

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

БИОЛОГИЯ МОРЯ

Вып. 15

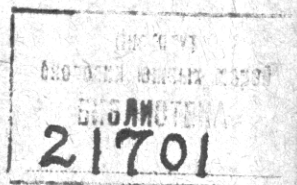
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ
ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

КИЕВ



НАУКОВА
ДУМКА

1968



ОСОБЕННОСТИ БЕЛКОВОГО РОСТА И ЖИРОНАКОПЛЕНИЯ У ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ

Г. Е. ШУЛЬМАН и Л. М. КОКОЗ

*Институт биологии южных морей АН УССР
и Азово-Черноморский институт рыбного хозяйства и океанографии*

Несмотря на все возрастающий интерес к межуточному обмену, не утратили своего значения также исследования конечного обмена у рыб. Благодаря им мы получаем общие представления о метаболизме, его направленности и в ряде случаев интенсивности, об эффективности использования рыбой питательных веществ. Конечный результат обменных процессов позволяет понять биологический смысл особенностей метаболизма различных видов и экологических групп рыб.

При изучении конечного обмена у рыб прежде всего обращают внимание на характер их энергетического баланса. Общие закономерности энергетического баланса у рыб в настоящее время хорошо изучены благодаря получившим широкую известность работам Г. Г. Винберга (1956, 1962) и В. С. Ивлева (1955, 1962). Однако энергетический подход оказывается недостаточным, когда ставится задача дифференцированного анализа особенностей метаболизма у рыб.

Увеличение абсолютной калорийности тела рыбы есть результат двух процессов — белкового роста и жиронакопления. Важно знать, за счет каких веществ увеличивается «энергоемкость» организма, тем более что степень использования белка и жира в энергетическом обмене неодинакова. В связи с этим представляет значительный интерес изучение направленности и интенсивности белкового роста и жиронакопления, соотношения этих процессов по масштабам и времени, их зависимости от экологических условий, таксономического положения, возраста, пола, физиологического состояния рыбы.

В настоящее время невозможно представить себе энергетический обмен в отрыве от пластического. Изучая превращения

энергии в организме, необходимо знать, в какой форме происходит ее аккумуляция и каковы источники, из которых энергия мобилизуется для обеспечения обменных процессов. Общепринятое представление о том, что энергетические потребности рыб обеспечиваются в основном за счет жиров, оказалось неточным. Теперь известно, что значительное количество энергии освобождается в теле рыбы за счет процессов белкового катаболизма (Кривобок, 1956). С другой стороны, и накопленные в теле рыбы жиры не являются в организме «мертвым грузом». Они наряду с белками и другими структурными компонентами живой ткани принимают активное участие в пластическом обмене, являются важным фактором гуморальной регуляции обмена веществ, а через него — сложных форм поведения рыбы (Шульман, 1960, 1965). Все это говорит о необходимости изучения конечного белкового и жирового обменов у рыб в тесной связи друг с другом и выяснения роли общего количества белка и жира в балансе пластических веществ и энергии в организме.

Белковый рост и жиронакопление у рыб до сих пор чаще всего изучаются разобщенно. Количество работ, где сопоставляются оба эти процесса, сравнительно невелико (Яблонская, 1951; Карзинкин, 1952; Шульман, 1960, Marshall, Nicholls a. Orr, 1939; Gerking, 1955; Swift, 1955; Morawa, 1955; Wohlshlag, 1957, Elwertowski, Maciejczyk, 1958). В некоторых работах жиронакопление рассматривается в связи с линейным, а не белковым ростом рыб (Константинова, 1958; Поляков, 1959; Чугунова, Ассман и Макарова, 1961; Westphalen, 1956; Kubota, 1961).

Проведенные исследования дали возможность сделать ряд важных обобщений. Г. С. Карзинкин (1952) показал, что интенсивный белковый рост рыб в первый год жизни приводит к торможению процессов жиронакопления, а после полового созревания жиронакопление у рыб происходит с большей интенсивностью, чем белковый рост. Согласно данным М. Н. Кривобока (1956), жиры рыб, так же как и жиры высших животных, способны «сберегать» белки. Установлено также, что высокая, по сравнению с другими животными, интенсивность жиронакопления у рыб объясняется большим удельным весом белков в энергетическом обмене (Gerking, 1955).

Целью нашего исследования было определить некоторые количественные параметры белкового роста и жиронакопления черноморских рыб и изучить особенности этих процессов в связи с проблемой специфичности их биологических циклов. Динамика общего количества белка и жира в теле рыб тесно связана с основными периодами годового жизненного цикла (размножением, ростом, нагулом, миграциями и зимовкой). Созревание половых продуктов, линейный и весовой рост рыбы — процессы, связанные прежде всего с белковым и жировым синтезом; нерест, миграции и зимовка — с мобилизацией большого количества

энергии. Таким образом, данные о динамике общего количества белка и жира в теле черноморских рыб позволяют характеризовать особенности их биологии и являются индикаторами состояния рыб в определенные периоды годового цикла.

Работа проводилась в течение нескольких лет (с 1954 по 1962 г.) на азовской и черноморской хамсе (*Engraulis encrasicolus maeoticus* P. u. s. и *E. encrasicolus ponticus* Alex.), крупной и мелкой ставриде (*Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev), шпроте (*Sprattus sprattus phalericus* Risso), смариде (*Smaris s. Spicara chryselis* Cuvier et Valenc) и барабуле (*Mullus barbatus ponticus* Esipov). Математический анализ белкового роста и жиронакопления у черноморских рыб, использование в работе большого количества материала по многим видам и внутривидовым группам позволили сделать некоторые общие выводы, касающиеся особенностей исследованных процессов у рыб.

Сбор, лабораторная обработка и анализ материала проведены Г. Е. Шульманом, вычисление количественных параметров и математическая интерпретация полученных данных — Л. М. Козом.

ИСХОДНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Изучение белкового роста рыб, как и других животных, необходимо проводить основываясь на данных абсолютного прироста, выраженных в весовых единицах. Относительное содержание белка в теле рыбы (выраженное в процентах веса тела или в миллиграммах на грамм веса рыбы) почти постоянно на протяжении годового цикла, а его незначительные изменения связаны с сопряженными и разнонаправленными изменениями относительного содержания жира и воды (Шульман и Козом, 1966; Lühmann, 1956). Поэтому только абсолютный прирост количества белка в теле рыбы может дать верное представление о направленности и интенсивности белкового роста. Данные об абсолютном приросте количества белка в теле рыб приводятся в работах сравнительно редко, так как их получение связано с определенными трудностями. Для расчисления белкового роста рыб помимо данных химического анализа необходимо иметь материалы по линейному и весовому (или только весовому) росту различных возрастных групп.

Об интенсивности и направленности жиронакопления в теле рыб можно судить и по относительным показателям, поскольку процентное содержание жира резко и закономерно меняется на протяжении годового цикла. Однако в этом случае невозможно сопоставление с белковым ростом. Кроме того, абсолютный прирост жира может обгонять белковый рост или наоборот отставать от него, что искажает действительную картину жиронакоп-

ления, если судить о ней по динамике относительного содержания жира. Так, максимальное абсолютное количество жира в теле рыбы (в г) может приходиться на декабрь, а максимальное относительное (в % веса тела) — на октябрь, минимальное абсолютное количество — на апрель, относительное — на июнь. Все это говорит о необходимости одинакового подхода к оценке белкового роста и жиронакопления у рыб.

Поскольку относительное содержание белка в теле рыб мало меняется во времени, изменения веса рыб и абсолютного количества белка в их теле пропорциональны. Поэтому к анализу белкового роста рыб можно подходить так же, как и к анализу весового роста¹.

Берталанфи (Bertalanffi, 1938) было показано, что линейный рост рыбы происходит по формуле:

$$L_T = L_{\infty}(1 - e^{-nT}), \quad (1)$$

где L_T — длина рыбы в момент T , L_{∞} — асимптота данной кривой (максимальная длина, достигаемая рыбой при $T \rightarrow \infty$), T — время, протекшее с момента рождения, n — постоянный для данной рыбы показатель.

Аналогичную кривую пытались применить к анализу весового роста рыб. Однако оказалось, что формула Берталанфи (1) недостаточно хорошо описывает изменение веса рыб (Taylor, 1962). Исследуя этот процесс, Бивертон и Холт (Beverton a. Holt, 1959) предложили формулу:

$$W_T = W_{\infty}(1 - e^{-nT})^3, \quad (2)$$

где W_T — вес рыбы в момент T , W_{∞} — максимальный вес рыбы при $T \rightarrow \infty$.

Необходимо, однако, отметить, что и формула Бивертон и Холта (2), как это убедительно показал Г. Г. Винберг (1966), не является универсальной, так как весовой рост далеко не всех рыб носит асимптотический характер.

Исходя из этого, при анализе белкового роста различных видов рыб мы не предпринимали конечного вида формулы роста и искали ее в виде функции от времени:

$$P_T = f(T), \quad (3)$$

где P_T — количество белка в теле рыбы в момент T ¹.

Таким образом, первой задачей исследования было устано-

¹ Относительное постоянство процентного содержания белка в теле рыб указывает на то, что жиронакопление, как правило, не является фактором, значительно увеличивающим вес рыбы.

² Для всех рыб, кроме мелкой и крупной ставриды, P выражается в мг, T — в месяцах. Для мелкой ставриды P — в г, T — в месяцах, для крупной — P — в г, T — в годах.

вить специфический вид формулы белкового роста для каждого из исследуемых видов рыб.

Следует иметь в виду также еще одно важное обстоятельство. Формулы (1) и (2), выражая рост рыбы во времени, совершенно не учитывают сезонную специфику роста (хотя при расчислении темпа роста исходят из годовых колец на чешуе или

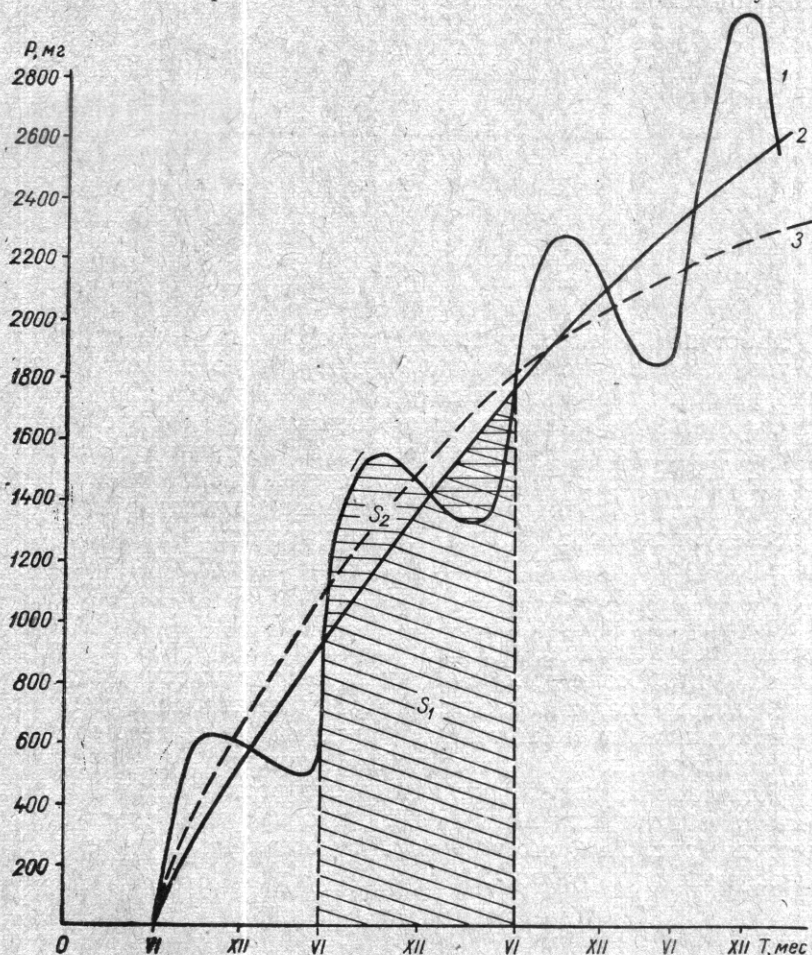


Рис. 1. Схема белкового роста рыб (объяснение в тексте).

отолитах, которые как раз и указывают на периодичность этого процесса). При рассмотрении белкового роста рыбы на протяжении годового цикла обнаруживаются не только периоды замедления и остановки роста, но и периоды заметного уменьшения абсолютного количества белка в теле рыбы. Это имеет место

во время зимовки, когда в процессе самообновления тканей, белковый баланс организма становится отрицательным (Карзинкин, 1952; Марти, 1956; Поляков, 1958; Шульман, 1961; Чугунова и др., 1961; Строганов, 1962; Marshall и др., 1939; Vaclavik, 1956). Кривая, отражающая изменение количества белка в теле рыбы во времени, изображена на схеме (рис. 1, кривая 1).

