

УДК 597.553.1+597.562+597.587.9 : 597—146

## ГОДОВЫЕ БАЛАНСЫ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ У ОТДЕЛЬНЫХ ВОЗРАСТНЫХ ГРУПП ТРЕСКИ, ПИКШИ, САЛАКИ и КАМБАЛЫ

М. И. Шатуновский

В предлагаемой статье сделана попытка рассмотреть некоторые физиологические подходы к решению тех проблем экологии морских рыб, которые связаны с рационализацией промысла и организацией морского рыбозаводства.

Изучение и обоснование использования человеком морских экосистем начинается с изучения продуктивности популяций отдельных видов.

Исследование продукционных процессов целиком базируется на анализе физиологических закономерностей, в основном обменного характера: ассимиляции пищи, закономерностей роста, энергетического обмена, процессов воспроизводства (Винберг, 1956, 1966, 1967; Steele, 1965; Уатт, 1970 и мн. др.).

В некоторых работах, опубликованных в последнее десятилетие, расчисланы годовые балансы вещества (и энергии) для отдельных возрастных групп рыб, причем отдельно подсчитана доля вещества (или энергии), идущая соответственно на рост (увеличение массы тела), энергетический и генеративный обмены — формирование и вымет половых продуктов (Steele, 1965; Lasker, 1970; Everson, 1970). С другой стороны в экспериментах в аквариумах изучены связи характера ассимиляции пищи, энергетического обмена, эффективности использования пищи на рост рыбами с массой тела, температурой, соленостью, качественным составом и распределением кормовых организмов (Rapidian, 1970; Hatanaka et al., 1956). При эксплуатации естественных популяций рыб одна из целей рационального рыболовства — получение максимальной продукции при сохранении устойчивости системы. При решении этих вопросов следует использовать данные по возрастным изменениям параметров продукционного процесса. Еще 10 лет назад Макфедьен отмечал, что при теоретических и практических исследованиях продукционных процессов многовозрастных популяций животных необходимо знать, рыбы каких возрастных групп накапливают в своих организмах наибольшее количество вещества, какие из них наиболее эффективно наращивают ткани, какая часть энергии тратится на поддержание жизнедеятельности и воспроизводства организма, какие возрастные или половые группы наиболее активно усваивают наличные запасы корма. Общая экологическая эффективность популяций определяется отношением снимаемого урожая к потребленному изымаемой частью популяции корму за единицу времени и складывается из экологической эффективности отдельных возрастных групп.

В течение последних лет в лаборатории физиологии и биохимии рыб ВНИРО проводился комплекс полевых и лабораторных исследований, включающий изучение возрастных изменений величин энергетического,

пластического и генеративного обмена ряда бореальных видов рыб (тресковых, камбаловых, сельдевых), изучение закономерностей изменчивости ряда физиологических и биохимических признаков в пределах отдельных генераций, изучение сезонных ритмов физиологических процессов. Были вычислены годовые балансы энергии и вещества для отдельных возрастных групп этих популяций, кроме этого, на основании данных по соотносительной численности отдельных возрастных классов определялась их экологическая эффективность и экологическая эффективность всей популяции в целом (табл. 1—3).

Таблица 1

Годовой баланс вещества у балтийской салаки разного возраста в г (числитель) и в % (знаменатель)

Показатели	Возрастные группы					
	1	2	3	4	5	6
Масса тела, г	8	16	25	35	45	53
Прирост массы	$\frac{8}{8,5}$	$\frac{16}{6,2}$	$\frac{25}{4,8}$	$\frac{35}{4,8}$	$\frac{45}{3,9}$	$\frac{53}{2,6}$
Траты на обмен энергетический	$\frac{86}{81,5}$	$\frac{130}{88,4}$	$\frac{186}{89,4}$	$\frac{235}{89,4}$	$\frac{235}{90,0}$	$\frac{275}{91,4}$
генеративный	—	$\frac{8}{5,4}$	$\frac{12}{5,8}$	$\frac{16}{5,8}$	$\frac{16}{6,1}$	$\frac{18}{6,0}$

Примечание. 1 г = 1000 кал.

