

УДК 597—105 : 597—153

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА  
НОТОТЕНИЙ ТРЕХ ВИДОВ

А. Н. Козлов

В последние годы в зарубежных исследованиях по физиологии антарктических рыб большое внимание уделяется изучению энергетического обмена (Wohlschlag, 1960, 1964; Dalph, Everson, 1968; Hemmingsen et al., 1969; Holeyton, 1970). Результаты этих работ показали, что несмотря на суровые термические условия некоторые виды антарктических рыб характеризуются относительно высоким уровнем обмена.

Впервые количественная оценка энергетического бюджета и соотношений отдельных форм обмена была сделана Иверсоном (Everson, 1970, a), который показал особенности возрастных изменений характера весового роста, энергетического и генеративного обмена *Notothenia neglecta*.

Основной задачей нашей работы было показать особенности энергетического баланса у трех видов нототений с разной экологией на основе литературных и собственных данных.

В работе использованы: материалы по интенсивности потребления кислорода тремя видами нототений; *Notothenia gibberifrons*, *Notothenia neglecta* и *Notothenia rossi marmorata*, расчеты энергетического бюджета, сделанные Иверсоном (Everson, 1970 a, b) и наши данные по весовому росту и возрастной динамике массы гонад *N. gibberifrons* и *N. rossi marmorata*.

Для *N. rossi marmorata* и *N. neglecta* основные параметры связи обмена с массой известны (Ralph, Everson, 1968). Для *N. gibberifrons* мы их рассчитали по данным Хеммингсена (Hemmingsen et al., 1969) (табл. 1).

Таблица 1

Показатели энергетического обмена трех видов нототениевых рыб

| Вид нототении                           | Пол    | $Q=aw^b$ ,<br>мг $O_2$ /ч | Пределы<br>массы, г | Темпера-<br>тура опы-<br>тов, °С | Авторы                     |
|-----------------------------------------|--------|---------------------------|---------------------|----------------------------------|----------------------------|
| <i>Notothenia neglecta</i>              | Самки  | $0,240w^{0,787}$ (1)      | 30—2000             | —0,5+1,7                         | Ralph, Everson,<br>1968    |
|                                         | Самцы  | $0,301w^{0,768}$ (2)      |                     |                                  |                            |
| <i>Notothenia rossi mar-<br/>morata</i> | Самки+ | $0,051w^{0,958}$          | 267—830             | 0,0+1,7                          | Ralph, Everson,<br>1968    |
| +самцы                                  |        |                           |                     |                                  |                            |
| <i>Notothenia gibberifrons</i>          | Самки+ | $0,143w^{0,846}$          | 103—282             | —1,0                             | Hemmingsen et al.,<br>1969 |
| +самцы                                  |        |                           |                     |                                  |                            |

Параметры уравнения энергетического обмена для *N. gossi marmorata* существенно отличаются от соответствующих показателей обмена других нототений. Однако сравнение энергетических трат *N. gossi marmorata*, рассчитанных по формулам (1) и (2), показали близкие результаты (см. табл. 3), что позволяет считать показатели обмена для этого вида вполне приемлемыми для балансовых расчетов.

Приведенные в табл. 1 данные характеризуют обмен рыб в состоянии относительного покоя. В естественных условиях нототении исследуемых видов существенно различаются по степени подвижности: *N. gibberifrons* — донный вид, почти не совершает вертикальных миграций, *N. neglecta* — донный вид, совершает небольшие вертикальные миграции, *N. gossi marmorata* — придонный вид, совершает значительные вертикальные миграции. Однако, не располагая сведениями по активному обмену нототений, хронометрированию периодов покоя и плавания, мы вынуждены были ввести удвоенную поправку на активность по Г. Г. Винбергу (1956). По-видимому, такое удвоение для малоподвижных нототений несколько превышает средний показатель уровня обмена в природных условиях.

Количество ассимилированной за год энергии определяли по балансовому равенству (Винберг, 1956), используя обозначения, принятые на международном симпозиуме по продуктивности водоемов (1970)

$$A = (R + P + P_g),$$

где  $A$  — общая годовая ассимилированная энергия;  
 $R$  — энергетические траты на дыхание;  
 $P$  — энергия прироста;  
 $P_g$  — энергия генеративного обмена (для половозрелых рыб).