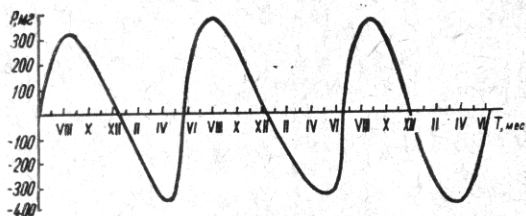


Рис. 2. Схема колебаний белкового роста рыб относительно среднего течения.

Приступая к анализу кривых такого вида¹, мы проводили среднее течение (рис. 1, кривая 2), т. е. кривую, по которой происходило бы изменение количества белка в теле рыбы, если бы эти изменения не имели сезонного характера, а были бы строго поступательными во времени. Такая кривая описывает белковый рост гипотетически непрерывно растущей рыбы, накапливающей к концу каждого годового цикла такое же количество белка, что 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 весового), 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. 1, кривая 3).

Установив характер поступательного роста, можно рассмотреть колебания количества белка в теле рыбы относительно стержня (рис. 2). Функция $P=f(T)$ может быть представлена в виде суммы двух функций:

$$P = f_1(T) + f_2(T), \quad (4)$$

где $f_1(T)$ — функция, характеризующая среднее течение процесса (стержень), $f_2(T)$ — функция, характеризующая колебания процесса около среднего его течения.

Среднегодовое абсолютное количество белка в теле рыбы может быть вычислено по формуле:

¹ Все кривые, рассматриваемые в данной работе, являются интерполяционными.

$$\bar{P} = \frac{1}{12} \int_T^{T+12} f(t) dt. \quad (5)$$

Если колебание белкового роста около среднего течения за полный годовой цикл симметрично¹, то имеем:

$$\frac{1}{12} \int_T^{T+12} f_2(t) dt = 0. \quad (6)$$

Тогда:

$$\bar{P} = \frac{1}{12} \int_T^{T+12} f_1(t) dt. \quad (7)$$

Зная, что $P_1 = f_1(T)$ 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. 1):

$$S_1 = 12 \bar{P}, \quad (8)$$

$$S_2 = 2 \int_T^{T+6} f_2(t) dt. \quad (9)$$

Отсюда:

$$\frac{S_2}{S_1} = \frac{\int_T^{T+6} f_2(t) dt}{6 \int_T^{T+12} f_1(t) dt}. \quad (10)$$

Зная $f(T)$, можно определить скорость изменения количества белка во времени (первая производная):

$$P' = f'(T), \quad (11)$$

а по скорости изменения можно найти мгновенную удельную скорость (т. е. интенсивность процесса):

$$IP = \frac{f'(T)}{f(T)}. \quad (12)$$

Тогда средняя удельная скорость (средняя интенсивность процесса) за промежуток времени $\Delta T = T_2 - T_1$ может быть найдена по формуле:

¹ Такое предположение можно сделать на основании данных о периодичности весового роста сельди (Марти, 1956).

$$C_V = \frac{\int_{T_1}^{T_2} \frac{f'(t)}{f(t)} dt}{T_2 - T_1} = \frac{\ln f(T_2) - \ln f(T_1)}{T_2 - T_1}. \quad (13)$$

Формула (13) аналогична формуле средней удельной скорости роста И. И. Шмальгаузена (1935).

Исследование жиронакопления проводится таким же способом. Изменение количества жира в теле рыбы во времени обозначаем $F = \varphi(T)$.

Зная среднегодовое количество белка и жира в теле рыбы, можно вычислить отношение между этими величинами за каждый год жизни рыбы:

$$K_T = \frac{\int_T^{T+12} f(t) dt}{\int_T^{T+12} \varphi(t) dt}. \quad (14)$$

Наряду с вычислением коэффициента K важно сопоставить соотношение обоих процессов во времени, которое позволит судить о степени их сопряженности и приуроченности к определенным периодам годового жизненного цикла рыбы. Для этого необходимо сравнить положение максимумов и минимумов P и F (в пределах годового цикла) относительно друг друга, периоды наибольшей интенсивности белкового роста и жиронакопления и степень их совпадения во времени.

Зная величины белкового роста и жиронакопления, можно определить роль каждого из исследуемых процессов в увеличении абсолютной калорийности тела рыбы и сравнить различные виды и экологические группы рыб по соотношению калорийности белка и жира в общей калорийности тела. Это позволяет сопоставить белковый рост и жиронакопление с процессом общего прироста калорийности тела рыбы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение белкового роста и жиронакопления черноморских рыб проводили, как указывалось выше, в период с 1954 по 1962 г. Данные по азовской хамсе получены в 1954—1955 гг., крупной и мелкой ставриде — в 1958—1962 гг., шпроту — в 1960—1961 гг., барабуле и смариде — в 1961 г. Материал для расчетов белкового роста и жиронакопления черноморской хамсы заимствован из опубликованных работ Н. Н. Данилевского (1958, 1964). Исследования проводили на массовом материале, во все периоды

года, в различных районах и на различных возрастных группах рыб. В каждую пробу входило от 10 до 100 рыб одного размера (односантиметровые группы). Представление о количестве проанализированного материала дает табл. 1. Методика сбора, обработки материала и лабораторных анализов неоднократно описывалась нами ранее (Шульман, 1958, 1960, 1966). Химический состав рыб определяли стандартными методами (Лазаревский, 1955; Карзинкин и Кривобок, 1962; Кривобок и Тарковская, 1962): влажность и сухой вес — высушиванием навесок в сушильном шкафу до постоянного веса при 105° С, жирность — экстракцией этиловым эфиром в аппаратах Сокслета, общий азот — микрометодом Кьельдала с последующим умножением на 6,25 (коэффициент для вычисления «сырого протеина»), золу — прокаливанием навесок в муфельной печи.

В процессе исследования 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 Кокоз, 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, 1962а; Qudrat-i-Khuda, De, Khan, 1962). Вывод о хорошем соответствии обезжиренного органического вещества количеству белка в теле рыбы согласуется с данными других исследователей (Johnstone, 1920; El Saly, 1933; Brandes u. Dictrich, 1957).

Обезжиренное сухое вещество и обезжиренное органическое вещество (в % веса тела) рассчитывали по формулам:

$$ОСВ = 100 - (В + Ж) \text{ и}$$

$$ООВ = 100 - (В + Ж + З),$$

где В — вода, Ж — жир, З — зола (% от сырого веса рыбы).

Зная процентное содержание жира в теле рыбы (жирность) и обезжиренного органического вещества, а также вес рыбы, находили абсолютное количество этих веществ (в мг) в ее теле. Для расчетов абсолютного количества жира в теле рыб использовали данные об их жирности, опубликованные ранее (Шульман, 1965). В отличие от жирности рыбы, которая резко изменяется на протяжении годового цикла, процентное содержание обезжиренного сухого вещества (и обезжиренного органического вещества) в теле черноморских рыб меняется очень мало (Шульман и Кокоз, 1968). Коэффициент вариации процентного содержания обезжиренного сухого вещества в теле исследованных

рыб на протяжении годового цикла не превышает 3—7%¹. Это позволяет нам для расчетов абсолютного количества обезжиренного органического вещества принять его содержание постоянным для каждого вида рыб. Данные о процентном содержании обезжиренного сухого и обезжиренного органического вещества в теле черноморских рыб, использованные нами для расчетов абсолютного содержания этих веществ, представлены в табл. 2. Содержание обезжиренного сухого вещества в теле всех черноморских рыб определялось нами; зола у всех рыб, кроме азовской хамсы, заимствовано из книги Клейменова (1962). Содержание зола в теле азовской хамсы также определялось нами (Шульман, 1960).

Абсолютная калорийность тела рыб рассчитывалась по формуле:

$$Q = 4,1P + 9,3F,$$

где Q — калорийность, P — абсолютное количество белого (точнее, обезжиренного органического вещества), F — абсолютное количество жира в теле рыбы.

Для расчисления белкового роста и жиронакопления использовали данные о весовом росте черноморских рыб. Нам известна лишь одна работа, проведенная на мелкой ставриде, в которой расчислен весовой рост различных возрастных групп ставриды во все сезоны года (Гетман, 1963). По остальным рыбам такое расчисление мы провели сами. При этом мы исходили из данных о темпе линейного роста черноморских рыб в разные месяцы, длине и весе разных возрастных групп во все сезоны года. Были использованы материалы, опубликованные в монографии А. Н. Световидова (1965) по рыбам Черного моря, работы В. П. Корниловой (1955) и В. Н. Майского (1955) — по азовской хамсе, А. А. Майоровой (1951) и Н. Ф. Тараненко (1958) — по черноморской хамсе; Т. Е. Сафьяновой и Н. И. Ревинной (1960), Р. С. Шавердова (1964) — по крупной ставриде; А. И. Амброс (1954) — по мелкой ставриде; С. А. Стоянова (1953), Н. Е. Аслановой (1954), Ю. Г. Алеева (1953), Л. И. Струшенко (1965) — по шпроту; Н. Н. Данилевского (1939), Л. Ива-

Таблица 2

Содержание обезжиренного сухого вещества, зола и обезжиренного органического вещества в теле черноморских рыб (в % от веса рыбы)

Вид рыбы	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
Смарида	23,3	1,4	21,9

¹ Стабильное содержание обезжиренного сухого вещества наблюдалось также у балтийских рыб (Lühmann, 1956).

нова (1963), Л. И. Выхребенцевой (1966) и Н. К. Сенкевич (1964)—по барабуле. Кроме того, в наше распоряжение Т. В. Луговой был любезно предоставлен материал по линейному росту и весу различных возрастных групп смариды, за что мы выражаем ей сердечную благодарность. Мы глубоко благодарны также сотрудникам АзЧерНИРО А. А. Майоровой, Н. Н. Данилевскому, Т. Е. Сафьяновой, Н. И. Ревиной, Н. Ф. Тараненко, О. И. Старушенко, Л. И. Выхребенцевой и Н. К. Сенкевич за постоянные консультации по вопросам, касающимся биологии черноморских рыб.

В связи с тем, что половых различий в темпе роста хамсы, ставриды и шпрота не наблюдается, расчисление весового и белкового роста, а также жиронакопления у этих рыб проводили для самцов и самок вместе. У барабули четко выражен половой диморфизм в темпе роста, поэтому данные по белковому росту и жиронакоплению у этой рыбы приведены отдельно для самцов и самок. Что касается смариды, то, согласно исследованиям Т. В. Луговой, в первые три года жизни эта рыба функционирует как самка, а в последующие годы — как самец. Это следует 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 специальной постановки опытов (Овен, 1962). Поэтому полученные нами данные характеризуют белковый рост и жиронакопление, связанные с увеличением «собственной» массы тела рыбы. Процессы, связанные с ростом гонад, нами не анализировались.

Результаты исследования подвергнуты статистической обработке (Плохинский, 1963). Для вывода эмпирических формул пользовались правилами регрессионного анализа (метод наименьших квадратов). Расчет гармонических колебаний проводили по методу Рунге (Фихтенгольц, 1960).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ результатов исследования белкового роста и жиронакопления у черноморских рыб целесообразно начать с выяснения характера белкового роста и жиронакопления.

Характером белкового роста и жиронакопления мы называем вид той функции, которая описывает данный процесс во времени.

Из рис. 3—10 и табл. 3 следует, что среднее течение белкового роста у ряда рыб (азовской и черноморской хамсы, шпрота, самцов мигрирующей формы барабули) подчиняется параболической зависимости от времени:

$$P_1 = aT^n. \quad (15)$$

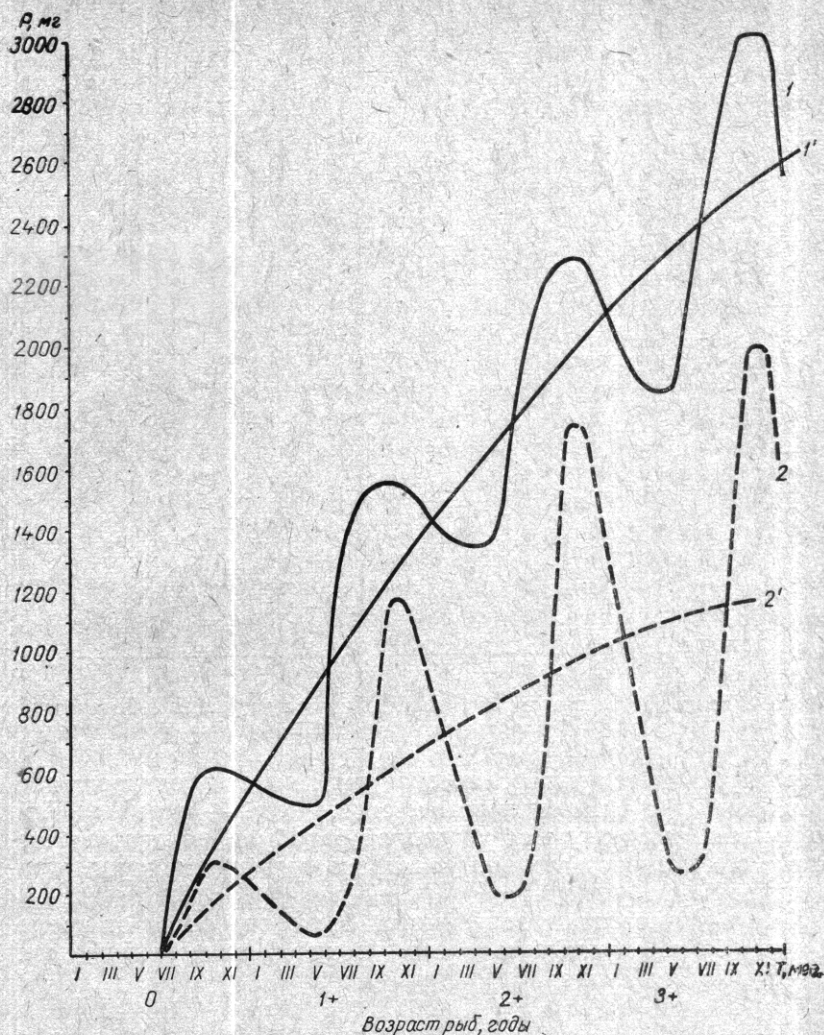


Рис. 3. Белковый рост и жиронакопление у черноморской хамсы:
1 — белковый рост, 1' — среднее течение; 2 — жиронакопление, 2' — среднее течение.