На основании данных табл. 1 вычисляли величину снимаемого урожая и потребленного изымаемой частью популяции корма, причем соотношение численности изымаемых промыслом возрастных групп салаки соответствовало их соотношению в промысловых уловах в восточной части Балтийского моря (табл. 2).

Таблица 2

Урожай и количество корма, потребляемого 1000 особями салаки

Показатели	Возрастные группы					
	1	2	3	4	5	6
Число особей	20	290	400	200	60	30
Средняя масса одной рыбы, г	8	16	25	35	45	53
Урожай, кг	0,2	4,6	10	7	2,7	1,6
Корм, съеденный за год, кг	1,0	55	170	147	70	59
Продукция икры, кг	—	0,4	1,0	0,7	0,3	0,1

У пикши один годовой класс может превышать смежные в десятки и даже сотни раз. Когда такое урожайное поколение входит в промысел, урожай достигает 160—190 кг/1000 шт. при экологической эффективности в 12%, а когда составляет основу уловов в пятилетнем возрасте — соответственно 600 кг/1000 шт. при эффективности 6%.

Годовые балансы вещества для отдельных возрастных групп различных рыб  
в г (числитель) и в % (знаменатель)

Показатели	Возрастные группы					
	1	2	3	4	5	6
	<i>Североморская пикша</i>					
Масса тела, г	38	113	310	506	673	792
Приросты массы за год	$\frac{75}{18,8}$	$\frac{197}{18,8}$	$\frac{196}{12,7}$	$\frac{167}{9,1}$	$\frac{119}{6,0}$	
Траты на обмен						
энергетический	$\frac{325}{81,2}$	$\frac{840}{81,2}$	$\frac{1260}{81,8}$	$\frac{1560}{84,7}$	$\frac{1755}{87,5}$	
генеративный	—	—	$\frac{85}{5,5}$	$\frac{113}{6,2}$	$\frac{132}{6,5}$	
Кормовые коэффициенты	6	6	10	14	21	
	<i>Треска</i>					
Масса тела, г	100	300	550	850	1200	1600
Приросты массы за год	$\frac{200}{15,5}$	$\frac{250}{8,6}$	$\frac{300}{8,2}$	$\frac{350}{6,8}$	$\frac{400}{6,5}$	
Траты на обмен						
энергетический	$\frac{1094}{84,5}$	$\frac{2358}{84,3}$	$\frac{3120}{85,0}$	$\frac{4400}{85,4}$	$\frac{5220}{85,3}$	
генеративный	—	$\frac{200}{7,1}$	$\frac{250}{6,8}$	$\frac{400}{7,8}$	$\frac{500}{8,2}$	
Кормовые коэффициенты	7	14	15	19	19	
	<i>Камбала</i>					
Масса тела, г	40	100	160	200	240	285
Прирост массы за год	$\frac{60}{20}$	$\frac{60}{15,8}$	$\frac{40}{8,4}$	$\frac{40}{7,5}$	$\frac{45}{7,5}$	
Траты на обмен						
энергетический	—	—	$\frac{45}{9,5}$	$\frac{60}{11,1}$	$\frac{75}{12,5}$	
генеративный	$\frac{240}{80}$	$\frac{320}{84,2}$	$\frac{392}{82,1}$	$\frac{438}{81,4}$	$\frac{476}{80}$	
Кормовые коэффициенты	6	8	15	16	16	

Если у пикши Северного моря эффективность использования пищи на рост с возрастом изменяется постепенно, то у трески и камбалы наблюдается несколько иная картина (табл. 3). Кормовые коэффициенты для некоторых возрастных групп рыб исследованных видов несколько условны и усреднены. Они определяются эффективностью использования потребленной пищи на рост, которая в свою очередь зависит от температуры и обеспеченности пищей, от уровня функциональной активности, определяемой коэффициентами в уравнении зависимости стандартного обмена от массы тела и от уровня среднего обмена, определяемого средней двигательной активностью рыб. У некоторых

рыб (камбал) масса тела некоторых возрастных групп значительно колеблется по годам, соответственно у них значительно более изменчивы показатели эффективности использования пищи на рост (табл. 3).

