

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ. ОСНОВАН В 1965 г.
ВЫХОДИТ РАЗ В 2 МЕСЯЦА

Том XIX, № 3, 1983

КИЕВ НАУКОВА ДУМКА

СОДЕРЖАНИЕ

Общая гидробиология

- Лукьяненко В. И., Наточин Ю. В., Романенко В. Д., Шатуновский М. И., Шильман Г. Е. Физиолого-биохимические основы искусственного разведения и рационального использования промысловых рыб . . . 3 ✓
- Покровская Т. Н. Особенности евтрофирования макрофитных озер . . . 16
- Арчакова А. А. Гидрохимический режим и первичная продукция фитопланктона Истринского водохранилища . . . 24
- Щербак В. И., Денисова А. И., Жданова Г. А., Головкин Т. В., Федак В. С. Сравнение функционирования планктонных сообществ в изолированном и открытом участках водохранилища . . . 31
- Садырин В. М. Скорость роста и суточная удельная продукция личинок *Dytiscus marginalis* L., *Graphoderes* sp. Aubé, *Rhantus* sp. Lac., моллюсков *Planorbis planorbis* (L.) . . . 37
- Коколия Т. Г. О повышении эффективности применения результатов гидробиологических исследований водохранилищ . . . 42

Рыбохозяйственная гидробиология и ихтиология

- Ворончук Л. В., Кудринская О. И., Матчинская С. Ф. Кормовая база и питание молоди рыб в зоне влияния Трипольской ГРЭС . . . 46
- Марковцев В. Г. Избирательная способность питания молоди рыб подсемейства Cultrinae в оз. Ханка . . . 51

УДК 591.1:597+639.3

**В. И. Лукьяненко, Ю. В. Наточин, В. Д. Романенко,
М. И. Шатуновский, Г. Е. Шульман****ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
ИСКУССТВЕННОГО РАЗВЕДЕНИЯ И РАЦИОНАЛЬНОГО
ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ**

Зарегулирование стока рек и создание каскада водохранилищ, межбассейновая переброска водных масс, опреснение лиманов и осолонение морских шельфовых зон в результате уменьшения пресноводного стока рек, химическое и тепловое загрязнение — все это существенно влияет на абиотические и биотические факторы среды обитания гидробионтов, предопределяет изменение видового разнообразия и численности рыб. Из абиотических факторов, определяющих направленность и интенсивность метаболических процессов у рыб, первостепенное значение имеет температура. Между тем температурный режим многих континентальных водоемов находится под мощным воздействием сбрасываемых ТЭЦ и АЭС подогретых вод, объем которых нарастает с каждым десятилетием.

В СССР и за рубежом на базе подогретых сбросных вод уже созданы и продолжают создаваться рыбные хозяйства принципиально нового, индустриального типа. Согласно проектным разработкам использования подогретых вод ТЭЦ и АЭС, за счет строительства подобных хозяйств в перспективе можно будет получать более 2,2 млн. ц рыбы в год. При этом создание рыборазводных комплексов на базе тепловых электростанций позволяет резко увеличить количество рыбопосадочного материала [27]. В то же время недооценка при разработке биотехники тепловодного рыбоводства физиолого-биохимических механизмов температурной адаптации рыб, влияния измененного газового и ионного состава подогретых вод на функционирование жизненно важных систем в организме различных видов рыб может явиться причиной снижения рыбохозяйственных показателей.

Без пересмотра отдельных положений биотехники промышленного рыборазведения с учетом особенностей протекания метаболических процессов в организме рыб при их садковом и бассейновом выращивании нельзя ожидать существенного прогресса в этой области.

Как показывают физиолого-биохимические исследования, под влиянием длительно действующих на организм рыб повышенных температур воды в крови снижается содержание буферных оснований, а соответственно уменьшается и показатель ее активной реакции, значительно усиливается синтез липидов, что в числе других причин может быть обусловлено более быстрым распадом таких липотропных веществ, как холин и др. [23]. При тепловодном выращивании у рыб значительно активируются реакции карбоксилирования, характеризующие общее повышение биосинтетических процессов в железистых органах. Однако при этом в большей степени усиливается образование липидов (особенно триглицеридов), чем белков.

Длительные наблюдения за рыбами, выращиваемыми в подогретых водах, свидетельствуют о развитии в их костной системе определенных изменений минерального и белкового обмена. Это выражается прежде всего в замедленном росте костного скелета, ослаблении прочности позвонков, а в некоторых случаях и в развитии остеопороза.

Одной из причин нарушения минерального обмена в организме рыб могут быть изменения гидрохимического режима водоемов-охладителей. Различия между подогретыми и естественными, более холодными, водами состоят не только в температурном режиме, но и в их ионном и газовом составе. В результате усиления в водоемах-охладителях процессов фотосинтеза возрастает удельный вес в воде труднорастворимых и не поддающихся утилизации рыбами карбонатных соединений кальция, а, как известно, рыбы пополняют значительную часть минеральных веществ за счет их адсорбции из воды. При этом степень адсорбции во многом зависит от формы соединений макро- и микроэлементов. При прохождении же через обогреваемые устройства ТЭЦ, а также в результате взаимодействия с органическими соединениями многие жизненно необходимые ионы образуют труднорастворимые и труднодиссоциирующие соединения, которые не могут быть использованы в достаточном количестве водными животными [29].

К сожалению, на качественный состав микро- и макроэлементов в воде рыбных хозяйств в настоящее время почти не обращается внимание. Не разработаны также методы качественного анализа ее ионного состава, в том числе при повышении температуры.

Исследование метаболических процессов, протекающих в организме рыб при тепловодном выращивании, позволило выработать научно обоснованные рекомендации по их кормлению и предложить рыбному хозяйству эффективные средства нормализации обмена веществ в их организме [28].

Одним из существенных факторов, определяющих качество воды и биопродуктивность водоемов в условиях антропогенного воздействия на водные экосистемы, является их солевой и газовый режимы. В результате сброса большого количества биогенных элементов, общего повышения интенсивности окислительных процессов в водохранилищах часто наступают глубокие изменения соотношения концентраций O_2 и CO_2 , сопровождающиеся заморными явлениями, в основе которых лежит дефицит кислорода и значительное повышение уровня CO_2 . С растворенной в воде углекислотой ихтиологи, как правило, связывают неблагоприятное, а зачастую и токсическое влияние на организм рыб.