При расчете энергетических затрат организма исследуемых рыб был использован оксикалорийный коэффициент ( $1 \text{ г } O_2 = 3,39 \text{ кал}$ ) (Ивлев, 1939). По величине годовых приростов массы тела *N. gibberifrons* и *N. gossi marmorata* определяли энергетические траты на рост. По нашим данным, калорийность  $1 \text{ г}$  сырого мяса у *N. gibberifrons* варьирует от 0,75 до 0,94 ккал, у *N. gossi marmorata* — от 1,2 до 2 ккал в зависимости от сезона года. Однако для сравнения с результатами, полученными Иверсоном (Everson, 1970 а) по *N. neglecta*, мы принимали калорийность  $1 \text{ г}$  тела исследуемых рыб равной  $1 \text{ ккал}$ .

Эффективность использования пищи на рост определяли по величине коэффициентов использования потребленной  $K_1$  и ассимилированной  $K_2$  пищи (Ивлев, 1939). Для всех исследуемых рыб величина усвоения пищи принималась равной 80%, по Г. Г. Винбергу (1956).

По возрастной динамике массы гонад и их абсолютной калорийности, вычисленной по биохимическому составу (Козлов, 1972), и по формуле калорийности —  $4,1 B + 9,3 Ж$  (Шульман, Кокос, 1968) определяли траты на генеративный обмен. Так как эти траты в период инактивности половых желез у исследуемых рыб малы, их не принимали во внимание и рассчитывали траты на созревание гонад только в период размножения.

В данной работе мы попытались дать количественную оценку энергетического баланса трех видов нототений с разной экологией. У этих рыб были выявлены четко выраженные возрастные изменения в характере обмена и соотношениях его отдельных форм.

Рассмотрим в отдельности, какая доля энергии усвоенной пищи расходуется на процессы энергетического, пластического и генеративного обмена. Исследование отношения энергетических затрат на обмен к количеству энергии, ассимилированной организмом рыб, показало, что эта величина меняется в процессе роста. У неполовозрелых рыб

расход энергии на общий обмен возрастает до периода созревания. После наступления половой зрелости в связи с увеличением трат на развитие гонад доля энергии обмена от всей ассимилированной энергии сначала снижается, затем по мере роста рыб несколько стабилизируется, а изменяется в основном лишь соотношение энергетических трат на прирост массы тела и генеративный обмен. И только у самых старых рыб в связи с тем, что эффективность использования пищи на рост продолжает уменьшаться, траты на обмен возрастают (табл. 2). Энергетические траты на дыхание у трех видов нототений: *N. neglecta*, *N. gibberifrons*, *N. rossi marmorata* довольно велики и составляют (в % от всей ассимилированной за год энергии) в среднем для половозрелых самцов соответственно 96, 92,1 и 87,3%, для самок 92, 87,8 и 83,3%.

Интенсивность потребления кислорода у самцов выше, чем у самок (Wohlschlag, 1962, Ralph, Everson, 1968). Высокие энергетические резервы самцов говорят о больших тратах на процессы метаболизма. Так, у самцов *N. neglecta* общие энергетические траты на обмен и количество ассимилированной за год энергии (в абсолютных величинах) выше, чем у самок такой же массы. Эта особенность, вероятно, характерна и для других нототений.

Кроме того, в возрастной динамике энергического обмена у нототений трех видов были отмечены существенные различия в эффективности использования пищи на рост и тратах на генеративный обмен. Видовые различия исследуемых рыб прежде всего сказываются в том, как долго у них сохраняется способность к высокой степени утилизации пищи на рост, т. е. до какого возраста белковый рост у них идет при относительно высоких коэффициентах использования пищи на рост.

Неполовозрелые особи *N. neglecta* и *N. gibberifrons* ведут донный образ жизни и питаются в основном бентическими и нектобентическими организмами. Эффективность использования пищи на рост в этот период онтогенеза у них примерно одного порядка (см. табл. 2).

Молодь *N. rossi marmorata*, хотя и ведет сходный с двумя другими нототениями образ жизни, но несколько отличается от них по характеру питания. Наряду с донными ракообразными, многощетинковыми червями (полихетами), водорослями, большой процент в спектре питания (15%) составляет рыба. Это, вероятно, обуславливает более высокий темп роста массы молоди этого вида по сравнению с молодь других нототений.

