

УДК 597—117.57(265)

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

В. И. Чекунова

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

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

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

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

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

* Видовые определения рыб сделаны ихтиологами экспедиции.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 1

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

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

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

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

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

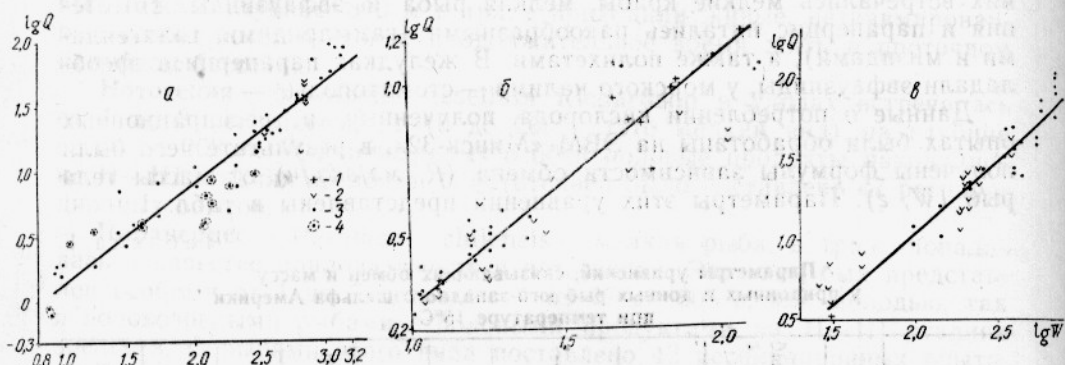


Рис. 1. Зависимость обмена от массы тела у морского окуня (а), нототении (б) и парперциса (в) в разное время суток: 1 — утром (до 12 ч); 2 — днем (13—18 ч); 3 — в темное время суток при лампах дневного света; 4 — групповой опыт

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

$$W = aL^k,$$

где W — масса, г;
 L — длина по Смиуту, см;
 a и k — коэффициенты.

Таблица 2
 Зависимость массы рыб (в г) от длины тела (в см)
 у придонных и донных рыб юго-западного шельфа Америки

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

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

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

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

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

где P — прирост массы, % от массы тела;
 W — масса рыб, г;
 n — число дней прироста.

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

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

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

Таблица 4

Элементы балансового равенства для исследуемых рыб

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

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

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

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

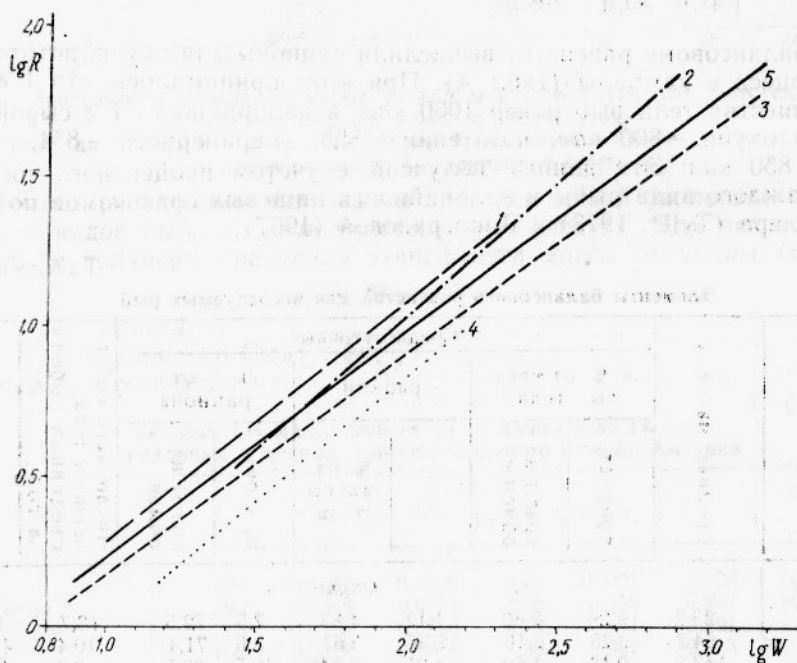


Рис. 2. Теоретические линии зависимости обмена от массы для чилийских рыб: 1 — нототения; 2 — параперцес; 3 — окунь; 4 — камбала; 5 — общая для четырех видов.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