В то же время установлено существование прямой метаболической взаимосвязи между уровнем насыщения воды углекислотой, ее проникновением в кровь и интенсивностью протекания в организме рыб реакций карбоксилирования, имеющих прямое отношение к биосинтезу органических соединений. Повышение уровня растворенной в воде углекислоты обуславливает повышенную ее утилизацию в реакции карбоксилирования, что свойственно не только костистым рыбам, но и беспозвоночным. Установление этого факта имеет исключительное важное значение в условиях все возрастающего антропогенного загрязнения биосферы различными кислотами, среди которых углекислота занимает одно из ведущих мест [32].

Как показали комплексные физиолого-биохимические исследования, усиление интенсивности процессов карбоксилирования сопровождается повышением синтеза органических соединений, а ослабление тканевой фиксации углекислоты может явиться причиной угнетения пластического обмена у водных животных. При этом в метаболических реакциях синтеза органических соединений, кроме углекислоты как субстрата реакций карбоксилирования, важная роль принадлежит ионам,— активаторам или ингибиторам карбоксилаз.

Активируя или ингибируя соответствующие ферментативные системы, ионы магния, марганца, цинка и аммония вместе с различными формами углекислоты принимают активное участие в регуляции метаболических процессов в организме рыб.

Установление метаболической роли углекислоты у водных животных, а также общебиологического значения реакций карбоксилирования и особенностей их протекания у рыб позволило разработать метод ионной активации пластического обмена, нашедший широкое применение при нормализации метаболических процессов у рыб при их индустриальном выращивании [30].

Познание глубоких метаболических процессов, протекающих в организме рыб при антропогенном воздействии на гидросферу, и разработка на этой основе методов направленной регуляции этих процессов с целью активации пластического обмена должны стать одним из важнейших направлений современной экологической физиологии и биохимии.

Для водных экосистем в настоящее время характерно общее осолонение и изменение соотношения концентраций отдельных ионов в воде. При этом реакция организмов на увеличение концентрации тех или иных ионов неодинакова, что и определяет зачастую видовой состав и численность рыб и кормовых беспозвоночных.

О метаболических особенностях взаимодействия ионного состава воды и организма рыб могут говорить данные о распределении кальция в тканевых и клеточных структурах рыб при их адаптации в среде с различным уровнем этого элемента. Так, в отличие от теплокровных животных, у которых может происходить лишь незначительное увеличение внутриклеточного кальция при повышенном поступлении его солей в организм, у рыб (карап) его уровень в интактных митохондриях может возрасти в несколько раз при увеличении концентраций солей в воде в 1,5—2 раза. Накопление кальция в митохондриях, в свою очередь, оказывает сильное воздействие на процессы тканевого дыхания и гликолиза, что существенно может изменить направленность метаболических процессов в организме рыб в целом. Воздействием неорганических ионов на метаболические процессы можно объяснить в числе других экологических факторов изменение видового состава и численности промысловых рыб и кормовых беспозвоночных в условиях зарегулирования стока рек и изменения гидрохимического режима в создаваемых при этом водохранилищах [31].

Выдающийся отечественный гидробиолог В. С. Ивлев [8, 9] справедливо считал, что «каждое экологическое исследование начинается с определения систематического положения изучаемых животных». Особое значение при этом приобретает изучение внутривидовых таксонов, популяционной структуры популяционных видов рыб. Экспериментальная разработка проблем микроэволюции и внутривидовой систематики рыб получила в последние полтора десятилетия новый мощный стимул благодаря широкому использованию современных методов иммунохимического анализа, позволяющих вести исследования на уровне индивидуальных, генетически контролируемых антигенов [13]. В руках ихтиологов оказались чрезвычайно тонкие аналитические методы, сочетание которых с традиционными для ихтиологии методами морфометрического анализа уже принесло весомые плоды при изучении популяционной структуры и структуры популяций многих экономически ценных групп рыб. Одной из таких групп по праву можно считать осетровых южных морей Советского Союза.

Выявленные иммуногенетические различия в совокупности с имеющимися материалами по морфологии, экологии и биохимии сопоставляемых осетров позволили восстановить видовую самостоятельность южнокаспийского осетра, установленную еще в конце прошлого столетия, которого (в соответствии с международными правилами зоологической номенклатуры) следует именовать персидским осетром [20]. В свою очередь северокаспийский осетр оказался также гетерогенным по антигенному составу сывороточных белков и представлен

двумя локальными стадами: волжским — самым мощным из ныне существующих, и уральским. Однако уральский осетр в настоящее время крайне малочислен и восстановить его запасы можно только с помощью искусственного разведения заводским путем. Развитие исследований внутривидовой дифференциации антигенного состава сывороточных белков позволило с новых позиций подойти к решению одной из наиболее трудных и остро дискутируемых проблем сезонных рас [4].

Результаты многолетней разработки этого вопроса позволили выявить высокую гетерогенность антигенного состава сывороточных белков русского осетра, который представлен 15—16 компонентами у яровых и 15—18 — у озимых осетров. Большинство обнаруженных антигенов у обеих рас иммунохимически идентичны, однако в сыворотке крови озимой расы осетра регулярно встречаются 2 антигенных компонента (в зоне подвижности α_1 -глобулинов), специфичные для него и отсутствующие у яровой. Полученные данные однозначно свидетельствуют об иммуногенетической специфичности озимой расы в сравнении с яровой, т. е. об их репродуктивной самостоятельности. Отсюда следует, что широко известные экологические и физиологические особенности сезонных рас осетровых наследственно детерминированы [19], а степень их вариации в пределах «нормы реакции» у каждой из сезонных рас контролируется и поддерживается стабилизирующим отбором.

Выявленные антигенные особенности сывороточных белков озимого осетра, отличающие его от ярового, определяются не физиологическим состоянием мигрантов различного типа в речной период жизни, а являются постоянными генетически закрепленными биохимическими метками, поскольку их удается обнаружить в сыворотке крови различных возрастных групп озимого осетра в морской период жизни [10].