После достижения сходного физиологического возраста (возраста созревания) у трех видов нототений отмечена еще способность к белковому росту (прирост массы) с относительно высоким коэффициентом использования пищи на рост. По мере приближения к предельному возрасту все меньшая часть ассимилированной энергии используется на процессы роста. Так, доля ассимилированной за год энергии, идущей на рост, у *N. gibberifrons* от 4 до 14 лет снижается с 9 до 3,8%, у *N. neglecta* от 4 до 17 лет — с 7,2 до 1,5%, у *N. rossi marmorata* от 4 до 12 лет — с 20 до 2,5%.

Таким образом, наибольшая эффективность использования пищи на рост характерна для неполовозрелых рыб. Это свидетельствует об интенсивных процессах белкового роста у молоди. С возрастом доля энергии пищи, идущая на рост, уменьшается в связи с затратами организма рыб на процессы размножения.

У исследуемых нототений были отмечены половые различия в масштабах белкового роста. Оказалось, что в первые годы жизни самцы растут быстрее и имеют большую массу, чем самки. Это, вероят-

Таблица 2

Годовые энергетические бюджеты разных возрастных групп *Notothenia* (в ккал/экз. %)

| Возраст                                                        | W, г | R      | P   | P <sub>g</sub> | A      | $\frac{R}{A} \cdot 100$ , % | $\frac{P}{A} \cdot 100 = K_2$ | $\frac{P_{\sigma}}{A} \times 100$ , % | K <sub>1</sub> , % |
|----------------------------------------------------------------|------|--------|-----|----------------|--------|-----------------------------|-------------------------------|---------------------------------------|--------------------|
| <i>Notothenia gibberifrons</i>                                 |      |        |     |                |        |                             |                               |                                       |                    |
| 4                                                              | 130  | 521,5  | 50  | —              | 571,5  | 91,3                        | 8,7                           | —                                     | 7,0                |
|                                                                | 140  | 555,3  | 60  | —              | 615,3  | 90,2                        | 9,8                           | —                                     | 7,8                |
| 5                                                              | 205  | 766,2  | 75  | —              | 841,2  | 91,1                        | 8,9                           | —                                     | 7,1                |
|                                                                | 220  | 813,7  | 80  | —              | 893,7  | 91,0                        | 9,0                           | —                                     | 7,2                |
| 6                                                              | 303  | 1066,7 | 98  | —              | 1164,7 | 91,6                        | 8,4                           | —                                     | 6,7                |
|                                                                | 312  | 1093,4 | 92  | —              | 1185,4 | 92,2                        | 7,8                           | —                                     | 6,2                |
| 7                                                              | 435  | 1448,6 | 132 | —              | 1580,6 | 91,7                        | 8,3                           | —                                     | 6,6                |
|                                                                | 415  | 1391,6 | 103 | —              | 1494,6 | 93,1                        | 6,9                           | —                                     | 5,5                |
| 8                                                              | 556  | 1783,0 | 121 | 95,4           | 1999,4 | 89,2                        | 6,0                           | 4,8                                   | 4,8                |
|                                                                | 531  | 1714,7 | 116 | 47,9           | 1878,6 | 91,3                        | 6,1                           | 2,6                                   | 4,9                |
| 9                                                              | 690  | 2139,4 | 134 | 143,9          | 2417,3 | 88,5                        | 5,5                           | 6,0                                   | 4,4                |
|                                                                | 650  | 2034,8 | 119 | 56,8           | 2210,6 | 92,0                        | 5,4                           | 2,6                                   | 4,3                |
| 10                                                             | 825  | 2489,8 | 135 | 204,7          | 2829,5 | 88,0                        | 4,8                           | 7,2                                   | 3,8                |
|                                                                | 780  | 2373,4 | 130 | 84,2           | 2587,6 | 91,7                        | 5,0                           | 3,3                                   | 4,0                |
| 11                                                             | 982  | 2884,1 | 157 | 254,7          | 3295,8 | 87,5                        | 4,8                           | 7,7                                   | 3,8                |
|                                                                | 926  | 2744,6 | 146 | 106,3          | 2996,9 | 91,6                        | 4,9                           | 3,5                                   | 3,9                |
