

УДК 597—15+597—11

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ  
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ АНТАРКТИЧЕСКИХ РЫБ**

А. Н. Козлов

Ихтиофауна антарктических вод, включающая рыб, различных по происхождению и степени эндемизма, батиметрическому и географическому распределению (Norman, 1937, 1938; Nybelin, 1947; Андрияшев, 1964; Пермитин, 1974), своеобразна. Особенно интересно широко распространение в водах высоких широт южного полушария эндемичное надсемейство *Notothenioidae*, составляющее (по количеству видов) около 3/4 всей ихтиофауны антарктических вод. Надсемейство нототеноидных рыб (Андрияшев, 1964) сформировано из представителей автохтонной холодолюбивой ихтиофауны и предки современных видов антарктических рыб также населяли умеренные и холодные воды южного полушария. Все виды нототеноидных рыб — эндемики нотальных и холодных вод Южного океана и не имеют аналогов в умеренных и арктических морях северного полушария.

В процессе адаптации нототеноидные рыбы освоили различные экологические ниши — от литорали до континентального склона. Ареалы многих видов довольно широки и охватывают прибрежные области вокруг материка Антарктиды (циркумантарктическое распространение), а некоторые виды обитают только в локальных районах материкового и островных шельфов. В связи с таким распределением различаются и условия обитания антарктических рыб. Среди нототеноидных рыб встречаются как крайне холодноводные, живущие при температуре, близкой к точке замерзания морской воды (минус 1,9°C), так и нотальные, обитающие в умеренных водах при температуре 2—5°C (Norman, 1937; Nybelin, 1947, Андрияшев, 1964). Термические условия в пределах ареала нототеноидных рыб довольно разнообразны; температура воды уменьшается в широтном направлении с севера на юг. Вблизи зоны антарктической конвергенции (район о-ва Южная Георгия) температура поверхностных вод колеблется от 0,6° (зимой) до 4° (летом). Придонные температуры на глубине 250—350 м в течение года изменяются незначительно: от 1,4° до 1,8° (Макеров, 1956; Масленников, 1969). Вблизи зоны антарктической дивергенции (район Южных Оркнейских островов) температура поверхностных вод изменяется от минус 1,7—1,8° (зимой) у кромки льдов до 1—1,2° (летом), придонного слоя — от минус 0,2° (летом) до минус 1,3° (зимой) (Макеров, 1956; Масленников, 1969). Еще более суровые термические условия обитания рыб отмечены в шельфовых водах, омывающих Антарктиду. Большая часть прибрежных вод почти круглый год покрыта паковым льдом, что влияет на вертикальную структуру вод. Среди сплоченных льдов температура воды почти постоянна во все времена года и колеблется от минус 1,5—1,8° (летом) до минус 1,8—1,9° (зимой) (Макеров, 1956; Леденев, 1969). Придонная температура в течение года существенно не

отличается от поверхностной. Небольшой прогрев поверхностного слоя летом обычно не распространяется на глубины (Кпох, 1970).

Рассмотрим, как влияют термические условия обитания на развитие эколого-физиологических особенностей антарктических рыб. Интереснейшим примером термической адаптации является приспособление антарктических рыб к очень низким температурам. В процессе эволюции у них выработались определенные физиологические и биохимические механизмы, уменьшающие воздействие неблагоприятных термических условий и позволяющие им выживать при температурах, близких к замерзанию. У антарктических рыб были обнаружены специфические сахаропроизводные вещества — гликопротеины. Это — высокомолекулярные соединения, которые состоят из двух свободных аминокислот — аланина и треонина (белковая группа) и сахаров — ацетилгалактозамина и галактозы (Devries, 1970, 1971; Devries, Wohlschlag, 1969). Функция этих так называемых «холодовых стабилизаторов» сводится к препятствию кристаллообразования молекул воды в сыворотке крови. Адсорбируясь на поверхности мельчайших кристаллов льда, они препятствуют их дальнейшему росту и предотвращают гибель рыб от переохлаждения. В связи с этим низкая температура воды для антарктических рыб уже не имеет особого значения, поскольку вещества-антифризы понижают точку замерзания сыворотки крови до уровня, лежащего ниже точки замерзания морской воды.

В зависимости от различных термических условий обитания у антарктических рыб такие физиологические процессы, как гаметогенез, дыхание и рост, протекают по-разному.