Использование обнаруженных специфических антигенов в качестве биохимических меток (генетических маркеров) позволило изучить динамику захода ярового и озимого осетров из моря в дельту Волги и установить их соотношение в предплотинной зоне Волгоградского гидроузла.

Сведения о специфических антигенах явились основой для рекомендаций по изменению режима (времени и места) промысла волго-каспийских осетровых с целью повысить эффективность естественно-го воспроизводства этих ценнейших рыб и обеспечить их рациональный промысел на зарегулированной Волге [14, 15].

Если зарегулирование стока рек отразилось на речном периоде жизни проходных осетровых, в частности на условиях естественного воспроизводства, то сокращение пресноводного стока в южные моря, в первую очередь в Азовское и Каспийское, приведет к значительному увеличению их солености и поставит перед осетровыми сложные экологические задачи именно в морской период жизни. Поэтому особую актуальность приобретает исследование физиолого-биохимических механизмов экологических особенностей различных видов этого древнего генеративно пресноводного семейства рыб, без понимания которых невозможно сделать сколько-нибудь обоснованный прогноз изменения численности отдельных видов осетровых при возможном осолонении Каспийского моря. Исследования в этом плане были начаты во второй половине 60-х годов. Основное внимание сосредоточивалось на белковых макромолекулах, представляющих собой, по образному выражению Дж. Уолда, молекулярные фенотипы, наиболее близко стоящие к генетическому материалу. Это чрезвычайно разнообразное семейство макромолекул, включающее в себя дыхательные белки, большую группу сывороточных и цитоплазматических белков, многочисленные ферменты различных тканей и органов. Особый инте-

рес для экологической биохимии представляют дыхательные белки, в частности гемоглобин, функциональные свойства которого и устойчивость к экстремальным факторам водной среды (температура, величина pH) отражают условия обитания вида.

Введение в практику биохимических исследований электрофоретических методов с более высокими разрешающими способностями, таких как диск-электрофорез в полиакриламидном геле, позволило значительно расширить наши представления о степени гетерогенности гемоглобинов рыб [6, 7, 16]. Фракционный состав гемоглобина крови осетровых рыб оказался высоко гетерогенным у всех исследованных 9 видов этого семейства. Как правило, он представлен 5—7 компонентами. Наряду с чертами несомненного сходства фракционного состава гемоглобина крови у разных видов семейства осетровых между ними имеются выраженные различия.

Сравнительное изучение фракционного состава гемоглобина у осетровых рыб позволило выявить его четко выраженные экологические особенности у типичных анадромных мигрантов (севрюга, белуга, русский осетр) и пресноводных форм (стерлядь). Вскрыта эколого-физиологическая гетерогенность проходных каспийских осетровых, среди которых севрюга и белуга имеют «морской» тип фракционного состава гемоглобина, а шип — «пресноводный». Специфика фракционного состава гемоглобина шипа хорошо соответствует экологическим особенностям этого вида, являющегося анадромным мигрантом, но способного длительное время задерживаться в пресной воде и даже формировать туводные речные формы. Что же касается фракционного состава гемоглобина русского осетра, то в нем тесно переплетаются черты, свойственные типичным представителям анадромных мигрантов морского типа — севрюге и белуге, с характерными особенностями гемоглобинограмм пресноводной стерляди и склонного к пресноводности шипа [18].

Отмечаемое повсеместно в южных морях сокращение численности шипа определяется в первую очередь неблагоприятными условиями его обитания в морской период жизни. В случае дальнейшего сокращения пресноводного стока в Каспий и его осолонения наиболее «пресноводный» вид среди каспийских анадромных мигрантов — шип будет испытывать нарастающие трудности в морской период жизни [18]. Более того, в этих условиях вполне реально возникновение экологических трудностей для русского осетра, а белуга и севрюга, напротив, могут получить определенные преимущества и поэтому следует ожидать увеличения их численности при соблюдении необходимых условий для эффективного естественного воспроизводства. Амурские осетровые, имеющие «морской» тип фракционного состава гемоглобина, заслуживают внимания в качестве объекта акклиматизации в южных морях СССР [17].

Отмеченные эколого-биохимические данные имеют важное значение для согласования усилий в области заводского разведения осетровых с тенденциями изменения экологической обстановки в водоеме с целью увеличения удельного веса тех видов (севрюга, белуга, персидский осетр), которые могут приспособиться к некоторому увеличению солености Каспийского моря. Кроме того, они указывают на недопустимость переброски черноморских вод для повышения уровня Каспия. Об этом однозначно свидетельствуют результаты проведенного цикла исследований, направленных на выявление особенностей осмотической и ионной регуляции у осетровых в морской и речной периоды жизни.

Постановка и проведение этого цикла исследований логически вытекали из результатов сравнительного изучения особенностей фракционного состава гемоглобина крови осетровых в морской и речной периоды жизни. Оказалось, что у осетровых, в отличие от про-

ходных костистых рыб, при переходе из морской воды в речную не происходит сколько-нибудь существенного изменения фракционного состава гемоглобина, в частности перераспределения удельного веса «быстрых» и «медленных» компонентов гемоглобинограмм. При этом в морской период жизни у каспийских осетровых сохраняется пресноводный или гипертонический тип осморегуляции, благодаря чему они остаются гипертоничными по отношению к морской воде. Сказанное в первую очередь относится к северокаспийским популяциям осетровых, зимующим и нагуливающимся в Северном Каспии. В Южном Каспии с характерной для него высокой соленостью по сравнению со Средним и тем более Северным Каспием осетровые практически изотоничны к морской воде. Так, например, у части осетров, отловленных в Южном Каспии, осмолярность крови $(323,0 \pm 1,7)$ точно соответствует таковой среды обитания — $323,8$ мосмоль/кг H_2O , а у другой части рыб она в среднем на 4 % ниже. Аналогичная картина отмечена и при определении осмолярности крови у белуги и персидского осетра. Сыворотка крови севрюги гипоосмотичнее морской воды. В то же время у костистых рыб, например у кутума, в этих же районах Каспийского моря осмолярность крови достигает $346,2 \pm 3,1$ мосмоль/л H_2O , т. е. у них сохраняется гиперосмотический тип регуляции водно-солевого обмена.