| 12                                                             | 1160 | 3321,9 | 178 | 303,0          | 3802,9 | 87,3                        | 4,7                           | 8,0                                   | 3,8                |
|                                                                | 1065 | 3089,0 | 139 | 111,2          | 3339,2 | 92,5                        | 4,2                           | 3,3                                   | 3,4                |
| 13                                                             | 1326 | 3719,2 | 166 | 363,0          | 4248,2 | 87,5                        | 3,9                           | 8,6                                   | 3,1                |
|                                                                | 1201 | 3421,6 | 136 | 124,7          | 3682,3 | 92,9                        | 3,7                           | 3,4                                   | 2,9                |
| 14                                                             | 1508 | 4146,8 | 182 | 441,8          | 4770,6 | 86,9                        | 3,8                           | 9,3                                   | 3,0                |
|                                                                | 1357 | 3792,8 | 156 | 140,6          | 4089,4 | 92,8                        | 3,8                           | 3,4                                   | 3,0                |
| <i>Notothenia neglecta</i> [по данным Иверсона Everson (1970)] |      |        |     |                |        |                             |                               |                                       |                    |
| 4+                                                             | 221  | 979,2  | 80  | —              | 1059,4 | 92,4                        | 7,6                           | —                                     | 6,1                |
|                                                                | 226  | 1132,4 | 82  | —              | 1214,4 | 93,2                        | 6,8                           | —                                     | 5,4                |
| 5+                                                             | 311  | 1252,1 | 91  | —              | 1343,1 | 93,2                        | 6,8                           | —                                     | 5,4                |
|                                                                | 318  | 1442,3 | 92  | —              | 1534,3 | 94,0                        | 6,0                           | —                                     | 4,8                |
| 6+                                                             | 411  | 1531,8 | 98  | —              | 1629,8 | 94,0                        | 6,0                           | —                                     | 4,8                |
|                                                                | 415  | 1778,2 | 97  | —              | 1875,2 | 94,8                        | 5,2                           | —                                     | 4,2                |
| 7+                                                             | 502  | 1862,7 | 103 | —              | 1965,7 | 94,8                        | 5,2                           | —                                     | 4,2                |
|                                                                | 513  | 2099,6 | 98  | —              | 2197,6 | 95,5                        | 4,5                           | —                                     | 3,6                |
| 8+                                                             | 607  | 2133,1 | 108 | —              | 2246,1 | 95,2                        | 4,8                           | —                                     | 3,8                |
|                                                                | 612  | 2342,9 | 99  | —              | 2441,9 | 95,9                        | 4,1                           | —                                     | 3,3                |
| 9+                                                             | 716  | 2431,8 | 110 | 124,1          | 2665,9 | 91,2                        | 4,1                           | 4,7                                   | 3,3                |
|                                                                | 705  | 2718,3 | 93  | 48,7           | 2860,0 | 95,0                        | 3,3                           | 1,7                                   | 2,6                |
| 10+                                                            | 827  | 2716,5 | 111 | 143,0          | 2970,5 | 91,5                        | 3,7                           | 4,8                                   | 3,0                |
|                                                                | 794  | 2924,0 | 89  | 54,8           | 3067,8 | 95,3                        | 2,9                           | 1,8                                   | 2,5                |
| 11+                                                            | 939  | 3004,9 | 112 | 163,0          | 3279,9 | 91,6                        | 3,4                           | 5,0                                   | 2,7                |
|                                                                | 879  | 2764,6 | 85  | 61,3           | 2910,9 | 95,0                        | 2,9                           | 2,1                                   | 2,5                |