Эффективность использования кормовых ресурсов водоема донными и придонными бентосоядными рыбами выше, чем пелагическими планктоноядными; у них выше средние по популяциям и по отдельным возрастам коэффициенты использования пищи на рост, относительно ниже энергетические затраты ( $T$ ), хотя у них более длинная пищевая цепь. В общем, считая от первичной продукции до изымаемого человеком улова — эффективность утилизации энергии у донных рыб порядка 0,5—0,8%, а у пелагических — 0,2—0,4%.

Таким образом, в онтогенезе рыб закономерно меняются соотношения между пластическим, энергетическим и генеративным обменом. С увеличением возраста снижается эффективность использования пищи на рост, увеличивается доля генеративного обмена в годовом балансе вещества (энергии). До определенного возраста увеличиваются

Таблица 4

Калорийность организма (включая печень) и икры самок балтийской трески разного возраста

Калорийность, кал/г сырой массы	Возрастные группы					
	1	2	3	4	5	6
Всего организма	680	770	870	840	810	720
Зрелой икры	—	890	930	910	850	830

масштабы накопления липидов в организме, а также относительная масса гонад, их калорийность, масса и содержание липидов и белка в зрелой икре.

Биомасса рыб разного возраста различается не только по метаболической эффективности, с которой она создается, но и по калорийности (табл. 4).

Кроме исследованных возрастных изменений в продукционных расчетах, необходимо учитывать и сезонные физиологические ритмы и тот факт, что у рыб разного возраста они могут не совпадать во времени. Различны ритмы сезонных физиологических процессов и у рыб разного пола. У самцов многих видов рыб при большей, чем у самок, интенсивности энергетического обмена наблюдаются значительные затраты резервов органических веществ в нерестовый период. В период нагула и накопления биомассы в организме самцов большинства видов меньше масштабы синтеза белка, а интенсивность синтеза липидов выше.

Характер продукционных процессов в течение года меняется с увеличением возраста рыб. Чем старше рыбы, тем медленнее в их организме восстанавливаются израсходованные за зимовку и нерест ресурсы органических веществ, сдвинуты максимальная интенсивность белкового прироста (на вторую половину нагульного периода) и срок начала созревания половых желез. Чем старше рыбы, тем больше у них перед нерестом дисбаланс между увеличенными по абсолютному и относительному значениям масштабами синтеза генеративной ткани возможностями организма обеспечить веществом и энергией эти процессы. В старших возрастных группах интенсивная резорбция белково-липидных комплексов организма часто приводит к необратимому истощению рыб, которые после размножения погибают. В последние годы в некоторых работах были сделаны попытки связать степень встречаемости истощенных в нерестовый и посленерестовый период особей в отдельных возрастных группах с коэффициентами естественной смертности (Борисов, 1973; Борисов, Шатуновский, 1973 и др.).

Таким образом, при построении моделей рациональной эксплуатации популяций рыб, входящих в состав отдельных экосистем, нужно учитывать данные по метаболической эффективности отдельных возрастных групп, данные по химической ценности биомассы рыб разного

возраста в разные сезоны года, а также показатели качества половых продуктов. На рисунке дана принципиальная схема математической модели естественной популяции с учетом обменных характеристик. Для простоты взяты одни самки, не отражены сезонные физиологические изменения, за единицу времени взят год. Подробно показан продуктивный процесс для особей  $j$ -ой возрастной группы ( $N_j$  — численность;  $W_j$  — масса одной особи,  $z$ ;  $P_j$  и  $G_j$  — содержание белка и жира одной особи; сплошными линиями показаны потоки вещества или энергии, а пунктирными — функциональные связи).