Приведенные данные позволяют высказать предположение об изосмотическом типе регуляции водно-солевого обмена у осетровых рыб [24].

На основании данных физиологических, биохимических и электронно-микроскопических исследований Ю. В. Наточин [23] сформулировал гипотезу о механизме секреции двухвалентных ионов в клетках почечных канальцев рыб. Суть ее сводится к тому, что ионы, концентрация которых возрастает во внутренней среде, в обмен на натрий проникают через базолатеральные плазматические мембраны в клетку, движутся в сторону апикальной мембраны, где под влиянием специфических физиологически активных веществ меняется проницаемость для данного иона и он секретруется в просвет канальца. Можно думать, что недостаточное развитие механизма секреции магния является одной из причин, препятствующих расселению русского осетра (и других осетров) в моря с океанической соленостью [26]. Электронно-микроскопическое исследование почки осетра свидетельствует о том, что ультраструктура клеток ее проксимальных канальцев по развитию мембранных систем больше напоминает почку пресноводных, чем морских костистых рыб [25]. Все изложенное позволило предположить, что распространение русского осетра в морях с невысокой соленостью обусловлено особенностями систем ионной и осмотической регуляции. В пресных водах водно-солевой обмен у осетровых как в эмбриогенезе, так и у взрослых форм весьма сходен с таковым у костистых рыб [23, 48].

Осетровые — генеративно пресноводная группа и, следовательно, первичной у них является гиперосмотическая регуляция. Поэтому большинство ныне живущих видов осетровых ведут либо проходной, либо пресноводный образ жизни, а сформировавшиеся в процессе эволюции этой древнейшей группы рыб системы ионной и осмотической регуляции не всегда позволяют им осваивать типично морские воды. При океанической солености (атлантический осетр, белуга, севрюга) численность осетровых остается низкой, резко уступающей таковой белуги и севрюги в наших морях Черное, Азовское, Каспийское). Однако и здесь количество осетровых, и особенно русского осетра, неодинаково, оно постепенно нарастает от Черного (с большей соленостью) к Каспийскому. Именно в последнем сохранилось уникальное по численности стадо русского осетра, морской период жизни которого проходит на нагульных пастбищах весьма опресненного Северного

Каспия, а зимовка — в глубинах Среднего и лишь отчасти Южного Каспия. Полученные данные позволяют с физиологической точки зрения объяснить одну из причин огромной численности осетровых, и в первую очередь русского осетра в Каспии, которая, по-видимому, состоит в том, что для этого вида осетровых наиболее адекватной средой обитания являются гипотонические или изоосмотические водоемы. Этому условию в полной мере отвечают именно Северный и Средний Каспии, осмоляльность воды которых либо ниже, либо соответствует осмоляльности крови русского осетра.

При разработке физиолого-биохимических основ существования организмов и надорганизменных экологических систем исключительно важное значение имеет проблема видовых адаптаций. Без вскрытия этих механизмов невозможно сколько-нибудь успешная разработка других сложных фундаментальных проблем экологической физиологии и биохимии гидробионтов.

На южных морях (Азовском, Черном и Средиземном) подробно исследованы видовые и популяционные физиолого-биохимические адаптации рыб к биотическим и абиотическим факторам существования [43, 44]. Из биотических факторов важнейшим является обеспеченность пищей. На примере трех рас анчоусов (*Engraulis encrasicolus macoticus* Pusanov, E. e. *ponticus* Aleksandrov, E. e. *mediterraneus typicus*) установлено закономерное изменение в соотношении процессов белкового роста и жиронакопления по мере перехода от Азовского моря к Черному, и от Черного — к Средиземному [42, 44]. Эти изменения тесно связаны с особенностями энергетического баланса азовской, черноморской и средиземноморской рас, который определяется концентрацией кормовых организмов, различной во всех трех морских бассейнах.

Установлена четкая связь между величиной биогенного стока рек (Дона, Днепра, Дуная, По, Роны, Эбро) и интенсивностью накопления энергетических запасов, биосинтезом белка в популяциях рыб южных морей. В океанах роль речного стока в стимуляции биосинтетических процессов у рыб и других гидробионтов выполняют мощные горизонтальные течения (типа Перуанского) и «апвеллинги».

Одним из важнейших эколого-физиологических показателей, влияющих на характер метаболизма рыб, является уровень их видовой естественной подвижности. Именно он позволяет видам утвердиться в среде обитания, способствует в значительной степени их биологическому прогрессу.

Показано, что различный уровень подвижности связан с кардинальными особенностями метаболизма рыб [2, 21, 22, 34, 44]. Так, высокая естественная подвижность, тесно связанная с общей функциональной активностью вида, определяет прежде всего уровень общего и основного энергетического обмена рыб и высокую его эффективность. Интенсификация энергетического обмена обеспечивается за счет усиления уровня окислительных процессов, в которых основную роль в качестве источников энергии для ресинтеза АТФ играют липиды (триглицериды и НЭЖК). У малоактивных рыб большую роль в энергетическом обмене играют белковые и углеводные субстраты. Наряду с более интенсивным и лабильным метаболизмом у подвижных рыб более «реактивные» эндокринная и нервная системы и более совершенные морфологические структуры, обеспечивающие повышенный уровень обмена (развитая кровеносная система, большее количество красных мышц). В печени, красных и белых мышцах у подвижных рыб повышенное содержание липидных и фосфолипидных фракций, более высокая концентрация полиеновых жирных кислот, высокий уровень гемоглобина в крови.

Вместе с тем малоактивные рыбы метаболически компенсируют низкий общий уровень подвижности. У них более высокое содержа-

ние углеводных резервов в тканях. Активность некоторых ферментов углеводного, азотистого, липидного и фосфорного обмена не ниже, а в ряде случаев выше, чем у подвижных рыб. Скорость включения (и выведения) ^{14}C в белковые и липидные субстраты у скорпены *Scorpaena porcus* L., например, не уступает скорости этих процессов у более подвижной смариды *Spicara smaris* (Linne) [35]. Чрезвычайно возрастает у малоподвижных рыб функциональная роль печени, которая по своей удельной массе значительно превосходит таковую подвижных рыб. Этот метаболически наиболее активный орган у малоподвижных рыб берет на себя также функции депонирования энергетических и пластических запасов, что облегчает их быструю мобилизацию. Высокая концентрация ряда веществ у малоподвижных рыб и в крови. Возможность быстрой интенсификации обмена веществ обеспечивает малоподвижным рыбам способность совершать резкие бросковые движения, которые часто недоступны даже очень подвижным рыбам. В этой узкой специализации метаболизма, безусловно, одна из важнейших причин успешной конкуренции малоподвижных рыб в борьбе за существование с высокоактивными формами рыб.