| Возраст | W, г | R      | P   | P <sub>g</sub> | A      | $\frac{R}{A} \cdot 100,$<br>% | $\frac{P}{A} \cdot 100 =$<br>$=K_2$ | $\frac{P_g}{A} \times$<br>$\times 100,$<br>% | K <sub>1</sub> , % |
|---------|------|--------|-----|----------------|--------|-------------------------------|-------------------------------------|----------------------------------------------|--------------------|
| 12+     | 1048 | 3270,3 | 109 | 181,5          | 3560,8 | 91,8                          | 3,1                                 | 5,1                                          | 2,5                |
|         | 960  | 3483,0 | 81  | 66,0           | 3630,0 | 96,0                          | 2,2                                 | 1,8                                          | 1,8                |
|         | 1150 | 3550,0 | 102 | 199,4          | 3851,4 | 92,2                          | 2,6                                 | 5,2                                          | 2,1                |
| 13+     | 1034 | 3687,1 | 74  | 66,1           | 3827,2 | 96,3                          | 1,9                                 | 1,7                                          | 1,5                |
|         | 1245 | 3764,3 | 95  | 215,4          | 4074,7 | 92,4                          | 2,3                                 | 5,3                                          | 1,9                |
| 14+     | 1101 | 3909,1 | 67  | 70,2           | 4046,3 | 96,6                          | 1,7                                 | 1,7                                          | 1,4                |
|         | 1337 | 3979,6 | 92  | 231,3          | 4302,9 | 92,5                          | 2,1                                 | 5,4                                          | 1,7                |
| 15+     | 1161 | 4070,6 | 60  | 79,6           | 4210,2 | 96,7                          | 1,4                                 | 1,9                                          | 1,2                |
|         | 1435 | 4220,6 | 98  | 249,3          | 4567,9 | 92,4                          | 2,1                                 | 5,5                                          | 1,7                |
| 16+     | 1217 | 4233,3 | 56  | 96,8           | 4386,1 | 96,5                          | 1,3                                 | 2,2                                          | 1,1                |
|         | 1525 | 4388,2 | 90  | 264,7          | 4742,9 | 92,5                          | 1,9                                 | 5,6                                          | 1,6                |
| 17+     | 1269 | 4666,7 | 52  | 87,1           | 4805,8 | 97,1                          | 1,1                                 | 1,8                                          | 0,9                |

## Notothenia rossi marmorata

|     |      |          |      |        |          |      |      |      |      |
|-----|------|----------|------|--------|----------|------|------|------|------|
| 4+  | 770  | 1762,2   | 386  | —      | 2148,2   | 82,0 | 18,0 | —    | 14,4 |
|     | 821  | 1873,2   | 424  | —      | 2297,2   | 81,5 | 18,5 | —    | 14,8 |
| 5+  | 1924 | 4234,1   | 1154 | 238,3  | 5626,4   | 75,3 | 20,5 | 4,2  | 16,4 |
|     | 1810 | 3997,1   | 989  | 209,5  | 5195,6   | 77,0 | 19,0 | 4,0  | 15,2 |
| 6+  | 2860 | 6188,7   | 936  | 362,0  | 7486,7   | 82,7 | 12,5 | 4,8  | 10,0 |
|     | 2750 | 5963,1   | 940  | 333,4  | 7236,5   | 82,5 | 12,9 | 4,6  | 10,3 |
| 7+  | 3759 | 8041,8   | 899  | 739,8  | 9680,6   | 83,1 | 9,3  | 7,6  | 7,5  |
|     | 3575 | 7667,6   | 825  | 468,8  | 8961,4   | 85,6 | 9,2  | 5,2  | 7,4  |
| 8+  | 4452 | 9461,3   | 693  | 1266,3 | 11 420,6 | 82,8 | 6,1  | 11,1 | 4,9  |
|     | 4203 | 8956,4   | 628  | 662,0  | 10 246,4 | 87,4 | 6,1  | 6,5  | 4,9  |
| 9+  | 5028 | 10 613,5 | 576  | 1652,9 | 12 842,4 | 82,6 | 4,5  | 12,9 | 3,6  |
|     | 4668 | 9900,8   | 465  | 823,1  | 11 188,9 | 88,5 | 4,2  | 7,3  | 3,4  |
| 10+ | 5622 | 11 831,1 | 594  | 1743,0 | 14 168,1 | 83,5 | 4,2  | 12,3 | 3,4  |
|     | 5158 | 10 892,7 | 490  | 978,5  | 12 361,2 | 88,1 | 4,0  | 7,9  | 3,2  |
| 11+ | 6214 | 13 024,8 | 592  | 1937,5 | 15 554,3 | 83,7 | 3,8  | 12,5 | 3,0  |
|     | 5670 | 11 926,1 | 512  | 977,9  | 13 416,0 | 88,9 | 3,8  | 7,3  | 3,0  |
| 12+ | 6622 | 13 838,5 | 408  | 2037,2 | 16 283,7 | 85,0 | 2,5  | 12,5 | 2,0  |
|     | 6007 | 12 609,1 | 337  | 1056,1 | 14 002,2 | 90,1 | 2,4  | 7,5  | 1,9  |

Примечание. В числителе—данные по самкам, в знаменателе—по самцам.

