

597  
Т 63

# БИОЭНЕРГЕТИКА И РОСТ РЫБ

**БИОЭНЕРГЕТИКА  
И РОСТ РЫБ**

**Легкая и пищевая  
промышленность**

# FISH PHYSIOLOGY

*Edited by*

**W. S. HOAR**

DEPARTMENT OF ZOOLOGY  
UNIVERSITY OF BRITISH COLUMBIA  
VANCOUVER, CANADA

**D. J. RANDALL**

DEPARTMENT OF ZOOLOGY  
UNIVERSITY OF BRITISH COLUMBIA  
VANCOUVER, CANADA

*and*

**J. R. BRETT**

PACIFIC BIOLOGICAL STATION  
FISHERIES AND MARINE SERVICE  
DEPARTMENT OF FISHERIES OF CANADA  
NANAIMO, BRITISH COLUMBIA, CANADA

*Volume VIII*

**Bioenergetics and Growth**



ACADEMIC PRESS

New York San Francisco London 1979

A Subsidiary of Harcourt Brace Jovanovich, Publishers

597  
1563

# БИОЭНЕРГЕТИКА И РОСТ РЫБ

Под редакцией

**У. ХОАРА**, Факультет зоологии  
Университета Британской Колумбии,  
Ванкувер, Канада

**Д. РЕНДОЛЛА**, Факультет зоологии  
Университета Британской Колумбии,  
Ванкувер, Канада

и **Дж. БРЕТТА**, Тихоокеанская биологическая станция  
Министерства рыбного хозяйства, Нанаймо,  
Британская Колумбия, Канада

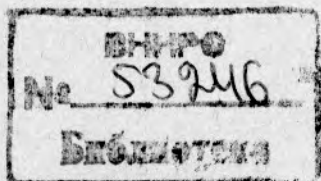
Сокращенный перевод с английского  
канд. биол. наук **В. И. Лапина**,

**М. А. Снеткова** и **В. К. Бабаяна**

под редакцией докт. биол. наук

**М. И. ШАТУНОВСКОГО**

и канд. биол. наук **Ю. Ю. Дгебуадзе**



Москва

Легкая и пищевая промышленность

1983



## ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Предлагаемая читателям книга «Биоэнергетика и рост рыб» является переводом избранных глав восьмого тома многотомной монографии «Физиология рыб» (редакторы У. Хоар, Д. Рендолл и Дж. Бретт), выпускаемой издательством «Академик Пресс» с 1969 г. В этом фундаментальном издании освещаются современные теоретические и прикладные исследования в области физиологии рыб.

Восьмой том «Физиологии рыб» представляет собой самостоятельную монографию, посвященную анализу современных проблем биоэнергетики и роста рыб, значение которых в последние годы особенно возросло в связи с развитием во многих странах мира промышленного рыбоводства. Знакомство с результатами новейших зарубежных исследований пищевых потребностей рыб, процессов пищеварения, характера использования пищи на рост необходимо для организации эффективного выращивания пресноводных и морских рыб в искусственных условиях, для интенсификации рыбоводства, предусмотренной Продовольственной программой СССР.

Вопросам биоэнергетики и роста рыб и других гидробионтов посвящено большое количество оригинальных исследований и обзоров советских ученых (Ивлев, 1939, 1955; Винберг, 1956, 1966; Петипа, 1966; Сушения, 1972; Заика, 1972; Виленкин и Виленкина, 1973; Мина, 1973; Мина и Клевезаль, 1976 и др.). Основы биоэнергетического направления в изучении экологии питания и роста рыб были заложены В. С. Ивлевым (1939, 1955) и Г. Г. Винбергом (1956, 1966). Их идеи и методические подходы получили широкое развитие у нас в стране и за рубежом. В отдельных главах настоящей книги («Физиологическая энергетика», «Факторы среды и рост» и некоторых других) излагаются результаты экспериментальных работ и сформулированы концепции, являющиеся дальнейшим развитием идей, выдвинутых В. С. Ивлевым и Г. Г. Винбергом.

Большинство глав книги написано учеными с мировым именем (К. Коуи, Дж. Сарджент, Дж. Бретт, У. Рикер), компетентно и глубоко излагающими результаты современных экспериментальных исследований и теоретических разработок в соответствующих областях физиологии рыб. В отличие от многих зарубежных исследователей авторы настоящей книги объективно и широко (но не исчерпывающе) цитируют работы советских ученых; особенно это касается глав «Стратегия питания», «Физиологическая энергетика», «Факторы среды и рост», «Количественные показатели и модели роста рыб».

В главе «Питание» К. Коуи и Дж. Сарджент дают детальный анализ результатов современных исследований пищевых потребностей рыб и процессов усвоения разных компонентов пищи. Эта глава очень важна для специалистов, работающих в области создания искусственных кормов для рыб.

В главе «Стратегия питания», написанной К. Хваттом, рассмотрены экологические аспекты питания рыб, физиологические, этологические и морфологические особенности потребления пищи рыбами разных экологических групп, механизмы элективности питания. Материалы этой главы в значительной степени опираются на работы советских авторов.

Глава «Пищеварение» (авторы Р. Фандж и Д. Гроув) обобщает современные представления о процессах переваривания рыбами пищи и их регулировании.

Центральное место в книге занимают главы «Физиологическая энергетика» и «Факторы среды и рост». Оригинальные работы Дж. Бретта широко известны советским специалистам. В главе «Физиологическая энергетика» рассмотрены термодинамические и биологические аспекты распределения потока энергии, методы калориметрии, источники и энергетическая ценность веществ тела рыб, траты энергии при различном состоянии организма, состав и энергетическая ценность экскретов и экскрементов, эффективность использования пищи и энергии организмом, принципы составления энергетических бюджетов. Большую ценность имеет завершающий эту главу словарь терминов.

В главе «Факторы среды и рост» анализируются основные закономерности роста рыб, зависимости роста от питания, факторы, регулирующие механизмы роста. Наибольший интерес представляет раздел, посвященный многофакторному анализу роста, в котором рассматриваются сложные эффекты взаимодействия контролирующих, маскирующих и ограничивающих рост факторов. Подходы, развиваемые Дж. Бреттом, очень важны для понимания особенностей роста рыб в естественных условиях и управления процессами роста культивируемых рыб.

Заключительная глава книги «Количественные показатели и модели роста рыб» написана известным канадским ученым У. Рикером. Особый интерес в ней представляют математические подходы к изучению зависимости роста от температуры и величины рационов, а также модели роста.

При переводе отдельных глав книги возникали значительные трудности, связанные с тем, что они написаны в различном стиле авторами из Великобритании, Канады, Швеции, США. Некоторые главы представляют собой литературные обзоры («Питание», «Пищеварение»), в других значительные разделы посвящены изложению оригинальных концепций авторов (главы, написанные Бреттом, Рикером). Главы различаются по глубине и подробности изложения. В некоторых местах имеются повторы (главы Бретта и Рикера). Эти моменты в известной степени нарушают целостность коллективной монографии. Имеются некоторые расхождения в терминологии, используемой авторами книги и советскими исследователями. Они объяснены в примечаниях редакторов.

Нам представляется, что перевод на русский язык книги «Биоэнергетика и рост рыб» окажется интересным и полезным для научных работников и специалистов рыбного хозяйства и будет способствовать развертыванию экспериментальных работ в области питания, энергетики и роста рыб в нашей стране.

**М. И. Шатуновский, Ю. Ю. Дгебуадзе**

Институт эволюционной морфологии и экологии животных  
им. А. Н. Северцова АН СССР

## **ПРЕДИСЛОВИЕ**

Стимулом к созданию этой книги послужил классический труд по биоэнергетике и росту домашних животных Сэмуэля Броди (Brody, 1945). В рыбохозяйственной науке такой всеобъемлющей работы, посвященной физиологическим и биохимическим процессам потребления и усвоения пищи для обеспечения энергетических затрат и роста, не было. Несмотря на то что многочисленные исследования по размерному составу популяции, росту рыб и характеру их питания стали составной частью учения о динамике популяций, роль функциональных связей стала предметом изучения гораздо позднее, что задержало развитие науки об энергетике роста рыб. Несомненно, частично это объясняется тем, что основную долю морепродуктов человек получает с помощью охоты, а не разведения. Рыбоводством, в частности прудовым выращиванием карпа, человечество занимается более 2000 лет, но скорее эмпирически, чем на научной основе. В нынешнем столетии интенсивное развитие рыбоводства и достижения в области промышленной аквакультуры сделали необходимым обобщение имеющихся сведений по физиологии и питанию рыб.

Главы настоящей книги расположены таким образом, чтобы читатель, ознакомившись с обзором последних достижений в области изучения питания рыб, особенно с материалами по возрастным и энергетическим потребностям их в кормах, перешел к рассмотрению вопросов усвоения пищи, а затем ее использования в процессе обмена веществ для поддержания жизнедеятельности организма. Завершает книгу глава, посвященная математическим подходам к моделированию процессов роста.

Можно ожидать, что исследования вопросов биоэнергетики и роста рыб в будущем получат дальнейшее развитие. Разнообразие видов рыб и их образа жизни, мощный репродуктивный потенциал, распространение от полярных морей до коралловых рифов и огромный вклад рыб в пищевые ресурсы человечества — обуславливают все более широкий переход от охоты к промышленному выращиванию рыб в искусственных условиях. Подобно тому, как достижениям в сельском хозяйстве способствовали исследования по животноводству, так и развитию аквакультуры будут способствовать исследования по биоэнергетике рыб. При этом понимание процессов эффективного превращения биологической энергии становится все более неотложной проблемой в мировом масштабе.

**У. Хоар, Д. Рендолл, Дж. Бретт**

## Глава I

### ПИТАНИЕ

К. КОУИ И ДЖ. САРДЖЕНТ

I. Введение . . . . .	8
II. Белки . . . . .	9
А. Незаменимые аминокислоты . . . . .	9
Б. Биологическая ценность белков . . . . .	11
В. Калорийность пищи и утилизация белка . . . . .	17
Г. Синтез белка . . . . .	20
Д. Катаболизм аминокислот . . . . .	22
III. Углеводы . . . . .	26
А. Утилизация углеводов . . . . .	26
Б. Глюконогенез . . . . .	31
IV. Липиды . . . . .	34
А. Липидный обмен . . . . .	35
Б. Количественные потребности . . . . .	45
V. Витамины . . . . .	52
А. Пиридоксин . . . . .	53
Б. Тиамин . . . . .	53
В. Аскорбиновая кислота . . . . .	54
VI. Минеральные вещества . . . . .	55
А. Общее поглощение минеральных веществ . . . . .	57
Б. Кальций, фосфор, магний . . . . .	57
VII. Дополнительные замечания . . . . .	59
Список использованной литературы . . . . .	61

### I. ВВЕДЕНИЕ

В 1972 г. в журнале «Достижения морской биологии» был опубликован обзор, в котором обсуждалось современное состояние науки о питании рыб, каким оно представлялось авторам в то время (Coweу and Sargent, 1972). Подход к проблеме в соответствии с убеждениями и склонностями авторов был биохимическим. В настоящей главе авторы намерены на основании упомянутого обзора, ссылаясь на него там, где это необходимо, а не повторяя приведенных ранее фактов и аргументов, рассмотреть последние достижения в этой развивающейся области знаний. Исчерпывающие обзоры по данной проблеме появились в 70-е годы (Halver, 1972 a), кроме того, были опубликованы сообщения, посвященные пищевым потребностям различных видов (например, National Research Council, 1973). Наконец, в 1-м томе серии «Физиология рыб» помещена статья о питании, пищеварении и утилизации энергии у рыб (Phillips, 1969).

подавляющее большинство видов рыб в природных условиях плотоядные, поэтому ниже рассмотрены обменные и биохимические характеристики именно таких рыб, а также влияние изменений характера потребляемого корма на обмен. Некоторое внимание уделяется адапта-

циям рыб к определенным режимам кормления при их искусственном выращивании. Однако при этом происходит адаптация не только к рационам, но и к таким параметрам внешней среды, как температура, освещенность и химический состав воды. Влияние этих факторов на обмен также рассмотрено ниже.

Значение биохимического подхода к питанию животных, и особенно рыб, многократно обсуждалось. Именно от уровня накопленных в данной области знаний зависит эффективность современного рыбоводства. В задачу авторов не входило подробное обсуждение этого вопроса, но следует указать, что четкого разграничения между адекватным и неадекватным питанием не существует. Ясно одно, что прогресс в области создания оптимального рациона зависит от понимания обменных процессов, протекающих как в целом организме, так и в клетке.

## II. БЕЛКИ

### А. НЕЗАМЕНИМЫЕ АМИНОКИСЛОТЫ

В настоящее время наиболее значительным достижением является выполненное д-рами Араи и Ноузом количественное определение потребностей в незаменимых аминокислотах у японского угря (*Anguilla japonica*) и карпа (*Cyprinus carpio*). Насколько полученные ими для угря и карпа величины отличаются от соответствующих величин для чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*), полученных Халвером с сотрудниками (Mertz, 1969), видно из табл. I. Приведенные в таблице величины получены при оптимальном для каждого вида рыб содержании белка в рационе, поскольку потребности по крайней мере в некоторых аминокислотах возрастают с увеличением содержания белка в корме вплоть до достижения оптимального уровня (Bressani and Mertz, 1958). Для представленных в таблице видов эти уровни содержания белка (в г на 100 г сухого корма) составляют: для чавычи — 40, японского угря — 37,7, карпа — 38,5 и крысы — 13,19.

Потребности угря в изолейцине, триптофане, треонине и серосодержащих аминокислотах заметно выше, а в аргинине значительно ниже, чем у чавычи. Эти различия затрудняют нормирование содержания аминокислот при определении белковых компонентов рационов для тех видов рыб, потребности в аминокислотах которых пока не определены (все морские виды рыб). Вероятно, наиболее правильно принимать в расчет максимальную потребность в каждой аминокислоте для тех рыб, для которых такие данные уже имеются. Что касается серосодержащих аминокислот, то здесь необходимы дальнейшие исследования из-за весьма заметного ингибирующего влияния цистина на потребности в метионине. В действительности цистин, по-видимому, более важен, нежели метионин, в качестве дополнительной серосодержащей аминокислоты в рационах угря (Arai et al., 1971). Это подтверждается данными, полученными Халвером с сотрудниками (Halver et al., 1959), согласно которым при низком (0,05%) содержании цистина в корме и содержании метионина 1,6% чавыча растет медленно; при содержании в корме 1% цистина потребности чавычи в метионине составляли 0,6%.

Таблица 1. Потребности в аминокислотах у чавычи, японского угря, карпа и крысы (в г на 100 г сухого корма)\*

Аминокислота	Чавыча	Японский угорь	Карп	Крыса
Аргинин	2,4	1,7	1,6	0,2
Гистидин	0,7	0,8	0,8	0,4
Изолейцин	0,9	1,5	0,9	0,5
Лейцин	1,6	2,0	1,3	0,9
Лизин	2,0	2,0	2,2	1,0
Метионин	1,6**	1,9**	1,2***	0,6***
Фенилаланин	2,1****	2,2****	2,5****	0,9****
Треонин	0,9	1,5	1,5	0,5
Триптофан	0,2	0,4	0,3	0,2
Валин	1,3	1,5	1,4	0,4

\* Данные для чавычи и крысы взяты из работы Мерцза (Mertz, 1969), для японского угря и карпа — полочки Ноузом и Арай (неопубликованные данные).

\*\* Метионин + цистин.

\*\*\* В отсутствие цистина.

\*\*\*\* В отсутствие тирозина.

Содержание метионина и цистина в корме для угря составляло соответственно 0,9 и 1,0% (Arai and Nose, личное сообщение).

Определение содержания метионина в белке представляет некоторые сложности из-за быстрого окисления серы метионина в процессе кислотного гидролиза. В связи с этим в гидролизате может содержаться смесь метионина, метионинсульфона и метионинсульфоксида. Поскольку метионин способен частично превращаться в сульфон при окислении сильной кислотой до гидролиза, этот метод мало пригоден для таких гетерогенных веществ, как белки корма. В связи с этим исключительно полезным для достоверной оценки содержания метионина в кормах является современный цианбромидный метод (Finlayson and MacKenzie, 1976; Ellinger and Duncan, 1976).

Потребности рыб во многих аминокислотах превышают соответствующие потребности всеядных наземных млекопитающих более чем вдвое. Поскольку удержание азота белка у рыб ниже, чем у млекопитающих, это свидетельствует о существенных различиях в катаболизме аминокислот между плотоядными рыбами и всеядными наземными млекопитающими. Эти различия подробно рассмотрены ниже.

В некоторых случаях дефицит аминокислот, как известно, приводит к появлению характерных патологических симптомов. Недостаток почти всех аминокислот вызывает потерю аппетита, проявляющуюся в низкой интенсивности потребления пищи, в результате чего темп роста рыб и их активность снижаются. В настоящее время описаны и более специфические симптомы для радужной форели, получавшей корм с низким содержанием триптофана (Klorppel and Post, 1975). При недостатке триптофана в рационах форели у нее возникал сколиоз, хорда всех сколиозных рыб была поражена волокнистыми образованиями между хрящевыми выростами. Заболевшие рыбы были гиперемичными (по субъективной оценке), у них наблюдалось аномальное отложение кальция в

костных пластинках, окружающих хорду, и в почках. Некоторые из этих симптомов можно было бы объяснить с биохимической точки зрения, но первичное поражение до сих пор не идентифицировано.

## **В. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ БЕЛКОВ**

### **1. Методы**

Общепринятые методы определения биологической ценности белков для рыб до сих пор не разработаны. Большинство исследователей расчисляют коэффициент эффективности использования белка на рост как отношение прироста живого веса рыбы (в г) к весу потребленного с пищей белка (в г) или получают соответствующие данные, позволяющие вычислить этот коэффициент; полезность и возможности использования этого коэффициента были рассмотрены ранее (Coweу and Sargent, 1972).

Огино с соавторами (Ogino et al., 1973) предложил новый метод, позволяющий разделять фекалии и конечные продукты метаболизма. Вода из емкостей, в которых содержится рыба, через сифон непрерывно протекает через ловушку, где осаждаются фекалии, а затем поступает в большую колонку (5,5 × 60 см), содержащую сильноосновные катионные обменные смолы (Амберлит IR-120Н), задерживающие катионы. Последние в конце эксперимента элюируются из колонки 5%-ной HCl. Преимуществом метода является то, что он позволяет изучать азотистый баланс у рыб без явных стрессовых воздействий. Возможности данного метода ограничиваются скоростью протока воды, зависящей от размеров и вместимости колонки. Он непригоден при работе с морскими рыбами. Кроме того, некоторые нейтральные вещества и анионы (мочевина, таурин) не полностью задерживаются смолами. Огино и его коллеги утверждают, что мочевина не экскретируется карпами и при работе с этим видом азотистый баланс может быть определен безошибочно. При использовании роторных испарителей вместимостью до 50 л с постоянным подтоком получаемые в результате сбора, концентрирования и анализа прошедшей через ловушку воды значения экскретируемого рыбой азота вряд ли вызывают сомнения. В дальнейшем метод можно использовать также и при работе с рыбами, которые экскретируют в значительных количествах мочевину.