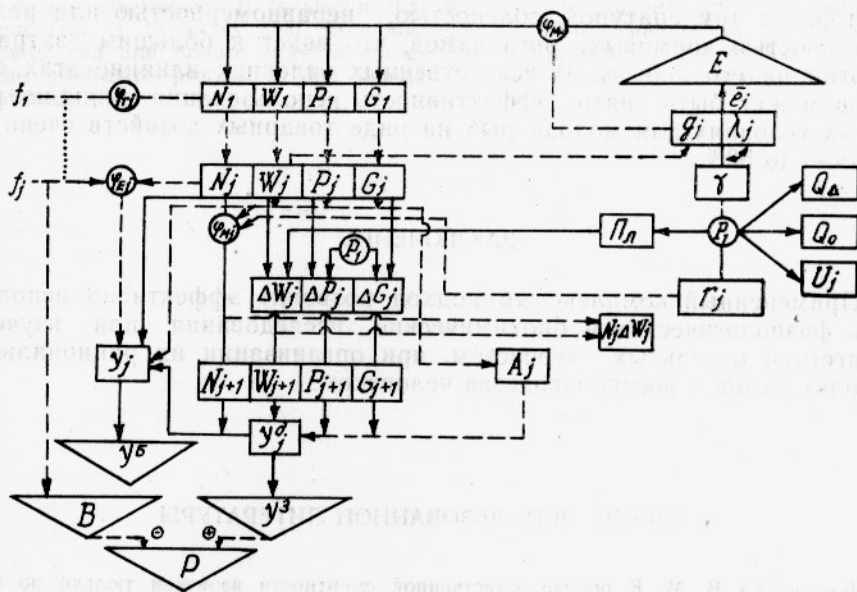


Схема математической модели естественной популяции

Рацион одной особи  $r_j$  — распределяется между основным обменом ( $Q_0$ ) и активным ( $Q_a$ ), пластическим ( $P_L$ ), генеративным ( $\gamma$ ) и неуствоенной частью энергии ( $U_j$ ).

Распределение вещества (энергии) между разными формами обменов для разных  $j$  возрастных групп, как мы видели выше, различно и задается функцией  $P_1$ . Доля вещества, идущего на пластический обмен, подразделяется на собственно вещество (энергию) прироста  $\Delta W$ . Для разных  $j$  соотношение между приростом белка и жира ( $\Delta P$ ) и ( $\Delta G$ ) различно и задается функцией  $P_2$ . Доля вещества, идущего на генеративный обмен —  $\gamma$  — представляет собой вектор, его компонента  $\lambda_j$  — количество продуцируемой одной особью икры, компонента  $g_i$  — содержание жира в одной зрелой икринке, которое влияет на ее смертность  $\phi_{M_0}$  (Грауман, 1972). Выжившая молодежь представит первую возрастную группу популяции. На естественную убыль  $j$ -ой группы  $\phi_{M_j}$  влияет как численность возрастной группы  $N_j$  (факторы смертности, зависящие от плотности), так и качественный состав рыбы, ее калорийность, соотношение в ней белка и липидов  $P_j/I_j$ .

Воздействие человека на популяцию  $f$ -вектор, составляющая которого  $f_j$  представляет собой интенсивность промысла  $j$ -ой группы и влияет на промысловую убыль  $\phi F_j$ . Вылов  $j$ -ой группы, выраженный в биомассе, равен  $y_j = N_j \cdot W_j \cdot \phi F_j$ ;  $A_j$  — «ценность» +  $z$  биомассы  $j$ -ой возрастной груп-

№ 48865

пы (в калорийном выражении) — зависит от структуры этой биомассы и равна  $A_j = a \frac{P_j}{W_j} + b \frac{Y_j}{W_j}$ , т. е. зависит от процентного содержания белка и липидов. Здесь  $a$  и  $b$  постоянные величины, соответствующие физиологической калорийности белка и липидов.