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:

$$P_1 = aT + b. \quad (16)$$

У смариды (в течение первых 12 месяцев жизни), у самцов и самок мигрирующей барабули и самок жилой (в первые 30 ме-

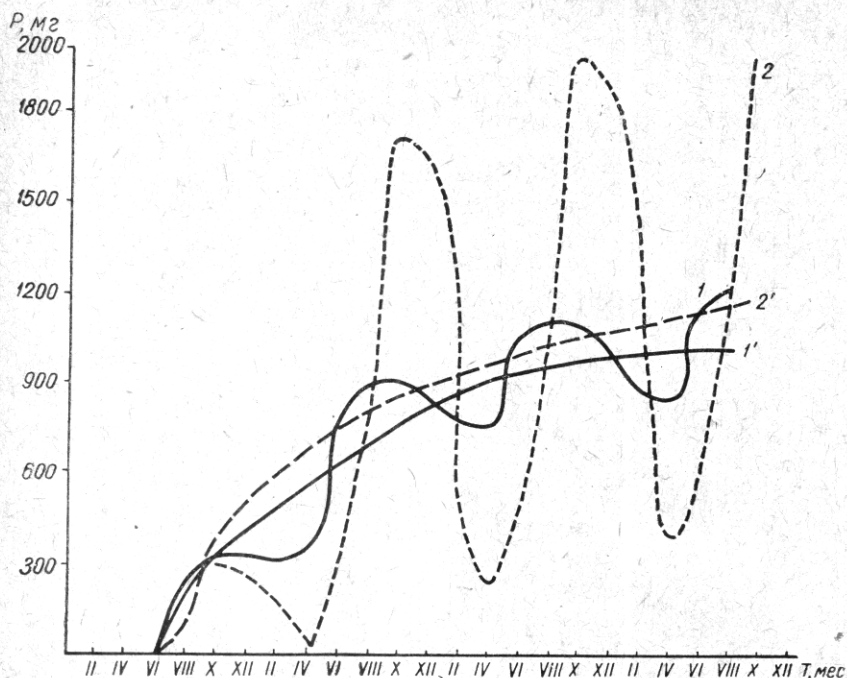


Рис. 4. Белковый рост и жиронакопление у азовской хамсы. Обозначения те же, что на рис. 3.

сяцев) 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:

$$P_1 = \frac{310000}{1 + 10^{1,8 - 0,015T}} \quad (17)$$

Однако кривую среднего течения белкового роста крупной ставриды можно разбить на три участка и найти соответствующие функции, характеризующие белковый рост на протяжении нескольких лет жизни. Такие функции являются параблами.

Следует отметить, что все рассмотренные кривые и их аналитические выражения хорошо описывают среднее течение белкового роста, начиная с третьего—шестого месяца жизни рыбы.

фиков видно, что амплитуда колебаний белкового роста рыб в разные годы жизни (исключая первые 6 месяцев после рождения) изменяется сравнительно немного, а период колебаний составляет примерно 12 месяцев.

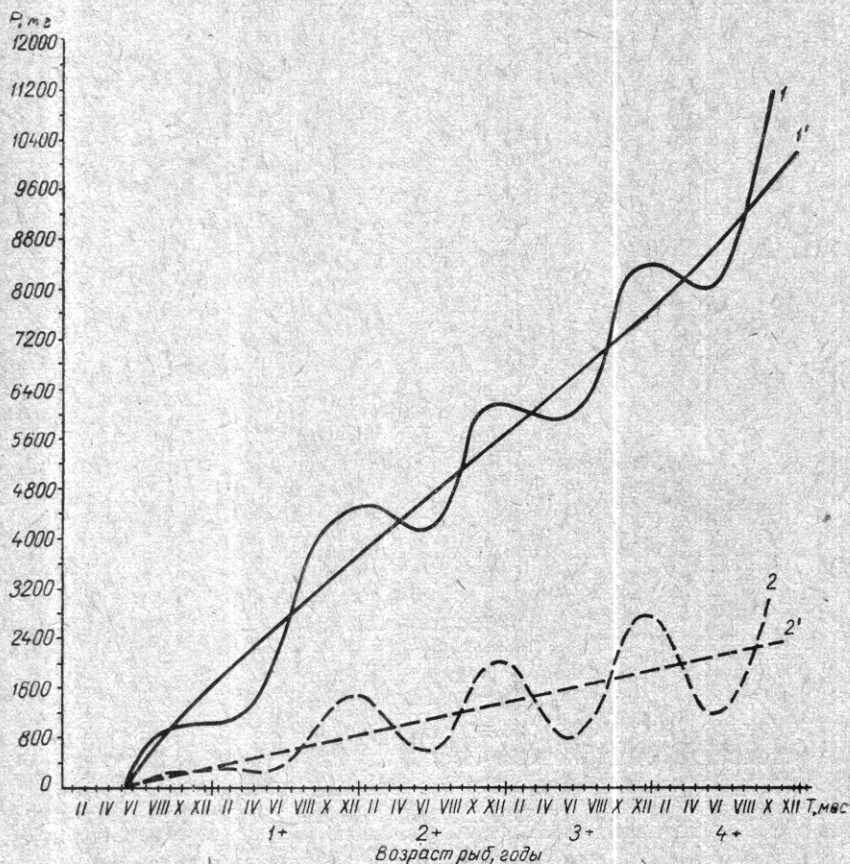


Рис. 6. Белковый рост и жиронакопление у смирды. Обозначения те же, что на рис. 3.

В общем случае для каждого из рассматриваемых годовых циклов развития рыбы следует искать свое аналитическое выражение колебательного процесса. Учитывая, однако, громоздкость таких выражений, мы приняли колебания в один из годов жизни (средние по амплитуде для всего жизненного цикла), за наиболее типичные. Для этих колебаний находили аналитическое выражение и считали его пригодным для характеристики колебаний количества белка в теле рыб (относительно среднего течения белкового роста) в любой из годов жизни. Хотя такое

усреднение 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 чле-

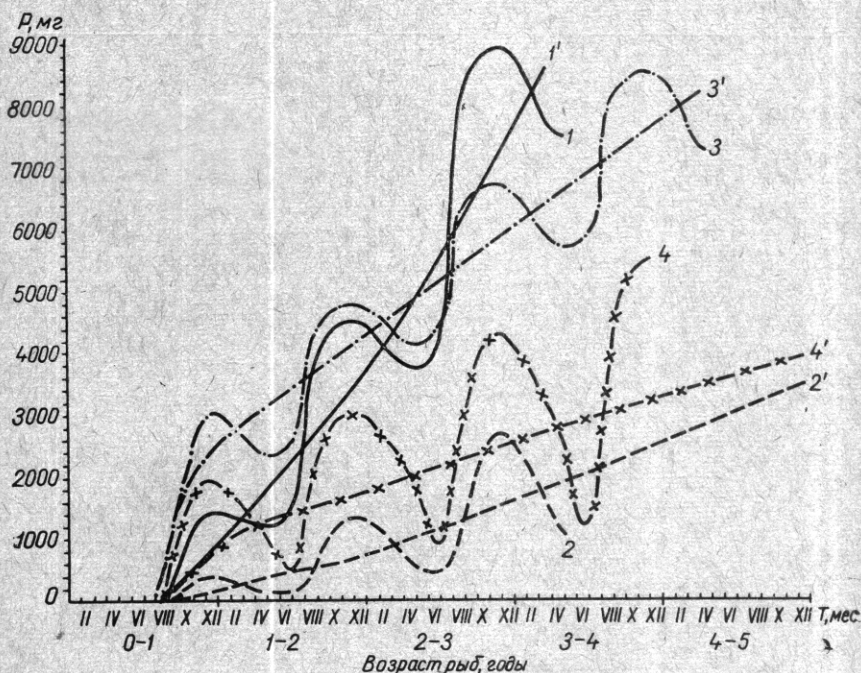


Рис. 7. Белковый рост и жиронакопление у самок барабули:

1 и 1' — белковый рост мигрирующей формы, 2 и 2' — белковый рост жилой формы; 3 и 3' — жиронакопление у мигрирующей формы, 4 и 4' — жиронакопление у жилой формы.

нов 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 проведенных расчетов представлены в табл. 4. В силу того, что полученные приближения являются относительно «грубыми», все коэффициенты округляли с точностью до 10.

¹ Исключения составляют самки жилой барабули и крупная ставрида. У первых колебания белкового роста не носят гармонического характера, поэтому 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.

Аналитические выражения для средних течений белкового роста (P_1) и жиронакопления (F_1)

Вид рыбы	$P_1, \text{мг}$	$F_1, \text{мг}$
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	$\begin{cases} 130 T^{0,8} & T \leq 12 \\ 172 T + 400 & T \geq 12 \end{cases}$	$\begin{cases} 67 T^{0,8} & T \leq 12 \\ 45 T & T \geq 12 \end{cases}$
Барабудя		
♀ мигрирующая	$\begin{cases} 1080 T^{0,5} & T \leq 30 \\ 150 T + 1800 & T \geq 30 \end{cases}$	$\begin{cases} 420 T^{0,5} & T \leq 30 \\ 57 T + 920 & T \geq 30 \end{cases}$
♀ жилая	$\begin{cases} 130 T^{1,2} & T \leq 30 \\ 370 T - 2260 & T \geq 30 \end{cases}$	$\begin{cases} 28 T^{1,2} & T \leq 30 \\ 80 T - 760 & T \geq 30 \end{cases}$
♂ мигрирующий	$980 T^{0,4}$	$340 T^{0,4}$
♂ жилой	$\begin{cases} 215 T^{0,75} & T \leq 30 \\ 30 T + 1800 & T \geq 30 \end{cases}$	$\begin{cases} 50 T^{0,75} & T \leq 30 \\ 6 T + 420 & T \geq 30 \end{cases}$
Мелкая ставрида	$180 T$	$90 T$
	$\begin{cases} 502 T^{0,9} & T \leq 54 \\ 1,54 T^{2,4} & 54 \leq T \leq 126 \\ 2457 T^{0,9} & T \geq 126 \end{cases}$	$\begin{cases} 246 T^{0,9} & T \leq 54 \\ 58 T^{2,4} & 54 \leq T \leq 126 \\ 2090 T^{0,9} & T \geq 126 \end{cases}$
Крупная ставрида		

Примечание: Началом отсчета для всех рыб, кроме шпрота, принимается июль; для шпрота — февраль. Эти месяцы соответствуют времени наиболее массового появления молоди.