Установлено, что при разном режиме плавания рыбы, например ставриды (*Trachurus mediterraneus ponticus* Alleev), включаются различные метаболические механизмы его обеспечения. В состоянии покоя основным энергетическим источником у рыб являются белки и аминокислоты. Во время продолжительного спокойного плавания в «крейсерском режиме», требующем больших энергетических затрат, используется наиболее энергоемкое метаболическое «топливо» — триглицериды и НЭЖК. Во время же кратковременных бросковых движений с форсированными скоростями (при охоте или убежении от преследователя) основным энергетическим топливом становятся легко мобилизуемые гликоген и глюкоза. Эти же источники являются «регуляторами» крейсерского плавания, запуская его в начальный период и останавливая в заключительный — при утомлении.

Физиолого-биохимический подход позволил изучить сезонные и возрастные метаболические ритмы рыб, интегрирующиеся в жизненные циклы популяций [43, 45]. Жизненные циклы — приспособительные реакции, возникающие как одно из основных условий сохранения устойчивости видов и популяций во внешней среде.

Важными элементами жизненных циклов являются годовые циклы видов и популяций. Они сложились на основе эндогенных ритмов в сочетании с действием факторов внешней среды (прежде всего климатических).

Разработана классификация экологической специфичности ритмических процессов у рыб, различающихся характером питания, протяженностью миграционных путей, местообитанием, отношением к абиотическим факторам. Проведен математический анализ ритмических процессов метаболизма и выявлена их взаимосвязь. Вскрыты механизмы интеграции отдельных метаболических ритмов в биологические циклы популяций. Дана комплексная физиолого-биохимическая характеристика всех периодов годового цикла.

Подробное изучение физиолого-биохимических основ адаптаций и жизненных циклов видов и популяций позволило подойти к анализу метаболических механизмов, участвующих в тесном взаимодействии с экологическими факторами в формировании сложных форм поведения рыб, динамики их численности и продуктивности [46].

Так, на азовской хамсе установлены точные количественные зависимости между уровнем накопленных в период предмиграционного нагула жировых запасов и способностью к восприятию температурного перепада и других факторов — при переходе в миграционное состояние [41]. Сходные закономерности получены на других видах рыб

Азово-Черноморского бассейна (черноморский хамсе, ставриде, тюльке). Выявлена связь между уровнем энергетических запасов и характером поведения рыб на местах зимовки.

Энергетические запасы имеют прямое отношение и к регуляции численности популяций массовых видов рыб. Так, низкое содержание триглицеридов в теле рыб затрудняет их переход в миграционное состояние, ухудшает выживаемость на зимовках, снижает количество и качество половых продуктов, а также выживаемость икры, личинок и молоди, т. е. отражается на величине пополнения популяции. Высокое содержание триглицеридов, напротив, способствует увеличению численности половозрелой части популяции и ее пополнения [47].

Одной из наиболее общих проблем является проблема физиолого-биохимических индикаторов состояния популяций рыб. Благодаря высокой «разрешающей» способности физиолого-биохимических подходов, с их помощью удается получить тонкие характеристики состояния организмов и популяций, обычно ускользающие при традиционных морфологических и морфо-физиологических методах исследования.

Важной прикладной проблемой, вытекающей из фундаментальных физиолого-биохимических подходов, является моделирование функциональных основ существования популяций и более сложных экологических систем, частью которых эти популяции являются. Непременным элементом такого моделирования служат данные по балансу веществ и энергии в популяциях. С их помощью оказывается возможным не только правильно представить роль исследуемых популяций в биотическом круговороте, но и оценить возможную величину промыслового изъятия, прогнозировать характер изменения состояния популяции в меняющихся условиях среды и т. д. Разрабатывается система физиолого-биохимического мониторинга.

На основании использования фундаментальных физиолого-биохимических подходов в решении прикладных проблем разработана методика прогнозирования сроков и характера зимовальной миграции азовской хамсы через Керченский пролив (АзЧерНИРО, АЗНИИРХ и ИнБЮМ АН УССР), что позволило усовершенствовать организацию промысла.

Задачи управления разными этапами жизненного цикла рыб при промышленном рыбоводстве, а также продукционными процессами в природных популяциях невозможно решать без проведения комплексных эколого-физиологических и эколого-биохимических исследований.

Большая роль в комплексе этих исследований принадлежит возрастной физиологии и биохимии. Хотя процесс индивидуального развития непрерывен и отдельные периоды онтогенеза выделяются с некоторой долей условности, проведение возрастных эколого-физиологических исследований с учетом представлений о периодизации развития рыб представляется плодотворным. Такие исследования позволяют выявить физиолого-биохимическую специфику отдельных периодов онтогенеза, связать закономерные изменения в обмене веществ с характером морфогенеза, роста, воспроизводства особи, с изменениями ее образа жизни и поведения, наметить пути управления индивидуальным развитием [37].

В эмбриональный период онтогенеза рыб процессы роста, развития и энергетического обмена организма обеспечиваются запасными веществами желтка. Вначале наиболее интенсивно расходуются углеводы, затем в энергетический обмен вовлекаются в большей степени запасные белковые фракции желтка и липиды. Параллельно увеличивается интенсивность потребления кислорода [1, 3].

После перехода на внешнее питание увеличивается жирность и калорийность личинок и мальков, снижается интенсивность потребле-

ния кислорода и эффективность использования ассимилированной и потребленной пищи на рост [5]. В моменты резкой смены характера взаимоотношений эмбрионов и личинок рыб со средой (при вылуплении, переходе на внешнее питание, при метаморфозе) наблюдаются резкие перестройки в обмене веществ, связанные с мобилизацией наиболее лабильных энергетических источников — углеводов и высоконенасыщенных жирных кислот; в это время на фоне постоянно снижающейся интенсивности потребления кислорода наблюдаются временные моменты увеличения его использования.