Некоторые исследователи (Zeitoun et al., 1973; Rumsey and Ketola, 1975) считают фактическое отложение белка пищи, определяемое как отношение отложения белка в тканях (разность между конечным и начальным содержанием белка) к белку пищи, простым и полезным в практической работе показателем. Хотя этот показатель не позволяет установить потребности в белке, с его помощью можно получить те же относительные оценки содержания различных белков, которые находятся с помощью более сложных методов. Если бы один из методов оценки качества белков стал общепринятым, это позволило бы избежать некоторых различий в условиях проведения опытов. К таким различиям относятся содержание белка в рационах, калорийность корма, продолжительность эксперимента, количество потребляемого корма, влияние условий внеш-

ней среды. Изменчивость таких факторов, как видовая принадлежность рыб и температура, неизбежна, но постоянство остальных параметров было бы весьма полезным. Так, оптимальное содержание белка в рационах не столь различно для разных видов рыб (Cowey, 1975), и 40% сырого протеина в рационах удовлетворяют потребности большинства исследованных к настоящему времени видов. Таким же образом легко можно нормировать калорийность кормов и продолжительность экспериментов. При отсутствии кормления *ad libitum* величины рационов должны быть точно установлены. Поскольку качество белка в лучшем случае является неспецифической оценкой, необходимо устранить, насколько это возможно, колебания экспериментальных условий, что позволит сравнивать результаты, получаемые с различными белками и разными видами рыб.

## 2. Результаты

При кормлении всеядных наземных млекопитающих кормами с высоким содержанием белка получаемые величины биологической ценности весьма сходны. Так, Миллер и Пейн (Miller and Payne, 1961) показали, что значения коэффициента усвоения белка мясокостной муки, казеина и клейковины пшеницы крысами были сходными, когда содержание белка в корме составляло 40% общей калорийности, но значительно различались при низком уровне содержания белка в корме (10% общей калорийности), когда аминокислоты являлись лимитирующим фактором. Очевидно, при высоком уровне потребления белка потребность крыс в незаменимых аминокислотах удовлетворялась даже белками с низкой пищевой ценностью (за исключением таких белков, как желатина и казеин, в которых незаменимые аминокислоты совершенно отсутствуют).

Коуи (Cowey, 1975) показал, что у рыб в отличие от всеядных млекопитающих различия в пищевой ценности белков пищи очевидны даже при высоком уровне потребления белка. Это стало ясным уже из результатов, полученных Огино и Ченом (Ogino and Chen, 1973) на карпе и Коуи с сотрудниками (Cowey et al., 1974a) на морской камбале (*Pleuronectes platessa*). Сходные различия (табл. II) в пищевой ценности белков проявляются при кормлении радужной форели (*Salmo gairdneri*) казеином и изолированным рыбным белком (содержание белка в рационе 40%) (Rumsey and Ketola, 1975). Эти различия в пищевой ценности белков при высоком уровне их содержания в рационах объясняются, несомненно, высокими потребностями рыб в незаменимых аминокислотах. Большинство применяемых в настоящее время методов качественной оценки питательной ценности белка для рыб позволяют с различной степенью точности определить удержание азота (некоторые методы позволяют оценить перевариваемость и потребности поддерживающего обмена, другие — нет); при этом методы определения ценности белков должны быть унифицированы. Заслуживает внимания тот факт, что заметно различающиеся величины пищевой ценности получены для одного-двух белков на разных видах рыб. По данным Рамсея и Кетолы (1975), пищевая ценность изолированного рыбного белка, скармливаем-

мого атлантическому лососю *Salmo salar*, была относительно высока, а Коуи с сотрудниками (1974а) получил более низкие значения для этого же белка, скармливаемого морской камбале. Была показана высокая пищевая ценность казеина для радужной форели и карпа, но этот же белок имел более низкую пищевую ценность для атлантического лосося (см. табл. II). Пока еще рано пытаться объяснить эти различия, так как количественные данные о потребностях указанных видов рыб в незаменимых аминокислотах отсутствуют; кроме того, как уже отмечалось, эти потребности в значительной степени зависят от вида рыб.

Однако в общих чертах проведенные исследования пищевой ценности сходных белков показали, что белок рыбной муки или изолированный рыбный белок по пищевой ценности превосходит белок из других источников, например из зерновых злаков, и некоторые клеточные белки (Nose, 1971; Cowey et al., 1971; Orme, Lemm, 1973; Ogino, Chen, 1973; Windell et al., 1974). Абсолютные величины пищевой ценности, полученные для разных белков с помощью различных методов, значительно варьируют, однако белки рыбной муки по пищевой ценности значительно превосходят все другие белки независимо от метода определения.

### **3. Кормовая ценность рыбного белка**

Высокая биологическая ценность рыбной муки привела к тому, что потребность в ней в условиях интенсивного рыбоводства значительно возросла. Предпринимались многочисленные попытки полностью или частично заменить рыбную муку другими белками, но до самого последнего времени в этих опытах темп роста выращиваемых рыб был низким. Так, при замене в рационе канального сомика (*Ictalurus punctatus*) муки из менхеден (35% белка) соевой мукой весовой прирост рыб снизился со 188 до 130% (Andrews and Page, 1974); замена половины рыбной муки соевой мукой привела к менее значительному снижению весового прироста (168%). Андрюс и Пейдж установили, что серосодержащие аминокислоты и лизин являются основными лимитирующими рост аминокислотами для канального сомика, содержащегося на рационах с соевой мукой. Этот вывод, вероятно, был сделан на основании данных по количественным потребностям в аминокислотах чавычи. Однако добавка к рационам (в которых рыбная мука была полностью заменена соевой) лизина (до уровня 1,9% в корме) и серосодержащих аминокислот (до общего их содержания в корме 3,08—4,52%) не привела к увеличению темпа роста рыб.

В связи с тем что добавка к содержащим соевую муку кормам недостающих аминокислот не привела к увеличению темпа роста рыб до уровня, наблюдавшегося при питании рыб кормом, содержавшим муку из менхеден, Андрюс и Пейдж решили идентифицировать фактор роста в муке из менхеден. Однако добавка к кормам, содержавшим соевую муку, жирорастворимых, водорастворимых и минеральных фракций из муки менхеден не оказала влияния на темп роста сомиков. Только после того как в рацион ввели осадок, оставшийся после эфирной или хлороформ-метаноловой экстракции муки менхеден, подопытные рыбы по темпу роста догнали контрольных.

Неспособность лизина и серосодержащих аминокислот повысить

Таблица II. Пищевая ценность белков для различных видов рыб

Вид	Источник белка	Содержание белка в корме, г/100 г
Salmo gairdneri	Казеин	До 53,5
	Сиговая мука	До 37,2
Cyprinus carpio	Соевая мука	До 35,3
	Казеин	43
	Сиговая мука	43
Salmo salar	Мука из клейковины пшеницы	43
	Казеин	40
	Казеин + аминокислоты	40
	Изолированный рыбный белок	40

пищевую ценность корма, содержащего соевую муку, можно объяснить: присутствием в свободной от липидов и золы белковой фракции факторов роста, хотя они и не были обнаружены при анализе рыбной муки (например, Regier et al., 1974); низкой биологической доступностью других аминокислот в соевой муке; наличием тонкого аминокислотного баланса аминокислот в рыбной муке; неэффективной утилизацией метионина и лизина в свободном состоянии канальным сомиком.

Последнее объяснение следует исключить, так как увеличение темпа роста в результате введения в рационы кристаллических аминокислот наблюдалось не только для канального сомика (Durgee and Halver, 1970), но и для других рыб. Однако в данном эксперименте все или большинство аминокислот были добавлены в кристаллической форме и должны были быстро абсорбироваться и более или менее одновременно включиться в белковый синтез. Когда всего одна или две аминокислоты используются в качестве добавок к белку рационов, эти аминокислоты ассимилируются рыбами значительно быстрее, чем аминокислоты, связанные пептидными связями в белке рационов. В связи с этим концентрация таких добавочных аминокислот в тканях может быстро возрасти и они могут быть катаболизированы вместо того, чтобы участвовать в синтезе белка, так как этот процесс требует присутствия нескольких аминокислот одновременно. В связи с этим было бы интересно проследить в эксперименте, подобном эксперименту, поставленному Андриусом и Пейджем, эффект замедления высвобождения добавочных аминокислот в кишечнике. Это может быть успешно выполнено с помощью микрокапсулирования или с применением рационов с добавлением свободных аминокислот и смеси протеаз.

В противоположность данным Андриуса и Пейджа Рамсей и Кетола (Rumsey and Ketola, 1975) зарегистрировали заметное возрастание темпа роста радужной форели, когда в рацион, содержащий соевую муку (40% сырого протеина), были добавлены свободные аминокислоты. Целью эксперимента было увеличение содержания аминокислот в белковом (соевая мука) компоненте до уровня, свойственного белкам тушки форели,

Использованные методы	Пищевая ценность, %	Источник
Определение биологической ценности	50,8	Nose, 1971
То же	44,5	Nose, 1971
»	25,0	Nose, 1971
»	63	Ogino and Chen, 1973
»	64	Ogino and Chen, 1973
»	39	Ogino and Chen, 1973
Определение эффективности удержания белка	13	Rumsey and Ketola, 1975
То же	24	Rumsey and Ketola, 1975
»	24	Rumsey and Ketola, 1975

белкам зрелых ооцитов форели или изолированному рыбному белку. Было приготовлено девять рационов, которые помимо основного набора незаменимых аминокислот включали либо по одной (четыре рациона), либо по две (два рациона), либо больше аминокислот (три, пять и восемь аминокислот в каждом из трех остальных рационов).

Только те группы форели, в корм которых входили пять (метионин, лейцин, лизин, валин и треонин) или восемь (метионин, лейцин, лизин, валин, треонин, гистидин, триптофан, тирозин) дополнительных аминокислот, росли значительно лучше, чем контрольные рыбы, которые содержались на рационах с соевой мукой. Темпы роста форели, содержащейся на рационах с двумя дополнительными аминокислотами, достоверно не различались. Рамсей и Кетола интерпретировали свои результаты в том смысле, что необходимые для сеголетков форели аминокислоты близки по составу к аминокислотам изолированного рыбного белка или белка икры форели. Еще одно объяснение может заключаться в том, что аминокислоты соевой муки не сбалансированы по составу, это снижает темп роста рыб, который может быть увеличен добавлением специфических аминокислот.

Рамсею и Кетолу удалось воспроизвести свои результаты в сходном эксперименте, в котором было показано, что казеин — менее полноценный источник белка, чем изолированный рыбный белок, для поддержания весового прироста и высокой степени утилизации белка молодью форели. Добавление к казеину аргинина, лизина, цистина, метионина, треонина и триптофана (до достижения сходства по общему составу аминокислот с изолированным рыбным белком) привело к значительному увеличению весового прироста у молоди форели, а утилизация белка возрастала до уровня, эквивалентного уровню утилизации изолированного рыбного белка.

Результаты, полученные Рамсеем и Кетолой, очень важны, так как они показывают, что биологическая ценность двух белков заметно повышается множественными добавками аминокислот. Вероятно, ценность некоторых других белков может быть увеличена аналогичным

способом. В этом случае, рыбная мука перестанет быть основным источником белка в рыбных кормах. Объяснения этого результата самими исследователями менее убедительны, так как вызывают вопрос, почему добавление к белковым компонентам рациона только первой или только первой и второй из наиболее недостающих аминокислот не вызывает повышения темпа роста или возрастания уровня утилизации белка рыбами. Биологическая ценность белка определяется наиболее недостающей в нем аминокислотой, устранение этого дефицита должно повысить биологическую ценность белка. Взаимозаменяемость нескольких белков корма основана именно на этой концепции биологической ценности. Вместе с тем избыток дополнительно вводимых в рацион аминокислот приводит к тому, что те аминокислоты, которые не сразу используются в белковом синтезе, катаболизируются.

Трудно допустить, что соевая мука (и, вероятно, по тем же причинам и казеин) содержит непропорциональное количество аминокислот, особенно если учесть, что как соевая мука, так и казеин обеспечивают достаточно хороший прирост многих видов рыб. Отрицательное влияние некоторого дисбаланса аминокислотного состава корма обычно проявляется только в тех случаях, когда всеядные птицы и млекопитающие получают корма с низким содержанием несбалансированных белков (Harper et al., 1970). Рамсей и Кетолд в своей работе ссылаются на эксперименты по кормлению домашних птиц как на доказательство того, что добавление к казеину свободных аминокислот улучшает его усвояемость, но эти эксперименты (например, Dean and Scott, 1965) нисколько не противоречат тому, что биологическая ценность казеина для цыплят может быть увеличена добавлением к нему только одной (наиболее недостающей) аминокислоты. Основной целью этих экспериментов было не повышение усвояемости казеина, а количественная оценка пищевых потребностей цыплят в аминокислотах (казеин составлял всего 10% белка рациона из общего содержания в нем 18% сырого протеина). В то же время пока трудно дать физиологическое объяснение тому факту, что добавление к рациону основной недостающей аминокислоты не повышает биологической ценности белков, а введение нескольких аминокислот оказывает заметный положительный эффект. Чтобы получить удовлетворительное объяснение этому, вероятно, необходимо больше знать о метаболизме аминокислот у рыб и особенно о факторах, контролирующих этот процесс.

Хо с сотрудниками (Cho et al., 1974) показал, что содержание сельдевой муки в рационах для радужной форели может быть уменьшено (с 35 до 18% с заменой соответствующим количеством соевой муки) без соответствующего снижения уровня утилизации белка корма. Однако при изъятии из первоначального рациона продуктов ферментации, муки из клейковины злаков и муки из люцерны (содержание сельдевой муки оставалось на уровне 35%, а содержание соевой муки и высевок из пшеничных отрубей повышалось) темп роста рыб значительно возрастал.

Таким образом, основной заслугой Хо с сотрудниками является упрощение первоначального рациона, так как замена половины сельдевой муки в упрощенном и улучшенном рационе соевой мукой вызывает значительное снижение его пищевой ценности.

## В. КАЛОРИЙНОСТЬ ПИЩИ И УТИЛИЗАЦИЯ БЕЛКА

В отличие от птиц и млекопитающих, расходующих много энергии на поддержание температуры тела, энергетические потребности рыб сравнительно невелики. В связи с этим на первый взгляд может показаться, что превращение энергии у рыб должно происходить более эффективно, чем у теплокровных животных. Проведенное недавно сравнение эффективности превращения энергии у гомойотермных и пойкилотермных животных (цыпленок и карп) (Nijkamp et al., 1974) показало, что к растущим животным это не относится. Из табл. III видно, что в то

Таблица III. Утилизация энергии пищи цыпленком и карпом\*

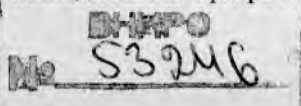
Утилизация энергии	Цыпленок	Карп
На поддержание массы тела, ккал/кг <sup>0.75</sup>	85	13—14
На суточный прирост, ккал/кг <sup>0.75</sup>	90—124	20—24
Общая эффективность превращения энергии, %	30	27

\* Nijkamp et al., 1974.

время как потребности цыпленка в энергии на поддержание температуры тела приблизительно в 5 раз выше, чем у карпа (при 23°C), энергия прироста на единицу массы тела у птицы также примерно в 5 раз выше, чем у рыбы. Таким образом, коэффициент общей эффективности превращения энергии у обоих животных примерно одного порядка. Кроме того, максимальная величина отношения усвоенного азота к потребленному у карпа составляет около 30%, а у цыпленка — обычно превышает 50% (Nijkamp et al., 1974). Блекстер (Blaxter, 1975) отметил, что рыбоводство (в отличие от рыболовства) является выгодным для человека с точки зрения затраты усилий. К этому можно добавить, что в условиях перелова многих естественных популяций роль искусственного выращивания рыб постоянно возрастает.

Зависимость между содержанием энергии и белка в рационах была исследована для разных видов рыб (Ringrose, 1971; Lee and Putnam, 1973; Page and Andrews, 1973; Cowey et al., 1975a; Takeda et al., 1975). Выявленные в результате этих исследований тенденции и некоторые выводы сводятся к следующему: увеличение отношения усвоенной энергии к усвоенному белку приводит к интенсификации отложения липидов в теле рыб; увеличение содержания энергии в рационе при постоянном содержании в нем белка приводит к повышению эффективности питания; эффективность усвоения белка отрицательно коррелирует с отношением содержания белка рациона к его калорийности; крахмал (или декстрин), содержащийся в рационе в количестве, не превышающем 25%, эффективен в качестве источников энергии; рыбы питаются для того, чтобы удовлетворять свои потребности в энергии.

Подробное сравнение результатов различных работ затруднительно не только потому, что изучались разные виды рыб, но и потому, что часто различные исследователи при работе с рыбами использовали раз-



ные оценки метаболизируемой энергии отдельных компонентов корма. Так, Рингроуз (1971) использовал величины метаболизируемой энергии корма, которые приняты в птицеводстве; Ли и Патнем (1973) использовали оценки, принятые при работе с млекопитающими (4 ккал/г углеводов, 4 ккал/г белка и 9 ккал/г жира), но отметили, что крахмал содержит 90% углеводов, а смесь казеина и желатинины 90% белка; Пейдж и Андриус определяли перевариваемость рациона (с использованием инертного индикатора  $\text{Cr}_2\text{O}_3$ ) наряду с непрямой калориметрией для оценки метаболизируемой энергии компонентов рациона; Смит (Smith, 1971) при исследовании метаболизма использовал специальные камеры и непрямую калориметрию.

Сравнивая энергетическую ценность различных рационов, Пейдж и Андриус расчислили усвояемую энергетическую ценность крахмала злаков, скармливаемого канальному сомику, и получили величину 2,7 ккал/г (25% крахмала в рационе). Это сравнимо с величинами 2,24 ккал/г для пищевого крахмала и 0,72 ккал/г для сырого крахмала (50% крахмала в рационе); величины, полученные Смитом, для глюкозы и декстрина составили 3,12 и 3,03 ккал/г соответственно. Величина 6,78 ккал/г усвояемой энергии жира (Page and Andrews, 1973) значительно ниже той, которая обычно соответствует этому классу веществ.

По данным Пейджа и Андриуса (1973), невозможно (сравнив энергетическую ценность различных рационов) вычислить усвояемую энергетическую ценность белка главным образом потому, что в их опытах белковые компоненты в рационах изменялись несоразмерно. Кстати, их утверждение о том, что во всех использованных ими рационах поддерживался постоянный аминокислотный баланс, по всей вероятности, неверно.