Адаптивные изменения в процессе гаметогенеза проявляются при сравнении качественных и количественных показателей воспроизводительной способности у разных видов антарктических рыб. Сходные по размерам два вида нототений из разных по термике районов различаются по плодовитости, размерам ооцитов и содержанию в них питательных веществ (жира). Так, у *Notothenia neglecta* из района Южных Оркнейских островов плодовитость (20—30 тыс. икр.), размеры икринок (3 мм) и содержание жира в них (4,4%). У *Notothenia gibberifrons* из района о-ва Южная Георгия при более высокой плодовитости (80—100 тыс. икр.) размеры икринок (1,6—1,8 мм) и содержание в них жира (3,7%) меньше, чем у первого вида нототений (Everson, 1970; Пермитин, Сильянова, 1971; Козлов, 1975). Известно, что большинство видов рода *Notothenia*, обитающих на шельфе Южных Оркнейских островов и о-ва Южная Георгия, откладывают небольшие икринки и характеризуются повышенной плодовитостью по сравнению с видами рода *Trematomus* — обитателями материковых вод Антарктики (Marshall, 1953, 1964; Андрияшев, 1964; Dearborn, 1965; Everson, 1970; Пермитин, Сильянова, 1971). Таким образом, у холодноводных видов (род *Trematomus*) в яичниках содержится меньше количество икринок, но с большим количеством питательных веществ, у менее холодноводных видов (род *Notothenia*) количество икринок больше, но содержание питательных веществ в них меньше. Эти различия определяются условиями существования и способствуют повышению выживаемости потомства.

Подобная закономерность отмечена при сравнении двух популяций антарктической креветки *Notocrangon antarctica* из районов Южных Оркнейских островов и о-ва Южная Георгия. Различия выражаются в уменьшении (вдвое) плодовитости и увеличении размеров вынашиваемых яиц у особой из более холодного района Южных Оркнейских островов по сравнению с особями, обитающими у о-ва Южная Георгия (Макаров, 1970).

Увеличение размеров икринок и повышение содержания в них питательных веществ у более холоднлюбивых популяций одного и того же вида или близких видов прослеживается и у рыб северных морей

(Расс, 1941; 1948; Шатуновский, 1970). Как отмечает Т. С. Расс (1948), подобные различия, видимо, не зависят от кормности районов, в которых обитают исследуемые виды рыб, а связаны с температурой, при которой развиваются икринки. Икринки, как правило, тем крупнее, чем ниже температура их обитания.

Термические условия обитания антарктических рыб сказываются на степени активности таких физиологических функций, как дыхание и рост. Интенсивность обмена, приведенного к температуре 0°C, у арктических холодноводных рыб значительно выше, чем у видов умеренных и тропических вод (Scholander et al., 1953). Исследования метаболизма антарктических рыб показали, что скорость обмена у них гораздо выше, чем можно было предполагать. У нототениевых рыб (род *Trematomus*), обитающих при низких (отрицательных) температурах, потребление кислорода в несколько раз выше, чем у рыб умеренных широт (и тем более тропических) при экстраполяции до такой же низкой температуры (Wohlschlag, 1960, 1964, 1968). Эти данные характеризуют высокую степень метаболической адаптации антарктических рыб к холоду. Уровень обмена у них в пределах зоны деятельного состояния меняется соответственно изменениям температуры. Так, у *Trematomus bernacchii* при уменьшении температуры воды от минус 1,0° до минус 1,9°C скорость потребления кислорода возрастает с 42,3 до 85,1 мг/кг/ч. С увеличением же температуры выше 0°C у особей этого вида снижается плавательная активность и падает интенсивность обмена (уменьшается количество потребляемого кислорода). Температура 5—6°C выше нуля для рыб рода *Trematomus* летальна (Wohlschlag, 1960, 1964, 1968). У видов рода *Notothenia* уровень обмена, измеренный по интенсивности потребления кислорода, ниже, чем у видов рода *Trematomus* (Ralph, Everson, 1968; Høletoen, 1970). Эти данные указывают на крайнюю стенотермность и холодолюбивость некоторых видов антарктических рыб, обитающих в шельфовых водах материка.