но, связано с их более ранним созреванием. После наступления половой зрелости самки растут быстрее и достигают больших максимальных размеров по сравнению с самцами (см. табл. 2 и 3).

Попытку объяснить на основе физиологических различий метаболизма разницу в росте самцов и самок некоторых видов антарктических рыб с возрастом сделал Вольшлаг (Wohlschlag, 1962). Результаты его исследований показали, что самцы растут медленнее, чем самки потому, что катаболические процессы у них проходят с довольно высокой скоростью, хотя и уровень основного обмена, измеренный на основе интен-

сивности потребления кислорода, у них также высок. Более низкий уровень метаболизма самок адекватно объясняет их высокие скорости роста за счет более низкой, чем у самцов, скорости катаболизма.

Полученные результаты дают основание полагать, что самцы и самки с разной скоростью потребляют и усваивают пищу и, следовательно, с разной эффективностью используют пищу на рост. Подобные разли-

Т а б л и ц а 4  
Расчеты для *Notothenia gossi marmorata*, по данным Иверсона  
(Everson, 1970) для *N. neglecta*

| Возраст | $\frac{R}{A} \cdot 100$ | $\frac{P}{A} \cdot 100$ | $\frac{P_g}{A} \cdot 100$ |
|---------|-------------------------|-------------------------|---------------------------|
| 4+      | 87,4                    | 12,6                    | —                         |
|         | 87,6                    | 12,4                    | —                         |
| 5+      | 79,8                    | 16,7                    | 3,5                       |
|         | 82,6                    | 14,4                    | 3,0                       |
| 6+      | 85,2                    | 10,7                    | 4,1                       |
|         | 86,0                    | 10,3                    | 3,7                       |
| 7+      | 85,0                    | 8,2                     | 6,8                       |
|         | 88,1                    | 7,6                     | 4,3                       |
| 8+      | 84,4                    | 5,5                     | 10,1                      |
|         | 89,4                    | 5,4                     | 5,2                       |
| 9+      | 84,0                    | 4,1                     | 11,9                      |
|         | 90,1                    | 3,6                     | 6,3                       |
| 10+     | 84,5                    | 3,9                     | 11,6                      |
|         | 89,6                    | 3,5                     | 6,9                       |
| 11+     | 84,5                    | 3,6                     | 11,9                      |
|         | 90,2                    | 3,4                     | 6,4                       |
| 12+     | 85,6                    | 2,4                     | 12,0                      |
|         | 91,1                    | 2,2                     | 6,7                       |

Примечание. В числителе—данные по самкам; в знаменателе—по самцам.

чия между метаболизмом и ростом полов, видимо, характерны для многих рыб Антарктики, имеющих половой диморфизм.

Половозрелых особей донных нототений *N. neglecta*, *N. gibberifrons* и *N. gossi marmorata*, совершающих вертикальные миграции, отличает характер их питания. Так, донные нототении и по достижении половой зрелости продолжают в основном питаться бентическими и нектобентическими организмами: амфиподами, гаммаридами, изоподами, полихетами, офиурами и изредка крилем. Основу же питания половозрелых особей мраморной нототении составляют планктонные организмы: эуфаузиевые, гипериды, гребневики.

Разный характер питания и обеспеченность пищей, естественно, сказываются и на росте изучаемых нототений. Так, в отличие от *N. neglecta* и *N. gibberifrons*, у *N. gossi marmorata* в период полового созревания резко увеличиваются годовые приросты. Это происходит потому, что в этот период жизненного цикла мраморная нототения переходит в основном на питание высокоэнергетическим и агрегированным объектом — крилем (*Euphausia superba*) — и способна, видимо, потреблять его с большей эффективностью, чем бентос. По нашему мнению,

именно утилизация криля, сопровождающаяся повышением эффективности использования пищи на рост, вызывает столь высокие ежегодные приросты массы (до 1000 г) в первые годы после наступления половой зрелости. Высокая калорийность и биомасса криля по сравнению с бентосом определяют не только ускорение роста массы, но и усиление жира накопления. Так, относительное содержание жира в мышцах тела неполовозрелых особей мраморной нототении, по нашим данным, составляет в среднем 3%, у половозрелых 10—12% (Козлов, 1972).