Смит (Smith, 1971) в опытах с радужной форелью нашел, что усвояемая энергетическая ценность белка равна 4,5 ккал/г; эта величина велика по сравнению с соответствующими величинами, полученными для млекопитающих. Смит объяснил это тем, что основным конечным продуктом азотистого обмена является аммиак (см. Cowey and Sargent, 1972). Более поздние данные по этому вопросу (Brett and Zala, 1975) показали, что во время голодания у нерки (*Oncorhynchus nerka*) мочевины выделялась со средней скоростью 2,2 мг N/(кг·ч), аммиак — со скоростью 8,2 мг N/(кг·ч); после возобновления питания скорость выделения мочевины у рыб не изменялась, а скорость выделения аммиака возрастала до 35 мг N/(кг·ч) спустя 4 ч после начала питания, но затем снижалась. Другим фактором, влияющим на величину метаболизируемой энергии белка, является специфическое динамическое действие пищи.

Конечной целью всех исследований с использованием отношений содержания белка к калорийности пищи является установление зависимости между концентрацией белка в рационах и их калорийностью, которую можно было бы использовать при составлении рецептов для получения высоких весовых приростов у выращиваемых рыб. В частности, Рингроуз (1971) установил, что при выращивании американского гольца *Salvelinus fontinalis* требуется 7,5 ккал метаболизируемой энергии на каждый грамм белка в рационе; из данных, полученных Такедой с сотрудниками (Takeda et al., 1975) на желтохвосте (*Seriola quinqueradiata*),

следует, что максимальное удержание белка достигается при потреблении кормов, обеспечивающих 9,0 ккал метаболизируемой энергии на каждый грамм белка; максимальное удержание энергии рыбами наблюдалось на рационах, содержащих 7,0 ккал на каждый грамм белка.

При обсуждении вопроса о соотношении между содержанием белка и калорийностью рационов следует также упомянуть о необходимости выявления энергетической доли белка. Белок одновременно является и веществом, идущим на построение тканей тела, и источником энергии. Следовательно, повышение калорийности рационов приводит не только к возрастанию энергии, получаемой рыбой с кормом, но и к уменьшению отношения энергии белка к общей энергии. Оба эти фактора, вероятно, определяют азотистый баланс, и их влияние, хотя и взаимозависимое, может проявляться раздельно. Недопоминание этого момента привело к появлению необоснованных заявлений типа «увеличение содержания белка при постоянной энергии ... всегда приводит к повышению эффективности питания» (Page and Andrews, 1973). Фактически уровни энергии в рационах, использовавшихся в экспериментах Пейджа и Андриуса, не были постоянными, а составляли 1878 против 2941 ккал/кг и 2330 против 3343 ккал/кг, т. е. вторые рационы в каждой паре отличались повышенным содержанием белка. В связи с этим необходимо подчеркнуть, что при уровнях, превышающих поддерживающий обмен, и при постоянной плотности энергии рационов действует закон уменьшения отдачи, т. е. увеличение содержания белка в рационах приводит к снижению эффективности утилизации белка.

Лишь немногим исследователям удалось использовать в экспериментах достаточно различающиеся по общей калорийности и калорийности белка рационы, что необходимо для получения достоверных соотношений этих величин, обеспечивающих быстрый рост рыб. Результаты, полученные Ли и Патнемом (1973), являются наиболее полными. Мы пересчитали калорийность использованных ими рационов, принимая величину калорийности белка равной 4,5 ккал/г, но сохранив при этом использованные авторами показатели содержания углеводов в крахмале и содержания белка в казеине и желатине (табл. IV). Величины удержания белка не были приведены в работах Ли и Патнема, и их пришлось рассчитать на основании других представленных ими данных. Примечательно, что эти величины оказались значительно выше тех, о которых упоминалось ранее в работе Ниджкампа с сотрудниками (1974).

В рамках своего эксперимента (35—53% белка; 300—450 ккал/100 г) Ли и Патнем не выявили достоверных различий в весовом приросте радужной форели, содержание белка и калорийность рационов были низкими. Зависимость между удержанием белка и отношением калорийности белка к общей калорийности рациона выражается уравнением:

$$N = 51,76 - 0,27P \quad (r = -0,849; \quad P < 0,01),$$

где  $N$  — удержание белка;  $P$  — калорийность белка, %.

Для рационов с высокой калорийностью (450 ккал/100 г) выведено следующее уравнение:

$$N = 68,98 - 0,69P \quad (r = -0,999; \quad P < 0,001).$$

**Таблица IV.** Влияние состава рационов и отношения калорийности белка к общей калорийности корма на усвояемость белка радужной форелью\*

Общая калорийность рационов, ккал/100 г	Содержание белка в рационе, г/100 г	Калорийность белка, % общей калорийности рационов	Удержание белка**	$K_2$ ***
312	35	46	37,0	2,28
316	44	57	36,9	2,27
320	53	67	34,6	2,10
384	35	38	39,7	2,28
388	44	46	39,8	2,47
392	53	55	36,9	2,29
456	35	32	45,5	2,97
460	44	39	42,0	2,70
464	53	46	36,9	2,43

\* Пересчитано по данным Ли и Патнема (1973).

\*\* Отношение усвоенного белка к потребленному, умноженное на 100.

\*\*\* Эффективность усвоения белка [отношение прироста живого веса (в г) к весу потребленного с пищей белка (в г)]. — *Прим. авт.*

В работах советских авторов используется коэффициент  $K_2$  (коэффициент роста второго порядка по В. С. Ивлеву, 1939), показывающий степень использования на рост ассимилированной части потребленной пищи. — *Прим. ред.*

Приведенные уравнения позволяют прогнозировать усвоение белка радужной форелью, получавшей рационы со сравнительно широким диапазоном содержания белка и (в первом случае) плотности энергии в кормах. Уравнения позволяют в приближенном виде установить оптимальное соотношение между калорийностью белка и общей энергией используемых в практике рационов.

### Г. СИНТЕЗ БЕЛКА

Сравнительно мало внимания уделялось изучению биосинтеза белка у рыб, хотя недавние работы Хачемейера (см. ниже) позволяют предполагать, что при изучении механизмов биосинтеза белка у водных животных могут быть получены интересные данные.

Джеким и Лярош (Jackim and LaRoche, 1973) изучали включение  $^{14}\text{C}$ -лейцина, введенного внутривентриально, в белки мышц *Fundulus heteroclitus*. Включение аминокислоты в белок возрастало с повышением температуры вплоть до достижения критической величины при 26—29°C, после чего оно резко снижалось; в этих экспериментах рыб до начала опыта акклимировали к различным температурам в течение 17—21 дня. Включение аминокислоты в белок снижалось при голодании рыб, когда концентрация растворенного в воде кислорода становилась менее 2,5 мг/л и при стрессовых воздействиях (содержание рыб в малых объемах воды). Инъекции инсулина интенсифицировали включение аминокислоты в белок, но физические нагрузки, содержание в темноте, размер рыб и их пол не оказывали заметного влияния. В обсуждаемой работе  $^{14}\text{C}$ -лейцин вводили рыбам вместе с большим количеством немеченого лейцина для того, чтобы компенсировать возможные изменения в аминокислотном пуле при различных воздействиях. Объем аминокислотного

пула тем не менее прямо не определялся и изменение объема пула других (помимо лейцина) незаменимых аминокислот может повлиять на наблюдавшуюся скорость включения лейцина в белки, особенно если такие аминокислоты лимитируют скорость биосинтеза белка.

Главной задачей Хачемейера было решить вопрос «может ли контроль за синтезом белка обеспечить увеличение эффективности действия ферментов дыхательного обмена и других механизмов, ответственных за физиологическую адаптацию к низкой температуре» (Haschemeyer, 1969 b). Он изучал включение радиоактивных аминокислот (лейцина, фенилаланина или смеси аминокислот, инъецированных в воротную вену) в белки печени рыбы-жабы *Opsanus tau*. В процессе работы использовались методы, позволяющие одновременно измерять поступление L-аминокислоты, ее активацию и включение в синтезируемые полипептидные цепи в печени *in vivo*. В результате Хачемейеру и Перселу (Haschemeyer and Persell, 1973) удалось показать, что общая скорость синтеза белка в печени рыбы-жабы, измеренная при 24°C после акклимации при близкой температуре (22°C), составляла 1,6 мг на 1 г печени в час, т. е. примерно  $\frac{1}{5}$  скорости синтеза белка в печени млекопитающих. На основании этого авторы пришли к выводу, что с учетом различия в температуре и концентрации рибосом система синтеза белка в печени рыбы-жабы, по уровню содержания веществ, вовлеченных в контроль темпа удлинения цепей, вполне сравнима с таковой в печени млекопитающих.

Относительно температурной компенсации показано, что в тех случаях, когда скорость белкового синтеза определяли при заданных температурах (24 или 11°C), у рыб, акклимированных к 11°C, скорость белкового синтеза в печени была приблизительно на 50% выше, чем у рыб, акклимированных к 22°C, независимо от выбранной для измерений температуры (Haschemeyer and Persell, 1973). Ранее Хачемейер (Haschemeyer, 1969 a) показал, что скорость биосинтеза белка контролируется на стадии удлинения полипептидной цепи, и предположил, что повышение скорости биосинтеза у акклимированных к низкой температуре рыб сопровождается увеличением содержания энзима (удлинения полипептидной цепи I), который способствует связыванию единиц аминоксил-тРНК на распознающих участках кодона (Haschemeyer, 1969 b). В конечном счете было показано, что ни скорость аккумуляции аминокислот в печени, ни скорость образования единиц аминоксил-тРНК не лимитируют скорости биосинтеза белка (Haschemeyer and Persell, 1973).

Известно, что содержание белка в плазме крови рыб не изменяется по сезонам года при изменениях температуры. В соответствии с этим Хачемейер (Haschemeyer, 1973) показал, что по содержанию циркулирующих в плазме белков акклимированные к холодной и теплой воде рыбы не различаются между собой. Более того, оборачиваемость белков плазмы при адаптации рыб к низкой температуре изменяется незначительно ( $t_{1/2} = 9,2 \pm 2,1$  дня при температуре акклимации 20°C и  $t_{1/2} = 8,0 \pm 1,0$  дня при температуре —10°C). Хачемейер (1973) сделал вывод, что в условиях повышенной скорости биосинтеза белка в печени контроль за уровнем циркулирующего в плазме белка осуществляется на стадии между завершением биосинтеза и секрецией белка. Скорость расщепления циркулирующего в плазме белка неизменна. Было бы

весьма интересно продолжить эти исследования для выяснения влияния акклимации к низкой температуре на те структурные белки печени, например аминотрансферазы, которые не секретируются клетками печени.

#### Д. КАТАБОЛИЗМ АМИНОКИСЛОТ

В то время как углеводы могут откладываться в виде гликогена в печени или в мышцах, а жир — в виде триацилглицериннов в различных жировых тканях, у животных нет такой структуры или органа, в котором поступающий с кормом избыточный белок мог бы запастись в больших количествах. Этот белковый обмен отличается от углеводного и жирового. Лабильный белок мягких тканей (печени, кишечника, почек) количественно варьирует в зависимости от состояния азотистого баланса, но когда мягкие ткани насыщены белком, любые аминокислоты, ассимилируемые сверх необходимого для непосредственного синтеза белка уровня, дезаминируются и остаточный углерод либо окисляется, либо запасается в виде жира (липогенез) или углеводов (глюконеогенез).

Скорость расщепления аминокислот у всеядных млекопитающих определяется двумя факторами, которые, как считают, осуществляют и приблизительный, и точный контроль над этими процессами (Krebs, 1972). Приблизительный контроль включает заметное увеличение активности (или концентрации) ферментов аминокислотного расщепления при адаптации животных к рационам с высоким содержанием белка. Точный контроль осуществляется посредством констант Михаэлиса ( $K_m$ ) участвующих ферментов; ферментативный катализ будет проходить медленнее, если концентрация субстрата в ткани ниже, чем величина  $K_m$  соответствующего фермента, но скорость его резко возрастет, когда концентрация субстрата (например, после потребления пищи) становится равной величине  $K_m$  фермента или превышает ее.

У всеядных млекопитающих содержание многих расщепляющих аминокислоты ферментов возрастает в несколько раз при переводе животных с рациона с низким содержанием на рацион с высоким содержанием белка. Это особенно характерно для ферментов, которые расщепляют незаменимые аминокислоты; очень низкие концентрации этих ферментов наблюдаются в те периоды, когда необходимо сохранение незаменимых аминокислот при ограниченном поступлении пищевого белка. Кроме того, содержание всех ферментов цикла мочевины прямо пропорционально суточной динамике потребления белка крысами (Schimke, 1962). Сходная реакция на ферменты цикла мочевины наблюдается также у аланинаминотрансферазы и аспартатаминотрансферазы, но, что интересно, концентрация глутаматдегидрогеназы, которая, как считают, обеспечивает приблизительно половину содержащегося в мочеvine азота, не меняется при изменении количества потребляемого животными белка.

Для рыб имеется очень мало сравнимых данных. Тем не менее реакция, сходная с наблюдаемой у млекопитающих, на два фермента, участвующих в расщеплении гистидина, обнаружена у карпа (Sakaguchi and Kawai, 1970). Активность гистидиндеаминазы и урокиназы у карпов, получавших рационы, содержавшие 80% казеина, составляла соответст-

венно 19,2 и 21,8 мкмоль/ч на 1 г ткани, а активность этих ферментов у карпов, получавших рационы с 5% казеина, уменьшалась соответственно до 2,0 и 4,8 мкмоль/(ч·г). При добавлении к рациону с низким содержанием казеина гистидина (2,7%) активность ферментов была промежуточной — 4,6 и 12,9 мкмоль/(ч·г) соответственно. Последнее наблюдение несколько неожиданно, поскольку обычно у животных, получающих ограниченное количество белка, не происходит ферментной индукции, а 5% казеина в рационе — весьма незначительное количество белка для рыб. В более поздней работе этих же авторов (Sakaguchi and Kawai, 1974) было показано, что активность гистидиндеаминазы и урокиназы может быть индуцирована в печени карпа с помощью внутривентральных инъекций (три дозы с интервалом в 12 ч) гистидина; сходные инъекции урокиназы не изменяли активности урокиназы. Можно предположить, что индукция активности и гистидиндеаминазы, и урокиназы в печени карпа зависит в основном (или исключительно) от поступления гистидина. Это противоречит данным об индукции активности треониндегидрогеназы у крыс, для которых необходимо присутствие в рационах четырех незаменимых аминокислот — треонина, валина, метионина и триптофана (Mauron et al., 1973).

Коуи с сотрудниками (Cowey et al., 1974 b) не обнаружил значительных изменений общей активности глутаматдегидрогеназы, аспартат-аминотрансферазы или аланинаминотрансферазы в печени морской камбалы, содержащейся в течение нескольких недель на рационах с высоким и низким содержанием белка. Нагаи и Икеда (Nagai and Ikeda, 1973) также не смогли выявить сколько-нибудь заметного влияния содержания белка в рационах на активность этих аминотрансфераз в печени карпа. Следует отметить, что все эти ферменты дезаминируют заменимые аминокислоты и аминотрансферазы имеют другие (помимо расщепления аминокислот) важные функции (например, транспорт четырех углеродных единиц между митохондриями и цитозолем).

Отсутствие влияния различного количества потребляемого с пищей белка на глутаматдегидрогеназную активность неожиданно, поскольку рыбы экскретируют азот главным образом в виде аммиака, большая часть которого образуется в результате трансдезаминирования (Forster and Goldstein, 1969; Watts and Watts, 1974), в котором глутаматдегидрогеназе принадлежит основная роль. Глутаматдегидрогеназа является аллостерическим ферментом, и, возможно, возрастание ее активности у млекопитающих и рыб, получавших рационы с высоким содержанием белка, происходит из-за аллостерических эффектов (высокая концентрация АДФ или изменение концентрации пиридиновых нуклеотидов, связанное с изменением митохондриальной активности); эти воздействия не принимались во внимание ни Шимке (1962), ни Коуи с сотрудниками (1974 b). Другим объяснением может быть то, что глутаматдегидрогеназа — не основной фермент процесса образования аммиака, так как Макгивен и Чеппел (McGivan and Chappel, 1975) недавно пришли к заключению, что основная функция этого фермента — запасание азота. Если это так, то большая часть экскретируемого рыбой аммиака образуется не трансдезаминированием, а иным путем, например, через пурин-нуклеотидный цикл (Lowenstein, 1972), но пока имеется мало данных

Таблица V. Активность ферментов, участвующих в образовании аммиака, в тканях радужной форели\*

Фермент	Печень	Почки	Жабры	Мышцы
Глутаматдегидрогеназа**	0,95 ± 0,17	0,78 ± 0,13	0,31 ± 0,06	Не выявлена
Глутаминаза	3,37 ± 0,99	1,93 ± 0,15	2,07 ± 0,14	Не выявлена
АМФ-дезаминаза	Не выявлена	Не выявлена	9 ± 4	226 ± 45

\* Данные из работы Уолтона и Коуи (Walton and Cowey, 1977). Активность выражена в микромолях на грамм сырой массы ткани в минуту при 15°С.

\*\* Деаминация глутамата в отсутствие АДФ.

о том, насколько активно происходит образование аммиака таким путем в печени, где осуществляется основное расщепление аминокислот. Активность протекания реакций образования аммиака в различных тканях радужной форели показана в табл. V. Из таблицы видно, что деаминация аминокислот в печени (орган, где происходит постдесорбция аминокислот) происходит при участии глутаматдегидрогеназы, в то время как катаболизм в мышцах осуществляется через пуринонуклеотидный цикл.

Наличие тонкого контроля катаболизма аминокислот (посредством  $K_m$ ) было убедительно доказано на всеядных млекопитающих (Krebs, 1972). Концентрации большинства аминокислот в тканях в норме ниже чем 1 мМ, а величины  $K_m$  расщепляющих аминокислоты ферментов миллимолярны или более высокие. Это препятствует расщеплению аминокислот, но любое увеличение концентрации аминокислот (например, постдесорбционное и/или связанное с повышенным потреблением белка с пищей) приведет к ускоренному расщеплению. Содержание аминокислот в тканях рыб может варьировать в зависимости от видовой принадлежности, но недавние анализы на канальном сомике (Wilson and Roe, 1974) показали, что в печени, жабрах и почках оно превышает 1 мМ. Пока нет данных о величинах  $K_m$  ферментов, деаминирующих аминокислоты у рыб, но другим фактором, влияющим на катаболизм аминокислот у холоднокровных животных, является температура. При понижении температуры воды истинные величины  $K_m$  для многих ферментов рыб, как правило, уменьшаются (Hochachka and Somero, 1973), хотя большая часть данных по этому вопросу в настоящее время получена на гликолитических ферментах. Увеличение средства энзим — субстрат для компенсации ненасыщенных концентраций субстратов приводит к пропорциональному уменьшению скоростей реакций с увеличением температуры. Совокупное влияние изменения температуры среды на метаболическое расщепление аминокислот зависит от того, изменяются ли величины  $K_m$  ферментов, деаминирующих и активирующих аминокислоты, в сходном направлении и в сходных пропорциях. От этого, несомненно, будет зависеть оптимальная температура выращивания определенного вида рыб.

