metabolism*. Un. Wash. Press., 35—57, 1961.
- Masoro E. J. Effect of cold on metabolic use of lipids. *Physiol. Reviews*, c. 46, № 1, 67—101, 1966.
- Matsui Y. and Oshima S. On the influence of starvation on the growth of carp. *Journ. Imperial Fisher, Exptl. Sttion*, № 6, 1935.
- Mayr E. *Animal species and evolution* 797 pp., 1963.
- Menzel D. W. Utilization of food by a Bermuda reef fish *Epinephelus gullalus*. *Journ. d. Conseil int. explor. Mer*, v. 25, № 2, 216—222, 1960.
- Meyer-Waarden P. F. und Rübernberg L. Untersuchungen über den verwertbaren Fleischanteil und Fettgehalt bei Ostseeflundern. *Archiv. f. Fischereiwiss.*, b. 7, № 3, 240—248, 1956.
- Migita M. and Hanaoka T. Amount of food protein and the accumulation of body protein in fish. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fisheries*, v. 7, № 2, 128, 1938.
- Miescher-Reus F. *Statistische und Biologische Beiträge*

zum Kenntnis vom Leben des Rheinlaches im Süßwasser. Schweizerische Fischerei, 427—474, 1880.

Mikicinska J. Sklad chemiczny szprota polawianago na południowym Bałtyku w latach 1949—1953. Prace Morsk. Inst. Ryb. w Gdyni, № 8, 323—335, 1955.

Miller M. R. Carbohydrate metabolism in amphibians and reptiles. In. Compar. Physiol. of Carbohydrate Metabolism, Seattle, 1961.

Miller R. B., Sinclair A. C. and Hochachka P. W. Diet, glycogen reserves resistance to fatigue in hatchery rainbow trout. Journ. Fish. Res. Board Canada, v. 16, № 3, 321—328, 1959.

Milroy L. H. Changes in the chemical composition of the herring during the reproductive period. Biochem. Journ., v. 3, 366—390, 1908.

Morawa F. W. Wachatum, Wachstumsbedingungen und Aufrechsplütze des Sprottes in der Ostsee. Zeitschr. f. Fischerei, Bd 4, № 1—2, 101—136, 1955.

Morawa F. W. Einige Beobachtungen über die Fettspeicherung und die Nahrung bei Salmoniden. Verh. Internat. Verein. Limnol. v. 15, № 2, 952—958, 1964.

Morishita T., Takahashi T., Kitamikado M. and Tachio S. On the fish meal and fish oil from anchovy in Ise Bay. Journ. Fac. Fish. Univ. Mic., v. 7, № 1, 47—54, 1966.

Motais R. Sur la croissance saisonnieres d'un teleosteen abyssal mesuree par l'activitephosphatase que des eailles. Compt. rend. Acad. sci., v. 248, № 2, 311—312, 1959.

Müller W. Über die Ursachen der Satzfisherluste in der Karpfenteichwirtschaft. Dtsch. Fisch.-Ztg., Bd 8, № 11, 338—341, 1961.

Needham A. E. The growth process in animals. L. 522 pp., 1964.

Needham J. Chemical embryology, N.-Y.—L. 2021 pp., 1963.

Nevenzel J. C., Rodegker W., Mead J. F. and Gordon M. S. Lipids of the living coelacanth. Science, v. 152, № 3730, 1753—1755, 1966.

Niemierko W. Some aspects of lipid metabolism in insects. Proc. 4 intern. Congr. Biochem., v. 12, 185—197, 1958.

Noguchi E. and Bito M. Biochemical studies on some fishes of commercial importance. Ann. Rep. Japan. Sea. Fish. Lab., № 2, 151—188, 1955.

Odum E. P., Marshall S. G. and Marples T. G. The caloric content of migrating birds. Ecology, v. 46, № 6, 901—904, 1965.

Ono T., Nagayama F. and Masuda T. Studies on the fat metabolism of fish muscles. Journ. Tokyo Univ. Fisheries, v. 46, № 1—2, 97—106, 1960.

Oshima S. On the chemical change of the cells in the course of fasting. Journ. Imper. Fisher. Institute, v. 23, № 4, 119—120, 1928.

Oya T., Usui Y. and Sukegawa T. On the fat-content of *Sardinia melanosticta*. Bull. Jap. Soc. Scient. Fisheries, v. 5, № 5, 18, 1937.