Антарктические рыбы близкородственных видов, обитающие в разных по термическим условиям районах ареала, различаются по темпу роста и по размерам. Большинство нототениевых рыб, обитающих на материковом шельфе, мельче рыб, обитающих севернее. Так, *Trematomus bernacchii* в заливе Мак-Мердо (летом придонная температура составляет минус 1,4°C) достигает 20 см примерно за 8 лет. В относительно более теплых водах района земли Адели (летом придонная температура минус 0,5°C) рыбы этого вида достигают длины 20 см за 6—7 лет, а на шельфе о-ва Южная Георгия, где придонные воды прогреваются выше 1°C, — 30 см за 4—5 лет (Wohlschlag, 1968. Huguau, 1970). Подобные особенности роста характерны и для другого вида трематомусов — *Trematomus hansonii*. В районе земли Адели самцы этого вида достигают в среднем длины 21 см и массы 205 г, самки соответственно 30 см и 590 г (Huguau, 1970). На шельфе о-ва Южная Георгия этот вид (по нашим данным) растет лучше и достигает больших размеров. Максимальная длина самок составляла 42 см, масса 900 г, самцов — соответственно 30 см и 350 г.

Одной из причин таких различий в росте некоторых видов антарктических рыб (помимо характера питания и обеспеченности пищей) могут быть разные термические условия обитания. У видов, обитающих в районах с положительной придонной температурой, видимо, значительно большая часть энергии метаболизма идет на рост, чем у видов, обитающих в более холодных (с отрицательной температурой) водах. Подобная закономерность характерна и для некоторых видов рыб, обитающих в северных и полярных районах северного полушария. В пределах одной систематической группы (например, род *Liparis*) к полюсу размеры видов уменьшаются, особи арктических видов мельче особей северо-бореальных (Расс, 1941, 1948).



Рассмотрим, какое влияние на формирование эколого-физиологических особенностей антарктических рыб оказывают такие важные экологические факторы, как обитание у дна или пелагиали, характер питания и обеспеченность пищей.

Для ихтиофауны антарктических вод характерна тенденция к адаптации к пелагическим условиям некоторых видов донных рыб, которая, несомненно, носит вторичный характер и связана с использованием рыбами богатой кормовой базы пелагиали шельфовых вод (Nybelin, 1947; Olsen, 1954; Андрияшев, 1964, Permitin, 1970). Среди таких вторично пелагических рыб можно отметить мраморную нототению — *Notothenia rossi margarata*, трематомусов — *Trematomus borchgrevinki*, *Trematomus newnesi* из семейства *Nototheniidae*, полосатую белокровную рыбу — *Champsocephalus gunnari*, георгианскую белокровную рыбу — *Pseudochaenichthys georgianus* из семейства *Chaenichthyidae*. Большинство рыб указанных видов становятся пелагическими в определенные периоды года. Донные и придонные виды — *Notothenia gibberifrons*, *Notothenia kempfi*, *Notothenia squamifrons* и другие также в определенные сезоны года совершают небольшие вертикальные миграции.

Периодические (сезонные) вертикальные миграции имеют важное значение в жизни рыб, так как являются адаптацией данного вида к использованию конкретных условий своего ареала в соответствии с меняющимися потребностями рыб на разных этапах жизненного и годового циклов и с изменениями внешних условий (Мантейфель, 1959, 1961).

«Биологический смысл миграций рыб состоит в расширении ареала вида или популяции за счет таких районов, которые по своим условиям не могут служить ареной их жизнедеятельности все время и энергия которых ассимилируется в отдельные сезоны года, либо на определенных стадиях развития» (Марти, 1970). Действительно, некоторые виды антарктических рыб, обитающие в шельфовых водах о-ва Южная Георгия (мраморная нототения — *Notothenia rossi margarata*, белокровные рыбы — *Champsocephalus gunnari*, *Pseudochaenichthys georgianus*), начинают совершать вертикальные миграции во время появления в верхних слоях воды скоплений высокоэнергетического объекта питания — криля (летне-осенний сезон). У других донных и придонных видов (зеленая нототения — *Notothenia gibberifrons*, *Notothenia kempfi*, *Notothenia squamifrons*) небольшие вертикальные миграции в придонном слое связаны с опусканием криля в придонные слои в осенне-зимний период. Следовательно, вертикальные миграции антарктических рыб некоторых видов являются приспособлением к условиям среды и определяются в основном биотическими факторами, в частности сезонным характером вертикальных миграций основных объектов питания. Исследования миграций рыб показали, что каждая кормовая миграция складывается в процессе эволюции как адаптация к использованию скоплений пищи при ее наибольшей доступности и отражает в себе особенности биологии кормовых организмов (Мантейфель, 1959, 1961; Марти, 1961). Следовательно, вертикальные миграции дают возможность рыбам расширить ареал и увеличить обеспеченность пищей.