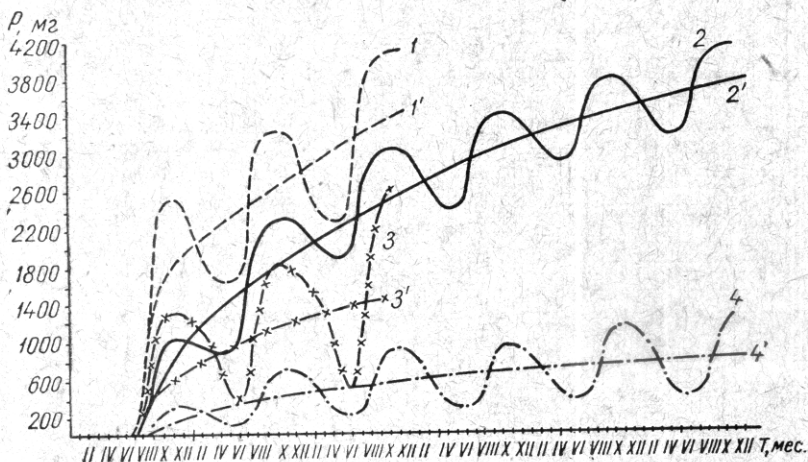


Рис. 8. Белковый рост и жиронакопление у самцов барабули. Обозначения те же, что на рис. 7.

$$P_2 = a + b \sin \left(\frac{\pi}{6} T + \varphi \right) + c \sin \left(\frac{\pi}{3} T + \varphi \right) + k \sin \left(\frac{\pi}{2} T + \varphi \right), \quad (18)$$

Очевидно, аналитическое выражение для эмпирической кривой белкового роста рыб (P) представляет собой сумму аналитических выражений кривых среднего течения (P_1) и колебаний белкового роста (P_2):

177

Таблица 4
Аналитические выражения для колебаний количества белка (P_2) около среднего течения (P_1)

Вид рыбы	Общий вид формулы	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	$-15 + 720 \sin\left(\frac{\pi}{6} T + 7^{\circ}\right) + 100 \sin\left(\frac{\pi}{3} T + 17^{\circ}30'\right) +$ $+ 70 \sin\left(\frac{\pi}{2} T - 55^{\circ}\right)$	$720 \sin\left(\frac{\pi}{6} T + 7^{\circ}\right)$
Барабуля		
♀ мигрирующая	$950 \sin\left(\frac{\pi}{6} T\right) + 160 \sin\left(\frac{\pi}{3} T\right) + 120 \sin\left(\frac{\pi}{2} T\right)$	$950 \sin\left(\frac{\pi}{6} T\right)$
♀ жилая *	—	—
♂ мигрирующий	$810 \sin\left(\frac{\pi}{6} T - 3^{\circ}\right) + 85 \sin\left(\frac{\pi}{3} T + 19^{\circ}46'\right)$	$810 \sin\left(\frac{\pi}{6} T - 3^{\circ}\right)$
♂ жилой	$10 + 530 \sin\left(\frac{\pi}{6} T - 3,5^{\circ}\right) + 60 \sin\left(\frac{\pi}{3} T\right) + 60 \sin\left(\frac{\pi}{2} T\right)$	$530 \sin\left(\frac{\pi}{6} T - 3,5^{\circ}\right)$
Мелкая ставрида	$-120 + 990 \sin\left(\frac{\pi}{6} T - 13^{\circ}3'\right) + 130 \sin\left(\frac{\pi}{3} T + 9^{\circ}9'\right) - 135 \sin$	$990 \sin\left(\frac{\pi}{6} T - 13^{\circ}3'\right)$

$$\left(\frac{\pi}{2} T - 60^{\circ} 10'\right)$$

Крупная ставрида

$$\begin{aligned} & -1500 + 17000 \sin\left(\frac{\pi}{6} T\right) + 1000 \sin\left(\frac{\pi}{3} T + 14^{\circ}\right) - 1200 \sin\left(\frac{\pi}{2} T + \frac{\pi}{4}\right) \\ & -1000 + 18600 \sin\left(\frac{\pi}{6} T\right) + 2300 \sin\left(\frac{\pi}{3} T + 7,5^{\circ}\right) - 300 \sin\left(\frac{\pi}{2} T\right) \end{aligned}$$

$$990 \sin\left(\frac{\pi}{6} T - 13^{\circ} 3'\right) T \leq 54$$

$$17000 \sin\left(\frac{\pi}{6} T\right) 54 \leq T \leq 126$$

$$18600 \sin\left(\frac{\pi}{6} T\right) T \geq 126$$

* Для самок жилой барабули формула не рассчитывалась, т. к. амплитуда колебаний резко меняется.
 ** В первые 4,5 года жизни колебания у мелкой и крупной ставриды совпадают.

Формула (19) аналогична записанной в общем виде формуле (4).

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 в разные годы жизни (см. рис. 11). Эти колебания с каждым годом становятся все значительнее, однако их нарастание от года к году происходит не плавно, а скачкообразно. Вследствие этого осреднение за разные годы колебаний количества жира в теле рыб относительно среднего течения процесса жиронакопления не представляется возможным. Приведение же аналитических выражений этих колебаний для каждого года было бы слишком громоздким. Решение вопроса, однако, может быть найдено косвенным путем.

Известно, что динамика относительного содержания жира в теле рыб (в % сырого веса) подчиняется формуле (Шульман, 1965):

$$F_{\text{отн}} = \alpha + \beta \sin\left(\frac{\pi}{6} T + \varphi\right), \quad (20)$$

где α и β — коэффициенты.

Абсолютное количество жира в теле рыб (F) можно найти из формулы:

$$F = \frac{W \cdot F_{\text{отн}}}{100}, \quad (21)$$

где W — вес рыбы.

Из предыдущего раздела известно:

$$P = \frac{W \cdot P_{\text{отн}}}{100}. \quad (22)$$

Следовательно:

$$W = \frac{100 P}{P_{\text{отн}}}. \quad (23)$$

Для P аналитическое выражение известно (19). Отсюда:

$$F = \frac{P \cdot F_{\text{отн}}}{P_{\text{отн}}}. \quad (24)$$

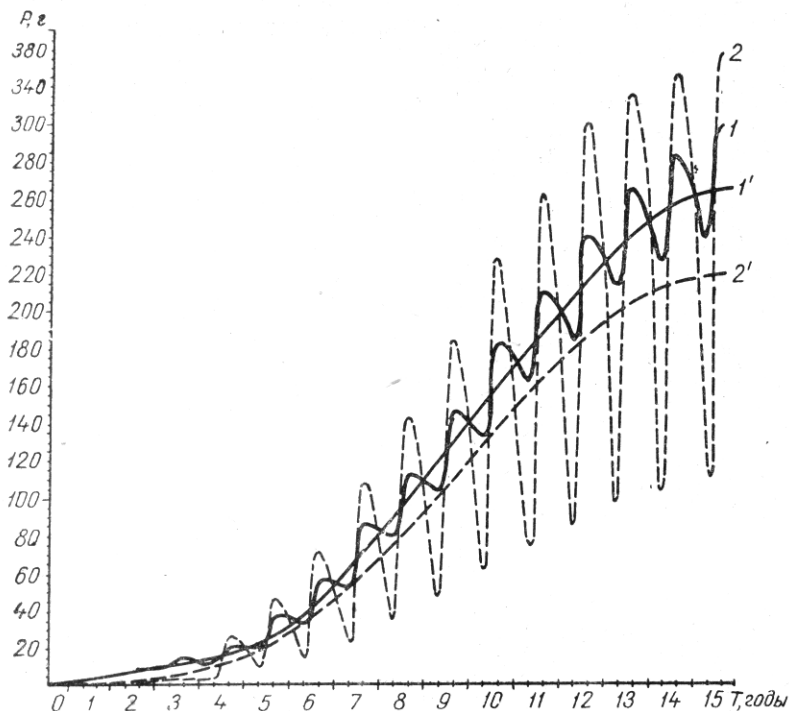


Рис. 10. Белковый рост и жиронакопление крупной ставриды. Обозначения те же, что на рис. 3.

Таким образом, получаем аналитическое выражение, описывающее процесс жиронакопления у рыб в целом. Например, для черноморской хамсы

$$F \approx \left(36,929 \cos \frac{\pi}{6} T \right) \left(130 T^{0,8} + 350 \sin \frac{\pi}{6} T - 3^\circ 48' \right). \quad (25)$$

Аналогичным образом можно получить выражения F и для других рыб¹.

¹ Из-за громоздкости этих формул мы их в работе не приводим.

Исходя из того, что

$$F = F_1 + F_2, \quad (26)$$

можно найти аналитическое выражение для колебаний абсолютного количества жира в теле рыб (F_2) около кривой среднего течения (F_1) для всего жизненного цикла рыб:

$$F_2 = F - F_1. \quad (27)$$

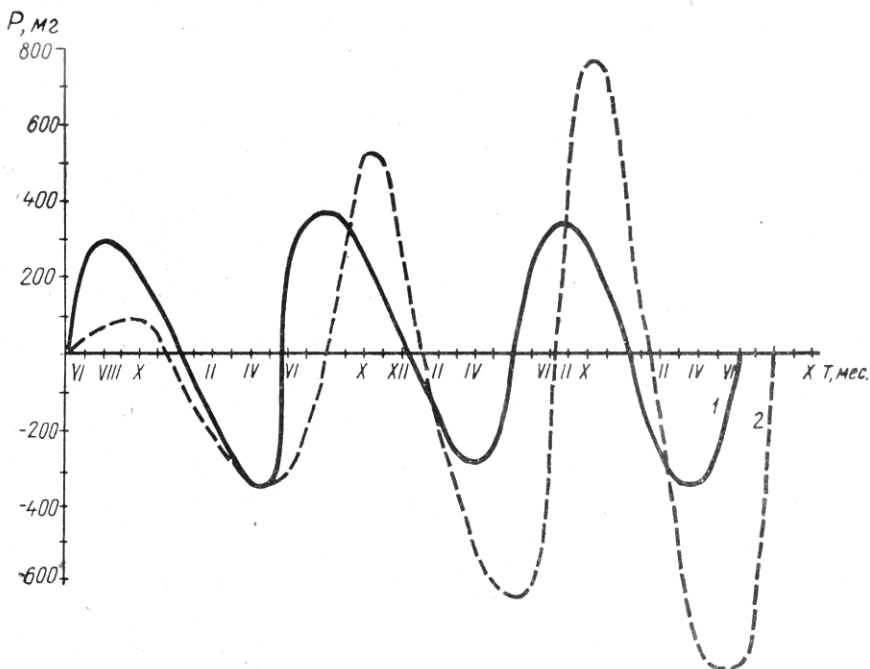


Рис. 11. Колебания белкового роста (1) и жиронакопления (2) черноморской хамсы.

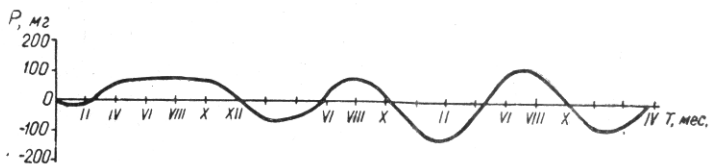


Рис. 12. Колебания белкового роста шпрота.

Важным показателем особенностей белкового роста и жиронакопления у рыб являются значения абсолютных количеств белка и жира в их теле, по которым можно судить о масштабах белкового роста и жиронакопления. Если характер обоих

процессов определяется степенью их зависимости от времени, то масштабы белкового роста и жиронакопления определяются численным значением коэффициентов в формулах (15—19 и 24—27).

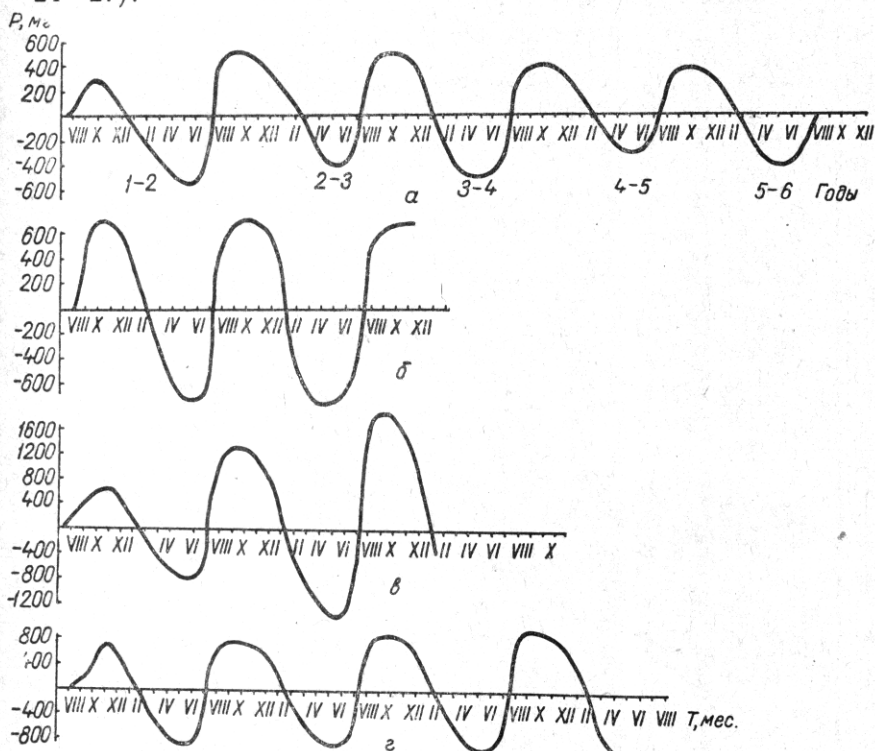


Рис. 13. Колебания белкового роста барабули:

а — самца жилой, б — самца мигрирующего, в — самки жилой, г — самки мигрирующей.

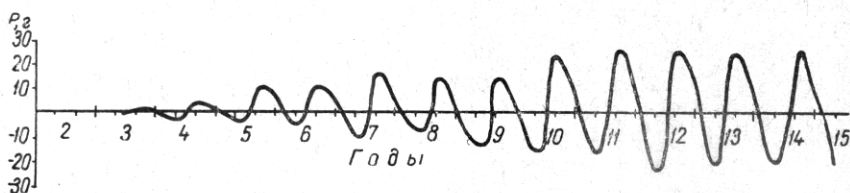


Рис. 14. Колебания белкового роста крупной ставриды.