Paton D. N. Rapport of investigations on the life history of the salmon in fresh water. Journ. of Physiology, v. 22, 1898.

Pavlovic V., Kekic H., Mladjenovic O. and Vukotic N. Le sucre du sang et la concentration de glycogene dans le foie, le coeur et les muscles de certaines de poissons de la Mer Ad-

riatique. Rapp. et proc. verb. reun. Mediter., v. 18, № 2, 279—281, 1965.

Pearse A. S. The chemical composition of certain freshwater fishes. *Ecology*, v. 6, № 1, 7, 1925.

Phillipson G. Histological changes in the gut and associated tissues of *Mitopus morio* during digestion of lipid and carbohydrate. *Quart. Journ. Microscop. Sci.*, v. 103, № 1, 1962.

Pitts G. C. Body fat accumulation in the guinea pig. *Amer. Journ. of Physiol.*, v. 185, № 1, 41—48, 1956.

Plack P. A. and Woodhead P. M. Vitamin A compounds and lipids in the blood of the cod the Arctic, in relation to gonadal maturation. *Journ. Marine Biol. Assoc.*, v. 46, № 3, 547—559, 1966.

Polimanti O. Über den Fettgehalt und die biologische Bedeutung desselben für die Fische und ihren Aufenthaltsort. *Riochem. Zeitschrift*, Bd 56, 214, 1913.

Prosser C. L. Comparative physiology and biochemistry: status and prospects. *Compar. Biochem. and Physiol.*, v. 11, № 1—7, 1964.

Rabaey M. Glycogen in the lens of birds' eyes. *Nature*, v. 198, № 4876, 206—207, 1963.

Read C. P. The carbohydrate metabolism of worms. In: *Comparative Physiology of Carbohydrate Metabolism*, Seattle, 1961.

Roche J. et Collet J. Recherches sur l'ossification. VIII. Activite phosphatase des divers organes osseux au cours du developpement chez la sardine et le role de la phosphate dans la formation du squelette. *Societe Chimie biol.*, v. 22, 118, 1940.

Rubner M. Über den Einfluß der Körpergrösse auf Stoff und Kraftwechsel. *Zeitschr. Biol.*, Bd 19, 535—562, 1883.

Schäperclaus W. Bedeutung der Startkondition, insbesondere des Fettgehaltes, für die Entstehung der infektiösen Bauchwassersucht beim Karpfen im Frühjahr. *Dtsch. Fisch.—Ztg.*, Bd 9, № 11, 321—327, 1962.

Schildmacher H. Der Jahreszyklus der warmblütigen Wirbeltieres und seine Synchronisierung mit dem Jahreszyklus der Umwelt. *Biol. Beitr.*, Bd 1, 18—24, 1961.

Sevage R. E. The relation between the feeding of the herring off the East Coast of England and the plankton of the surrounding waters. *Fishery Invertig.*, v. 12, № 3, 28, 1931.

Shorland F. B. The comparative aspects of fatty acid occurrence and distribution. In: *Comparative Biochemistry*, v. 3, 1962.

Simonnet H. Rythmes et cycles biologiques chez organismes animaux. *Biol. med.*, v. 53, № 3, 266—330, 1964.

Simpson G. G. Principles of animal taxonomy. N.-Y.—L., 247 pp., 1961.

Sindermann C. G. and Mairs D. F. A major blood group system in Atlantic sea herring. *Copeia*, v. 3, 228—231, 1959.

Slobodkin L. B. The strategy of evolution. *Amer. Scientist*, v. 52, № 3, 342—357, 1964.

Smith H. The absorption and excretion of water and salts by marine teleost. *Amer. Journ. of Physiol.*, v. 93, 189, 1930.

Smith S. Studies in the development of the rainbow trout. 1. The heat production and nitrogenous excretion. *Journ. Exptl. Biology*, v. 23, № 3—4, 248, 1947.

Srinivasan V. V. The glycogen content in *Martesia fragi-*

lis, a woodboring pholad of Madras. Proc. Indian Acad. Sci., v. 857, № 2, 124—133, 1963.

Stansby M. E. Composition of certain species of freshwater fish. Food Research, v. 19, № 2, 231—234, 1954.

Steinberg D. Fatty acid mobilisation—mechanisms of regulation and metabolic consequences. In: The control of lipid metabolism. L.—N.-Y., 248, 1963.