Среда обитания определяет не только характер миграции вида, но и связанные с ними морфологические и физиологические особенности, что проявляется в развитии мощного локомоторного аппарата — хвостовой и грудные плавники (мраморная нототения) или типично пелагической формы тела (серебрянка, полосатая белокровная рыба).

Хорошим индикатором степени активности рыб является относительная масса сердца, так как размеры сердца зависят от особенностей мышечной деятельности рыб определенного вида. По относительной массе сердца, т. е. по степени активности антарктических рыб некоторых

видов можно разбить на экологические группы. Среди белокровных рыб наибольшая относительная масса сердца у видов, ведущих придонно-пелагический образ жизни (георгианская белокровная рыба, полосатая белокровная рыба). У донной белокровной рыбы — *Chaenocephalus aceratus* относительная масса сердца меньше, чем у двух предыдущих видов. Аналогичная закономерность была отмечена и у нототений. У рыб, совершающих более или менее значительные вертикальные миграции, относительная масса сердца выше, чем у рыб, обитающих у дна. Так, например, у активной мраморной нототении относительная масса сердца выше, чем у малоподвижной зеленой (таблица).

Показатели относительной массы сердца  
у некоторых видов антарктических рыб

Виды	Относительная масса сердца, % порки массы	Масса порки, г	Число экз.
<i>Pseudochaenichthys georgianus</i>	0,61±0,01	1327,1±36,9	14
<i>Champscephalus gunnari</i>	0,50±0,01	1373,3±34,3	12
<i>Chaenocephalus aceratus</i>	0,41±0,01	1717,0±74,1	10
<i>Notothenia rossi marmorata</i>	0,21±0,01	3195,7±166,6	14
<i>Notothenia kempfi</i>	0,18±0,01	662,0±16,1	10
<i>Notothenia squamifrons</i>	0,17±0,01	1513,0±54,4	10
<i>Notothenia larseni</i>	0,17±0,01	76,6±3,4	10
<i>Notothenia gibberifrons</i>	0,13±0,01	930,0±33,2	10

Особенности образа жизни рыб сказываются на характере их жирового обмена. Известно, что у пелагических рыб жирность мышц выше, чем у донных. Виды, совершающие вертикальные миграции, накапливают в организме значительно больше жира, чем донные и придонные виды. Как показали исследования Ю. Г. Алеева (1963), содержащийся в теле рыб жир в значительной степени сказывается на их плавучести. Эта закономерность проявляется и у антарктических рыб. Литературные и наши данные показали, что рыбы придонно-пелагических видов (мраморная нототения, клыкач — *Dissostichus eleginoides*, георгианская белокровная рыба) значительно жирнее рыб донных видов (*Notothenia gibberifrons*, *Chaenocephalus aceratus*). Содержание жира в мышцах тела у рыб первой группы — 7—25% у второй — 1—3% (Дубровская, Макаров, 1939; Захарова, 1971; Козлов, 1972).

Характер питания и обеспеченность пищей — основные экологические факторы, определяющие особенности метаболизма и поведения рыб. В понятие обеспеченности пищей входит такой общеизвестный комплекс факторов, как количество и качество потребляемых объектов (их биомасса, содержание жира и белка, калорийность), экологическая и физиологическая доступность, затраты энергии на их добывание (Карзинкин, 1952; Никольский, 1965). Энергетический эффект от используемой пищи отражается на интенсивности роста рыб, созревания гонад, накопления резервных веществ.

Характер питания и обеспеченность пищей у антарктических рыб меняется в онтогенезе. Известно, что большинство нототеноидных рыб в первый год жизни обитают в пелагиали (Nybelin, 1947; Marshall, 1964; Андрияшев, 1964). Благодаря высокой первичной продукции шельфовых вод антарктических островов обеспеченность пищей обитающих здесь рыб на ранних стадиях развития высокая. Высокая биомасса зоопланктона в слое 0—100 м (0,6—0,8 г/м<sup>3</sup>) (Виноградов, Нау-

мов, 1961) способствует разрешению пищевых противоречий на ранних этапах развития антарктических рыб, уменьшению конкуренции и повышению выживаемости личинок. Личинки и сеголетки питаются в основном копеподами, составляющими основу (72,8%) зоопланктона антарктических вод (Воронина, 1971).