Так, в формулах параболического роста и жиронакопления (15) коэффициенты a характеризуют масштабы обоих процессов в течение первого месяца жизни (точнее, теоретически ожидаемые приросты белка и жира за первый месяц жизни при ус-

ловии, что характер белкового роста и жиронакопления такой же, как и в последующие месяцы и годы). Логарифмируя средние течения белкового роста (и жиронакопления) для рыб с параболическим характером роста, получаем:

$$\lg P_1 = \lg a + n \lg T, \quad (28)$$

т. е. линейную зависимость между логарифмом количества белка (или жира) и логарифмом времени (рис. 15 и 16).

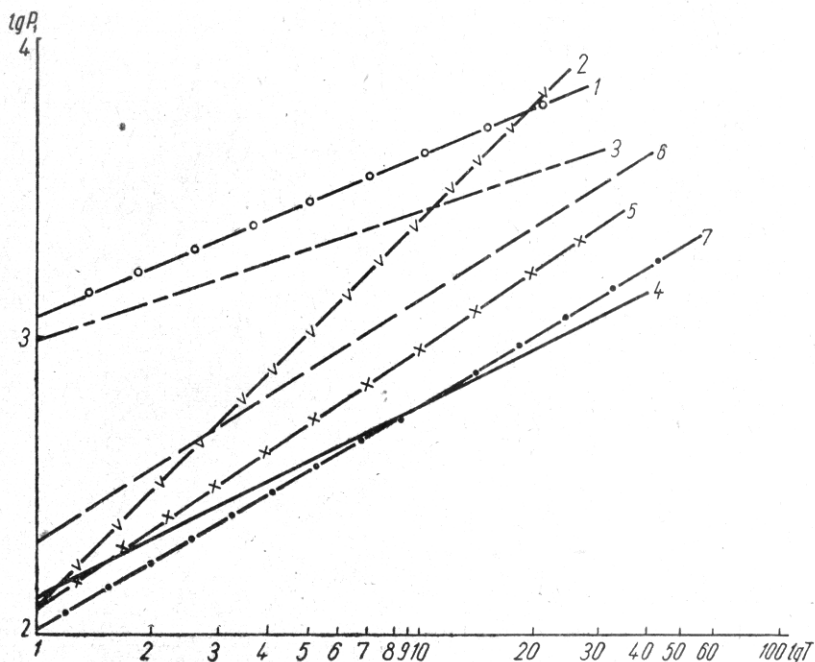


Рис. 115. Зависимость между $\lg P_1$ и $\lg T$ для черноморских рыб: 1 — барабуля мигрирующая (самки), 2 — барабуля жилая (самки), 3 — барабуля мигрирующая (самцы), 4 — азовская хамса, 5 — черноморская хамса, 6 — барабуля жилая (самцы), 7 — шпрот.

Коэффициент n характеризует средний темп увеличения абсолютного количества белка и жира на протяжении жизненного цикла. О масштабах белкового роста и жиронакопления можно судить также по величинам среднегодового прироста абсолютных количеств белка и жира в теле рыб:

$$\Delta P = \bar{P}_{T+12} - \bar{P}_T. \quad (29)$$

Аналогичную формулу имеем и для жира.

Таким образом, задача сводится к вычислению среднегодовых абсолютных количеств белка и жира в теле рыб.

Так как колебания количества белка и жира около среднего течения на протяжении одного годового цикла почти симметричны, то:

$$\bar{P} \approx \frac{1}{12} \int_T^{T+12} P_1(t) dt.$$

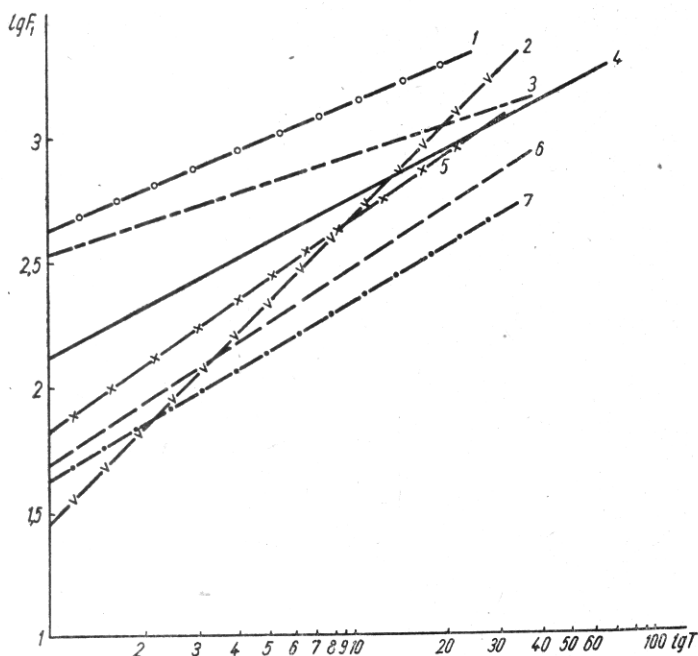


Рис. 16. Зависимость между $\lg F_1$ и $\lg T$ для черноморских рыб. Обозначения те же, что на рис. 15.

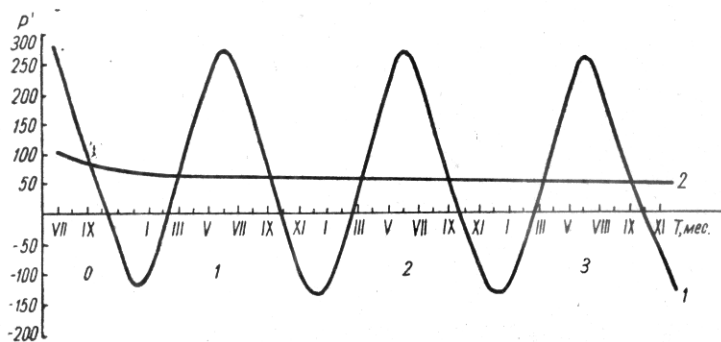


Рис. 17. Скорость белкового роста черноморской хамсы:
1 — фактическая скорость, 2 — скорость, вычисленная по среднему течению.

При вычислении среднего количества жира за год воспользуемся тем, что:

$$\frac{1}{12} \int_T^{T+12} F(t) dt \approx \frac{1}{12} \int_T^{T+12} F_1(t) dt, \quad (30)$$

так как площади «уступов» над и под кривой среднего течения жиронакопления примерно одинаковы за каждый год жизни рыбы (см. рис. 3—10).

Данные о среднегодовом количестве белка и жира в теле рыб, рассчитанные по формуле (5 и 30), представлены в табл. 5 и 6. Эти данные позволяют сопоставить масштабы белкового роста черноморских рыб, а также вычислить абсолютные приросты белка в теле по годам жизни.

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 больше, чем у азовской, но меньше, чем у черноморской хамсы. Так как продолжительность жизни шпрота больше, чем черноморской хамсы, количество белка у него в конце 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. Так, белковый рост у самцов барабули гораздо ниже, чем у самок (в пределах одних и тех же экологических групп). На первом месяце жизни у мигрирующей барабули (и самцов, и самок), белковый рост более интенсивный, чем у жилой. Однако затем масштабы белкового роста у мигрирующей барабули увеличиваются гораздо медленнее, чем у жилой. Поэтому ко второму-третьему году жизни жилая барабуля обгоняет по величине белкового прироста мигрирующую, а к концу жизни этот разрыв достигает значительной величины.

У смариды на третьем-четвертом году жизни, когда у рыб изменяется пол, белковый прирост увеличивается. При этом у самцов белковые приросты оказываются выше, чем у самок.

У крупной ставриды в первые годы жизни белковый рост лишь немного выше, чем у мелкой ставриды. А начиная с пятого года, когда жизненный цикл мелкой ставриды близится к завершению, белковый прирост крупной ставриды резко возрастает.

Масштабы жиронакопления у исследованных рыб также не одинаковы.

Наиболее важными для характеристики колебательного процесса являются данные, показывающие относительную величину отклонений белкового роста от среднего течения (табл. 7). Эти

Таблица 5
Среднегодовое количество белка и жира (в мг) в теле рыб по годам жизни

Вид рыбы	Белок					Жир					Константа K_T
	0—1		1—2		2—3	3—4		4—5			
	0—1	1—2	2—3	3—4		4—5	0—1	1—2	2—3	3—4	
Шпрот	360	810	1170	—	—	140	310	450	—	—	2,6
Азовская хамса	370	760	1040	—	—	390	800	1090	—	—	0,95
Черноморская хамса	530	1310	1970	—	—	260	650	980	—	—	1,94
Смарида	—	6600	10720	14850	—	—	1570	2550	3530	—	4,2
Барбуля	790	1870	2700	3060	3780	180	430	630	670	720	4,3
♂ жилой	1890	3100	3830	—	—	650	1070	1320	—	—	2,9
♂ мигрирующий	1160	4170	7700	13280	30920	250	905	1670	2600	6060	4,6
♀ жилая	2500	4560	5930	8100	—	960	1750	2280	3370	—	2,6
♀ мигрирующая	1200	3250	5400	7500	9700	600	1600	2700	3800	4800	2,0
Ставрида мелкая											

Таблица 6
Среднегодовое количество белка и жира (г) и абсолютная калорийность (ккал) крупной ставриды по годам жизни

Показатели	Возраст (лет)														
	0—1	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	10—11	11—12	12—13	13—14	14—15
Белок	1,2	3,25	5,4	7,5	9,7	36,1	53,7	75,8	102,1	133,6	184	206	222	241	255
Жир	0,6	1,6	2,7	3,8	4,8	32,5	48,3	68,2	91,2	120,2	165,6	175,1	188,7	204,8	216,8
Абсолютная калорийность	10,5	28,4	47,2	66	85	405,1	602	850	1145	1274	1665	2293	2568	2767	3004

Примечания. Константа K у крупной ставриды в возрасте 0—5 лет равна 2; 5—16 лет — 1,1. Процент белка в общей калорийности в возрасте 0—5 лет равен 46,9%; 5—16 лет — 33%.

данные рассчитаны по формуле (10). Из таблицы видно, что относительная величина колебаний белкового роста различна у разных видов рыб. У всех исследованных видов рыб она заметно уменьшается с возрастом. У сеголеток барабули и хамсы, на-

Т а б л и ц а 7

Относительные величины отклонений белкового роста от среднего течения (I) и уменьшения количества белка в зимний период (II) по годам жизни рыб (в %)

Вид рыбы	I					II				
	0—1	1—2	2—3	3—4	4—5	0—1	1—2	2—3	3—4	4—5
Черноморская хамса	12,5	5,08	3,38	—	—	16,7	13,3	18	—	—
Азовская хамса	13,5	6,58	4,81	—	—	16,7	16,7	18	—	—
Шпрот	3,7	1,60	1,10	—	—	7,7	10,5	7,7	—	—
Смарида	—	2,30	1,40	1,0	—	—	10,9	4,8	—	—
Барабуля										
♂ жилой	9,2	5,60	4,60	4,1	3,3	20	21,7	23,3	20,4	18,4
♂ мигрирующий	15,8	6,70	4,60	—	—	32	30,2	—	—	—
♀ жилая	—	—	—	—	—	20	12,5	15,5	—	—
♀ мигрирующая	9,3	5,10	3,93	2,88	—	20	17,4	16,2	15,2	—
Мелкая ставрида	—	—	—	—	—	20	20	20,8	17,1	—

Примечание: у крупной ставриды величина I такая же, как у мелкой, величина II на 5—6 году составляет 113%, на 6—16 годах — 113—115%.

пример, колебания белкового роста относительно среднего его течения достигают 9—16%, у трехлеток этих рыб они уменьшаются до 3—5%. У сеголеток шпрота эти колебания равны 4%, у трехлеток они составляют лишь 1%.

Абсолютная и относительная величины колебаний количества жира в теле черноморских рыб, как это следует из приведенных выше графиков (см. рис. 3—10), гораздо выше, чем колебаний количества белка. Колебания количества жира в теле рыб настолько велики, что кривые среднего течения накопления жира играют чисто умозрительную роль, что позволяет характеризовать лишь самые общие тенденции процессов. 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.

Относительную величину колебаний количества жира в теле рыб можно рассчитывать по формуле, аналогичной формуле (10), но это связано с трудоемкими вычислениями. Достаточно

верное представление об относительной величине колебаний количества жира дают материалы по колебаниям его процентного содержания в теле рыб. Анализ этих колебаний был проведен ранее (Шульман, 1965). Было показано, что относительная величина этих колебаний достигает у разных рыб 40—60%. С возрастом эта величина меняется мало. Колебания жирности прямо пропорциональны относительному уровню жировых запасов в теле рыбы.

Дополнительные сведения об относительной величине колебаний количества белка в теле рыб дает расчет потерь белка в процентах от максимального его содержания в теле рыбы в данном году. Расчет ведется по формуле:

$$m = \frac{P_{\max} - P_{\min}}{P_{\max}}. \quad (31)$$

Из табл. 7 видно, что потери белка по сравнению с максимальным содержанием составляют у черноморских рыб от 5 до 30%. Что касается потерь количества жира по сравнению с максимальным уровнем, то они составляют 60—85% (Шульман, 1965).