Steiner G. and Cahil G. F. Adipose tissue physiology. Ann. N. Y. Acad. Sci., v. 110, № 2, 749—753, 1963.

Stimpson J. H. Comparative aspects of the control of glycogen utilisation in vertebrate liver. Compar. Biochem. and Physiol. v. 15, № 2, 187—197, 1965.

Strong F. E. Studies on lipids in some homoptera insects. Hilgardia, v. 34, № 2, 43—61, 1963.

Subrahmanyan R. and Gupta R. S. Studies on the plankton of the east coast of India. I. Seasonal variation in the fat content of the plankton and its relationship to phytoplankters and fisheries. Proc. Indian Acad. Sci., Bd. 57, № 1, 1—14, 1963.

Sundrararaj B. I., Kumar M., Narasimhan P. V., Prasad M. R., Ven-Kitasubramanian T. A., Malathy J. Effects of starvation and glucose administration on carbohydrate metabolism of *Securus Vasculosus* and liver of *Notopterus notopterus*. Indian Journ. Exptl. Biol., v. 4, № 1, 1—4, 1966.

Swift D. R. Seasonal variations in the growth rate, thyroid gland activity and food reserves of brown trout. Journ. Exptl. Biology, v. 32, № 4, 751—764, 1955.

Tani S. and Sodeyama R. Seasonal variations in fat content of red salmon, off and on the coast of East Kamchatka. Bull. Japan. Soc. Scient. Fischer., v. 7, № 5, 545, 1939.

Taylor H. M. Deductions concerning the air bladder and the specific gravity of fishes. Bull. U. S. Bureau of Fish., v. 38, 121—126, 1924.

Taylor C. C. Growth equations with metabolic parameters. Gourn. du Conseil., v. 27, № 3, 1962.

Thurrow F. Über den Trockeneubstanz- und Fettgehalt von Aalen aus der Kieler Bucht und der Kieler Förde. Archiv f. Fische-reiwiss, Bd 8, № 1—2, 79—94, 1957.

Tietz A. Fat transport in the locust. Journ. Lipid Res., v. 3, № 4, 421—426, 1962.

Tolgay Z. Investigations into the chemical composition of the pelamid. Debats et docum. techn. Conseil gen. peches Medit., № 4, 417—419, 1957.

Tomoto K. On the seasonal variation of pollack liver oil in Monbetsu District. Bull. Hokk. Reg. Fish. Res. Labor., № 10, 149, 1954.

Trouther K. Über die Verteilung des Glykogens bei einigen Plattfischarten und Beziehungen zwischen dem Glykogengehalt und dem Geschlecht der Fische. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, Bd 8, № 2, 179—185, 1963.

Trzebiatowski R. Wplyw wielkosci i stanu obzywienia narbyku na przebieg jego zimowania. Zesz. nauk. Wyzszej szkoly roln. Obsztynie, v. 20, № 1, 85—98, 1965.

Tsuchia Y., Hata M., Asano M., Takahashi I., Nomura T. and Suzuki Y. Biochemical studies on skipper. Bull. Jap. Soc. Scient Fisheries, v. 19, № 4, 348, 1953.

Tsukuda N. and Noguchi E. Studies on the iodine value of mackerel oil. Ann. Rept. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab., № 4, 325—330, 1958.

Tsuyuki H. and Roberts E. Inter-species relationships within the genus *Oncorhynchus* based on biochemical systematics. Journ. Fish. Res. Board Canada, v. 23, № 1, 101—107, 1966.

Tucker D. A new solution to the Atlantic eel problem. Nature, v. 183, № 4660, 495—501, 1959.

Vaclavik B. Priciny vahovych ubytku u Karpu behem zimy. Ceskosl. rybarstvi, № 11, 1956.

Vieweger T. L'influence de l'inanition sur la composition chimique des anguilles. Archives Intern. de Physiol., v. 30, № 2, 133—147, 1928.

Wada M. Biochemical studies on the fat of the sardine body. Journ. Agric. Chem. Soc. Japan, № 5, 219, 1955.

Ward P. Lipid levels in birds preparing to cross the Sahara. Ibis, v. 105, № 11, 109—111, 1963.

Watanabe K. Variations in chemical composition in some commercial fishes from the south of Brasil. Bull. Japan. Soc. Scient. Fisher. v. 29, № 5, 469—474, 1963.