Интересны и важны подобные расчеты при моделировании выращивания рыб в системах различной замкнутости. Эти формы хозяйства широко развиваются за рубежом и в нашей стране. Человек получает возможность контролировать весь продукционный процесс, управлять ростом и продуктивностью. Рост рыб в естественных условиях ограничивается абиотическими и биотическими факторами: температурой, соленостью, неравномерностью или разной доступностью кормовых организмов, что ведет к большим затратам энергии на его добычу. В искусственных условиях влияние этих факторов может быть снято. Эффективность использования пищи на рост в этих условиях для молоди рыб на ряде товарных хозяйств очень высокая — до 50%.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Примененный комплексный подход позволит эффективно использовать физиологические и биохимические исследования при изучении энергетики отдельных экосистем, при организации их рационального использования и воспроизводства человеком.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисов В. М. К оценке естественной смертности азовской тюльки по показателю «сухой остаток — вода». Труды ВНИРО, 1973, т. 94, с. 24—30.
- Борисов В. М., Шатуновский М. И. О возможности применения показателя влажности для оценки естественной смертности баренцевоморской трески. Труды ВНИРО, 1973, т. 93, с. 309—319.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд-во Бел. гос. ун-та, 1956, с. 3—253.
- Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных. Успехи совр. биологии, 1966, т. 61, № 2, с. 274—293.
- Винберг Г. Г. Особенности водных экологических систем. «Общая биология», 1967, вып. 28, № 5, с. 538—545.
- Грауман Г. Б. Изменение биохимического состава икры в зависимости от морфо-биологических особенностей самок балтийской трески. Труды ВНИРО, 1972, т. 85, с. 63—67.
- Макфедьен Э. Экология животных. М., «Мир», 1965, с. 5—375.
- Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М., «Наука», 1972, с. 3—460.
- Everson, I. The population dynamics and energy budget of *Notothenia neglecta* Nybelin at Signy Island, South Orkney Islands. Bull. Brit. Antarct. Surv. 1970, N 23, p. 25—50.
- Hatanaka, M., Kosaka, M., Sato, G. Growth and food consumption in plaice (*Limanda yokohamae*). Tohoku. J. Agr. Res. 1956, v. 7, N 2, p. 151—162.
- Lasker, R. Utilization of zooplankton energy by a Pacific sardina population in the Californian current. Symp. Food Chain Studies, 1970, Pt. 4, p. 265—284.
- Mann, K. H. Energy transformations by a population of fish in the River Thames. 1965. J. Animal Ecol., v. 34, p. 253—275.
- Pandian, T. I. Intake and conversion of food in the fish *Limanda limanda* exposed to different temperature. 1970, Mar. Biol., v. 5, p. 1—17.
- Steele, J. H. Some problems in the study of marine resources. 1965. Sp. Publ. ICNAF, N 6, p. 463—476.

• *Annual balance of matter and energy in some age-groups of cod, haddock, Baltic herring and flounder*

Shatunovsky M. I.

SUMMARY

Some approaches to the study of productive processes in the populations of marine fish are considered. The annual balances of matter and energy are estimated in certain age-groups of cod, haddock, Baltic herring and flounder. Fractions of matter in the increment of somatic and generative tissues and expenditure on metabolism are estimated. Some regular changes in the ratio of metabolic forms in the ontogenesis of fish are ascertained. It is shown that the efficiency of utilization of energy in bottom fish is twice as that in plankton-eating fish. Changes in the calorificity of Baltic cod and mature eggs in ontogenesis are illustrated. The model of a part of the productive process in the population with regard to metabolic parameters is outlined.