Адаптация метаболизма крыс к различному количественному потреблению белка с помощью описанных выше механизмов продемонст-

рирована в экспериментах, в которых прослежено окисление меченых изотопами незаменимых и заменимых аминокислот. Так, Макферлейн и Холт (McFarlane and von Holt, 1969) вводили внутривентриально меченые по  $^{14}\text{C}$  аминокислоты крысам, получавшим перед этим рационы с высоким и низким содержанием белка; в последующие 3 ч в выдыхаемом животными воздухе регистрировали содержание  $^{14}\text{CO}_2$ . Заменимые аминокислоты (глутаминовая кислота и аланин) быстро окислялись независимо от уровня потребления белка крысами; однако окисление незаменимых аминокислот (лейцина и фенилаланина) было замедленным у животных, получавших корм с низким содержанием белка. Таким образом, крысы способны задерживать незаменимые аминокислоты в организме в тех случаях, когда их потребности не удовлетворяются рационом.

Сходные эксперименты были проведены на морской камбале и тюрбо. Результаты, полученные на тюрбо, представлены в табл. VI и VII.

**Таблица VI.** Включение меченых L-[ $^{14}\text{C}$ ]-лейцина, L-[ $^{14}\text{C}$ ]-фенилаланина, L-[ $^{14}\text{C}$ ]-аланина и L-[ $^{14}\text{C}$ ]-глутаминовой кислоты *in vivo* в белок печени, белок тушки и углекислый газ у тюрбо, содержащихся на рационах с низким или высоким содержанием белка\*

Аминокислота	Содержание белка в рационе, г/100 г	Окисление в виде $^{14}\text{CO}_2$ (в % радиоактивности введенной дозы)	Включение в белок печени	Включение в белок тушки
Лейцин	6	23,5	1,1	13,6
	50	28,9	0,9	13,7
Фенилаланин	6	24,1	0,9	11,4
	50	19,9	1,1	13,7
Глутаминовая кислота	6	56,3	0,08	1,1
	50	59,1	0,08	1,0
Аланин	6	56,5	0,11	1,2
	50	48,5	0,11	1,8

\* По неопубликованным данным Нокса и Коуи.

**Таблица VII.** Влияние содержания белка в рационе на включение  $^{14}\text{C}$  в углекислый газ, белок печени и тушки из введенных внутривентриально L-[ $^{14}\text{C}$ ]-лейцина, L-[ $^{14}\text{C}$ ]-фенилаланина, L-[ $^{14}\text{C}$ ]-глутаминовой кислоты и L-[ $^{14}\text{C}$ ]-аланина у тюрбо\*

Аминокислота	Окисление в виде $^{14}\text{CO}_2$	Включение в белок печени	Включение в белок тушки
Лейцин	0,82	1,23	1,01
Фенилаланин	1,21	0,95	0,83
Глутаминовая кислота	0,95	1,00	1,06
Аланин	1,17	1,00	0,66

\* По неопубликованным данным Нокса и Коуи. Результаты представлены в виде соотношения между включением  $^{14}\text{C}$  у рыб, содержащихся на рационе с низким (6 г сырого протеина в 100 г корма) содержанием белка, и включением  $^{14}\text{C}$  у рыб, содержащихся на рационе с высоким (50 г сырого протеина в 100 г корма) содержанием белка.

Глутаминовая кислота и аланин в теле тюрбо окислялись быстро — около 50%  $C^{14}$  было выделено при дыхании рыб в течение 24 ч. Этого и следовало ожидать, так как остатки углерода обеих аминокислот быстро вступают в цикл трикарбоновой кислоты; эти результаты хорошо согласуются с данными сходных экспериментов, проведенных на карпе (Nagai and Ikeda, 1972, 1973). Таким образом, окисление указанных заменимых аминокислот протекает сходным образом у плотоядных пойкilotермных рыб и у всеядных теплокровных млекопитающих.

Ощутимые количества незаменимых лейцина и фенилаланина также окислялись независимо от содержания белка в рационах подопытных рыб. В противоположность этому у крыс уменьшение окисляемости фенилаланина и лейцина наблюдалось при снижении потребления белка в рационах.

Представляется, что незаменимых аминокислот включается в белок тканей тюрбо (особенно в белок тушки) больше, чем заменимых, однако проводить прямое сравнение метаболизма различных аминокислот в таких экспериментах рискованно в связи с тем, что на получаемые результаты могут оказывать значительное влияние такие факторы, как объем пула и компартментация аминокислот.

Тем не менее поскольку один и тот же пул аминокислот, по-видимому, служит и для катаболических, и для анаболических процессов, влияние колебаний содержания белка в рационах на метаболизм любой аминокислоты может быть оценено путем изучения соотношения окисленных аминокислот у рыб на рационах с высоким и низким содержанием белка и сравнения его с соотношением включения  $^{14}C$  в белки при различном содержании белка в рационах. Эти соотношения приведены в табл. VII. Из таблицы видно, что значимого снижения окисляемости как незаменимых, так и заменимых аминокислот при ограниченном белковом рационе не наблюдается. Скорость включения аминокислот в белки тканей в результате изменения состава рационов также не увеличивается. Таким образом, у тюрбо, по-видимому, отсутствует такая адаптация к ограниченному содержанию белка в рационе, которая наблюдалась Макферлейном и Холтом (1969) у крыс; по крайней мере две незаменимые аминокислоты не задерживаются в организме тюрбо, когда их содержание в рационе ограничено.

### III. УГЛЕВОДЫ

#### A. УТИЛИЗАЦИЯ УГЛЕВОДОВ

Выше уже отмечалось, что углеводы, если их содержание в рационах не превышает 25%, служат столь же эффективными источниками энергии для многих видов рыб (канальный сомик, радужная форель, морская камбала), как и жиры. Такое содержание углеводов в рационе рыб хорошо согласуется с фактической усвояемостью крахмала у радужной форели (Singh and Nose, 1967); при более высоком содержании крахмала в рационах его перевариваемость рыбами резко снижается. Вместе с тем высокие величины перевариваемости крахмала были недавно получены для карпа (Chiou and Ogino, 1975); в среднем 85% поступившего с пищей

$\alpha$ -крахмала усваивалось рыбами, когда его содержание в рационе составляло 19—48%. Эти величины вызывают сомнение, так как для карпа имеются и другие сведения (см. ниже), которые не подтверждают ускоренного метаболизма углеводов у карпа по сравнению с большинством других видов рыб, за исключением белого амура. Чю и Огино (Chiu and Ogino, 1975) обнаружили, что перевариваемость  $\beta$ -крахмала у карпа ниже, чем  $\alpha$ -крахмала.

Целлюлазная активность в пищеварительном тракте была обнаружена у некоторых эстуарных видов рыб Юго-Восточного побережья США (Stickney and Shumway, 1974), а также у пресноводного канального сомика, выращиваемого в акватроне. Для канального сомика показано, что искусственный гранулированный корм, который потребляли рыбы, не обладал целлюлазной активностью; голодающие сомики, помещенные в воду, содержащую стрептомицин (200 мг/л), теряют целлюлазную активность, но во время как у голодающих рыб в воде без стрептомицина эта активность сохраняется. Таким образом, целлюлазная активность у канального сомика связана с микрофлорой в пищеварительном тракте. Из 148 исследованных естественных популяций пластиножаберных и костистых видов рыб у 16 (из эстуариев) была обнаружена целлюлазная активность в пищеварительных трактах. Продемонстрированная возможность создания расщепляющей целлюлозу микрофлоры в пищеварительном тракте у подопытных рыб, выращиваемых в искусственных условиях на гранулированных кормах, имеет важное значение для аквакультуры.

Два основных пути продуцирования энергии из глюкозы (Эмбдена — Мейергофа и пентозофосфатный) рассматривались раньше (Covey and Sargent, 1972).

Об относительном значении этих обменных путей у рыб известно пока мало. На основании распределения определенных ферментов пентозофосфатного пути в тканях барракуды, желтохвоста и карпа было высказано предположение (Shimeno and Takeda, 1973), что этот путь обмена глюкозы характерен для печени и почек. Более ранние исследования (Ночачка, 1969) показали незначительную роль пентозофосфатного пути обмена; в печени роль этого пути заключается главным образом в продуцировании никотинамидадениндинуклеотидфосфата (NADPH) в восстановительных реакциях при синтезе жирных кислот. Катаболизм глюкозы по любому из обменных путей требует предварительного фосфорилирования гексокиназой. При содержании всеядных млекопитающих на рационах с высоким содержанием углеводов происходит индуцирование глюкогеназы печени, которая имеет высокую величину  $K_m$  для глюкозы (15—20 мМ) и не ингибируется глюкозо-6-фосфатазой. При исследовании изоэнзимов гексокиназы печени шести видов рыб (Nagayama and Oshima, 1974) не обнаружено ни одного изоэнзима, сходного с гексокиназой млекопитающих. При свойственном рыбам содержании глюкозы в крови (в основном менее 4 мМ) такой фермент не может эффективно функционировать.

Глюкозодегидрогеназа, непосредственно окисляющая глюкозу, была выделена из печени радужной форели и других лососевых рыб (Shatton et al., 1971). Этот фермент требует наличия ионов  $Mg^{2+}$  и активен

в присутствии никотинамидадениндинуклеотида или никотинамидадениндинуклеотидфосфата  $NAD^+$  и  $NADP^+$ ; он встречается и в микросомальной, и в цитозольной фракциях печени. С физиологической точки зрения этот фермент довольно необычен. Оптимальная активность наблюдается при рН 10, величина  $K_m$  для глюкозы составляет 40—80 мМ при физиологическом рН (зависящем от кофизима), и более того, он проявляет активность по отношению к другим сахарам и сахарофосфатам;  $K_m$  для глюкозо-6-фосфата при физиологическом рН составляет 0,01—0,02 мМ.

Утверждают, что глюкозодегидрогеназная активность в печени плотоядных рыб в 4—7 раз выше, чем в печени млекопитающих, в то время как активность этого фермента в печени растительноядных рыб (белый амур, белый толстолобик) и млекопитающих (Nagayama et al., 1973) примерно одинакова. При этом игнорируются различия между травоядными и плотоядными млекопитающими, а также то, что активность фермента у млекопитающих и рыб определялась при рН 7,5 (Ballard, 1965) и рН 10,0 соответственно. Более поздние исследования (Nagayama et al., 1975a, b), проведенные на некоторых видах рыб, подтвердили данные, полученные для глюкозодегидрогеназы Шеттоном с сотрудниками (Shatton et al., 1971): у белого амура, радужной форели и желтохвоста из печени были выделены по отдельности глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа и глюкозодегидрогеназа. Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, выделенная из печени карпа и угря, имела глюкозодегидрогеназную активность. В целом же пока невозможно оценить значение глюкозодегидрогеназы.

Некоторые исследователи изучали гексокиназную активность в разных органах рыб. Результаты Нагаяма с сотрудниками (Nagayama et al., 1972) представлены в табл. VIII, в которой для сравнения приведены

Таблица VIII. Гексокиназная активность в органах и тканях рыб и крыс\*

Животное	Печень	Сердце	Почки	Мышцы
Белый амур	0,28	3,58	0,99	0,19
Карп	0,29	1,99	0,88	0,29
Радужная форель	0,52	1,45	0,99	0,19
Угорь	0,25	3,14	0,94	0,17
Крыса	2,5	6,1	2,8	2,0

\* Данные по рыбам взяты из работы Нагаяма с сотрудниками (1972), данные по крысам — из работы Ньюшолма и Старта (1973). Активность выражена в микромолях трансформированного субстрата в минуту на грамм ткани.

также данные для некоторых тканей крыс (Newsholme and Start, 1973); активность ферментов у рыб и крыс измеряли при 20 и 25°C соответственно. Гексокиназная (+ глюкокиназная) активность в печени крыс приблизительно в 10 раз, а в почках в 3 раза выше, чем соответственно в печени и почках рыб. Это, вероятно, является одной из основных причин неспособности рыб быстро метаболизировать глюкозу. Белые мышцы всеядных млекопитающих имеют очень низкую гексокиназную актив-

ность (Burleigh and Schimke, 1968). Красные мышцы млекопитающих и рыб имеют более высокую по сравнению с белыми мышцами гексокиназную активность. Большая относительная масса красных мышц у млекопитающих по сравнению с рыбами является еще одной причиной более эффективной утилизации ими глюкозы.

Нагайма с сотрудниками (1972) предпринял также попытку определить относительную способность (латентную активность) четырех видов рыб метаболизировать глюкозу на основании общей активности определенных ферментов печени на единицу массы рыб. По этому критерию рыбы распределились в следующем порядке: белый амур, угорь, карп, радужная форель. Было бы полезно проверить эту последовательность измерением окисления глюкозы в контролируемых условиях, так как ни один из исследованных ферментов, за возможным исключением гексокиназы, не является регуляторным в том смысле, как это понимают Ньюсхолм и Старт (1973).

У голодающих млекопитающих запасенные в теле углеводы быстро исчерпываются; гликоген образует тот запас, из которого в случае необходимости может быстро образовываться глюкоза. Так, у голодающих крыс содержание гликогена в печени снижается до очень низкого уровня в течение 24 ч (Freedland, 1967; Newsholme and Start, 1973), в то время как рыбы при голодании не способны мобилизовать так быстро гликоген печени. Нагаи и Икеда (Nagai and Ikeda, 1971 a) обнаружили, что содержание гликогена в крови и печени голодавших в течение 22 дней карпов значимо не отличается от содержания гликогена у карпов, получавших заметно различающиеся по составу рационы (у голодавших рыб в печени содержалось 10,65% гликогена, а у питавшихся — от 7,5 до 10,9% в зависимости от рациона). Даже через 100 дней голодания заметное количество гликогена (1,5%) оставалось в печени карпа. Этот феномен свойствен и другим видам рыб, например европейскому и японскому угрям (Larsson and Lewander, 1973; Hayashi and Ooshiro, 1975 a).

Превращение гликогена в глюкозо-1-фосфат катализируется фосфоорилазами. Неспособность рыб быстро мобилизовать гликоген печени при голодании объясняется либо низким содержанием фосфоорилаз, либо тем, что активность фермента ограничивается метаболическими или гормональными факторами. Общая фосфоорилазная активность в красных, белых мышцах и в сердце радужной форели значительно выше, чем в печени (Yamamoto, 1968), хотя все фосфоорилазы печени находились в активной *a*-форме. Фосфоорилазная активность печени радужной форели и всеядных крыс (Yamamoto, 1968) по порядку величин мало различаются (Freedland, 1967), хотя активность и у рыб и у крыс изменялась при 37°C. Изучению фосфоорилаз печени посвящено мало работ. Свойства описываемых ферментов (фосфоорилазы *a* и *b*, а также взаимопревращающие ферменты), по-видимому, очень сложны, и пока невозможно выявить факторы, контролирующие гликогенолиз в печени как питающихся, так и голодающих рыб.

Тот факт, что даже у голодающих рыб окисление субстратов (помимо глюкозы) предшествует мобилизации и гидролизу гликогена и последующему окислению образующейся при этом глюкозы, заставляет предполагать, что способность рыб к аэробному окислению глюкозы

несколько ограничена. Отсюда следует, что потребности тканей (в основном головного мозга и нервов), которые катаболизируют глюкозу в качестве основного источника энергии, удовлетворяются скорее посредством глюконеогенеза, чем гликогенолиза, так как содержание глюкозы в крови поддерживается в процессе глюконеогенеза. Объяснить это пока невозможно, но то, что в периоды наиболее ярко выраженного голодания (например, во время нерестовой миграции нерки *Oncorhynchus nerka*) содержание гликогена в печени рыб сначала на короткий период снижается, а затем возрастает с 18 до 32 мг/г у самцов и с 2 до 4 мг/г у самок (Chang and Idler, 1960), предполагает возможность при образовании глюкозы путем глюконеогенеза случайного увеличения потребностей организма в глюкозе, избыток которой запасается в виде гликогена.

Для измерения скорости окисления глюкозы у рыб и определения влияния состава рационов на окисление глюкозы применяют радиоактивную глюкозу, вводимую рыбам внутривентриально. К результатам этих экспериментов следует подходить критически, поскольку на такие факторы, как размер пула и компартментация, может оказывать решающее влияние кормление рыб в течение длительного периода резко различающимися по составу кормами. На основании таких экспериментов Нагаи и Икеда (Nagai and Ikeda, 1971 b) сделали вывод, что окисление глюкозы у карпов, получавших рационы, содержащие 50% белка, достоверно ниже, чем у карпов, получавших рационы с низким (10%) содержанием белка, но с высоким содержанием крахмала. Позднее эти же исследователи (Nagai and Ikeda, 1972) сравнили окисление глутаминовой кислоты и глюкозы у карпов, получавших корм с высоким содержанием углеводов при низком содержании белка или корм, содержащий примерно 50% крахмала и 50% белка. Независимо от рациона глутаминовая кислота у карпа окислялась быстрее, чем глюкоза. Сделан вывод, что аминокислоты у карпа — более важный источник энергии, чем глюкоза, и утилизация энергии у рыб сходна с той, которая наблюдается у млекопитающих, больных диабетом. На самом деле глутаминовая кислота быстро окисляется у всех животных, так как она может вступать при дезаминировании в цикл трикарбоновой кислоты. Макферлейн и Холт (McFarlane and von Holt, 1969) наблюдали высокую скорость окисления глутаминовой кислоты у крыс независимо от уровня содержания белка в рационах. Таким образом, по способности окислять заменимые аминокислоты рыбы и всеядные млекопитающие сходны, различаются они по скорости окисления глюкозы.

Коуи с сотрудниками (Coweу et al., 1975 a) обнаружили, что от 12 до 23% (зависит от рационов) следовых количеств меченой глюкозы окисляется морской камбалой за 18 ч при 15°C. До 10% меченой глюкозы (также в зависимости от рационов) в кислоторастворимой фракции за это время было превращено в гликоген, в то время как 57% дозы оставалось в виде глюкозы или низкомолекулярных кислоторастворимых соединений — производных глюкозы. В противоположность этому около 80% следовой дозы меченой глюкозы было окислено мышью за 8 ч (Vrba, 1966). К этому времени в кислоторастворимой фракции фактически не осталось радиоактивности, т. е. вся меченая глюкоза была метаболизирована. Коуи с сотрудниками (1975 a) пришли к заключению,

что различия в скорости катаболизма глюкозы между мышью и морской камбалой больше, чем можно ожидать по величине  $Q_{10}$ , т. е. окисление глюкозы у всеядных млекопитающих происходит значительно быстрее, чем у плотоядной камбалы.