Watts J. C. The chemical composition of Wesy African Fish. Bull. Institut Frans. d. Afrique Noire, ser., A. T. 19, № 2, 539—547, 1957.

White F. D. The analysis and food value of the pilchard. Ann. rep. Biol. Board. Canada, 1—101, 1933.

Wilder J. Basimetric approach (law of initial value) to biological rhythms. Ann. N. Y. Acad. Sci., v. 98, № 4, 1211—1220, 1962.

Wilson D. P. Seasonal variations in the fat content of the flounder. Journ. Marine Biol. Assoc., v. 23, № 2, 361—346, 1939.

Wimpenny R. S. A routine method for the estimation of fat in plankton and its application to herring tissues. Journ. du Conseil, v. 13, № 3, 338—346, 1938.

Wittenberger C. On the function of the laferal red muscle of teleost fishes. Revue roumaine biol. Sér. Zool., v. 12, № 2, 1967.

Wittenberger C. et Vitca E. Variation of the glycogen content in the lateral muscles of the carp during a work performed by isolated muscles and during starvation. Studia Universitatis Babes-Bolyai, v. 11, № 2, 117—123, 1966.

Wittfogel H., Schnelle W. und Adam I. Über den Fettgehaltszyklus und Ernährungskoeffizienten von Heringen deutscher Dampferaulandungen in den Fangjahren 1957/58, Archiv f. Fischereiwiss., Bd 9, № 2, 135—142, 1958.

Wohlschlag D. E. Differences in metabolic rates of migratory and resident freshwater forms of an arctic whitefish. Ecology, v. 38, № 3, 502—510, 1957.

Wojno T., Trzebiatowski R. and Wolny P. Wplyw niektorych czynnikow na wyniki zimowania narybku Karpia. Roczn. nauk. roln. Bd 86, № 2, 361—372, 1965.

Wolf F., Preninger W. and Opletalowa L. Влияние различных кормов на качество мяса карпа и его пригодность для консервирования. За соц. с.-х. наука (Пара), АЗ, № 4, 1954.

Wolny P., Wojno T. and Trzebiatowski R. Zmiany zawartosci bialka tluszczu, wody i suchej masy w ciele dwuletnich Karpia w okresie wzrostu. Roczn. nauk. roln., Bd 86, № 2, 283—300, 1965.

Wood R. J. Fat cycles of North sea herring. Journ. du Conseil, v. 23, № 3, 390—398, 1958.

Woodhead A. D. Nutrition and reproductive capacity in fish. Proceed. of Nutrition Society, v. 19, № 1, 23—28, 1960.

Yamada M. Study of the lipids of the plancton. Journ. Japan Oil Chemists Soc., v. 10, № 4, 236—239, 1961.

Yanni M. Lipids and water content of the tissues of *Clarias lazera*. Zeitschr. f. vergl. Physiologie, Bd 45, № 1, 50—56, 1961.

Zhang Yü-shu. The growth of the carp at Tung-Kuan region before and after the filling of the San-Men-Hsa reservoir. Acta zool. sinica, v. 17, № 1, 38—47, 1965.

Zuntz N. Über die Verdaung und den Stoffwechsel der Fische. Arch. f. Physiol., Bd 1, 1898.