Для характеристики белкового роста и жиронакопления важно знать скорость протекания этих процессов. Скорость белкового роста (и жиронакопления) — это прирост белка (и жира) в теле рыбы за единицу времени T (в нашем случае — за один месяц). Поскольку прирост белка (а также жира) у разных рыб происходит часто от совершенно различных уровней, а величины этих приростов также сильно различаются, необходимо помимо скорости вычислять также и удельную скорость обоих рассматриваемых процессов.

Удельная скорость, или интенсивность, белкового роста (и жиронакопления) — прирост белка (и жира) за единицу времени, отнесенный к среднему количеству белка (и жира) в теле рыбы во время T .

Остановимся на скорости белкового роста черноморских рыб, представляющей, как известно, первую производную от P . Из формул (4) и (11) следует:

$$P' = f_1'(T) + f_2'(T). \quad (32)$$

Дифференцирование формул, представленных в табл. 3 и 4, дает результаты, на основании которых можно построить графики скорости белкового роста черноморских рыб (графики скоростей белкового роста для некоторых рыб представлены на рис. 18 и 19). Скорость жиронакопления черноморских рыб анализировалась нами ранее (Шульман, 1965).

Первое слагаемое в формуле (32) характеризует скорость изменений количества белка в теле гипотетически непрерывно

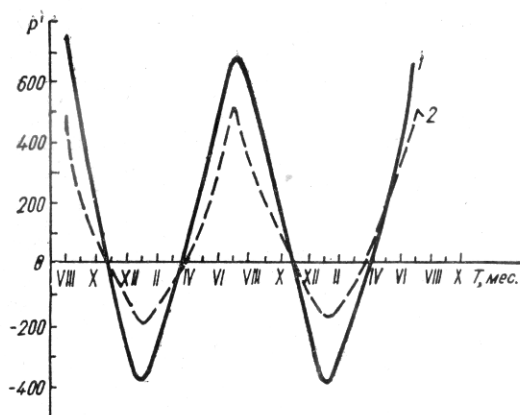


Рис. 18. Скорость белкового роста самца мигрирующей (1) и жилой (2) барабули (скорости, вычисленные по средним течениям, не приведены).

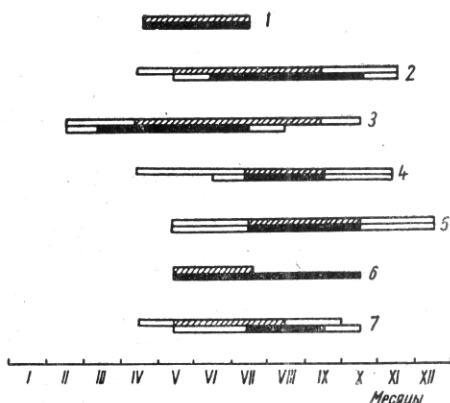


Рис. 19. Схема соотношения сроков белкового роста и жиронакопления черноморских рыб:

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.

растущей рыбы. Второе слагаемое характеризует скорость сезонных изменений количества белка в теле рыбы.

Скорость белкового роста у исследованных рыб имеет четко выраженный циклический характер.

Удельная скорость, или интенсивность среднего течения белкового роста является наиболее универсальной характеристикой роста рассматриваемых рыб. Она позволяет наиболее точно сопоставить белковый рост черноморских рыб между собой. Формула средней удельной скорости белкового роста (13), как указывалось, аналогична формуле И. И. Шмальгаузена (1935), введенной для весового и линейного роста рыб.

В случае параболического роста имеем:

$$C_v = \frac{n (\ln T_2 - \ln T_1)}{T_2 - T_1}. \quad (33)$$

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 при переходе 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.

Как следует из табл. 3, значения константы n близки у шпрота (0,7), азовской (0,6) и черноморской хамсы (0,8). 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) $n=1$ 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.

Так как P_1 и F_1 отличаются в случаях параболического роста только постоянным множителем a , то все сказанное об удельной скорости белкового роста справедливо и для средней удельной скорости жиронакопления. Величина n является также константой удельной скорости жиронакопления.

Анализ удельной скорости, или интенсивности, жиронакопления черноморских рыб также проведен нами ранее (Шульман, 1965).

С о о т н о ш е н и я между масштабами белкового роста и жиронакопления черноморских рыб можно вычислить по фор-

¹ При $n=1$ скорость белкового роста — величина постоянная.

муле (14). Зная же среднегодовые количества белка и жира в теле рыб, имеем:

$$K_T = \frac{\int P_1(t) dt}{\int F_1(t) dt}. \quad (34)$$

При параболическом росте в связи с тем, что $P_1 = aT^n$ и $F_1 = bT^n$ формула (34) превращается в равенство:

$$K_{T_1} = \frac{a}{b}. \quad (35)$$

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 в связи с тем, что $P_1 = uT + v$ и $F_1 = qT + p$:

$$K_T = \frac{uT + v}{qT + p} = \frac{u + \frac{v}{T}}{q + \frac{p}{T}}. \quad (36)$$

При достаточно больших T имеем:

$$K_T \approx \frac{u}{q}.$$

Величины K_T — представлены в табл. 5. Соотношения между белковым ростом и жиронакоплением у одной и той же рыбы при разных T выражается либо одинаковыми, либо близкими значениями¹. Наибольшие значения K_T получены для жилой барабули (самцы и самки) и смариды. Затем следует мигрирующая барабуля (самцы и самки), шпрот, мелкая ставрида и черноморская хамса. Самые малые значения K_T — для крупной ставриды и азовской хамсы.

Установив характер, масштабы и интенсивность белкового роста и жиронакопления черноморских рыб и соотношение обоих процессов, необходимо определить особенности динамики абсолютной калорийности тела черноморских рыб и вычислить долю белка и жира в общей калорийности. Результаты вычислений представлены в табл. 8.

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

¹ При этом нужно помнить, что P_1 и F_1 для первых 6 месяцев жизни не являются кривыми среднего течения рассматриваемых процессов. Фактически соотношения белкового роста и жиронакопления в первые месяцы жизни отличаются от соотношений, которые имеют место на протяжении большей части жизненного цикла.

Таблица 8

Среднегодовая абсолютная калорийность (кал) у черноморских рыб по годам жизни

Вид рыбы	Абсолютная калорийность					Процент белка в общей калорийности	Процент жира в общей калорийности
	0—1	1—2	2—3	3—4	4—5		
Азовская хамса	5127	10530	14410	—	—	29,6	70,4
Шпрот	2770	6230	9000	—	—	53,3	46,7
Черноморская хамса	4710	11650	17520	—	—	46,1	53,9
Смаида	—	42080	94680	—	—	64,3	35,7
Барабуля							
♂ жилой	4950	11710	16900	19160	23660	65,5	34,5
♂ мигрирующий	13810	26660	27990	—	—	56,1	43,9
♀ жилая	6800	24430	45110	77810	181160	70,0	30,0
♀ мигрирующая	19230	35070	45610	60430	—	53,3	46,7
Ставрида мелкая	10490	28410	47200	65560	84790	46,9	53,1

- 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.

Заканчивая изложение результатов исследования, необходимо остановиться на сроках белкового роста и жиронакопления черноморских рыб, а также на соотношении сроков осуществления этих процессов. Из приведенных выше графиков (см. рис. 3—10) следует, что продолжительность белкового роста и жиронакопления и сроки их завершения у черноморских рыб сильно варьируют.

Вместе с тем видно, что у большинства рыб наибольшая интенсивность белкового роста и жиронакопления наблюдается в теплое время года. Сроки белкового роста и жиронакопления у разных возрастных групп черноморских рыб в пределах одной и той же формы в основном совпадают. Исключение составляет шпрот, у которого продолжительность белкового роста с возрастом уменьшается. При этом сроки окончания роста перемещаются с января у годовиков до октября у двух- и трехгодовиков и до августа у четырехгодовиков. Чем старше шпрот, тем меньше продолжительность его роста. То же касается и жиронакопления шпрота. По-видимому, это связано с началом интенсивного созревания, которое у старших возрастных групп наступает раньше и протекает с большей интенсивностью, чем у младших.

Особенности белкового роста черноморских рыб. Приведенные в предыдущем разделе материалы показывают, что средние течения белкового роста (по которым можно судить о главных тенденциях роста) у рыб с коротким жизненным циклом (3—4 года) находятся в параболической зависимости от времени. Такая зависимость найдена для азовской и черноморской хамсы. Параболический рост наблюдается также в первые 2—2,5 года у рыб со средней продолжительностью жизни (шпрот, барабуля, смарида). В последующие годы у этих рыб отмечена линейная зависимость среднего течения белкового роста от времени. Асимптотический характер имеет лишь кривая белкового роста 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 весового) роста у рыб, вытекающий из кривых Берта-Ланфи (1938) и Бивертон-Холта (1959), 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 весового и белкового роста у черноморских рыб, очевидно, является параболическая кривая. С помощью степенной функции удастся выразить зависимость среднего течения белкового роста от времени для всех исследованных рыб (в том числе для крупной ставриды, поделив жизненный цикл этой рыбы на три периода), что значительно облегчает вычисление параметров роста.

В большинстве случаев в выражении aT^n показатель степени $n \leq 1$. Лишь в двух случаях — для самок жилой барабули, а также крупной ставриды в возрасте 5—11 лет — имеем $n > 1$. Это указывает на чрезвычайную интенсивность процессов белкового роста у этих рыб, связанную с особенностями метаболизма и характером питания.

У многих черноморских рыб имеются два (а у крупной ставриды три) периода роста. Под периодом роста мы подразумеваем отрезок жизненного цикла, 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-ом году жизни, приводит к резкому увеличению интенсивности белкового роста; значительное замедление роста намечается на 13—14-ом году 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. таких, которые были бы, если бы характер белкового роста в первые месяцы жизни был таким же, как в последующие. Объясняется это повышенным использованием пищи молодью рыб 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 успевает резко затормозиться ассимиляторная фаза белкового обмена. На последнем году жизни белковый синтез у них продолжает преобладать над процессами белкового катаболизма. 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 ($n>1$). Каков же физиологический и биологический смысл сохранения рыбой положительного белкового баланса до последнего года жизни? По-видимому, отсутствие резкого затухания синтеза белка при старении рыбы свидетельствует о большом своеобразии рассматриваемого процесса в классе рыб. Известно также, что изменение условий существования может привести к значительному изменению продолжительности жизни рыб даже в пределах близких популяций одного вида (Никольский, 1963). Все это говорит о необходимости пристального изучения особенностей поздних стадий онтогенеза у рыб в связи с общей проблемой старения и старости.

Прослеживается четкая связь между продолжительностью жизни и характером белкового роста рыб. Чем меньше живет рыба, тем меньше 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 созреванием¹, у некоторых из них это замедление происходит позднее. У мелкой ставриды и смариды белковый рост в связи с созреванием существенно не меняется. Более того, у крупной ставриды и самок жийой 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. В пределах близких систематических и экологических групп возможно сопоставление масштабов белкового роста различных рыб между собой. Так, мигрирующая форма барабули в силу гораздо луч-

¹ У большинства изученных нами рыб половая зрелость наступает на втором году жизни.

ших кормовых условий в местах рождения и нагула молоди растет быстрее, чем жилая форма. Затем, однако, вследствие разной направленности метаболизма у этих 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 также и пол рыбы. Так, у смариды белковый рост у самцов выше, чем у самок, а у барабули наоборот — у самок выше.

Большие скорости белкового роста в первые месяцы жизни рыбы, несомненно, 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 от 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, то есть масштабы белкового синтеза рассматриваемых 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 константа n характеризует удельную скорость не только белкового, но и весового роста рыб. Отличие «константы удельной скорости роста» (n) от «константы роста» И. И. Шмальгаузена (1935) и «характеристики роста» В. Г. Васнецова (1934) 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 вышеизложенное 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 рыб, или, говоря точнее, соотношение масштабов сезонных ритмов белкового роста и его возрастных изменений. Естественно, что на протяжении жизненного цикла рыб удельный вес колебательных процессов в белковом обмене

неуклонно уменьшается, а поступательных — увеличивается. Доля колебаний в общем поступательном процессе белкового роста у взрослых рыб невелика и составляет 2—6%. Это говорит о бережном отношении организма к своему белковому фонду, являющемуся структурной основой живой ткани. У сеголетков колебания в содержании белка достигают 10—15% от общего количества белка в теле. При этом за зимний период количество белка 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. Вполне возможно, что значительные потери белка являются важным фактором, определяющим выживаемость молоди рыб на местах зимовок.

У рыб с малой и средней продолжительностью жизни относительная величина колебаний белкового роста в общем не различается. 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 в процессе «изнашивания» тканей содержание белка значительно снижается. Возможно, это снижение частично связано с компенсаторным увеличением интенсивности обмена в связи с терморегуляторными процессами в организме. У шпрота, у которого в условиях Черного моря в зимние месяцы процессы жизнедеятельности (созревание, нерест, нагул) все так же интенсивны, резкого снижения уровня белка в теле не наблюдается. Относительно невелики колебания белкового роста и у смирды — рыбы, как известно, 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 сходна.