В течение малькового и ювенильного периодов происходит нарастание массы организма рыб, в их тканях увеличивается содержание энергетических веществ — углеводов и высоконенасыщенных жирных кислот, обеспечивающих постоянно возрастающий уровень двигательной активности [36].

В ранние периоды онтогенеза действие индивидуальных гомеостатических механизмов обеспечивает выживание особи и создание ресурсов пластических и энергетических веществ для ее участия в процессе воспроизводства. В конце ювенильного периода размеры тела у рыб — потребителей планктона достигают в среднем 70 %, а потребителей бентоса и хищников — 35 % средних размеров половозрелых рыб. Эффективность использования ассимилированной пищи на рост с начала до конца этого периода снижается с 40—50 до 10—15 %.

Начиная с периода достижения половой зрелости в организме рыб в первую очередь обеспечиваются оптимальные метаболические условия для формирования гамет. К моменту достижения половой зрелости в систему общего обмена включается генеративный обмен, завершается рост и развитие гамет. Интенсификация отложения запасных липидов и резко возрастающие траты вещества и энергии на генеративный обмен обуславливают значительное снижение эффективности использования пищи на рост (коэффициенты использования ассимилированной пищи на рост в этот период снижаются на 20—50 %) [11, 12, 33, 40].

В период половой зрелости особь однократно (у моноциклических рыб) или многократно (у полициклических видов) участвует в процессе воспроизводства. В этот период значительные изменения в соотношении отдельных форм обмена: постоянно возрастает доля трат на энергетический обмен, снижается эффективность использования пищи на рост, увеличиваются затраты на генеративный обмен [11, 38, 39].

Период старения у рыб характеризуется дальнейшим резким снижением эффективности использования пищи на рост, нарушениями в деятельности воспроизводительной системы.

На различных видах рыб (тресковые, сельдевые и камбаловые), принадлежащих к разным экологическим группам — планктофагам, бентофагам, хищникам — установлен общий характер возрастных изменений обмена веществ. В частности, показано, что постоянные потребители планктона характеризуются быстрым и резким снижением в онтогенезе эффективности использования ассимилированной пищи на рост и постоянным возрастанием доли затрат на энергетический обмен. У рыб-бентофагов эффективность использования пищи на рост в онтогенезе снижается постепенно; уровень энергетического обмена у них ниже, чем у планктофагов, а более высокие синтетические возможности и меньшее лимитирующее влияние энергетических затрат определяют у них более высокий уровень генеративного обмена.

На процесс индивидуального развития накладываются более короткопериодные (суточные и сезонные) колебания метаболических процессов, определяющие ритмику физиологического состояния организма.

Сезонные физиологические ритмы рыб подвергаются изменениям в онтогенезе в соответствии с закономерными возрастными изменениями.

ями обмена веществ: сокращением продолжительности синтетических процессов в организме, увеличением периодов расходования и восстановления органических веществ, которые в моменты снижения интенсивности питания рыб тратятся на процессы генеративного и энергетического обмена [33, 37].

На примере рыб северных морей (Балтийского, Белого, Северного, Норвежского) показаны закономерности интеграции индивидуальных физиологических ритмов в популяции как целостной системе. Динамика поколений (когорт) и популяций рыб представлена в виде отдельных этапов онтогенеза, каждый из которых специфичен в физиолого-биохимическом и биоэнергетическом отношениях. Годовой биологический цикл (часть жизненного цикла популяции) является результатом интеграции индивидуальных сезонных физиологических ритмов, связанных с динамикой потребления пищи, со скоростью роста, накопления энергетических резервов, со скоростью развития годов и т. д.

На основании анализа образа жизни и особенностей обмена веществ рыб северных морей (трески, сайды, сельди и др.) их годовые биологические циклы были разделены на отдельные периоды, характеризующиеся определенной направленностью процессов обмена веществ, спецификой связей популяции со средой, определенной амплитудой изменчивости физиологических и биохимических показателей в популяции. Характерная амплитуда популяционной физиологической и биохимической изменчивости является одним из проявлений популяционного гомеостаза. Она позволяет популяции наиболее полно использовать кормовую базу, снижать напряженность внутривидовой пищевой конкуренции в периоды, когда кормовые ресурсы или возможности их потребления и усвоения ограничены (например, для бореальных и арктических районов — весной или осенью).

В условиях чрезвычайно сложной трофической структуры водных биоценозов и высокой численности рыбных популяций значительная изменчивость (разнокачественность) физиологического состояния рыб повышает эффективность использования отдельными генерациями и популяцией в целом ограниченных кормовых ресурсов водоемов. Расхождение особей одного поколения, например, по характеру питания, формирование в его пределах нескольких групп особей с определенной интенсивностью и характером питания, роста, развития на фоне многократной у большинства видов рыб смены характера питания в онтогенезе — все это приводит к снижению напряженности внутривидовой конкуренции, к увеличению общей выживаемости рыб до репродуктивного возраста, повышает воспроизводительный потенциал популяций. Конкретными проявлениями популяционных адаптаций являются: растянутый нерест, дружные зимовальные миграции, разделение времени основного откорма у разных размерных и возрастных группировок популяции и др.

Проведенный на проходных и морских рыбах северных морей комплекс возрастных и популяционных эколого-физиологических исследований позволил наметить две основные области их применения в практике рыбного хозяйства, связанные с оптимизацией использования продуктивности естественных популяций и с организацией управления онтогенезом и продукционными процессами в условиях аквакультуры [39].

Материалы по возрастной динамике отдельных форм обмена у разных видов рыб и данные по эффективности использования пищи на рост у рыб различного возраста позволяют установить принципы оптимизации возрастного состава снимаемого с естественных популяций «урожая» и с помощью математических моделей наметить подходы к организации управления продукционными процессами и воспроизводством естественных популяций.

Разработки в области возрастной физиологии рыб составляют неотъемлемую часть комплексных биологических обоснований управления онтогенезом и продуктивностью рыб в условиях искусственного разведения и выращивания.