На следующем этапе онтогенеза (обычно на втором году жизни) большинство нототеноидных рыб переходит к донному образу жизни, в связи с чем меняется характер их питания: основу его в этот период (для многих видов рыб и в течение последующих этапов жизненного цикла) составляют донные и придонные организмы (донные ракообразные, полихеты, моллюски, мизиды, офиуры и др.).

Исследования Г. М. Беляева и П. В. Ушакова (1957) показали, что несмотря на высокую биомассу бентоса в прибрежных водах Антарктики (450—500 г/м<sup>3</sup>) доля кормовых групп бентосных беспозвоночных (ракообразные, полихеты, моллюски и др.) на глубине 200—500 м составляет лишь около 10% (35 г/м<sup>3</sup>). Следовательно, обеспеченность пищей у рыб-бентофагов низкая и условия для развития неблагоприятны.

У некоторых антарктических рыб, донных по происхождению, взрослые особи в определенные периоды года (в основном летом) временно переходят к обитанию в пелагиали (Nybelin, 1947; Olsen, 1954; Андрияшев, 1964; Permitin, 1970), используя высокопродуктивную зону шельфовых вод. В этих водах интенсивно развивается не только мезо-, но и макропланктон, биомасса которого в некоторых районах очень велика и достигает 10—15 кг/м<sup>3</sup> (Моисеев, 1969; Макаров, Шевцов, 1971). Антарктический макропланктон представлен в основном эуфаузиевыми рачками, среди которых по величине биомассы значительно преобладает криль *Euphausia superba* размером 30—50 мм. Он распространен циркумполярно от фронтальной зоны Антарктической дивергенции до ее южной границы и обитает в холодных водах с температурой от минус 0,3 до 2°С (Magg, 1962). Распространен криль по акватории Южного океана неравномерно; зоны его максимальных концентраций ограничены определенными регионами (Magg, 1962). Вертикальное распределение криля в толще воды носит сезонный характер. Летом он держится в фотическом слое от 0 до 100 м (чаще в слое 0—50 м), где питается фитопланктоном, в основном одноклеточными диатомеями, являющимися основой первичной продукции Южного океана.

Криль занимает ведущее положение в питании многих видов антарктических рыб (Nybelin, 1947; Olsen, 1954; Magg, 1962; Андрияшев, 1964; Permitin, 1970; Кпюх, 1970; Пермитин, Тарвердиева, 1972; Наумов, Пермитин, 1974). Этот рачок был обнаружен в желудках рыб более чем 30-ти видов, относящихся к 12 семействам (Permitin, 1970).

Высокая степень адаптации к использованию крилевой зоны пелагиали шельфовых вод характерна для мраморной нототении, полосатой белокровной рыбы, георгианской белокровной рыбы. Большая плотность скоплений криля определяет высокую эффективность питания рыб. Энергетические затраты рыб, связанные с совершением значительных (от дна до поверхности) вертикальных миграций, с избытком окупаются во время нагула на концентрированных скоплениях криля. Криль — высокоэнергетический и хорошо усваиваемый организмом рыб пищевой объект. Относительное содержание жира составляет 4—7%, белка — 14—15% (Крючкова, Макаров, 1969); калорийность криля — 1 ккал/г (Чекунова, Рыкова, 1974). В период нагула на концентрациях криля отмечается высокая активность питания рыб. Так, у мраморной нототении индекс наполнения желудков летом составлял в среднем 736,8%/<sub>000</sub>, а масса пищевого комка — 5,2—11,4% массы тела (Канаева



и др., 1969; Наумов, Пермитин, 1974). У донных рыб (*Notothenia gibberifrons*) в осенне-зимний сезон, когда криль опускается в придонные слои, его доля в питании резко возрастает. У зеленой нототении осенью был отмечен высокий индекс наполнения желудков во время питания крилем — 520<sup>0</sup>/<sub>000</sub> (Пермитин, Тарвердиева, 1972).