Соотношение колебаний скорости белкового роста и скорости его среднего течения у рыб совсем иное, чем соотношение масштабов роста. Колебания скорости белкового роста столь велики, а изменения скорости среднего течения столь незначительны на протяжении большей части жизненного цикла, что можно говорить о полном преобладании сезонных ритмических изменений скорости над ее возрастными изменениями.

Особенности жиронакопления черноморских рыб. Анализ характера среднего течения процесса накопления жира в теле черноморских рыб показывает полную тождественность с характером среднего течения белкового роста. При этом в формулах

параболического роста и жиронакопления совпадают даже коэффициенты n . Одинаковый характер среднего течения обоих процессов, несомненно, указывает на их функциональную связь с весовым ростом рыб. Вследствие этого и удельная скорость среднего течения обоих процессов одинакова.

Что касается масштабов и скорости среднего течения процесса накопления жира, то они существенно отличаются от масштабов и скорости белкового роста. Эти различия объясняются количественными особенностями рассматриваемых процессов и их разным удельным весом в метаболизме рыб.

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), а калорийность белка и жира примерно одинакова. Сюда относятся черноморская хамса, шпрот, мигрирующая форма барабули (самцы и самки) и мелкая ставрида. Лишь 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 длительных миграций жилые формы, обитающие в относительно мало меняющихся условиях среды и поэтому не нуждающихся для осуществления физиологических процессов в больших запасах энергии. Отсюда основное количество потребляемого ими корма идет на белковый рост, а не на жиронакопление. Ко второй группе относятся рыбы, совершающие более или менее длительные 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. Наконец, в третью группу входят рыбы, совершающие в пределах Азово-Черноморского бассейна интенсивные миграции, осваивающие исключительно богатую кормовую базу и требующие для жизнедеятельности больших энергетических затрат. У таких рыб потребленная пища в одинаковой степени используется на белковый рост и жиронакопление.

При анализе динамики процентного содержания жира в теле черноморских рыб, проведенном ранее (Шульман, 1965), так-

же пришлось разделить рыб на три группы, различающиеся по интенсивности жиронакопления. И хотя при их изучении был применен совершенно иной метод, 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, определяют характер соотношения обоих процессов.

Таким образом, намечается четкая связь между соотношением 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. Уменьшается удельный вес белкового роста и увеличивается доля жиронакопления в общем балансе веществ в организме рыбы.

У разных рыб экологические условия по-разному влияют на соотношение белкового и жирового обмена. У крупной ставриды при переходе на хищное питание жиронакопление увеличивается больше, чем белковый рост. У мигрирующей формы барабули по сравнению с жилой улучшение кормовых условий приводит к увеличению масштабов и интенсивности жиронакопления, но тормозит белковый рост. Особенно наглядна разнонаправленность влияния экологических условий на белковый рост и жиронакопление при сравнении азовской и черноморской хамсы. Лучшие кормовые условия Азовского моря по сравнению с Черным привели к тому, что у азовской хамсы резко увеличилась интенсивность жиронакопления, но замедлился белковый рост. У черноморской хамсы наблюдается прямо противоположная картина. Интересно, что при этом кривые изменения общей калорийности у азовской и черноморской хамсы весьма сходны. Удельный вес процессов белкового роста и жиронакопления у этих рас совершенно различный. Использование пищи на жиронакопление и белковый рост у азовской и черноморской хамсы также различно. Это говорит о том, что изучение роста абсолютной калорийности тела рыбы без учета направленности и интенсивности изменений абсолютного количества белка и жира не дает полного представления о конечном обмене у рыб.

Необходимо коротко остановиться на изменениях соотношения белкового роста и жиронакопления у рыб в онтогенезе. В первые месяцы жизни у рыб это соотношение выше, чем у половозрелых. Это объясняется значительно большим использованием пищи на белковый рост молодью по сравнению со взрослыми рыбами. Поэтому накопление жира у молоди обычно бывает менее интенсивным, чем у половозрелой рыбы. Биологический смысл этих особенностей известен (Данилевский, 1958; Никольский, 1963, 1965).

После наступления половой зрелости существенно увеличи-

вается роль жира, в значительной степени обеспечивающего энергией процессы белкового синтеза, связанные с созреванием гонад. У половозрелой рыбы на протяжении всего жизненного цикла соотношение белкового роста и жиронакопления в среднем по годам жизни меняется мало. Колебания количества жира в теле рыб во много раз выше колебаний количества белка. Различия в абсолютной и относительной величинах колебаний белкового роста и жиронакопления определяются разным физиологическим значением белка и жира для организма рыб. Белок является основным структурным компонентом тела, жир — основным источником энергии. Лабильность жировых резервов, обеспечивающих обменные процессы энергией, способствует сохранению устойчивости белковых структур.

Сроки белкового роста и жиронакопления черноморских рыб. 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 рыбы.

Белковый рост всех исследованных рыб происходит в теплое время года. То же можно сказать о жиронакоплении. Лишь у шпрота жиронакопление сдвинуто на весенний период. Начало обоих процессов у черноморских рыб совпадает с началом интенсивного прогрева воды и резким увеличением их кормовой базы. Повышение температуры воды оказывает, очевидно, стимулирующее действие на рост и жиронакопление рыб двумя путями: непосредственно — увеличивая интенсивность обмена веществ и, косвенно — создавая благоприятные условия для развития кормовой базы.

У большинства черноморских рыб белковый рост и жиронакопление сопряжены во времени. Лишь у азовской и черноморской хамсы наблюдается известный «сдвиг по фазе» в осуществлении обоих процессов. При этом у азовской хамсы, которая накапливает исключительно большие жировые запасы, жиронакопление по времени значительно преобладает над белковым ростом, у черноморской хамсы, интенсивность роста которой выше, — наоборот.

У барабули и смариды жиронакопление и белковый рост, связанный с линейным ростом, становятся интенсивнее после того, как массовый нерест идет на спад. У других же рыб (крупная и мелкая ставрида, азовская хамса) никакой разобщенности процессов жиронакопления, линейного роста, созревания гонад и нереста не наблюдается. Таким образом, процессы, связанные с репродуктивным циклом у названных рыб, не тормозят их линейного роста и жиронакопления. Пища, интенсивно потребляемая этими рыбами, делится на три достаточно мощных потока, каждый из которых обеспечивает три важнейших для рыбы процесса — созревание гонад, линейный рост и накопление жира.

Интересно, что у крупной ставриды и азовской хамсы из-за «узких термических рамок» (Марти, 1948), в которые заключены наиболее интенсивные процессы их жизнедеятельности, созревание половых продуктов, нерест, линейный рост и жиронакопление проходят в гораздо более короткие сроки, чем у мелкой ставриды и черноморской хамсы, «биологические часы» которых в теплый период года имеют менее напряженный ритм.

Следует несколько подробнее остановиться на сроках белкового роста, жиронакопления и нереста у шпрота. Массовый нерест шпрота в Черном море происходит зимой. Представление же Ю. Г. Алеева (1963) о том, что и линейный рост шпрота наиболее интенсивно происходит в зимнее время, т. к. именно в холодное время года он находит оптимальные температурные условия для своего роста, оказалось ошибочным. Л. Иванов (1963) убедительно показал, что шпрот растет летом, а не зимой, однако Л. И. Старушенко (1965) нашел этому явлению, с нашей точки зрения, удовлетворительное объяснение. Холодолобивый 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 в летний период имеется достаточно пищи, и он совершает вертикальные миграции, поднимаясь в верхние слои воды за кормом, а затем снова опускаясь на глубину (Асланова, 1954). Интересно, что шпрот накапливает к лету большие жировые запасы, которые, по-видимому, предохраняют рыбу от перегрева в верхних слоях воды (Шульман, 1965). Продолжительность интенсивного роста у шпрота в теплое время года гораздо большая, чем у теплолюбивых рыб, что, несомненно, свидетельствует о благоприятных условиях его обитания в Черном море в теплый период.

Что же препятствует интенсивному росту шпрота в зимнее время? Для обеспечения процессов созревания гонад и нереста в зимний период требуется большое количество энергии, которую шпрот, во-первых, мобилизует из своих значительных жировых запасов, а во-вторых, получает с пищей (последняя является, вероятно, также источником пластических веществ для синтеза герминативной ткани). Но в Черном море в зимний период холодолобивый комплекс планктона, которым питается шпрот, по-видимому, не может обеспечить осуществление двух таких емких 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.

Особенности метаболизма черноморских рыб в различные периоды годового цикла. В свое время Н. В. Лебедев (1939, 1940), изучая биологию азовской хамсы, разделил годовой цикл

этой рыбы на ряд периодов: зимовку, преднерестовую миграцию, преднерестовый нагул, нерест, предмиграционный нагул, зимовальную миграцию. Для годового цикла большинства исследованных черноморских рыб характерны такие же периоды (лишь у некоторых рыб часть периодов отсутствует). Каковы же особенности метаболизма изучения рыб в эти периоды? Остановимся вначале на теплолюбивых рыбах.

В период зимовки — самого продолжительного периода годового цикла — у всех рыб наблюдается резкое уменьшение жировых запасов, обеспечивающих энергией обменные процессы в то время, как поступление пищи в организм прекращено полностью или значительно сокращено. При этом более интенсивная мобилизация жира наблюдается у рыб, у которых уровень жировых запасов, накопленных осенью, наиболее высок.

Количество белка в теле черноморских рыб за период зимовки также уменьшается. Причиной этого уменьшения является изнашивание тканей в результате катаболизма тканевых белков, распад которых не компенсируется за счет белков пищи. Интенсивность расходования белка зимой у всех теплолюбивых черноморских рыб примерно одинакова.

В периоды преднерестовой миграции и преднерестового нагула (первый период у рыб-немигрантов отсутствует) у черноморских рыб начинаются созидательные процессы — белковый рост и жиронакопление, хотя у разных рыб интенсивность этих процессов неодинакова. Протекание этих процессов определяется, во-первых, значительным и неуклонным повышением температуры воды, во-вторых, резким увеличением по сравнению с зимой кормовой базы.

Нерестовый период, как и преднерестовый, сопровождается процессами белкового роста и жиронакопления, причем интенсивность обоих повышается по сравнению с преднерестовым.

В предмиграционный период (который следовало бы точнее назвать посленерестовым или предзимовальным) интенсивность жиронакопления у рыб достигает максимума. Важнейшей особенностью этого периода является накопление энергетических резервов для обеспечения последующих периодов годового цикла (прежде всего, зимовальной миграции и зимовки). Одновременно с этим у ряда рыб (мелкая ставрида, барабуля, смарида, черноморская хамса) протекают интенсивные процессы белкового роста, у азовской хамсы он прекращается. У крупной ставриды предмиграционный нагул почти не выражен, он совпадает с нерестовым периодом; таким образом, рост и жиронакопление у этой рыбы охватывают лишь два периода годового цикла — преднерестовую миграцию и нерестовый нагул.

Зимовальная миграция, так же как и преднерестовая, выражена лишь у мигрантов. В этот период происходит прекращение белкового роста и жиронакопления (первое наступает раньше,

чем второе) и начинается небольшое понижение количества белка и жира в теле рыб. Температура воды в это время начинает заметно снижаться, кормовая база ухудшается, рыбы расходуют энергию на значительные перемещения. Вслед за этим периодом наступает зимовка.

У холодолюбивого шпрота в условиях теплого Черного моря характер обменных процессов по сравнению с теплолюбивыми рыбами значительно изменен. Период зимовки у него отсутствует. В первую половину зимы в связи с интенсивным нерестом жировые запасы оказываются израсходованными почти полностью и с февраля начинается их восстановление. Расход белка зимой у шпрота значительно меньше, чем у теплолюбивых рыб. В посленерестовый период происходит интенсивное накопление жира, а с резким увеличением кормовой базы в весенне-летнее время начинается быстрый белковый рост. Во второй половине лета начинается преднерестовый период. В связи с созреванием гонад количество жира в теле шпрота уменьшается. Белковый рост продолжается вплоть до осени.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе мы попытались выяснить при помощи количественного анализа особенности белкового роста и жиронакопления у наиболее массовых черноморских рыб и связать эти особенности с важнейшими чертами их биологии и условиями обитания. Однако в этом направлении сделаны лишь первые шаги. В ближайшее время необходимо провести исследования и на других видах рыб, играющих существенную роль в продуктивности Азово-Черноморского бассейна. Важно установить характер и степень влияния на белковый рост и жиронакопление рыб биотических и абиотических факторов среды, подверженных, как известно, резким годовым и сезонным колебаниям, и неодинаковых в разных районах моря. Это даст возможность точно определить обеспеченность изученных рыб пищей. Все это должно способствовать решению проблемы продуктивности Азово-Черноморского бассейна, интенсивно разрабатываемой в последнее время.

ВЫВОДЫ

1. Исследование белкового роста и жиронакопления у различных видов и внутривидовых группировок черноморских рыб (черноморская и азовская хамса, шпрот, барабуля, смарида, крупная и мелкая ставрида) позволило выявить некоторые количественные характеристики изучаемых процессов и связать их с биологическими особенностями этих рыб.