Выявленные в результате популяционных физиологических исследований особенности сезонных физиологических ритмов рыб северных морей и морфо-физиологические и биохимические индикаторы состояния их популяций в ряде случаев используются для краткосрочного прогнозирования сроков образования скоплений рыб [33, 39].

В заключение следует отметить, что, хотя по ряду направлений экологической физиологии и биохимии рыб количество исследований увеличилось и они успешно развиваются в нашей стране, в целом комплекс теоретических и прикладных эколого-физиологических и эколого-биохимических исследований должен быть значительно расширен. Особенно это касается проблем, связанных с антропогенными воздействиями и биопродукционными процессами. Необходимо усилить исследования биоэнергетического характера на всех уровнях организации — организменном, популяционном и биоценоотическом, а также исследования механизмов действия внешних факторов и адаптаций гидробионтов.

Эколого-физиологические и эколого-биохимические исследования научно-прикладного характера в первую очередь должны быть сосредоточены на решении следующих проблем: разработка физиологических и биохимических основ пресноводного и морского рыбоводства, включая создание маточных стад и искусственное воспроизводство рыб; выращивание жизнестойкого посадочного материала и взрослых организмов до товарного состояния; разработка эколого-физиологических основ управления продукционными процессами, прежде всего в искусственных системах и природных экосистемах.

Физиологические и биохимические методы необходимы при организации экологического мониторинга на водоемах, подвергающихся непрерывному и усиливающемуся антропогенному воздействию.

*

The paper is concerned with an effect of temperature, gas and ion factors of aquatic environment on metabolic processes in fresh-water fishes, adaptive sturgeon mechanisms under antropogenic action on aquatic ecosystems. Metabolic formational mechanisms of complex behavioural forms of the Black Sea fishes are analyzed with dynamics of their numbers and productivity. Optimization recommendations are substantiated as to utilization of natural population productivity and organization of production process control under conditions of aquatic culture.

*

1. Агрба М. А. Пищевые потребности молоди стальноголового лосося в условиях Чернореченского форелевого хозяйства.— Тр. ВНИРО, 1972, 85, с. 107—116.
2. Алексеева К. Д. Уровни энергетического обмена у молоди рыб.— В кн.: Элементы физиологии и биохимии общего и акревного обмена у рыб. Киев: Наук. думка, 1978, с. 64—86.
3. Аронович Т. М., Шатуновский М. И. Эколого-морфологические и биохимические особенности тресковых рыб Белого моря в раннем онтогенезе.— М.: Тр. ВНИРО, 1975, с. 3—16.
4. Берг Л. С. Яровые и озимые расы у проходных рыб.— Изв. АН СССР, 1934, № 5, с. 242—260.
5. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб.— Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1956.—253 с.
6. Гераскин П. П. Видоспецифичность фракционного состава гемоглобина крови осетровых рыб и динамика его формирования в раннем онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1978.—20 с.
7. Гераскин П. П., Лукьяненко В. И. Видоспецифичность фракционного состава гемоглобина крови осетровых рыб.— Журн. общей биологии, 1972, 33, № 4, с. 478—483.
8. Ивлев В. С. Энергетический баланс карпов.— Зоол. журн., 1939, 13, № 2, с. 315—326.

9. *Ивлев В. С.* Элементы физиологической гидробиологии.— В кн.: Физиология морских животных. М.: Наука, 1966, с. 3—45.
10. *Каратаева Б. Б.* Антигенная дифференциация сывороточных белков сезонных рас каспийских осетровых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1977.— 20 с.
11. *Козлов А. Н.* Некоторые особенности энергетического баланса нототений трех видов.— Тр. ВНИРО, 1975, 96, с. 92—100.
12. *Кривобок М. Н., Шатуновский М. И.* О некоторых новых проблемах физиологии морских и проходных рыб.— Тр. ВНИРО, 1971, 79, с. 63—71.
13. *Лукьяненко В. И.* Иммунология рыб.— М.: Пищ. пром-сть, 1971.—364 с.
14. *Лукьяненко В. И.* Теоретические основы построения рационального осетрового хозяйства в свете физиолого-биохимических исследований.— В кн.: Тез. отчетн. сессии ЦНИОРХ, Астрахань, 1974, с. 83—87.
15. *Лукьяненко В. И.* Неотложные задачи дальнейшего развития управляемого осетрового хозяйства на Каспии.— В кн.: Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград: Б. И. 1981, с. 148—151.
16. *Лукьяненко В. И., Гераскин П. П.* Новые данные о фракционном составе гемоглобинов у хрящевых ганоидов.— Докл. АН СССР, 1969, 185, № 5, с. 1186—1188.
17. *Лукьяненко В. И., Гераскин П. П., Баль Н. В.* Гетерогенность и полиморфизм гемоглобина у двух видов рода *Huso*.— Докл. АН СССР, 1978, 237, № 4, с. 994—998.
18. *Лукьяненко В. И., Гераскин П. П., Суриаль А. И.* Фракционный состав гемоглобина крови у анадромных и туводных видов осетровых рыб.— Экология, 1976, № 6, с. 71—77.
19. *Лукьяненко В. И., Каратаева Б. Б., Терентьев А. А.* Иммуногенетическая специфичность сезонных рас русского осетра.— Докл. АН СССР, 1973, 213, № 2, с. 458—461.
20. *Лукьяненко В. И., Умеров Ж. Г., Каратаева Б. Б.* Южнокаспийский осетр — самостоятельный вид рода *Acipenser*.— Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол.-мед. н., 1974, № 5, с. 736—739.
21. *Морозова А. Л., Астахова Л. П., Силкина Е. Н.* Углеводный обмен при плавании рыб.— В кн.: Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. К.: Наук. думка, 1978, с. 122—148.
22. *Муравская З. А.* Особенности азотистого обмена у рыб при плавании.— В кн.: Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. Киев: Наук. думка, 1978, с. 87—99.
23. *Наточин Ю. В.* Ионорегулирующая функция почки.— Л.: Наука, 1976.—267 с.
24. *Наточин Ю. В., Лукьяненко В. И., Лаврова Е. А., Металлов Г. Ф.* Изоосмотический тип регуляции у осетра *Acipenser güldenstadi* в морской период жизни.— Журн. эвол. биохимии и физиологии, 1975, 9, с. 583—587.
25. *Наточин Ю. В., Лукьяненко В. И., Лаврова Е. А., Металлов Г. Ф.* Катионы сыворотки крови осетровых в морской и речной периоды жизни.— Вопр. ихтиологии, 1975, 15, № 5(94), с. 890—895.
26. *Наточин Ю. В., Лукьяненко В. И., Лаврова Е. А., Металлов Г. Ф.* Обмен магния у русского осетра *Acipenser güldenstadi* при различной солености.— Вопр. ихтиологии, 1980, 20, № 5(124), с. 892—900.
27. *Романенко В. Д.* Завдання фізіологічних досліджень при використанні підігрітих вод енергетичних об'єктів у рибогосподарських цілях.— Вісн. АН УРСР, 1976, вып. 10, с. 76—82.
28. *Романенко В. Д.* Печень и регуляция межуточного обмена (млекопитающие и рыбы).— Киев: Наук. думка, 1978.—184 с.
29. *Романенко В. Д.* Влияние экологических факторов на метаболизм рыб при тепловодном выращивании.— Вопр. ихтиологии, 1980, 20, № 6, с. 921—926.
30. *Романенко В. Д.* Разработка фундаментальных аспектов прикладных проблем тепловодного рыбоводства.— В кн.: Освоение теплых вод энергетических объектов для интенсивного рыбоводства. Киев: Наук. думка, 1981, с. 15—20.
31. *Романенко В. Д., Арсан О. М., Соломатина В. Д.* Кальций и фосфор в жизнедеятельности гидробионтов.— Киев: Наук. думка, 1982.—153 с.
32. *Романенко В. Д., Евтушенко Н. Ю., Коцарь Н. И.* Метаболизм углекислоты у рыб.— Киев: Наук. думка, 1980.—180 с.
33. *Сторожук А. Я.* Динамика физиолого-биохимического состояния сайды Северного моря в течение жизненного и годичного циклов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975.—27 с.
34. *Трусевич В. В.* Фосфорный обмен при плавании рыб.— В кн.: Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. Киев: Наук. думка, 1978, с. 145—167.
35. *Хоткевич Т. В.* Особенности накопления и выведения радиоактивной метки белка-скорпины и смариды в преднерестовый и преднерестовый периоды.— Биол. моря, Владивосток, 1975, № 4, с. 68—72.
36. *Шатуновский М. И.* Состав жирных кислот некоторых липидов икры, молоди и взрослых особей весенней и осенней сакии Рижского залива Балтийского моря.— Докл. АН СССР, 1970, 195, с. 962—964.