Аналогичный характер питания и у рыб некоторых видов северных морей. Так, треска Баренцева моря летом активно питается в придонных слоях эуфауниевым рачком — капшаком, который опускается после размножения из верхних слоев в нижние, становясь доступным для придонных рыб (Мантейфель, 1959). Таким образом, кормовые миграции рыб являются приспособлением, способствующим улучшению обеспеченности пищей.

Смена характера питания отражается на жизненном цикле антарктических рыб. В пределах одного района обитания (о-в Южная Георгия) бентофаги (зеленая нототения) характеризуются медленным темпом роста и поздно созревают по сравнению с планктофагами (мраморная нототения). Переход мраморной нототении на пятом-шестом году жизни с донного типа питания на потребление криля вызывает интенсификацию процессов белкового роста и жиронакопления, т. е. повышение эффективности использования пищи на рост (Козлов, 1975).

У антарктических рыб исследованных видов интенсивность и уровень жирового обмена зависит от эффективности использования криля. Виды, совершающие вертикальные миграции (мраморная нототения), у которых в питании в определенные сезоны года резко повышается доля криля, характеризуются повышенным содержанием жира в мышцах тела по сравнению с менее активными донными видами (зеленая нототения) (Козлов, 1972, 1975). Среди нототениевых рыб высокая жирность мышц только у хищного клыкча. Однако в процессе онтогенеза и этот вид прямо или косвенно связан с крилем: молодь клыкча питается крилем, а крупные неполовозрелые и половозрелые особи потребляют нототению и белокровных рыб, питающихся крилем. Следовательно, в пелагиали шельфовых вод Антарктики, богатой кормовой базой, высокий уровень жировых запасов хищников обеспечивается также за счет питания потребителями криля. По уровню жировых запасов клыкч даже превосходит мраморную нототению. Таким образом, высокий уровень жировых запасов, отмеченный у различных по характеру питания рыб, свидетельствует о больших возможностях использования энергии криля рыбами разных трофических уровней.

Согласно типам динамики жирности, установленным Г. Е. Шульманом (1965) для рыб южных морей, мы по образу жизни, характеру питания и содержанию жира в мышцах тела выделили два типа антарктических рыб.

**Донные виды (бентофаги)** с жирностью мышц в течение годового цикла от 1 до 3,5% (зеленая нототения). В эту группу входят виды, которые обитают в относительно мало меняющихся условиях среды и поэтому не требующих для осуществления физиологических процессов больших затрат энергии. Энергия пищи у них в основном идет на белковый рост, а не на жиронакопление.

**Придонно-пелагические виды (планктофаги и хищники).** Жирность мышц в течение года колеблется у мраморной нототении от 4,5 до 16%, у клыкча от 10 до 25%. К этому типу относятся виды, которые обитают в условиях, требующих накопления относительно больших запасов энергии. Энергия пищи в отличие от первой группы рыб более равномерно используется на жиронакопление и белковый рост или жиронакопление преобладает над белковым ростом (у клыкча). Следовательно, содержание жира в теле антарктических рыб некоторых видов связано с особенностями их экологии. У видов, осваивающих богатую кормовую базу пелагиали или ведущих хищный образ жизни, увели-