У мраморной нототении за счет высокой интенсивности питания и усвоения пищи скорость роста массы остается в течение нескольких лет на относительно высоком уровне, что обеспечивает возможность достижения ею крупных размеров.

Таким образом, интенсификация процессов белкового роста у мраморной нототении связана с резким изменением характера питания и обеспеченности пищи в онтогенезе. У рыб бентофагов (*N. neglecta* и *N. gibberifrons*) не так резко изменяется характер питания в течение жизненного цикла и обеспеченность пищей лимитирована лишь биомассой кормового бентоса.

Об особенностях роста массы антарктических рыб можно судить по значению  $K$  (коэффициент уравнения Бергаланфи), который является мерой относительной скорости роста по отношению к возможной предельной массе. Между величиной коэффициента  $K$  и характером питания у некоторых антарктических рыб существует зависимость, характеризующая особенности их роста (Everson, 1970). По значению  $K$  антарктических рыб можно разделить на две группы: бентофаги и планктонофаги (крилефаги). Значение  $K$  для бентофагов (*N. neglecta* и *N. gossi margarata* — неполовозрелые особи) колеблется от 0,09 до 0,15 (Everson, 1970). Для крилефагов (половозрелые особи мраморной нототении) составляет 0,29. Эта величина указывает на резкое ускорение роста массы. Данные Иверсона согласуются с нашими вычислениями энергетических трат на рост у мраморной нототении. Увеличение эффективности использования пищи на рост к 5—6-летнему возрасту связано в этот период жизненного цикла с началом утилизации новых пищевых ресурсов, а именно криля (см. табл. 2).

С возрастом наряду с общим увеличением энергетических трат организма рыб сокращаются расходы на рост и возрастают траты на генеративный обмен. Представление о тратах энергии рыбой в период подготовки к нересту можно получить, используя энергетическую характеристику их гонад (запасы питательных веществ), которая очень важна для понимания особенностей адаптаций рыб к различным экологическим условиям (см. табл. 4).

Результаты наших исследований показали, что для трех видов антарктических рыб характерна общая закономерность увеличения трат на генеративный обмен в процессе роста. Причем доля ассимилированной энергии, идущая на генеративный обмен, у самцов значительно ниже, чем у самок (см. табл. 2). Это связано с меньшим содержанием энергетических веществ (жир, белок) в гонадах самцов по сравнению с самками (табл. 4). В связи с меньшими тратами на генеративный обмен относительные расходы энергии на поддержание обмена у самцов выше, чем у самок (см. табл. 2).

У исследуемых нототений были отмечены некоторые различия в особенностях генеративного обмена. У самок мраморной нототении траты на генеративный обмен (в % от ассимилированной годовой энергии) в 1,5—2 раза выше, чем у самцов. У самок же двух других видов нототений в 2—3 раза больше по сравнению с самцами (см. табл. 3).

Это объясняется как различиями в массе гонад, так и в их абсолютной калорийности у самцов и самок. У *N. gossi marmorata* средняя относительная масса гонад (коэффициент зрелости) в преднерестовый период составила у самок 23,8, у самцов 25,4%, у *N. gibberifrons* соответственно 16,8 и 11,5%, у *N. neglecta* 12,9 и 7% по отношению к массе тела. У исходных по размерам рыб *N. gibberifrons* и *N. neglecta* такая

Таблица 4  
Относительное содержание жира (числитель)  
и сухого обезжиренного остатка (знаменатель)  
в гонадах трех видов нототений (в %)

| <i>N. gibberifrons</i> | <i>N. neglecta</i> | <i>N. rossi marmorata</i> |
|------------------------|--------------------|---------------------------|
| Самки                  |                    |                           |
| $\frac{3,7}{27,6}$     | $\frac{4,4}{24,1}$ | $\frac{2,7}{21,9}$        |
| Самцы                  |                    |                           |
| $\frac{2,3}{14,2}$     | $\frac{2,6}{19,8}$ | $\frac{1,6}{12,8}$        |

разница в относительной массе гонад объясняется тем, что Иверсон (Everson, 1970) для определения затрат организма *N. neglecta* на генеративный обмен использовал разность между относительной массой гонад самцов и самок в период до и после нереста. По другим его данным (Everson, 1970), коэффициент зрелости для этого вида в период нереста достигал у самцов 8,5%, у самок 16,5% по отношению к массе тела. *N. gossi marmorata* в отличие от других нототениевых рыб характеризуется необычно высокой относительной массой половых желез, которая достигает у отдельных особей к периоду нереста 32% массы тела (54% массы тушки). Причем у этого вида масса гонад самцов и самок в период нереста почти одинакова. Более высокая относительная масса гонад *N. gossi marmorata* по сравнению с другими видами обуславливает и большие траты на генеративный обмен.