Zutya Y. and Sudzuki I. Biochemical investigations of ascidia. Bull. Japan. Soc. Scient. Fish. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish., v. 28, № 2, 231—234, 1962.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	5
Цель и содержание исследований	5
Роль эколого-физиологических и эколого-биохимических исследований в изучении популяций и видов рыб	8
Анализ экологической специфичности сезонных физиологических ритмов у рыб	12
Лабильность и устойчивость физиологических характеристик состояния рыб	16
Физиолого-биохимические индикаторы состояния популяций рыб в различные периоды годового цикла и при различных условиях обитания	19
Глава 1. Материал и методика исследований	27
Характеристика материала	27
Методика	36
Глава 2. Физиологические показатели процессов накопления и расходования энергетических запасов в теле рыб различных экологических групп	42
Форма аккумуляции энергии в теле рыб	42
Общие сведения о жировых запасах и их динамике в теле рыб	49
Результаты исследования динамики содержания жира в теле рыб	63
Азовская хамса	63
Азовская тюлька	88
Черноморская хамса	92
Мелкая ставрида	95
Крупная ставрида	102
Барабуля	109
Смариды	112
Шпрот	113
Мерланг	117
Бычок-кругляк	121
Другие рыбы Азовско-Черноморского бассейна	124
Рыбы Средиземного моря	124
Атлантическая сардина	126
Обсуждение результатов	130
Индивидуальная, возрастная и популяционная изменчивость жирности	130
Особенности сезонной динамики содержания жира в теле черноморских рыб. Типы динамики жирности	133
Связь динамики жирности черноморских рыб с особенностями биологии и условиями обитания	143
Уровни жировых запасов и скорость жиროнакопления как индикаторы состояния популяций рыб	148
Показатели обеспеченности пищей	149
Показатели подготовленности к миграциям	170
Показатели подготовленности к нересту	182
Показатели подготовленности к зимовке. Влияние уровня жировых запасов на выживаемость рыб	187
Показатели расовых и биологических различий	191
Физико-химические свойства и состав жира	193
Динамика содержания гликогена в теле рыб и соотношение с динамикой содержания жира	218
Глава 3. Физиологические показатели процессов роста рыб.	

Некоторые элементы белкового обмена	230
Характер, масштабы и интенсивность белкового роста	230
Белковый рост азовской хамсы в 1954 и 1955 гг.	232
Общие особенности белкового роста черноморских рыб	240
Динамика минерального остатка в теле рыб	269
Активность щелочной фосфатазы чешуи в различные периоды годового цикла и ее связь с особенностями роста рыб	271
Исследования азотистого баланса	280
Динамика содержания белка и белковый состав сыворотки крови	282
Глава 4. Соотношение процессов жиронакопления и роста у рыб различных экологических групп	286
Соотношение масштабов и интенсивности жиронакопления и белкового роста	286
Соотношение сроков белкового роста и жиронакопления	301
Масштабы использования жира и белка в энергетическом обмене	305
Использование суммарных данных по жиронакоплению и белковому росту для анализа обеспеченности рыб пищей	309
Связь белкового роста и жиронакопления с приростом массы рыб	313
Заключение	318
Общая физиолого-биохимическая характеристика состояния рыб в различные периоды годового цикла	318
Экологическая специфичность сезонных физиологических ритмов у рыб. Сравнительный анализ физиологических особенностей рыб различных экологических групп	323
Лабильность и устойчивость физиолого-биохимических показателей состояния рыб	328
Возрастные особенности метаболизма рыб	331
Использование физиолого-биохимических индикаторов для характеристики состояния рыб при различных условиях обитания	334
Открытые проблемы и перспективы	336
Список использованной литературы	338

ГЕОРГИЙ ЕВГЕНЬЕВИЧ ШУЛЬМАН
ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ГОДОВЫХ ЦИКЛОВ РЫБ

Редактор Б. Н. Элькина. Художник М. В. Носов. Худож. редактор В. В. Водзинский. Технический редактор Г. Г. Хацкевич. Корректоры Н. С. Козлова, А. М. Трофимова.

T-11744. Сдано в набор 2/III—72 г. Подписано к печати 25/VII—72 г. Формат 84×108¹/₃₂. Бумага типограф. № 2. Печ. л. 11,5=19,32 усл. п. л. Уч.-изд. л. 19,59. Тираж 1900 экз. Цена 2 р. 20 к. Зак. 885

Издательство «ПИЩЕВАЯ ПРОМЫШЛЕННОСТЬ»
 113035, Москва, Ж-35, 1-й Кадашевский пер., д. 12.

Набрано в Московской типографии № 13 Государственного комитета Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли, ул. Баумана, Денисовский пер., д. 30.

Отпечатано в Московской типографии № 6 Государственного комитета Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, Ж-88, Южнопортовая ул., 24.

Список опечаток
к работе Г. Е. Шульмана «Физиолого-биохимические
особенности годовых циклов рыб»

Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
4	3 снизу	с лабораториями в	в лабораториях и
139	3 сверху	...рядов ²	рядов ¹
182	2 сверху	Период размножения ключевой момент — в жизни	Период размножения — ключевой момент в жизни
186	8 сверху	...совершенно недоста- точные	...совершенно недоста- верны
220	11 снизу	(Chand, ...	(Chang, ...
325	17 сверху	Белокопырин	Белокопытин

Зак. 4405/885.