чивается доля жиронакопления в общем балансе веществ в организме. Подобная особенность характерна и для других видов рыб (Шульман, 1972).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренная совокупность абиотических и биотических факторов среды способствует формированию эколого-физиологических особенностей различных видов антарктических рыб, которые возникли в результате адаптации к данным условиям существования.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. Изд. АН СССР, М., 1963, 247 с.
- Андряшев А. П. Обзор фауны рыб Антарктики. Результаты биологических исследований советской антарктической экспедиции (1955—1958), том, 2, 1964, с. 335—383.
- Беляев Г. М., Ушаков П. В. Некоторые закономерности количественного распределения донной фауны в Антарктике. ДАН СССР, 1957, т. 112, № 1, с. 137—140.
- Виноградов М. Е., Наумов А. Г. Количественное распределение планктона в антарктических водах Индийского и Тихого океанов. «Океанологические исследования», № 3, 1961, с. 172—176.
- Воронина Н. М. Годовой цикл планктона в Антарктике. Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М., «Наука», 1971, с. 64—71.
- Дубровская Т. А., Макаров О. Е. Технохимическая характеристика и пищевое использование рыб моря Скотия. Труды ВНИРО, 1969, т. 66, с. 311—317.
- Захарова Л. А. Нототения мраморная. М., Изд-во «Пищевая промышленность», 1971, 48 с.
- Канаева И. П., Марти Ю. Ю., Пермитин Ю. Е. О пищевых цепях в море Скотия. Труды ВНИРО, 1969, т. 66, с. 267—275.
- Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. М., Пищепромиздат, 1952, 341 с.
- Козлов А. Н. Некоторые особенности жирового обмена мраморной нототении в преднерестовый период. Труды ВНИРО «Вопросы» физиологии рыб», 1972, т. 85, с. 117—128.
- Козлов А. Н. Некоторые особенности энергетического баланса нототений трех видов. Труды ВНИРО «Вопросы физиологии рыб», 1975, т. 96, с. 92—100.
- Крючкова М. И., Макаров О. Е. Технохимическая характеристика криля. Труды ВНИРО, 1969, т. 66, с. 295—298.
- Леденев В. Г. Гидрологическая характеристика прибрежных антарктических вод. Атлас Антарктики, том 11, Л., Гидрометеоздат, 1969, с. 442—448.
- Макаров Р. Р. Биология антарктической креветки *Notocrangon antarcticus*. (Decapoda, Stomatopidae). «Зоологический журнал», 1970, т. 49, вып. 1, с. 28—37.
- Макаров Р. Р., Шевцов В. В. Некоторые проблемы распределения и биологии антарктического криля. «Основы биол. продуктивн. океана и ее использование». М., «Наука», 1971, с. 81—88.
- Макаров Ю. В. Основные черты гидрологического режима антарктических вод. Антарктика, часть 11, Л., Гидрометеоздат, 1956, с. 3—104.
- Мантейфель Б. П. Адаптивное значение периодических миграций водных организмов. «Вопросы ихтиологии», 1959, вып. 13, с. 3—15.
- Мантейфель Б. П. Вертикальные миграции морских организмов. Труды ИМЖ «Вопросы экологии рыб», 1961, вып. 39, с. 5—46.
- Марти Ю. Ю. Миграции и проблема обеспеченности пищей морских рыб. Труды совещания по динамике численности рыб, 1961, вып. 13, с. 78—81.
- Марти Ю. Ю. Рыбы и биоценозы океана. «Биоценозы морей и океанов». М., «Наука», 1970, с. 150—168.
- Масленников В. В. О водных массах моря Скотия. Труды ВНИРО, 1969, т. 66, с. 73—83.
- Моисеев П. А. Биологические ресурсы Мирового океана. М., Изд-во «Пищевая промышленность», 1969, 338 с.



Наумов А. Г., Пермитин Ю. Е. О трофических взаимоотношениях *Euphausia superba*, Dana и рыб Южного океана (на примере моря Скотия). Труды ВНИРО, 1973, т. 93, с. 216—229.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., «Наука», 1965, 379 с.

Пермитин Ю. Е., Тарвердиева М. И. Питание некоторых видов антарктических рыб в районе острова Южная Георгия. «Вопросы ихтиологии», 1972, т. 12, № 1 (72), с. 120—132.

Пермитин Ю. Е. Фауна донных рыб моря Скотия и особенности ее распределения. Автореферат диссертации на соискание уч. степ. канд. биолог. наук. М., 1974, 31 с.

Пермитин Ю. Е., Сильянова З. С. Некоторые данные по биологии размножения и плодовитости рыб рода *Notothenia* моря Скотия (Антарктика). «Вопросы ихтиологии», 1971, т. 11, вып. 5 (70), с. 806—819.

Расс Т. С. Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей. Бюлл. Московского общества испытателей природы, 1941, 60 с.

Расс Т. С. О периодах жизни и закономерностях развития и роста у рыб. «Известия АН СССР», серия биолог., 1948, № 3, с. 295—305.

Чекунова В. И., Рыкова Т. И. Энергетические потребности антарктического рачка *Euphausia superba* Dana. «Океанология», 1974, т. 14, вып. 3, с. 526—532.

Шатуновский М. И. Особенности качественного состава жиров икры, молоди и нерестовых самок весенней и осенней салаки Рижского залива Балтийского моря. «Вопросы ихтиологии», 1970, т. 10, вып. 6 (65), с. 1026—1034.

Шульман Г. Е. О типах динамики жирности черноморских рыб. «Успехи современной биологии», 1965, т. 59, вып. 1, с. 145—158.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., Изд-во «Пищевая Промышленность», 1972, 366 с.