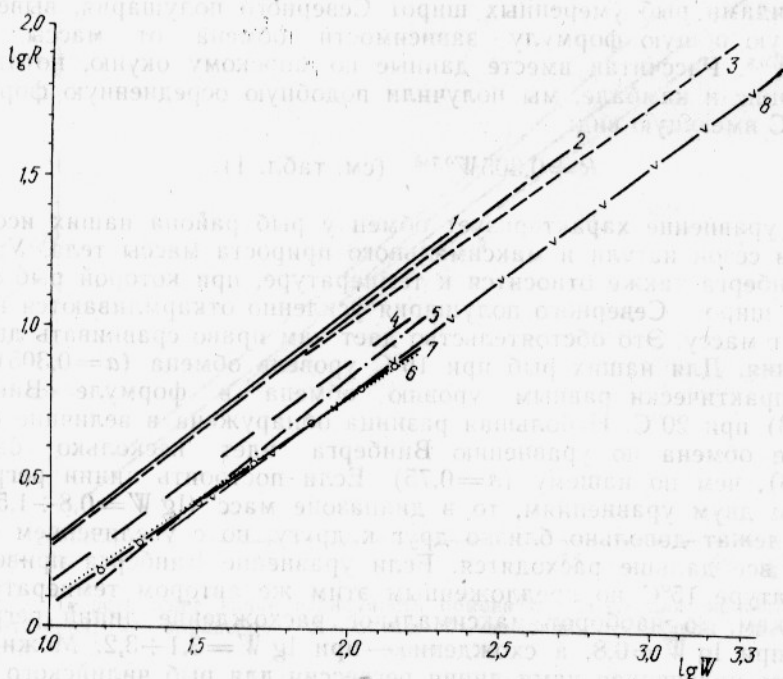


Рис. 3. Зависимость обмена от массы для рыб разных видов при разной температуре: 1 — *Notothenia tessellata*, 2 — *Notothenia ramsayi*, 3 — *Gadus marhua*, 4 — *Cynoglossus* — 28°C, 5 — *Paralichthys* — 15°C, 6 — *Brachiurus* and *Synaptura* — 28°C, 7 — *Pleuronectes platessa* — 10°C, 8 — *Notothenia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

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

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

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

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

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

ВЫВОДЫ

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

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

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

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд. Бел. гос. унив., 1956, с. 3—241.
- Виноградова З. А. Биохимия морских организмов. Киев, 1967, с. 1—185.
- Выскребенцев Б. В., Савченко Н. В. Экспериментальное изучение бросков скоростей движения рыб. «Рыбное хозяйство», 1970, № 6, с. 20.
- Семенов В. Н., Берман И. С. Биогеографические аспекты распределения и динамики водных масс у берегов Южной Америки. «Океанология», 1977, т. 17, вып. 5, с. 526—530.
- Чекунова В. И. Скорость и уровень обмена у рыб разных экологических групп. «Вопросы ихтиологии», 1974, т. 14, вып. 2 (85), с. 312—319.
- Чекунова В. И., Наумов А. Г. Энергетический обмен ставриды и масляной рыбы из юго-восточной части Тихого океана. «Вопросы ихтиологии», 1978, т. 18, вып. 4 (112), с. 310—312.
- Edwards, R., Finlayson, D. M., Steel, J. H. The ecology of O-group plaice and common dabs in Loch Ewe. J. Exp. Mar. Biol. 1969, v. 3, N 1, pp. 1—17.
- Edwards, R., Blaxter, J., Gopalan, U., Mathew, C., Finlayson, D. Feeding, metabolism and growth of tropical flatfish. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1971, v. 6, pp. 279—300.
- Precht, H. Der Einfluß «normaler» Temperaturen auf Lebensprozesse bei wechselwarmen Tieren unter Ausschluß der Wachstum- und Entwicklungsprozesse. Helgoländer wiss. Meeresunters. 1968, 18, pp. 487—548.
- Ralph, R., Everson, I. The respiratory metabolism of some Antarctic fish. Biochem. Physiol., 1968, v. 27.
- Schneider, C. O. Catálogo de los peces marinos del litoral de Concepcion y Arauco. Boletín de la Sociedad Biología a Concepcion (Chile). 1943, t. XVII, pp. 88.
- Tyler, A. V. Caloric values of some North Atlantic invertebrates. Mar. Biol., 1973, t. 19, pp. 217.

Energy metabolism in some bottom and off-bottom species of fish from the Southeast Pacific.

Chekunova V. I.

SUMMARY

Based on the respiration experiments a general equation of the relationship between the metabolic rates and weights of four species of fish (*Helicolenus lengerichi* (Norman), *Notothenia tessellata* (Rich.), *Paraperchis chilensis* (Norman) and *Paralichthys adspersus* (Steindocher) inhabiting the Chile shelf is obtained. The comparison investigations of standard metabolism in various species of flat fish inhabiting different areas at the World Ocean at the temperatures of 10°, 15°, 28°C indicate that metabolism is not affected by temperature. The same evidence is obtained for two species of *Notothenia* and Baltic cod inhabiting the waters at the temperature of 10° and 15°C.

Among the four species investigated the mean daily food ration is the highest in *Notothenia* (5.9—4.6% of body weight) and the lowest in flounder (2.8—3.2%).