37. Шатуновский М. И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб.— М.: Наука, 1980.
38. Шатуновский М. И., Белянина Т. Н. Созревание и плодовитость рыб в пределах поколений в связи с их физиологической неоднородностью.— В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967, с. 38—44.
39. Шатуновский М. И., Богоявленская М. П., Вельмищева И. Ф. и др. Динамика физиолого-биохимического состояния промысловых рыб северо-восточной Атлантики в течение жизненного и годичного циклов.— М.: Тр. ВНИРО, 1972, с. 63—67.
40. Шатуновский М. И., Богоявленская М. П., Вельмищева И. Ф., Масленникова Н. В. Исследования генеративного обмена балтийской трески.— Тр. ВНИРО, 1975, 96, с. 57—62.
41. Шульман Г. Е. Динамика химического состава азовской хамсы в связи с особенностями ее биологии.— Тр. АзЧерНИРО, М.: Пищ. пром-сть, 1960, вып. 18, с. 130—144.
42. Шульман Г. Е. Соотношение между жиронакоплением и мышечным ростом у некоторых видов рыб южных морей.— Науч. докл. высш. школы. Биол. наука, 1969, № 12, с. 5—8.
43. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб.— М.: Пищ. пром-сть, 1972.—368 с.
44. Шульман Г. Е. Связь белкового роста и жиронакопления с увеличением массы и калорийности у рыб рода *Engraulis*.— Биол. моря. Владивосток, 1978, № 5, с. 80—82.
45. Шульман Г. Е. Принципы физиолого-биохимических исследований годовых циклов рыб.— Биол. моря, Севастополь, 1978, вып. 46, с. 90—100.
46. Шульман Г. Е., Доброволов И. С. Состояние эколого-физиологических исследований рыб Черного моря.— В кн.: Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев: Наук. думка, 1979, с. 321—340.
47. Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Яковлева К. К. Липиды и их использование при плавании рыб.— В кн.: Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. Киев: Наук. думка, 1978, с. 100—121.
48. Natchin Yu. V., Lukianenko V. I., Lavrova E. A., Metallov G. F. Ellectrolyte composition of embryo and larva of the Russian sturgeon in the process of development.— Comp. Biochem. Physiol., 1976, 55A, p. 57—59.

Институт гидробиологии АН УССР,
Киев

Поступила 6.XI 1982 г.

УДК 574.583:595.3

Т. Н. Покровская

ОСОБЕННОСТИ ЕВТРОФИРОВАНИЯ МАКРОФИТНЫХ ОЗЕР

Процесс евтрофирования озер связывают главным образом с продукционной деятельностью фитопланктона. Количественное развитие и интенсивность его фотосинтеза считаются важнейшими характеристиками при определении уровня трофии водоема и при оценке степени развития в нем процесса евтрофирования.

Между тем накопленные к настоящему времени данные свидетельствуют о том, что развитие озер как продуцирующих и как евтрофирующихся систем далеко не всегда связано преимущественно с фитопланктоном. Очень часто оно стимулируется продукционной деятельностью погруженных макрофитов, играющих в этом случае роль не только основного продуцента органического вещества (ОВ), но и важного регулятора внутриводоемной оборачиваемости биогенных элементов. Такие озера мы назвали «макрофитными» [1, 2].

Результаты собственных исследований на озерах Европейской части Советского Союза и анализ данных литературы показали, что в процессе развития макрофитные озера могут обнаруживать такие важные признаки состояния евтрофии, как резкое уменьшение с глубиной содержания кислорода при температурной стратификации, полный дефицит кислорода у дна, накопление в придонном слое воды