Dearborn, J. H. Reproduction in the Nototheniid fish *Trematomus bernacchii* Boulenger at McMurdo Sound, Antarctica. *Copeia*, 1965, N 3, pp. 302—307.

De Vries, A. L., Wohlschlag, D. E. Freezing resistance in some Antarctic fishes. *Sci. vol. 163*, 1969, pp. 1073—1075.

De Vries, A. L. Freezing resistance in Antarctic fishes. *Antarc. Ecol.* 1970, vol. 1, pp. 320—328.

De Vries, A. L. Glicoproteins as biological antifreeze agents in Antarctic fishes. *Sci. vol. 172*, 1971, pp. 1152—1155.

Everson, I. The population dynamics and energy budget of *Notothenia neglecta* Nibelin at Signy Island, South Orkney Island. *British Antarct. Survey Bull.*, N 23, 1970, pp. 25—50.

Holeton, G. F. Oxygen uptake and circulation by a hemoglobinless Antarctic fish (*Chaenophthalmus aceratus*, Lonnberg) compared with three red-blooded Antarctic fishes. *Compar. Biochem., Physiol.* vol. 34, N 2, 1970, pp. 457—471.

Hureau, J. C. Biologie comparee de quelques poissons antarctiques (*Nototheniidae*). *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco*, vol. 68, 1970, pp. 244.

Knox, G. A. Antarctic marine ecosystems. *Antarc. Ecol.*, vol. 1, 1970, pp. 69—93.

Marr, J. W. The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba*, Dana). *Disc. Rep.* vol. 32, 1962, pp. 33—464.

Marshall, N. B. Egg size in Arctic, Antarctic and deep-sea fishes. *Evolution*, vol. 7, N 4, 1953, pp. 328—341.

Marshall, N. B. Some convergences between the benthic fishes of polar seas. *Biol. Antarctique*. Paris, 1964, pp. 273—278.

Norman, J. R. Coast fishes. Part 2. The Patagonian region. *Disc. Rep.*, vol. 16, 1937, pp. 3—150.

Norman, J. R. Coast fishes. Part 3. The Antarctic zone. *Disc. Rep.* vol. 18, 1938, pp. 3—105.

Nybelin, O. Antarctic fishes. Scientific results of the Norwegian Antarctic expedition 1927—1928. N 26, 1947, pp. 3—74.

Olsen, S. South Georgian cod (*Notothenia rossi marmorata*, Fischer). *Norweg., Whaling Gazette*, N 43, 1954, pp. 373—382.

Permitin, Yu. E. The consumption of krill by Antarctic fishes. *Antarc. Ecol.*, vol. 1, 1970, pp. 177—182.

Ralph, R., Everson, I. The respiratory metabolism of some Antarctic fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, vol. 27, N 1, 1968, pp. 299—307.

Scholander, P. F., Flagg, W., Walter, V., Irving, L. The climatic adaptation in Arctic and tropical poikilotherms. *Physiol. Zool.* vol. 26, 1953, pp. 67—92.

Wohlschlag, D. E. Metabolism of an Antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation. *Ecol.* vol. 41, N 2, 1960, pp. 287—292.

Wohlschlag, D. E. Respiratory metabolism and ecological characteristics of some fishes in McMurdo Sound, Antarctica. *Biology of the Antarctic seas*. vol. 1, 1964, pp. 33—62.

Wohlschlag, D. E. Fishes beneath Antarctic ice. *Antarctic Natur. Hist.* vol. 16, N 2, 1968, pp. 45—48.

Ecological-physiological characteristics  
of some Antarctic species of fish

Kozlov A. N.

SUMMARY

The physiological and biochemical adaptation of Antarctic species of fish to environmental conditions is considered. The thermal conditions and their influence on the course of such physiological processes as gametogenesis, respiration and growth are discussed. The ecological and physiological characteristics of Antarctic species are affected by such ecological factors as feeding habits, a bottom or pelagic way of life, and availability of food. Krill is a very important food resource. The metabolism of Antarctic species depends upon the degree of adaptation to consumption of krill. The transition to krill in bottom species intensifies the fat metabolism. Due to the active feeding on krill in some seasons the fat content in muscles of active migrants (*Notothenia rossi marmorata*) is much higher than in those of less active bottom species (*Notothenia gibberifrons*).