## Б. ГЛЮКОНЕОГЕНЕЗ

Выше уже приводились косвенные данные о том, что глюконеогенез играет важную роль в поддержании определенного содержания сахара в крови голодающих рыб. Можно предположить, что у культивируемых рыб и рыб из естественных популяций, содержащихся на рационах с высоким содержанием белка, глюконеогенез (вероятно, из аминокислот и глицерина триацилглицеринов) происходит в большей или меньшей степени. Поскольку глицерин сам может образовываться из глюкозы, аминокислоты, строго говоря, являются единственным источником образования новых молекул глюкозы. Особенности этого пути образования глюкозы у рыб, основные субстраты и влияние состава корма на этот процесс только в последнее время начинают привлекать внимание исследователей.

В недавней серии работ Инуи и Йокоте изложены результаты изучения некоторых аспектов этого процесса у угря. Они применили косвенный подход, основанный на выявлении корреляций между изменениями содержания гликогена в печени, аминокислот в плазме крови, активностью ферментов в печени и другими параметрами вместо прямых измерений образования глюкозы *per se* в срезах печени, гепатоцитах или перфузируемой печени. Длительное (80 дней) слежение за этими параметрами у голодающих угрей (Inui and Yokote, 1974) показало, что концентрация глюкозы в их крови остается приблизительно постоянной, а содержание гликогена в печени вначале снижается, а затем постепенно возрастает; активность аланин- и аспаратаминотрансфераз увеличивается, в то время как содержание  $\alpha$ -аминоазота возрастает с непостоянной скоростью, а затем остается на одном уровне. Сделан вывод, что основным субстратом глюконеогенеза служили аминокислоты плазмы крови — производные белков тела.

В последующих работах Инуи и Йокоте (Inui and Yokote, 1975 a, b) отмечалось, что инсулин до некоторой степени контролирует глюконеогенез. Недостаток инсулина, вызванный обработкой рыб аллоксаном, ускоряет глюконеогенез, увеличивая скорость иммобилизации аминокислот из белка тела рыб. Введение инсулина (внутримышечные инъекции) подавляет глюконеогенез, уменьшая содержание  $\alpha$ -аминоазота. Однако введение инсулина не влияет на активность фермента глюконеогенеза фруктозодифосфатазы в печени; аминотрансферазная активность в печени при этом также не изменялась.

Влияние инъекций гидрокортизона на глюконеогенез у угря (Inui and Yokote, 1975 c, d) неясно. Несомненно, что различия в содержании гликогена в печени между интактными рыбами и особями, которым ежедневно вводили 0,75%-ный солевой раствор (контрольными), были столь же велики, как и между контрольными рыбами и рыбами, инъецированными гидрокортизоном. Поскольку ежедневные солевые инъекции явно

изменяли содержание гликогена в печени, оно, видимо, не является идеальным параметром, по которому можно сравнивать скорости глюконеогенеза. Гидрокортизон оказывает слабое влияние на мобилизацию аминокислот, но ускоряет глюконеогенез; измерения активности ферментов в печени показали, что активность фруктозодифосфатазы лишь незначительно повышалась у обработанных гидрокортизоном угрей, а активность фосфофруктокиназы (гликолитический фермент) увеличивалась заметно.

Инуи с сотрудниками (Inui et al., 1975) сгруппировал аминокислоты в три класса по их реакции (содержание в плазме) на воздействие аллоксана, инсулина и гепатозектому, но степень участия этих групп аминокислот в глюконеогенезе не ясна.

Хаяши и Ооширо (Hayashi and Ooshiro, 1975 a) выполнили непосредственные измерения скорости глюконеогенеза в изолированной перфузируемой печени угря. Концентрация глюкозы (источник — лактат) в этом опыте увеличивалась линейно в течение 2 ч, а скорость ее образования составляла 0,9 мкмоль на 1 г сырого веса печени в минуту при 25°C и не отличалась от скорости продукции глюкозы в печени крыс, измеренной при 35°C (Hems et al., 1966). В начале опыта выделение лактата из перфузируемой печени угря происходило со скоростью 4 мкмоль/г сырой массы печени в минуту, но спустя 30 мин она снижалась до 2 мкмоль на 1 г сырой массы печени в минуту, потребление кислорода было в 5,7 раза ниже, чем в перфузируемой печени крыс.

Ранее отмечалось, что при прекращении питания содержание гликогена в печени снижается очень медленно. Хаяши и Ооширо обнаружили, что содержание гликогена в печени голодавших в течение 3—6 дней угрей составило  $23 \pm 8$  мг/г; это может в значительной степени осложнить оценку масштаба глюконеогенеза (Krebs et al., 1963). Авторам в своих опытах также не удалось существенно снизить содержание гликогена в печени обработкой рыб флоризином, как это делал Кребс с сотрудниками (Krebs et al., 1966) с печенью мыши. Хаяши и Ооширо, несомненно, столкнулись с трудностями определения влияния эпинефрина и циклического АМФ на глюконеогенез из-за осложняющего присутствия в печени гликогена.

Позднее было показано (Hayashi and Ooshiro, 1975 b), что среднее время превращения [ $^{14}\text{C}$ ]-лактата в глюкозу в изолированной печени угря составляло приблизительно 60 с по сравнению с 75 с печени крысы (Exton and Park, 1967).

Распределение основных ферментов глюконеогенеза в тканях форели, выращиваемой в рыбопитомнике, показывает (табл. IX), что глюконеогенез у рыб происходит главным образом в печени и почках. Эти данные не совпадают с утверждением Дриеджика и Киченюка (Driedzic and Kiceniuk, 1976) о том, что значительная по величине фракция лактата, продуцируемая форелью при значительных мышечных нагрузках, превращается в жабрах в глюкозу. Присутствие фруктозодифосфатазы в скелетных мышцах, по-видимому, связано не с глюконеогенезом, а с действием цикла между фруктозо-6-фосфатом и фруктозодифосфатом, который повышает чувствительность начальных стадий гликолиза к концентрации аденозинмонофосфата (Newsholme and Crabtree, 1970).

**Таблица IX.** Активность ферментов глюконеогенеза в тканях и органах радужной форели заводского выращивания\*

Ткани и органы	Фруктозо-1,6-дифосфатаза	Пируваткар-боксилаза	Фосфоенолпиру-ваткарбоксикиназа
Печень	1,60	0,79	1,32
Почки	0,44	0,11	0,33
Жабры	0,07	0,04	0,01
Белые мышцы	0,22	0,01	Не обнаружена

\* Активность ферментов измерена в мкмоль (г сырой массы ткани в минуту), при 15°С, приведены средние значения для шести рыб (Coweу et al., 1977).

Влияние состава рациона на глюконеогенез у радужной форели изучалось (De La Higuera and Coweу, неопубликованные данные) путем измерения превращения меченого аланина в теле рыбы в глюкозу. Предварительно определяли пространственное распределение глюкозы в организме кинетическим методом (Holmes and Donaldson, 1969) с последующим введением следовых доз [U = <sup>14</sup>C]-глюкозы с высокой удельной активностью. Глюкоза у радужной форели обнаружена в тканях, общий объем которых составил 13,7% объема тела, т. е. по этому показателю форель мало отличалась от других видов (Mazeud, 1973). После установления пространственного распределения глюкозы в теле глюконеогенез из аланина был изучен путем выделения глюкозы крови, измерения ее радиоактивности и расчисления превращения аланина в глюкозу, исходя из следующего соотношения:

включенная доза (%) = масса тела (г) × объем распределения глюкозы × (распады в минуту в 1 мл крови: распады в минуту включенного аланина).

В экспериментах использовали дозу, содержащую 1 ммоль меченого аланина, во избежание получения ложных результатов от большого и непостоянного разбавления [U-<sup>14</sup>C]-аланина эндогенным аланином при кормлении рыб различными рационами.

Из табл. X видно, что значительные различия в составе скармливаемых рыбам рационов оказывают достоверно значимое влияние на скорость глюконеогенеза у радужной форели. В этих условиях синтез гликогена из меченого аланина был незначительным или вообще отсутствовал, поэтому включение радиоактивности в глюкозу крови служит реальным показателем глюконеогенеза. Наиболее высокие скорости глюконеогенеза наблюдались у форели на рационах с высоким содержанием белка (из которых были исключены углеводы) и у голодавших рыб. Питание рыб кормом с высоким содержанием углеводов и низким содержанием белка заметно угнетает глюконеогенез. Для сравнения глюконеогенез у нормально питающихся крыс (обычный рацион), измеренный таким же способом, происходит относительно медленно — 2,2% введенной дозы включается в глюкозу; высокая скорость глюконеогенеза отмечена у крыс, голодавших в течение 48 ч — 9,8% введенной дозы было превращено в глюкозу крови (Friedmann et al., 1965).

**Таблица X.** Влияние состава корма на глюконеогенез у радужной форели. Включение [U-<sup>14</sup>C]-аланина в глюкозу крови и гликоген печени\*

Условия кормления**	Глюкоза крови		Гликоген печени	
	концентрация, мг/100 мл	доля меченой глюкозы, %	концентрация, мг/100 г сырого веса	доля меченого гликогена, %
Голодание	54	2,9	2,6	0,005
60% белка, 8% липидов и 0% углеводов	71	3,1	4,6	0,04
10% белка, 13% липидов и 55% углеводов	96	0,5	83,5	0,024

\* Глюконеогенез из аланина выражен как процент включения <sup>14</sup>C в глюкозу крови или гликоген печени через 6 ч после введения [U-<sup>14</sup>C]-аланина.

\*\* Условия кормления соблюдались в течение четырех недель (Covey et al., 1977).

Угнетение глюконеогенеза у радужной форели, которой задавали корм с высоким содержанием углеводов и низким содержанием белка, указывает на то, что существуют факторы, ограничивающие метаболизм глюкозы. Что в основном вызывает необходимость этой адаптации — избыток глюкозы или дефицит белка — не ясно. Попытка ответить на этот вопрос путем изменения состава рационов на обратный (высокое содержание белка и низкое содержание углеводов, что интенсифицирует глюконеогенез) была предпринята на млекопитающих (Schoolworth et al., 1974).

Дефицит белка (заставляющий запастись необходимыми аминокислоты) может быть не единственной и не основной причиной угнетения глюконеогенеза, так как у голодающих рыб глюконеогенез происходит с достаточно высокой скоростью, хотя и в другой физиологической ситуации.

#### IV. ЛИПИДЫ

Рыбам, как и другим животным, необходимы липиды в качестве источника метаболической энергии (АТФ) и для поддержания структуры и целостности клеточных мембран. Исторически липидам всегда отводилась важная роль в химии водных и особенно морских животных. Это объясняется тем, что в липидах морских животных в отличие от наземных содержатся в больших количествах жирорастворимые витамины и высоконенасыщенные жирные кислоты, что обусловило в прошлом их промышленное использование. Более того, многие морские животные содержат в больших количествах жир, который хорошо усваивается и легко экстрагируется, например жир печени трески. Ненасыщенность жиров и их высокое содержание в теле рыб имеют важное значение для питания рыб. Как показано ниже, высокая степень ненасыщенности обуславливает строгие пищевые потребности морских рыб в определенных высоконенасыщенных\* жирных кислотах с длинной цепью. Большое ко-

\* Высоконенасыщенные жирные кислоты — синоним полиненасыщенных жирных кислот или иногда применяемого термина полиеновые жирные кислоты. — Прим. ред.

личество жира в теле рыб свидетельствует о том, что липиды в большей степени, чем углеводы, являются запасными источниками энергии у большинства водных животных в их естественной среде обитания. Это относится ко всем рыбам, но особенно к морским.

Морские рыбы резко отличаются от наземных животных и особенно млекопитающих не только тем, что с естественными кормами рыбы получают больше высоконасыщенных липидов, но и составом потребляемых липидов. Так, триацилглицерины являются основными, если не единственными пищевыми нейтральными липидами млекопитающих, в то время как эфиры восков преобладают в составе нормальных липидов кормов многих важных в промысловом отношении видов рыб, включая сельдей, шпротов, сардин, менхеден, анчоусов, макрелей и молоди лососевых рыб. Естественный рацион этих видов рыб включает преимущественно зоопланктон, в котором преобладают каланидные раки. Последние в качестве основных запасных липидов содержат эфиры восков; запасные липиды в теле этих раков обычно составляют одну треть, а иногда и две трети их сухой массы (Lee et al., 1971 a; Lee and Higo, 1973; Benson et al., 1972; Sargent et al., 1976). Однако эфиры восков не содержатся в сколько-нибудь ощутимых количествах в пресноводной среде и обычно не потребляются пресноводными рыбами.

Все изложенное выше свидетельствует о том, что по характеру липидного питания рыбы, по-видимому, значительно отличаются от наземных животных, особенно млекопитающих. Отсюда вытекает важность изучения липидного обмена рыб как уникального и свойственного только этому виду животных. В связи с этим ниже изложены некоторые специальные аспекты липидного обмена у рыб, а далее рассмотрены особенности липидного питания этих животных.

## А. ЛИПИДНЫЙ ОБМЕН

### 1. Переваривание, абсорбция и последующий обмен

Морфологически кишечник многих костистых рыб характеризуется наличием ряда пилорических придатков, а также дисперсно вкрапленной в печень поджелудочной железой (Barrington, 1957). Эти черты определяют основные различия процессов переваривания и обмена липидов у рыб и млекопитающих. В прошлом обнаружение триацилглицериновой липазы в диффузно расположенной поджелудочной железе костистых рыб представляло определенные трудности (Brockhoff, 1966; Overnell, 1973; Patton et al., 1975), хотя фермент был выделен и частично очищен у радужной форели (Leger and Bauchart, 1972; Leger, 1972). Активность триацилглицериновой липазы легко определяется в обособленной поджелудочной железе ската (Brockhoff and Hoyle, 1965) и леопардовой акулы (Patton, 1975). Низкая активность триацилглицериновой липазы в поджелудочной железе морских костистых рыб представляет собой лишь один аспект проблемы, так как этот фермент из поджелудочной железы млекопитающих и пластиножаберных рыб характеризуется относительно низкой активностью при расщеплении полиненасыщенных ацильных групп с длинными цепями в положении 2 гли-

периновой основы триацилглицериновой молекулы, присутствующих в больших количествах в липидах морских животных. Специфичность триацилглицериновой липазы является краеугольным камнем «гипотезы Броккерхоффа» о том, что триацилглицерины у морских рыб абсорбируются из кишечника и запасаются в жировых депо, например в печени, с помощью процессов, которые не требуют расщепления ацильной связи в положении 2 триацилглицерина (Brockerhoff, 1966 b). Однако последующие эксперименты показали, что по крайней мере у трески *Gadus morhua* все эфирные связи в поступающих с пищей триацилглицеринах разрушаются и вновь восстанавливаются на пути между кишечной полостью и печенью (Brockerhoff and Hoyle, 1967). Этот вывод нашел полное подтверждение и для радужной форели (Leger et al., 1977).

Активная липаза может быть легко выявлена в свежих или лиофилизированных вытяжках из кишечника некоторых морских рыб: калифорнийского анчоуса *Engraulis mordax*, горбуши *Oncogynchus gorbusha*, полосатого окуня *Morone saxatilis*, калифорнийской ставриды *Trachurus symmetricus* и японской скумбрии *Scomber japonicus* (Patton et al., 1975). В отличие от триацилглицериновой липазы липаза, присутствующая в кишечной жидкости, неспецифическая и поэтому она одинаково быстро гидролизует жирноацильные группы во всех трех положениях глицерина триацилглицеринов, а также эфиры первичных и вторичных спиртов. Более того, липаза кишечной жидкости легко гидролизует полиненасыщенные, а также насыщенные и моноеновые жирноацильные группы триацилглицеринов. Этот фермент, вероятно, сходен с гидролазой эфиров карбоновых кислот поджелудочной железы млекопитающих, которая гидролизует различные эфиры, в том числе эфиры холестерина (Borgstom, 1974). Эстераза карбоновой кислоты резко стимулируется при добавлении желчи, и кишечная жидкость в опытах Паттона и сотрудников (Patton et al., 1975) содержала желчь и обладала липогидролазной активностью.

Примечательно, что Паттон (Patton, 1975) охарактеризовал липазу поджелудочной железы леопардовой акулы, специфически отщепляющую ацильные группы в положении 2, как сходную с липазой из поджелудочной железы млекопитающих; при добавлении желчи акулы к экстракту ее поджелудочной железы проявляется неспецифическая липазная активность, описанная выше. Следовательно, в поджелудочной железе акулы содержится активируемая желчью гидролаза эфиров карбоновых кислот. В то же время неспецифическая липазная активность свойственна самой желчи некоторых рыб, включая анчоуса и калифорнийскую ставриду (Patton et al., 1975). Это не является общим свойством желчи морских костистых рыб, потому что в желчи полосатого окуня, горбуши и японской скумбрии неспецифическая липазная активность отсутствует. Неспецифическая липазная активность в кишечном соке трех последних видов, вероятно, возникает в поджелудочной железе. Особый интерес вызывает то, что около 50% 2-моноацилглицеринов, образуемых в процессе гидролиза триацилглицеринов неспецифической липазой, были полностью расщеплены до жирных кислот (Patton et al., 1975). В противоположность этому в кишечнике млекопитающих 2-моноацилглицерины являются основными конечными продуктами переваривания липи-

дов. Таким образом, в кишечнике рыб триацилглицерин пищи могут полностью расщепляться до свободных жирных кислот.

Калифорнийский анчоус (*Engraulis mordax*) был выбран в качестве объекта исследования (Patton et al., 1975) из-за того, что его естественный рацион включает главным образом каланидных веслоногих раков, 70% сухой массы тела которых составляют эфиры восков.

Интерес к гидролизу эфиров восков в кишечнике вызван сведениями о том, что эти липиды более гидрофобны, чем триацилглицерин, и труднее эмульгируются; например, триацилглицерин в отличие от эфиров восков образует монослой на поверхности раздела вода — воздух (Carey and Small, 1970). Эти трудности с образованием монослоев могут усугубляться гидрофобным продуктом гидролиза эфиров восков — свободными спиртами, являющимися потенциальными ингибиторами триацилглицериновой липазы поджелудочной железы (Mattson et al., 1970).

Соки кишечника калифорнийского анчоуса гидролизуют эфиры восков, однако скорость их гидролиза значительно меньше скорости гидролиза триацилглицеринов. Паттон и Бенсон (Patton and Benson, 1975) показали, что из семи исследованных ими видов морских рыб — представителей пяти семейств — все виды способны по крайней мере в какой-то степени гидролизовать эфиры восков пищи и включать продукты гидролиза, происходящего в кишечнике, в липиды тканей. Однако перевариваемость эфиров восков значительно варьирует у разных видов. Паттон и Бенсон (1975) доказали, что перевариванию эфиров восков у рыб способствуют не столько увеличение активности или количественного содержания гидролаз в кишечнике, сколько морфологические особенности кишечного тракта, например пилорические придатки. Предполагается, что эти придатки обеспечивают задержку пищи в кишечнике до полного гидролиза таких «трудных» ее компонентов, как эфиры восков.