2. Белковый рост и жиронакопление у рыб являются сложными функциями времени и никакой монотонно возрастающей

функцией охарактеризованы быть не могут. Для характеристики исследуемых процессов необходимо находить средние течения (монотонно возрастающие функции) и изучать колебания количества белка и жира, связанные с сезонными физиологическими ритмами относительно этого среднего течения.

3. Среднее течение белкового роста рыб с коротким жизненным циклом находится в параболической зависимости от времени; рыб со средней продолжительностью жизни в первые годы жизни — в параболической, а в последующие годы — в линейной. У рыб с длительным жизненным циклом белковый рост носит асимптотический характер. Характер среднего течения жиронакопления и течения белкового роста у черноморских рыб одинаков.

4. У рыб высокие белковые приросты сохраняются до последних лет жизни. Следовательно, старение рыб не сопровождается уравниванием противоположных фаз белкового обмена.

5. С возрастом удельный вес колебательных процессов в белковом обмене рыб уменьшается, а поступательных — возрастает. Относительная величина колебаний белкового роста рыб зависит не только от продолжительности их жизни, но и от экологических факторов, прежде всего, от температуры.

6. Существует четкая связь между соотношением белкового роста и жиронакопления в общем балансе веществ в организме рыбы и условиями обитания популяций: чем шире диапазон этих условий, чем лучше кормовая база, тем сильнее проявляется тенденция к сбалансированию процессов белкового роста и жиронакопления.

7. Общая калорийность тела близких форм рыб (азовская и черноморская хамса, мигрирующая и жилая барабуля) может быть приблизительно одинаковой даже при противоположной направленности обмена, что диктует необходимость дифференцированного подхода к анализу конечного обмена у рыб.

8. У большинства исследованных черноморских рыб процессы белкового роста и жиронакопления сопряжены во времени. При этом у азовской и черноморской хамсы, крупной и мелкой ставриды эти процессы происходят параллельно с интенсивным созреванием и нерестом.

9. Проведенные исследования еще раз показывают возможность применения количественного анализа для изучения эколого-физиологических особенностей рыб.

ЛИТЕРАТУРА

Алеев Ю. Г. О строении отолитов и темпе роста черноморского шпрота. — ДАН СССР, 93, 5, 1953.

Амброз А. П. Распределение и промысел черноморской ставриды. — Тр. ВНИРО, 28, 1954.

- Асланова Н. Е. Шпрот Черного моря.— Тр. ВНИРО, 28, 1954.
- Васнецов В. Г. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых.— Зоол. журн., 13, 3, 1934.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд. Белорус. ун-та, 1956.
- Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем.— Зоол. журн., 13, 11, 1962.
- Винберг Г. Г. Взаимосвязь интенсивности обмена и скорости роста животных.— Настоящий сборник.
- Гетман А. Г. Состояние запаса мелкой ставриды в 1961 г. Аннотации к работам, выполн. АзЧерНИРО, сб. 1. «Рыбное х-во», М., 1963.
- Данилевский Н. Н. Биология черноморской султанки.— Тр. науч. рыбохоз. ст. Грузии, 2, 1939.
- Данилевский Н. Н. Миграции черноморской хамсы и факторы, их обуславливающие.— Тр. АзЧерНИРО, 17, 1958.
- Данилевский Н. Н. Важнейшие факторы, определяющие сроки и районы образования промысловых скоплений черноморской хамсы.— Тр. АзЧерНИРО, 22, 1964.
- Данилевский Н. Н. и Выскребенцева Л. И. Динамика численности барабули.— Тр. АзЧерНИРО, 24, 1966.
- Иванов Л. Биологическая характеристика барабули, выловленной по болгарскому побережью.— Тр. Центр. ин-та рыбоводства и рыболовства, 3, Варна, 1963.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. Пищепромиздат, М., 1955.
- Ивлев В. С. Энергетические основы проблемы биологической продуктивности.— Вопросы экологии, 4, 1962.
- Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. Пищепромиздат, М., 1952.
- Карзинкин Г. С., Кривобок М. Н. Методика постановки балансовых опытов по изучению обмена азота у рыб.— В кн.: Руководство по методике исследований физиологии рыб. М., 1962.
- Клейменов И. Я. Химический и весовой состав рыб водоемов СССР и зарубежных стран. «Рыбное х-во», М., 1962.
- Константинова Н. А. Динамика основных биологических показателей леща северной части Аральского моря.— Вопр. ихтиол., 10, 1958.
- Корнилова В. П. Состояние запаса и биология азовской хамсы до зарегулирования стока рек.— Тр. ВНИРО, 31, 2, 1955.
- Кривобок М. Н. и Тарковская О. И. Определение жира в теле рыб.— В кн.: Руководство по методике исследования физиологии рыб. Изд-во АН СССР, М., 1962.
- Кривобок М. Н. и Тарковская О. И. Физиологическая характеристика салаки различной плодовитости.— Вопр. ихтиол., 2, 3, 1962.
- Кривобок М. Н. Биологические особенности молоди сазана нерестово-выростных хозяйств дельты Волги.— Тр. ВНИРО, 32, 1956.
- Лазаревский А. А. Техничко-химический контроль в рыбообработывающей промышленности, Пищепромиздат, М., 1955.
- Лебедев Н. В. К вопросу предсказания сроков миграции азовской хамсы.— Уч. зап. МГУ, 33, 1939.
- Лебедев Н. В. Возможность предсказания сроков миграции азовской хамсы.— Зоол. журн. 19, 4, 1940.
- Майорова А. А. Биология и промысел черноморской хамсы, Крымиздат, Симферополь, 1951.
- Майский В. Н. Распределение и численность рыб Азовского моря перед зарегулированием стока р. Дон.— Тр. ВНИРО, 31, 2, 1953.
- Маляревская А. Я. Азотистый обмен и его изменение в связи с условиями выращивания карпа.— Тр. совещ. по физиол. рыб, 8, 1958.
- Марти Ю. Ю. Промысловая разведка рыбы. Пищепромиздат, М., 1948.
- Марти Ю. Ю. Основные этапы жизненного цикла атлантическо-скандинавских сельдей.— Тр. ПИНРО, 9, 1956.

- Никольский Г. В. Экология рыб. «Высшая школа», М., 1963.
- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. «Наука», М., 1965.
- Овен Л. С. О порционном икрометании у некоторых черноморских рыб.—
Вопр. экол., 5, Киев, 1962.
- Поляков Г. Д. Истощение как одна из причин гибели сеголеток карпа во время зимовки.— Тр. совещ. по физиол. рыб, 8, 1958.
- Поляков Г. Д. Взаимосвязь линейного роста, увеличения веса, накопления веществ и энергии в теле сеголеток карпа. Биол. основы рыбн. х-ва, изд. Томск. ун-та, 1959.
- Плохинский Н. А. Биометрия. Изд. Сиб. отд. АН СССР, Новосибирск, 1963.
- Сафьянова Т. Е. и Ревина Н. И. Биология и промысел крупной ставриды. Тр. АзЧерНИРО, 18, 1960.
- Сенкевич Н. К. Активность щелочной фосфатазы в чешуе барабули как показатель особенностей ее роста.— Тр. АзЧерНИРО, 22, 1964.
- Световидов А. Н. Рыбы Черного моря. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1965.
- Старушенко Л. И. О возрастном составе промыслового стада черноморского шпрота и причинах колебаний его численности.— Рыбное х-во, 5, 1965.
- Стойанов С. А. Черноморский шпрот.— Тр. Ин-та зоологии, 3, София, 1953.
- Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. Изд-во МГУ, 1962.
- Тараненко Н. Ф. Поведение хамсы на местах ее зимовок в Черном море.— Тр. АзЧерНИРО, 17. Крымиздат, Симферополь, 1958.
- Фихтенгольц Г. М. Курс дифференциального и интегрального исчисления, т. III. Физматгиз, М.—Л., 1960.
- Чугунова Н. И., Ассман А. В. и Макарова Н. П. Рост и динамика жирности у рыб как приспособительные процессы.— Тр. Ин-та морфологии животных, 39, 1961.
- Шавердов Р. С. О взаимоотношении крупной и мелкой ставриды Черного моря.— Вопр. ихтиол. 4, 1, 1964.
- Шмалгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста.— В кн.: Рост животных. Биомедгиз, 1935.
- Шульман Г. Е. Материалы к характеристике обмена веществ азовской хамсы.— Тр. совещ. по физиол. рыб. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1958.
- Шульман Г. Е. Химический состав азовской хамсы в различные периоды годового жизненного цикла. Сообщение 1. Изменение относительного и абсолютного количества жира.— Вопр. ихтиол. 13, 1959.
- Шульман Г. Е. Динамика химического состава азовской хамсы в связи с особенностями ее биологии.— Тр. АзЧерНИРО, 18, 1960.
- Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в теле рыб.— Усп. совр. биол. 49, 2, 1960а.
- Шульман Г. Е. Химический состав азовской хамсы в различные периоды годового жизненного цикла. Сообщение 2. Изменение содержания белка.— Вопр. ихтиол. 17, 1961.
- Шульман Г. Е. О типах динамики жирности черноморских рыб.— Усп. совр. биол., 59, 1, 1965.
- Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в теле некоторых черноморских рыб.— Тр. АзЧерНИРО, 24, 1966.
- Шульман Г. Е. и Коккоз Л. М. Содержание обезжиренного сухого вещества в теле черноморских рыб.— Гидробиол. журн., 1968.
- Яблонская Е. А. Некоторые данные по росту и обмену веществ у верховки в период нереста.— Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, 3, 1951.
- Bertalanffy L. von. A quantitative theory of organic growth — Hum. Biol., 10, 1938.
- Beverton R. J., Holt S. J. A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature, and their relation to growth and other physiological characteristics.— Ciba Foundation Symposium on the Lifespan of Animals, 1959.
- Brandes C. H. und Dietrich R., Beziehungen zwischen dem Protein-

gehalt und dem Ernährungszustand des Rotbarsches.— *Fette, Seifen, Anstrichmittel*, **59**, 6, 1957.

El-Saby M. K. Dietetic value of certain Egyptian food fishes.— *Rapports et Proces-Verb. des Reunions*, **8**, 1933.

Elwertowski J., Maciejczyk J. O wahanach zawartosci tluszczu w szprotcie Zatoki Gdanskiej.— *Gospod. rybna*, **10**, 5, 1958.

Kubota D. Ecology of Japan fishes. IV. Growth and fatness.— *J. Shimonoseki Coll. Fish.*, **11**, 1, 1956.

Gerking S. D. Influence of rate of feeding on body composition and protein metabolism of bluegill sunfish.— *Physiol. Zool.*, **28**, 4, 1955.

Luhmann M. Über die Fettspeicherung bei der Makrele.— *Arch. Fischereiwiss.*, **7**, 1, 1956.

Johnstone J. On the dietetic values of the herring and other fishes.— *Ann. Rep. Lancsh. Sea Fish. Laboratory*, **28**, 1920.

Marshall S. M., Nicholls A. G. and Orr A. P. On the growth and feeding of young herring in the Clyde.— *J. of the Marine Biol. Assoc.*, **23**, 2, 1939.

Morawa F. W. Fettgehalts — und Gewichtsschwankungen bei Fischen.— *Zs. f. Fischerei*, **5**, 7—8, 1957.

Qudrati-Khuda M., DeHN, Khan N. M. Biochemical and nutritional studies on east Pakistan fish.— *Pakistan J. Sci. ent. and Industr. Res.*, **5**, 1, 1962.

Swift D. R. Seasonal variations in the growth rate, thyroid gland activity and food reserves of brown trout.— *J. Exptl. Biol.*, **32**, 4, 1955.

Taylor C. C. Growth equations with metabolic parameters.— *J. du Conseil*, **27**, 3, 1962.

Vaclavik B. Příčiny vahových úbytků u karpu během zimy.— *Ceskosl. rybářství*, **1**, 1956.

Westphalen F. J. Vergleichende Wachstums — und Nahrungsuntersuchungen an Plötzen holsteinischer Seen.— *Zs. f. Fischerei*, **5**, 1—2, 1956.

Wohlschlag D. E. Antarctic fish growth and metabolic differences related to sex.— *Ecology*, **43**, 4, 1962.

PECULIARITIES OF PROTEIN GROWTH AND FAT ACCUMULATION IN BLACK SEA FISHES

G. E. SHULMAN and L. M. KOKOZ

Summary

The protein growth and fat accumulation in different species and intraspecies groups of Black sea fishes were investigated. There were revealed some quantity characteristics of processes studied which are connected with biological features of these fishes. For characteristic of the processes under investigation the «mean run curves» (monotonously increasing functions) are to be drawn and the variation of quantities of protein and fat (connected with seasonal physiological rythms) around these «mean run curves» are to be studied. It is shown that character of «mean run curves» of protein growth depends on the fish life-span. Proportional value of variational processes in protein metabolism in fishes decreases with the age, and progressive processes increases. Close connection with the relation between the protein growth and fat accumulation in the total balance of matter in the fish organism and environment of populations was found. Processes of protein growth and fat accumulation in most species of the fish studied occure simultaneously.