Исследование возрастной динамики массы гонад и их калорийности показало, что траты на генеративный обмен у особей старших возрастных групп исследуемых нототений превышают энергию прироста, причем в большей степени это выражено у самок (см. табл. 3).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований были установлены экологически обусловленные различия в интенсивности обмена и соотношении его отдельных форм у трех видов нототений. У *gossi marmorata* отмечена большая, чем у других нототений интенсивность синтетических процессов в организме. Высокая степень утилизации пищи на рост у этого вида связана с освоением новой кормовой базы — пелагиали шельфовых вод. Отмеченный высокий уровень генеративного обмена у *Notothenia gossi marmorata* вызывает повышение ее воспроизводительной способности и способствует достижению высокой численности этим видом.



## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956. 241 с.
- Ивлев В. С. Энергетический баланс карпов. — «Зоологический журнал», 1939, т. 18, вып. 2, с. 303—318.
- Козлов А. Н. Некоторые особенности жирового обмена мраморной нототении *Notothenia gossii marmorata*, Fischer в преднерестовый период. — «Труды ВНИРО», 1972, т. 85, с. 117—128.
- Шульман Г. Е., Коккоз Л. М. Особенности белкового роста и жира накопления у черноморских рыб. — «Биология моря», 1968, вып. 15, с. 159—203.
- Everson, I. The population dynamics and energy budget of *Notothenia neglecta* Nybelin at Signy Island, South Orkney Islands. Br. Antarct. Surv. Bull. 1970a, N 23, p. 25—49.
- Everson, I. Reproduction in *Notothenia neglecta* Nybelin. Br. Antarct. Surv. Bull. 1970b, N 23, p. 81—92, a.
- Hemmingsen, E. A., Douglas, E. L., Grigg, Y. C. Oxygen consumption in an Antarctic hemoglobin-free fish *Pagetopsis macropterus* and in three species of *Notothenia*. Compar. Biochem. Physiol. 1969, v. 29, N 1, p. 467—470.
- Holton, G. F. Oxygen uptake and circulation by a hemoglobinless Antarctic fish (*Chaenocephalus aceratus*, Lonnberg) compared with three red-blooded Antarctic fish. Compar. Biochem. Physiol. 1970, v. 34, N 2, p. 457—469.
- Ralph, R., Everson I., The respiration metabolism of some Antarctic fish. Compar. Biochem. Physiol. 1968, v. 27, N 1, p. 299—306.
- Wohlschlag, D. E. Metabolism of a Antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation. Ecology, 1960, v. 41, N 2, p. 287—292.
- Wohlschlag, D. E. Antarctic fish growth and metabolic differences related to sex. Ecology, 1962, 43, N 4, p. 589—597.
- Wohlschlag, D. E. Respiratory metabolism and ecological characteristics of some fishes in Mc. Murdo Sound, Antarctica. Biology of the Antarctic Seas. Antarct. Res. Ser. 1964, v. 1, p. 33—62.

### Some peculiarities of the energetic balance in three species of *Notothenia*

A. N. Kozlov

## SUMMARY

A comparative study of annual energetic budgets in three Antarctic species of *Notothenia* has been made. Expenditure on growth, energetic metabolism and generative metabolism is estimated. Coefficients  $K_1$  and  $K_2$  are calculated. It is noted that the intensity of synthetic processes is higher in *N. rossi marmorata* than in *N. neglecta* and *N. gibberifrons*. *N. rossi marmorata* utilizes more efficiently food for growth on the fifth year of life since it starts feeding on highly-nutrient krill. The generative metabolic rate is also high in this species, e. g. expenditure on generative metabolism constitutes about 13% of the annual budget in females and about 8% in males, whereas in two other species the corresponding values will be 6—9% and 2—4%. The metabolic peculiarities in three species of *Notothenia* are associated with their ecology.