Эту стратегию, в основе которой лежит продолжительность обработки, а не каталитическая эффективность биохимической реакции, могут использовать только животные с длительными интервалами между приемами пищи.

Выше было показано, что рыбы отличаются от наземных млекопитающих способностью полностью расщеплять большие количества триацилглицеринов до свободных жирных кислот и глицерина. Это означает, что на практике липиды могут быть представлены в пищевых рационах рыб триацилглицеринами, простыми метиловыми эфирами жирных кислот и даже свободными жирными кислотами. Вместе с тем эта особенность свидетельствует о существенных различиях между рыбами и наземными млекопитающими в механизме абсорбции липидов из кишечника.

Опыты Робинсона и Мида (Robinson and Mead, 1973) подтверждают эти различия. Меченую пальмитиновую кислоту скармливали радужной форели и замеряли время появления радиоактивности в липидах крови. В первые 2 ч после кормления почти весь  $C^{14}$  в крови обнаруживался в свободных жирных кислотах. Только спустя 2 ч радиоактивность свободных жирных кислот начала снижаться и  $C^{14}$  появился в триацил-

глицеринах. Сходным образом было показано (Kayama and Iijima, 1976), что  $C^{14}$  из  $^{14}C$ -пальмитиновой кислоты или из  $^{14}C$ -трипальмитина, вводимый с помощью желудочной трубки карпу, сначала появляется в плазме крови в свободных жирных кислотах, ассоциированных с альбумином. Триацилглицерины пре- $\beta$ - и  $\beta$ -липопротеинов в плазме крови становятся радиоактивными лишь позднее. Наиболее простой вывод заключается в том, что свободные жирные кислоты абсорбируются из кишечника непосредственно в кровь. Робинсон и Мид (1973) сделали более глубокий вывод о том, что свободные жирные кислоты, образующиеся в полости кишечника, абсорбируются в мукозных клетках кишечника и превращаются в триацилглицерины; триацилглицерины затем переносятся во внеклеточное серозное пространство и достигают lamina propria слизистой оболочки, которая у рыб, как известно, богата липидами (Barrington, 1957). Меченые жирные кислоты, появляющиеся в плазме крови рыб (Robinson and Mead, 1973; Kayama and Iijima, 1976), по-видимому, являются производными меченых триацилглицеринов, отложенных в lamina propria слизистой оболочки и отщепленных непосредственно в ней или на поверхности пронизывающих ее кровеносных капилляров. Примечательно, что триацилглицерины, как известно, проходят через клеточную мембрану, включая мембрану капилляров наземных млекопитающих, только после расщепления липопротеиновой липазой на глицерин и свободные жирные кислоты (Robinson and Wing, 1971). Появление  $C^{14}$  в триацилглицеринах плазмы крови, вероятно, связано с абсорбцией свободных жирных кислот из lamina propria в кровь воротной вены и переносом их в печень, где синтезируются триацилглицерины. Вместе с тем не исключена и прямая абсорбция триацилглицеринов из кишечника лимфатической системой.

Выдвинутое выше предположение основано на том, что рыбы не имеют хорошо развитой лимфатической системы или грудного протока, который у млекопитающих доставляет триацилглицерины непосредственно из кишечника в периферийную кровь в виде хиломикронных частиц. В этом свете понятна неудача попытки Ли и Паппиона (Lee and Purpion, 1972) обнаружить хиломикроны в сыворотке крови сардины даже после того, как рыбы потребляли очень жирную пищу. Тем не менее некоторые липопротеиновые частицы были выявлены при электронномикроскопическом исследовании кишечника форели (Bergot and Fléchon, 1970). Эти частицы появляются в клетках кишечника, в межклеточном пространстве, в lamina propria и в капиллярах крови, пронизывающих кишечник. Берго и Флешон (Bergot and Fléchon, 1970) предположили, что эти частицы выносятся из кишечника двумя путями: через воротную вену, хорошо развитую у некоторых животных, включая кур, и через лимфатическую систему, развитую у других животных, в том числе наземных млекопитающих. Из всех приведенных выше данных по метаболизму и структурам можно сделать один вывод: рыбы отличаются от наземных млекопитающих тем, что ассимиляция липидов у них связана в большей степени с кровеносной системой воротной вены, чем с лимфатической системой.

У наземных млекопитающих триацилглицерины, абсорбированные из кишечника в кровь, свободно переносятся периферической кровью

к различным жировым депо. У рыб, по всей вероятности, lamina propria служит буферной зоной между липидами пищи и такими периферическими жировыми депо, как печень и мышцы. Остается выяснить, оказывает ли это влияние на скорость запасаения липидов пищи в периферических жировых тканях рыб. Необходимо отметить, что жировыми депо у рыб часто служат ткани, например печень, мышцы, которые помимо запасаения липидов выполняют и другие физиологические функции.

Механизмы контроля мобилизации липидов из жировых депо рыб мало изучены, хотя Билински с сотрудниками (Bilinski et al., 1971) обнаружил присутствие лизосомальной триацилглицериновой липазы в мышечных тканях, расположенных под боковой линией радужной форели. Эта липаза, несомненно, участвует в расщеплении триацилглицеринов в клетках, но она, возможно, может выводиться из клеток и воздействовать на внеклеточные липиды, которые, как известно, содержатся в мышцах. Примечательно в связи с этим, что в красных мышцах имеются как внутриклеточные, так и внеклеточные жировые запасы (Green, 1919, 1926; Nag, 1972). В опытах Робинсона и Мида (1973) у голодающей форели запасы липидов в белых мышцах истощались значительно быстрее, чем в красных. В этих условиях явно возможно перераспределение липидов из белых мышц в красные. Наконец, надо отметить, что печень форели в норме не богата липидами. Так, появление  $C^{14}$  в триацилглицеринах крови после снижения его содержания в свободных жирных кислотах совпадает с транспортом абсорбированных свободных жирных кислот через воротную систему в печень, где происходит синтез, а затем выведение синтезированных триацилглицеринов (Robinson and Mead, 1973).

Рассмотрим механизм, с помощью которого рыба, потребляющая большие количества эфиров восков, метаболизирует свободные жирные спирты в полости кишечника. Был исследован метаболизм эфиров восков и свободных жирных спиртов, входящих в рацион пресноводных гурами *Trichogaster cosby* — вида, в икре которого содержится много эфиров восков (Rahn et al., 1973; Sand et al., 1973). Самки гурами поедают неоплодотворенную икру, так что эфиры восков составляют значительную часть обычного рациона этих рыб, хотя большая часть нейтральных липидов их тела представлена триацилглицеринами. Показано, что свободные жирные спирты, образующиеся в кишечнике гурами, превращаются в триацилглицерины в мукозных клетках кишечника (Rahn et al., 1973; Sand et al., 1973). К этому же выводу пришли Паттон и Бенсон (Patton and Benson, 1975), работавшие с морскими видами. Таким образом, жирные спирты окисляются в кишечнике рыб. При скормливании гурами  $[1-^3H]$ -жирного спирта большая часть тритиевой метки включается в глицерин триацилглицерина во всех трех положениях (Rahn et al., 1973). Полученные результаты совпадают с предположением, что глицерин образуется как из аминокислот (глицеронеогенез), так и из глюкозы (глицерогенез). Значение этого факта состоит в том, что окисление жирных спиртов в кишечнике может быть связано с восстановлением глюкозы или аминокислоты до глицерофосфата. Последний может затем объединяться с жирными кислотами и образовывать триацилглицерин обычным путем.

Этот вывод нашел подтверждение в недавней работе по метаболизму различных субстратов в изолированных препаратах пилорических придатков нескольких видов рыб, выполненной в лаборатории отделения зоологии Университета Британской Колумбии. Объектами исследования были следующие виды: сельдь (*Clupea harengus*), получавшая искусственный корм, содержащий 25% богатого эфирами восков жира веслоногих раков; проходная кумжа (*Salmo trutta*), получавшая естественный корм в виде мышечной ткани кальмаров с невысоким содержанием жира и почти без углеводов; жилая кумжа (*Salmo trutta*), получавшая искусственный гранулированный корм с высоким содержанием углеводов и триацилглицеринов. Поперечные кольцевые срезы толщиной 1 мм пилорических придатков рыб каждого вида по отдельности инкубировали (6 ч при 15°C) с радиоактивными глюкозой, аспарагиновой кислотой и гексадеканолом (0,1 мМ; 10 мкКи/мл), затем триацилглицерины извлекали и определяли их радиоактивность. В опытах, где в качестве субстратов использовались глюкоза и аспарагиновая кислота, более 90% радиоактивности в триацилглицеринах содержалось в глицериновой части молекулы; в опытах с гексадеканолом более 90% метки содержалось в жирнокислотной части молекулы. Результаты (табл. XI) показывают, что все три вида рыб способны окислять жирные спирты до жирных кислот и включать последние в триацилглицерины, а также обладают как глицерогенетической, так и глицеронеогенетической активностью. Максимальной способностью окислять жирные спирты до жирных кислот и включать последние в триацилглицерины обладала сельдь. Отношение глицеронеогенеза к глицерогенезу было самым высоким у сельди, а самым низким у пресноводной кумжи. В общем случае способности окислять жирные спирты сопутствует относительно высокая глицеронеогенетическая активность и относительно низкая глицерогенетическая активность.

Такие эксперименты могут оказаться полезными при изучении питания рыб из естественных популяций, в рационах которых в больших количествах содержатся каланидные раки с высоким содержанием эфиров восков. Эти рыбы вынуждены метаболизировать жирные спирты в кишечниках, так как в теле каланид содержится не только много эфиров восков, но и мало углеводов (Kaymont, 1963), отличных от хитина. Содержащихся в рационах небольших количеств преформированного глицерина и углеводов — потенциальных источников синтеза глицерина в мукозе кишечника — недостаточно для обеспечения нормального синтеза триацилглицеринов. Возможным источником глицерина триацилглицеринов в кишечнике рыб, содержащихся на таких рационах, являются аминокислоты. Следовательно, эфиры восков пищи могут быть превращены в триацилглицерины в кишечнике рыб только за счет катаболизирования какой-то части белка. Количество белка, вовлеченного в синтез глицерина, невелико, так как этот глицерин присутствует только приблизительно в 10% всех молекул триацилглицеринов. Скорости прохождения этих реакций и насколько они способны, если вообще способны, регулировать высвобождение свободных жирных спиртов из кишечника и, следовательно, интенсивность переваривания эфиров восков, не известны.

**Таблица XI.** Трансформация [ $U-^{14}C$ ]-глюкозы, [ $U-^{14}C$ ]-аспарагиновой кислоты и [ $U-^{14}C$ ]-гексадеканол в [ $^{14}C$ ]-триацилглицерину в изолированных препаратах пилорических придатков сельди, а также проходной и пресноводной форм кумжи, получавших рационы с различным содержанием энергетических добавок

Рыба	Энергетическая добавка	Субстрат	Радиоактивность в триацилглицеринах, имп./мин*	Б/А	В/Б
Сельдь	Белок, эфиры восков	А. Глюкоза	6100 ± 78	0,67	3,00
		Б. Аспарагиновая кислота	4100 ± 64		
		В. Гексадеканол	12500 ± 112		
Проходная кумжа	Белок	А. Глюкоза	7800 ± 180	0,60	0,60
		Б. Аспарагиновая кислота	4700 ± 130		
		В. Гексадеканол	2820 ± 510		
Пресноводная кумжа	Белок, триацилглицерины, углеводы	А. Глюкоза	27500 ± 2200	0,46	0,46
		Б. Аспарагиновая кислота	12700 ± 800		
		В. Гексадеканол	5800 ± 570		

\* Результаты даны в имп./мин включенной в триацилглицерин метки на 100 мг сырого веса тела за 4 ч в 1 мл пробы, содержащей каждый субстрат в концентрации 0,1 мМ и 0,1 мкКи/мл. Значения для проходной и жилой кумжи представляют собой средние многократных опытов, значения для сельди получены на семи разных рыбах (Sargent and Bauermeister, Gatten and Blaxter, 1976, неопубликованные данные).

Для млекопитающих (Hansen and Mead, 1965) и гурами (Sand et al., 1973) получены доказательства того, что высокое содержание эфиров восков в пище превышает метаболические способности кишечника. При этих условиях в обмене абсорбированных эфиров восков начинает участвовать печень. Однако в тканях и плазме крови сардин, когда они потребляют в пищу веслоногих раков, не обнаружено и следов эфиров восков (Lee and Purpione, 1972). Авторы полагают, что кишечник таких рыб очень хорошо приспособлен для метаболизма эфиров восков пищи. В то же время хорошо известно, что молодь лососевых рыб, активно питаясь копеподами, выделяет большое количество всплывающих фекальных масс, богатых эфирами восков (Venson et al., 1972). Сельдь, получавшая рацион, который на 25% (по сухому весу) состоял из жира копепод, выделяет фекальные массы, содержащие 40% липидов, из которых около 10% приходится на эфиры восков. В настоящее время эффективность ассимиляции эфиров восков рыбами точно количественно не определена, но она, по-видимому, очень высока. Такая информация совершенно необходима для определения количественных потребностей в пище сельдевых и молоди лососевых рыб в естественной среде и для оценки эффективности их питания.

## 2. Высоконенасыщенные жирные кислоты

Большинство рыб отличается от наземных животных тем, что в их тканях содержатся в основном высоконенасыщенные жирные кислоты серий  $\omega 3$ , а не  $\omega 6$ . Фактически 20:5 $\omega 3$  и 22:6 $\omega 3$  — это основные высоконенасыщенные жирные кислоты рыб, в то время как линолевая 18:2 $\omega 6$  и арахидоновая 20:4 $\omega 6$  — главные жирные кислоты наземных животных. Ниже будет показано, что рыбы могут либо получать преформированные  $C_{20}$  и  $C_{22}$  высоконенасыщенные кислоты из пищи, либо удлинять цепь и затем десатурировать  $C_{18}$  высоконенасыщенные кислоты, также содержащиеся в рационе. В данной проблеме нас интересуют биохимические механизмы, обуславливающие заметное предпочтение, которое рыбы оказывают  $\omega 3$  жирным кислотам по сравнению с  $\omega 6$  кислотами. Приведенные ниже данные по питанию с очевидностью свидетельствуют о специфических потребностях рыб в  $\omega 3$  высоконенасыщенных кислотах. Биохимический анализ решительно подтверждает, что эти специфические потребности рыб отражают основное свойство водной и особенно морской среды, а именно сравнительно низкие и относительно постоянные температуры. В более ранних работах было показано, что повышение температуры внешней среды приводит к меньшей ненасыщенности жирных кислот тканей рыб (Knipprath and Mead, 1968; Smith, 1967; Smith and Kemp, 1969; Kemp and Smith, 1970). В более поздних работах было показано, что у пресноводных популяций угря *Anguilla anguilla* из естественных условий отношение  $\omega 3/\omega 6$  жирных кислот в липидах жабр при температуре 15—20°C составляло 0,6 (Thomson et al., 1975). Эти угри могут быть полностью акклимированы в морской воде при 15°C без изменений соотношения  $\omega 3/\omega 6$  в липидах жабр, т. е. морская вода сама по себе не требует повышенного содержания  $\omega 3$  жирных кислот в липидах. И наоборот, у популяции угрей из морской среды отношение  $\omega 3/\omega 6$  жирных кислот при температуре 15°C в липидах жабр

составляло 2,3. Содержание этих угрей в морской воде при 15°C приводило к замене  $\omega 3$  высоконенасыщенных жирных кислот мононенасыщенными (Thomson et al., 1975). Итак, температура, а не соленость определяли степень ненасыщенности липидов жабр у эвригалинного угря.

Приведенные выше данные можно легко объяснить с точки зрения мембранной текучести при различных температурах. В основе современных представлений о биомембранах лежит идея о том, что биомембраны это «белки, плавающие в море липидов» (Singer and Nicholson, 1972), причем движение белковых молекул ферментов необходимо для функционирования мембран и требует определенной степени текучести липидной фазы. Такая текучесть в значительной мере определяется степенью непредельности высоконенасыщенных жирных кислот, предпочтительно эстерифицированных в положении 2 глицерина в фосфолипидах мембран. Таким образом, было показано, что степень текучести фосфолипидной фазы для типичного фермента биомембраны —  $(\text{Na}^+, \text{K}^+, \text{Mg}^{2+})$ -зависимой АТФазы — непосредственно коррелирует со степенью ненасыщенности жирных ацильных остатков в фосфолипидах (Kimelberg and Parahadjjoroulos, 1974). Температура, при которой происходит переход в липидную фазу для таких ферментов, может быть определена по точкам перегиба на кривых Аррениуса (зависимость активности фермента от температуры). Перегиб на кривой Аррениуса для  $(\text{Na}^+, \text{K}^+, \text{Mg}^{2+})$ -зависимой АТФазы пресноводных угрей, живущих при температуре 15—20°C, наблюдается при температуре 18°C (Thomson et al., 1975), т. е. при той же температуре, что и для ферментов млекопитающих и амфибий (Kimelberg and Parahadjjoroulos, 1974; Tanaka and Teruya, 1973). У угрей, живущих в морской воде при температуре 5—10°C, точка перегиба на кривой Аррениуса наблюдалась приблизительно при 12°C; при акклимации рыб к 15°C точка перегиба соответствовала 18°C. Таким образом, текучесть биомембран в жаберном эпителии определяется степенью ненасыщенности липидов жабр при различной температуре. Для низких температур характерно более высокое содержание  $\omega 3$ , а для высоких температур —  $\omega 6$  высоконенасыщенных жирных кислот.

Выполненные в последнее время исследования позволяют понять механизм этого явления. Нинно с сотрудниками (Ninno et al., 1974) показал, что у пресноводной рыбы *Pimelodus maculatus* так же, как и у крысы, в микросомах печени содержатся десатуразы жирных кислот, способные десатурировать олеиновую, линолеовую и линоленовую кислоты ( $\Delta 9$ ,  $\Delta 6$  и  $\Delta 5$  десатуразы соответственно). Де Торренго и Бреннер (De Torrenge and Brenner, 1976) показали, что у содержащегося при температуре 14—16°C пимелода десатуразы (так же как и ферменты удлинения цепи) более активны, чем у пимелода\*, содержащегося при 29—30°C. Соотношение между  $\Delta 9$ ,  $\Delta 6$  и  $\Delta 5$  десатуразами оставалось одинаковым в обоих температурных диапазонах. Повышенная активность при более низкой температуре обусловлена скорее увеличением максимальной скорости ( $V_{\max}$ ) реакции, чем изменением сродства фермента к его субстрату ( $K_m$ ). Эти эксперименты впервые показали, что сама температура влияет на активность десатураз жирных кислот, которые в свою очередь

\* Пимелод (*Pimelodus maculatus*) — рыба из отряда сомообразных. — Прим. ред.

являются ферментами биомембран. Лесли и Бакли (Leslie and Buckley, 1976) изолировали микросомы печени золотой рыбки (*Carassius auratus*), содержащейся при 18°C на рационах с соевым маслом. Жирные кислоты, включаемые в фосфолипиды изолированными микросомами, были значительно более ненасыщенными при температуре инкубации 10°C, чем при 30°C. Отсюда следует, что от температуры зависит не только то, какая жирная кислота будет синтезирована, но и то, какая из них будет включена в фосфолипиды биомембран. Фаркаш и Сенгери (Farkas and Csengeri, 1976) показали, что эти явления происходят *in vivo*; степень, в которой инъецированный рыбам [<sup>14</sup>C]-ацетат включается в насыщенные, мононенасыщенные, полиненасыщенные жирные кислоты как общих липидов, так и фосфолипидов карпа (*Cyprinus carpio*), зависела от температуры эксперимента, а не от температуры, при которой рыба содержалась ранее. Этот температурный эффект может быть обусловлен либо белками, либо липидными остатками ферментных систем, связанных с биосинтезом липидов. Текучесть жирных кислот, несомненно, влияет на активность таких ферментов биомембран, как десатуразы жирных кислот и эфирные синтетазы. Кроме того, текучесть жирных кислот, по-видимому, отражается также на активности таких растворимых ферментов, как синтетаза жирных кислот, где жирные кислоты могут быть субстратами или продуктами реакций. Следует отметить, что механизм влияния непосредственной температуры на биосинтез липидов не исключает существования других, более длительных процессов температурной адаптации. Вполне возможно, что при медленно протекающей адаптации к температуре важную роль играют также гормональные процессы, которые приводят к изменению как количества, так и активности ферментов, участвующих в биосинтезе липидов (Farkas and Csengeri, 1976).

На десатуразы жирных кислот рыб, так же как и на десатуразы жирных кислот млекопитающих, оказывает ингибирующее влияние стеркулиевая кислота, которая является циклопропановой жирной кислотой, встречающейся в триацилглицеринах растений (мальвоцветных) (например, в хлопковом масле). В экспериментах Роема с сотрудниками (Roehm et al., 1969) радужной форели задавали корм, содержащий жир лососей с добавлением не более 200 мг/кг стеркулиевой кислоты. Это приводило к увеличению соотношений жирных кислот 16:0/16:1 и 18:0/18:1 и снижению содержания кислоты 22:6ω3 в липидах форели. При этом наблюдались патологические изменения в печени рыб и снижение темпа роста на начальных этапах питания.

Из всех приведенных выше данных о влиянии температуры на ненасыщенность жирных кислот можно сделать важный вывод о том, что потребности рыб в высоконенасыщенных жирных кислотах при выращивании их при высоких температурах, по-видимому, отличаются от потребностей рыб, выращиваемых при низкой температуре. Ниже будет показано, что многие рыбы, выращиваемые при относительно низких температурах (10—20°C), имеют специфические потребности в ω3 высоконенасыщенных жирных кислотах. Известно, однако, что канального сомика можно с успехом выращивать при оптимальных для него температурах (около 30°C) на рационах, содержащих говяжье сало

в смеси с оливковым маслом или жир менхеден в качестве единственных липидных добавок (Stickney and Andrews, 1972). Первые два вида жиров являются источниками главным образом  $\omega 6$  жирных кислот, последний жир богат  $\omega 3$  жирными кислотами. Эти данные показывают, что рост этого вида оптимален при содержании на рационах как с  $\omega 6$ , так и с  $\omega 3$  жирными кислотами. Остается определить, характерно ли это вообще для рыб, обитающих при высоких температурах, или канальный сомик является исключением.

В заключение можно добавить, что высоконасыщенные жирные кислоты не являются единственным представителем липидов, определяющим текучесть мембран *in vivo*. Хорошо известно, что холестерин снижает текучесть искусственных липидных биомолекулярных слоистых образований (липосом), уменьшая площадь поверхности мембраны (Van Deenen et al., 1972; Brockerhoff, 1975). Было также показано, что обезжиренные рационы или рационы с добавками холестерина могут изменить кинетические свойства (коэффициенты Хилла) ферментов в мембранах эритроцитов млекопитающих (Farias et al., 1975). Проблема осложняется еще и тем, что, хотя холестерин уменьшает проницаемость синтетических мембран для растворов, когда эти мембраны находятся в жидком состоянии, он вместе с тем увеличивает проницаемость для растворов гелеобразных (замороженных) мембран (De Kruyff, 1975). Безусловно, возможны сложные взаимодействия между холестерином и высоконасыщенными жирными кислотами, которые способны нарушить нормальное питание рыб в отношении липидов. Вместе с тем мало что известно о взаимодействии между высоконасыщенными жирными кислотами и холестерином у пойкилотермных животных, включая рыб.

## Б. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОТРЕБНОСТИ

### 1. Энергия

Липиды рационов служат источником как метаболической энергии, так и высоконасыщенных жирных кислот, необходимых для построения структур и функционирования мембран. Когда рыбы используют липиды в энергетических целях, они не делают различий между высоконасыщенными жирными кислотами, поступающими только из корма, и насыщенными и мононасыщенными жирными кислотами, которые могут как поступать из корма, так и образовываться в результате биосинтетической активности кишечника. Это было со всей очевидностью показано на рыбах, которые обладали ярко выраженной способностью окислять высоконасыщенные жирные кислоты в митохондриях своих тканей (Brown and Tappel, 1959). Для удобства дальнейшего изложения примем, что липиды, используемые рыбой на энергетические нужды, — это «высококачественные» липиды, т. е. липиды с существенными добавками высоконасыщенных жирных кислот, которые удовлетворяют потребности рыб в «незаменимых жирных кислотах».

Плотоядные рыбы потребляют зоопланктон,  $\frac{1}{3}$  сухого веса которого состоит из эфиров восков. В теле сельдевых рыб обычно содержатся нейтральные липиды, состоящие исключительно из триацилглицеринов и составляющие приблизительно 10—20% сухой массы их тела. Послед-

нее значение можно считать нормой поступления липидов из пищи у таких рыб, как тресковые, которые питаются мелкими сельдевыми. Содержание липидов в естественном рационе морских камбаловых и пресноводных лососевых рыб точно не известно, но нет оснований считать, что оно заметно отличается от приведенных значений.

Эксперименты с культивируемыми рыбами показали, что по оптимальному потреблению липидов они существенно не отличаются от рыб из естественных популяций. Как уже отмечалось, основной причиной внесения добавок липидов в рационы культивируемых рыб является предотвращение вовлечения белка в энергетический обмен. В то же время избыток липидов в рационах приводит к чрезмерному отложению жира в теле рыб. Ли и Патнем (Lee and Putnam, 1973) выращивали радужную форель при 12°C на рационах, 24% веса которых составлял жир сельди, дающий отличные показатели использования пищи на рост и энергетический обмен роста. Адрон с сотрудниками (Adron et al., 1976) выращивал тюрбо на рационах, 9% сухого веса которых составляли липиды, в основном представленные жиром мойвы. Температура выращивания составляла 15°C. Обнаружено, что с увеличением содержания липидов в рационах до максимального темп роста выращиваемых рыб и коэффициент утилизации белка корма возрастали. Содержание липидов в тушке культивируемого тюрбо не превышало уровня, характерного для рыб из естественных популяций. Юон с сотрудниками (Yone et al., 1971) показал, что корма, содержавшие 10% липидов, обеспечивают более высокие показатели роста и усвоения пищи, чем аналогичные корма, содержавшие 20% липидов. Канальные сомики хорошо росли на рационах, содержавших до 10% жира, представленного говяжьим салом, оливковым маслом или жиром менхеден (Stickney and Andrews, 1972). Позднее, в опытах использовали рационы, содержавшие до 12% липидов (по сухому весу), представленных смесью 90% говяжьего сала и 10% жира менхеден (Stickney and Andrews, 1972). Как уже отмечалось, увеличение энергоемкости рационов за счет жира и углеводов при постоянном содержании белка улучшает утилизацию белка питающейся рыбой. Описанные выше эксперименты с канальными сомиками проводились при оптимальной для роста этого вида температуре — 27—30°C (Stickney and Andrews, 1971). Несомненно, высокие температуры повышают перевариваемость такого трудноусвояемого жира, как говяжье сало.

Все выполненные эксперименты позволяют заключить, что для получения хороших результатов при выращивании рыб в их рационах должно содержаться в среднем не менее 10% и не более 20% липидов. Рационы с более высоким содержанием липидов, вероятно, могут быть усвоены рыбой без заметных негативных изменений в метаболизме, но с риском вызвать значительные изменения химического состава тушки в результате отложения в ней избыточного количества липидов.

## 2. Высоконенасыщенные жирные кислоты

Обзор работ по «незаменимым жирным кислотам» рыб был выполнен Коуи и Сарджентом (Coweу and Sargent, 1972). В то время ситуация представлялась следующим образом. Жирные кислоты 6 $\omega$  серии, осо-

бенно линолевая (18:2 $\omega$ 6) и арахидоновая (20:4 $\omega$ 6), являются преобладающими высоконенасыщенными жирными кислотами наземных животных. Последние две кислоты считаются незаменимыми жирными кислотами у мелких всеядных млекопитающих. Для линолевой кислоты пищи характерно удлинение цепи с последующей десатурацией до арахидоновой по схеме, представленной на рисунке. Жирные кислоты  $\omega$ 3



Рис. 1. Пути биосинтеза высоконенасыщенных жирных кислот у рыб. Вертикальные стрелки указывают на реакцию удлинения; горизонтальные стрелки — на реакцию десатурации (Mead and Kayama, 1967; Sinnhuber, 1969)

серии относятся к частично незаменимым жирным кислотам мелких наземных млекопитающих. Рыбы резко отличаются от наземных животных тем, что главными высоконенасыщенными жирными кислотами у них являются кислоты  $\omega$ 3 серии, особенно 20:5 $\omega$ 3 и 22:6 $\omega$ 3. Это свойственно как морским, так и пресноводным рыбам. Для тех и других характерно пониженное содержание  $\omega$ 6 жирных кислот, хотя в пресноводных рыбах их больше, чем в морских. Последнее обстоятельство объясняется тем, что часть рациона пресноводных рыб происходит из наземных источников. Ранее было показано, что гуппи могут легко превращать 20:5 $\omega$ 3 жирные кислоты кормовых организмов (артемия) в 22:6 $\omega$ 3 жирные кислоты (Kayama et al., 1963 a). Подобным же образом морская рыба *Paralabrax clathratus* способна превращать линоленовую кислоту в жирные кислоты 20:5 $\omega$ 3 и 22:6 $\omega$ 3 (Kayama et al., 1963 b). Пути превращения, включающие удлинение цепей жирных кислот и их десатурацию, представлены на рисунке.

Эксперименты по питанию ясно показали, что у лососевых рыб жирные кислоты  $\omega$ 3 серии, особенно линоленовая кислота 18:3 $\omega$ 3, проявляют активность незаменимых жирных кислот (Nicolaidis and Woodall, 1962; Higashi et al., 1966; Sinnhuber, 1969). Морские рыбы *Mugil cephalus* и *Fundulus grandis* превращают линолевую кислоту пищи в более высоконенасыщенные жирные кислоты, включая 22:6 $\omega$ 3 (Reiser et al., 1963). Во многих экспериментах линолевая кислота менее эффективно восполняла дефицит незаменимых жирных кислот, чем линоленовая.

Более поздние работы полностью подтвердили и расширили эти выводы. Исследования Кастелла с сотрудниками (Castell et al., 1972 a, b, c) четко показали, что линоленовая кислота превосходит линолевую в отношении стимуляции роста рыб и повышения эффективности использования пищи у радужной форели, содержащейся на рационе с недостат-

ком высоконенасыщенных жирных кислот. Потребности радужной форели в линоленовой кислоте составляют 1% массы рациона или приблизительно 2,7% его общей калорийности. Симптомы дефицита незаменимых жирных кислот, выявленные в этих экспериментах, включали прекращение роста рыб, эрозию хвостового плавника, шоковый синдром, встречались миопатия сердца и ожирение печени. Эти симптомы ранее часто отмечались у нескольких видов рыб. Хрупкость митохондрий, наблюдающаяся при дефиците незаменимых жирных кислот у мелких наземных млекопитающих, также обнаружена у радужной форели; она проявлялась в повышенной скорости набухания изолированных митохондрий (Castell et al., 1972 b). Юу и Синнхубер (Yu and Sinnhuber, 1972) показали, что жирная кислота 22:6 $\omega$ 3 была столь же эффективна, как и линоленовая, в восполнении дефицита незаменимых жирных кислот у радужной форели. Иначе обстоит дело у млекопитающих, у которых арахидоновая кислота проявляет повышенную по сравнению с линоленовой активность. В экспериментах Каstellла с сотрудниками (1972 a, b, c) большая часть линоленовой кислоты у рыб превращалась в жирную кислоту 22:6 $\omega$ 3. Эти результаты позже были полностью подтверждены Ватанабе с сотрудниками (Watanabe et al., 1974 a, b, c). Однако, по их данным, оптимальная потребность радужной форели в линоленовой кислоте составляла 0,88—1,66% массы рациона. Все описанные работы на радужной форели проводились при температуре 11—12°C (Castell et al., 1972 a, b, c) или при 17—20°C (Watanabe et al., 1974 a, b, c).

Для липидов мелких млекопитающих, которые содержались на рационах с дефицитом высоконенасыщенных жирных кислот, было характерно удлинение цепей с последующей десатурацией олеиновой кислоты 18:1 $\omega$ 9. Таким образом, продукт этой биохимической активности — жирная кислота 20:3 $\omega$ 9 — является характерным признаком дефицита незаменимых жирных кислот. Сходный феномен был обнаружен и в опытах с радужной форелью (Castell et al., 1972 a, b, c; Watanabe et al., 1974 a, b, c). Морхауер и Холман (Mohrhauer and Holman, 1963 a, b) указали, что отношение 20:3 $\omega$ 3/20:4 $\omega$ 6 в липидах тканей наземных животных может быть использовано в качестве показателя дефицита жирных кислот  $\omega$ 6. Алфин-Статер и Афтергуд (Alfin-Stater and Aftergood, 1968) позднее предложили принять отношение 20:3 $\omega$ 9/20:5 $\omega$ 3 в качестве показателя, выявляющего недостаток потребления  $\omega$ 3 высоконенасыщенных жирных кислот у наземных животных. Поскольку основной высоконенасыщенной жирной кислотой форели является кислота 22:6 $\omega$ 3, Каstellл с сотрудниками (1972 a, b, c) предложил в качестве показателя дефицита  $\omega$ 3 жирных кислот у радужной форели использовать отношение 20:3 $\omega$ 9/22:6 $\omega$ 3; если оно равно 4 или более, то это указывает на недостаток незаменимых кислот. Несколько иные результаты были получены Ватанабе с сотрудниками (1974 a, b, c), которые показали, что на рационах, содержащих 1% линоленовой кислоты, отношение 20:3 $\omega$ 9/22:6 $\omega$ 3 у радужной форели было равно 0,5; на рационах, содержащих 2% линоленовой кислоты, оно уменьшалось до 0,1. Эти результаты подтвердили более ранние выводы о том, что оптимальные потребности радужной форели в линоленовой кислоте превышают ее однопроцентное содержание в рационе.

Относительно возможности использования приведенных соотношений в качестве показателя потребностей рыб в незаменимых жирных кислотах необходимо добавить, что на кривой увеличения содержания арахидоновой кислоты и уменьшения содержания эйкозатриеновой кислоты в тканях рыб, полученной Морхауэром и Холманом (Mohrhauser and Holman, 1963 a, b) по данным экспериментов, точка перегиба наблюдается при том же содержании линоленовой кислоты в рационе (1%). Измеренное отношение содержания эйкозатриеновой кислоты к содержанию арахидоновой в этой точке составляло 0,4. Тесная корреляция между увеличением содержания в тканях докозагексаеновой кислоты и снижением содержания эйкозатриеновой кислоты как результат возрастания содержания линоленовой кислоты в рационе должна быть еще доказана на рыбах. Не доказано также и то, что докозагексаеновая и эйкозатриеновая кислоты достигают устойчивых концентраций при одинаковом содержании линоленовой кислоты в рационе, а если это и так, то надо еще показать, что отношение эйкозатриеновой кислоты к докозагексаеновой в точке перегиба равно 0,4. Таким образом, величина 0,4 для рыб, по-видимому, была выбрана в значительной степени на основании данных, полученных Морхауэром и Холманом (1963 a, b) на крысах.

Описанные выше эксперименты проводились с радужной форелью — пресноводной плотоядной рыбой. Интересные опыты на карпе (*Cyprinus carpio*) были недавно проведены Ватанабе с сотрудниками (Watanabe et al., 1975 a, b). Содержание карпа на рационах без липидов или рационах с недостатком полиненасыщенных жирных кислот приводило к замедлению роста молоди при 20—25°C. Добавление к этим рационам метиллинолеата или метиллинолената ускоряло темп роста рыб. Исследователи пришли к выводу, что  $\omega 6$  и  $\omega 3$  жирные кислоты являются незаменимыми пищевыми факторами, и предположили, что соотношения и 20:3 $\omega 9$ :20:4 $\omega 6$  и 20:3 $\omega 9$ :22:6 $\omega 3$  должны учитываться при определении оптимальных потребностей карпа в незаменимых жирных кислотах. Когда оба соотношения были равны 0,4 или менее, рацион, удовлетворяющей потребности карпа в незаменимых жирных кислотах, состоял из 3% соевого масла и 2% жира печени трески, 4% кукурузного масла и 1% метиллинолената или 3% кукурузного масла и 2% метиллинолената (Watanabe et al., 1975 a, b).

В опытах Стикни и Андрюса (1972) с канальным сомиком, содержащимся при 30°C, максимальные весовые приросты достигались на рационах, в состав которых входила смесь говяжьего сала с оливковым маслом или жир менхеден. Результаты этих экспериментов показывают, что  $\omega 3$  и  $\omega 6$  жирные кислоты удовлетворяют потребности сомика в незаменимых жирных кислотах. Это важное положение, несомненно, заслуживает проверки. Непосредственное определение потребностей канального сомика в незаменимых жирных кислотах могло бы подтвердить этот важный вывод.

Иначе обстоит дело с потребностями морских плотоядных рыб в незаменимых жирных кислотах. Оуэн с сотрудниками (Owen et al., 1975) изучил удлинение цепей жирных кислот и последующую десатурацию различных меченых жирных кислот, вводимых в рационы тюрбо (*Scophthalmus maximus*), которые содержались на обезжиренных рационах в те-

чение 16 недель при 15°C. Ни одна из жирных кислот 18:1 $\omega$ 9, 18:2 $\omega$ 6, 18:3 $\omega$ 3 не превращалась при этом в сколько-нибудь заметных количествах в высоконасыщенные жирные кислоты. В частности, 18:3 $\omega$ 3 кислота не превращалась в 22:6 $\omega$ 3 кислоту. В аналогичных экспериментах радужная форель при таких же, как и у тюрбо, условиях кормления, превращала около 70% меченой 18:3 $\omega$ 3 жирной кислоты рациона в 22:6 $\omega$ 3 кислоту. Эти результаты весьма интересны, поскольку естественный рацион тюрбо составляют преимущественно мелкие рыбы, в тканях которых в большом количестве содержится преформированная 22:6 $\omega$ 3 жирная кислота. Короче говоря, тюрбо, вероятно, не испытывает недостатка в 22:6 $\omega$ 3 жирной кислоте в естественных условиях и явно не имеет доступа к кормам с высоким содержанием 18:3 $\omega$ 3 кислоты. Оуэн с сотрудниками (1975) указывает, что отсутствие или неактивность процессов десатурации и последующего удлинения цепей жирных кислот у тюрбо не ставит этот вид плотоядных рыб в невыгодные условия в море. Можно, конечно, возразить, что у тюрбо есть соответствующие биохимические механизмы, но эффективность их гораздо ниже, чем, например, у радужной форели. Этот спор будет носить чисто академический характер, поскольку удлинение и десатурация короткоцепочечных высоконасыщенных жирных кислот в организме тюрбо невозможны. И этот случай не единичный, так как недавно было показано, что домашняя кошка *Felis catus* также неспособна десатурировать такие незаменимые жирные кислоты пищи, как 20:4 $\omega$ 6 и 18:2 $\omega$ 6, которые должны присутствовать в ее рационе во избежание патологических нарушений и обеспечения нормального роста (Rivers et al., 1975).

Работа Оуэна с сотрудниками (1975) примечательна еще и тем, что введенная рыбам радиоактивная олеиновая кислота приблизительно на 90% была обнаружена в виде олеиновой кислоты, а радиоактивная 20:3 $\omega$ 9 жирная кислота не была найдена. Эти результаты были получены в варианте с обезжиренным рационом. В связи с этим отношение 20:3 $\omega$ 9/22:6 $\omega$ 3 не пригодно в качестве показателя дефицита незаменимых жирных кислот у тюрбо.

Дополнительные сведения о недостаточной активности ферментов удлинения десатурации цепей жирных кислот тюрбо были получены в опытах с кормлением рыб рационами, содержащими различные липиды (Coweу et al., 1976). Рационы, в состав которых входило высоконасыщенное гидрогенизированное кокосовое масло, не вызывали увеличения содержания 20:3 $\omega$ 9 жирной кислоты в липидах тела тюрбо. Сходным образом рационы, в состав которых входило кукурузное масло с высоким содержанием 18:3 $\omega$ 6 кислоты, не приводили к накоплению арахидоновой кислоты в липидах тканей тюрбо. Последние результаты по тюрбо согласуются с данными для морской камбалы (Owen et al., 1972) и противоречат данным Кастелла с сотрудниками (1972 a, b, c), который отметил значительное по количеству превращение линолевой кислоты в арахидоновую у форели, получавшей в рационах кукурузное масло.

Тот факт, что морские плотоядные рыбы отличаются по своим потребностям в незаменимых жирных кислотах от пресноводных плотоядных рыб, получил подтверждение в экспериментах Юона и Фуджии

(Yone and Fujii, 1975 a, b) на большом красном тae (*Chrisophrys major*). Эти исследователи показали, что кукурузное масло с добавлением 1% линоленовой кислоты не способствовало увеличению темпа роста рыб при 25°C. Добавление к кукурузному маслу 2% высоконасыщенных жирных кислот (смесь 20:5 $\omega$ 3 и 22:6 $\omega$ 3) увеличивало и темп роста рыб, и эффективность использования пищи. Еще более высокий темп роста наблюдался у рыб, рацион которых включал остаточный жир минтая в качестве единственной липидной добавки. Анализ фосфолипидов печени рыб, в рацион которых входили кукурузное масло и олеиновая кислота, указывает на превращение части 18:3 $\omega$ 3 кислоты пищи в 20:5 $\omega$ 3 и 22:6 $\omega$ 3 кислоты. Фосфолипиды печени рыб, получавших добавки кукурузного масла с 20:5 $\omega$ 3 и 22:6 $\omega$ 3 жирными кислотами, характеризовались повышенным содержанием мононасыщенных жирных кислот с длиной цепей более C<sub>18</sub> и пониженным содержанием  $\omega$ 3 и  $\omega$ 6 высоконасыщенных жирных кислот с длиной цепей менее C<sub>20</sub>. Эти изменения в составе жирных кислот в печени тая могут быть связаны с повышением эффективности использования пищи при содержании рыб на рационах с добавками 20:5 $\omega$ 3 и 22:6 $\omega$ 3 жирных кислот. Выполненные исследования показали, что большой красный тай обладает способностью до некоторой степени превращать 18:3 $\omega$ 3 жирную кислоту рациона в 22:6 $\omega$ 3 кислоту, но преформированная 22:6 $\omega$ 3 жирная кислота превосходит 18:3 $\omega$ 3 жирную кислоту по влиянию (в сторону увеличения) на темп роста.

При выявлении общих тенденций, касающихся потребностей рыб в незаменимых жирных кислотах, необходимо учитывать следующие моменты. То, что рыбы предпочитают высоконасыщенные жирные кислоты  $\omega$ 3 серии кислотам  $\omega$ 6 серии, связано с их жизнью при низких температурах (обычно ниже 20°C). Кроме того, укороченные цепи высоконасыщенных жирных кислот более характерны для наземных, чем для водных условий обитания. Однако пресноводные рыбы потребляют естественную пищу отчасти наземного происхождения. Это относится к растительноядным, всеядным и частично к плотоядным рыбам. В результате в тканевых липидах пресноводных рыб по сравнению с морскими содержится больше  $\omega$ 6 жирных кислот (Ackman, 1967). Более того, у пресноводных рыб содержание  $\omega$ 3 жирных кислот с короткой цепью (например, 18:3 $\omega$ 3) также выше, чем у морских (Gruger et al., 1964). По этим причинам можно заранее предполагать, что короткоцепочные высоконасыщенные жирные кислоты  $\omega$ 6 серии, особенно  $\omega$ 3, в их организме будут удлиняться, что и подтверждается экспериментально.

В то время как морские экосистемы характеризуются высоким содержанием 22:6 $\omega$ 3 жирной кислоты, не все морские рыбы потребляют ее в качестве единственной или даже основной высоконасыщенной жирной кислоты с пищей. Правда, в фитопланктоне содержатся в больших количествах и C<sub>20</sub>, и C<sub>22</sub> высоконасыщенные жирные кислоты, но это относится также и к C<sub>18</sub> и C<sub>16</sub> высоконасыщенным кислотам (Ackman et al., 1968; Chuecas and Riley, 1969). Отсюда вполне вероятно, что у таких растительноядных морских рыб, как перуанский анчоус, короткоцепочные высоконасыщенные жирные кислоты пищи активно удлиняются и впоследствии десатурируются. Основным потребителем фитопланктона является, безусловно, зоопланктон, среди которого

преобладают каланидные веслоногие раки. Основной высоконенасыщенной жирной кислотой у большинства из них является кислота 20:5 $\omega$ 3, второй по количественному содержанию — кислота 22:6 $\omega$ 3 (Lee et al., 1971 b; Sargent et al., 1976). Жир таких рыб, как сельдь, мойва, менхеден и молодь лососевых рыб, характеризуется высоким содержанием 20:5 $\omega$ 3 и 22:6 $\omega$ 3 жирных кислот, но тканевые фосфолипиды этих рыб содержат в основном 22:6 $\omega$ 3 кислоту (Coweу and Sargent, 1972). Возможно, эти рыбы предпочитают включать 22:6 $\omega$ 3 жирную кислоту пищи непосредственно в свои фосфолипиды, а способ утилизации 20:5 $\omega$ 3 кислоты пищи (окисление или превращение в 22:6 $\omega$ 3 кислоту) зависит от потребления 22:6 $\omega$ 3 жирной кислоты. 22:6 $\omega$ 3 кислота в качестве основной высоконенасыщенной жирной кислоты входит в естественный рацион лишь самых крупных плотоядных рыб (например, тресковых и тюрбо), занимающих более высокое положение в пищевых цепях. Короче говоря, чем выше расположен организм в пищевой цепи, тем меньше потребность в удлинении и дальнейшей десатурации короткоцепочечных высоконенасыщенных жирных кислот пищи. Субстраты, необходимые для ферментативного превращения пищи, присутствуют в небольших количествах, а величина конечного продукта значительна. Авторы убеждены, что имеющиеся в настоящее время данные о потребностях рыб в незаменимых жирных кислотах свободно укладываются в изложенную выше концепцию. Вместе с тем очевидно, что пищевые потребности рыб изучены еще недостаточно, чтобы можно было делать окончательные выводы.

## V. ВИТАМИНЫ

Данные по рекомендуемому содержанию витаминов в кормах для некоторых холодноводных и тепловодных рыб содержатся в ряде публикаций (см., например, National Research Council, 1973). Поскольку эти вопросы рассматриваются ниже, рекомендации совета по этим исследованиям здесь не приводятся. Следует, однако, отметить, что приводимые величины содержания витаминов не отражают, строго говоря, потребностей рыб, а лишь указывают, сколько их должно содержаться в рационе рыб для обеспечения максимального темпа роста и отсутствия патологических изменений. Обнаружено, что содержание пантотената в корме радужной форели (500 мг на 1 кг гранулированного корма, диаметр гранул 1 мм) уменьшалось наполовину спустя 10 с, а через 1 мин пребывания корма в воде пантотенат разрушался полностью. Безусловно, гранулы были слишком мелкими и с очень высоким отношением площади поверхности к весу; с более крупными гранулами дело обстояло бы, видимо, несколько иначе. Тем не менее такая проблема существует. Таким образом, установленные потребности рыб в водорастворимых витаминах частично зависят от стабильности гранул корма в воде и от продолжительности их нахождения там до того, как они будут съедены рыбой. Этот вывод, безусловно, относится ко всем водорастворимым компонентам, входящим в состав экспериментальных рационов, но из-за того, что витамины содержатся в рационах в очень малых количествах, они подвержены разрушению в период пребывания корма в воде

до того, как он будет съеден рыбой. Совершенно очевидно, что в связи с этим проводить сравнение между рыбами и наземными животными в отношении их потребностей в водорастворимых витаминах рискованно.

Вообще говоря, патологические изменения, вызываемые недостатком витаминов, плохо диагностируются, поэтому для оценки потребностей рыб в витаминах (Cowey and Sargent, 1972) следует по возможности использовать биохимические показатели.

#### **А. ПИРИДОКСИН**

Функциональной формой пиридоксина является пиридоксальфосфат, который действует как кофермент для многих ферментов, включая аминотрансферазы. Влияние дефицита пиридоксина на активность аланинаминотрансфераз тканей радужной форели со средним весом тела 150 г было исследовано Смитом с сотрудниками (Smith et al., 1974). Ферментная активность в эритроцитах форели, содержащейся на рационах с дефицитом пиридоксина в течение девяти недель, была достоверно ниже, чем в эритроцитах контрольных рыб (20,1 ед./мл по сравнению с 43,7 ед./мл). Содержание ферментов в эритроцитах рыб, испытывавших недостаток пиридоксина, возвращалось к норме в течение трех недель после начала кормления полноценным рационом.

Представляет также интерес тот факт, что преинкубация эритроцитов от испытывающих дефицит пиридоксина рыб с пиридоксальфосфатом увеличивает аланинаминотрансферазную активность на 40%. Как это ни странно, апофермент у рыб, содержащихся на полноценном рационе, не был полностью насыщен коферментом, и аналогичная процедура преинкубации увеличивает аминотрансферазную активность на 22%.

Остается выяснить, можно ли использовать аланинаминотрансферазную активность эритроцитов для оценки содержания пиридоксина у культивируемых рыб. Представляет также интерес характер влияния разного содержания пиридоксина в рационах на ферментную активность.

Аланинаминотрансферазная активность в печени форели, испытывающей дефицит пиридоксина, достоверно не отличалась от таковой в печени контрольных рыб. Смит с сотрудниками (Smith et al., 1974) объяснял это особенностями физиологии голодающей рыбы. Форель, содержащаяся на рационах с недостатком пиридоксина, росла значительно хуже той, которая получала полноценный рацион; при вскрытии желудка подопытных рыб оказывались пустыми. Если рыбы, испытывавшие дефицит пиридоксина, постепенно теряли аппетит и в конечном счете начинали голодать, то возможно, что требуемое содержание глюкозы в крови поддерживалось за счет глюконеогенеза и аланинаминотрансфераза как фермент глюконеогенеза необходима для поддержания этого обменного пути.

#### **Б. ТИАМИН**

Коуи с сотрудниками (Cowey et al., 1975 b) определил влияние различного содержания тиамина на рост и активность транскетолазы эритроцитов тюрбо. Полученные результаты заставляют предположить, что

этот показатель может быть успешно использован в качестве индикатора достаточности содержания тиамин в рационах.

Оптимальный темп роста тюрбо наблюдался при содержании тиамин в корме 0,6 мг/кг или более, однако активность транскетолазы эритроцитов была субоптимальной, когда тиамин в рационах содержалось менее 2,6 мг/кг. При таком и более высоком содержании тиамин в рационах апофермент транскетолазы эритроцитов насыщался коферментом и преинкубация гемолизата с тиаминпирофосфатом (активная форма тиамин) не увеличивала транскетолазной активности. Преинкубация с тиаминпирофосфатом гемолизатов тюрбо, в рацион которых входило менее 2,6 мг тиамин на 1 кг, восстанавливала транскетолазную активность эритроцитов до значений, наблюдавшихся у рыб, которым давали рационы с высоким содержанием тиамин.

Между содержанием тиамин и степенью насыщения транскетолазы эритроцитов тиаминпирофосфатом имеется причинно-следственная связь. Более того, прослеживается определенное соответствие между оптимальным содержанием тиамин в рационах для роста рыб и для насыщения транскетолазы эритроцитов. Такие зависимости могут оказаться полезными при регулировании содержания витаминов в корме культивируемых рыб.

#### **В. АСКОРБИНОВАЯ КИСЛОТА**

Необходимость аскорбиновой кислоты (витамина С) для канального сомика была недавно убедительно продемонстрирована в экспериментах по изучению роста этой рыбы (Lovell, 1973; Andrews and Murai, 1975). Кроме того, микросомы печени и почек канального сомика оказались неспособными синтезировать аскорбиновую кислоту из D-глюкуроно-γ-лактона (Wilson, 1973). Ранее абсолютные потребности в аскорбиновой кислоте были определены для некоторых других видов рыб, в том числе желтохвоста, карпа, кижуча и радужной форели (Halver et al., 1975).

Важной проблемой, связанной с сохранением активности аскорбиновой кислоты (хотя и не только ее) в кормах, является ее лабильность. Андрус и Мюррей (Andrews and Murai, 1975) зарегистрировали значительное уменьшение активности аскорбиновой кислоты, когда корма хранились при 20°C в течение 16 нед. Влажные гранулы, по-видимому, еще более уязвимы в этом отношении, даже если они хранятся при температуре ниже нуля. Возможным решением проблемы может быть использование в рационах аскорбат-2-сульфата в качестве источника аскорбиновой кислоты. Аскорбат-2-сульфат сохраняет стабильность в течение нескольких недель даже в водных растворах. Исследования Халвера с сотрудниками (Halver et al., 1975) показали, что это соединение является адекватным источником аскорбиновой кислоты для радужной форели; при соответствующей молярности аскорбат-2-сульфат также эффективен, как и L-аскорбиновая кислота, в предотвращении симптомов С-авитаминоза у рыб. У форели, которой в течение 20 нед давали дикалиевую соль аскорбат-2-сульфата в количестве 160 мг на 1 кг сухого корма, наблюдался нормальный рост, низкая смертность, симптомов авитаминоза не было.

Фермент, который гидролизует аскорбат-2-сульфат до аскорбиновой кислоты — аскорбат-2-сульфогидролаза, — выявлен в печени и некоторых других органах и тканях радужной форели (Halver et al., 1975). Возможно, что фермент гидролизует метаболически неактивный аскорбат-2-сульфат до метаболически активной аскорбиновой кислоты. Однако присутствие этого фермента не единственный или не основной фактор, влияющий на утилизацию аскорбат-2-сульфата у животных. Так, у морской свинки зарегистрирована тканевая активность аскорбат-2-сульфогидролазы, но аскорбат-2-сульфат не вылечивает морских свинок от цинги. Участие аскорбиновой кислоты в обмене веществ у животных, — безусловно, интересная область исследования.

Пока метаболическая функция аскорбиновой кислоты неясна. Активность тирозингидроксилазы в надпочечниках страдающих цингой морских свинок заметно снижена и восстанавливается до нормы при добавлении в корм аскорбиновой кислоты, хотя последняя не активирует этот фермент непосредственно (Nakashima et al., 1972). Другие эксперименты (Degkwitz and Staudinger, 1974) выявили влияние аскорбиновой кислоты на синтез гема, но специфических коэнзимных функций аскорбиновой кислоты не обнаружено. Имеются также сведения о том, что потребление аскорбиновой кислоты влияет на транспорт электронов в микросомах печени морской свинки; активность никотинамидадениндинуклеотидфосфат-цитохром Р-450-редуктазы в микросомах печени молодых морских свинок, получавших рационы с недостатком аскорбиновой кислоты, заметно снижена (Zannoni and Sato, 1975).

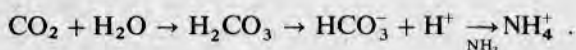
Большая часть недавно проведенных на рыбах экспериментов была направлена на выявление роли аскорбиновой кислоты в качестве медиатора формирования коллагена и костной ткани при сколиозе. Халвер (Halver, 1972 b) показал, что аскорбиновая кислота быстро связывается в тканях радужной форели там, где образуется коллаген. Уилсон и По (Wilson and Poe, 1973) наблюдали, что содержание коллагена в позвоночнике заболевших цингой сомов было значительно ниже, чем у здоровых рыб. Кроме того, позвоночники заболевших цингой рыб были относительно более хрупкими и легко ломались, а выделенный из них коллаген содержал относительно меньше остатков оксипролина, чем коллаген здоровых рыб. Эти исследователи обнаружили также, что в сыворотке крови заболевших цингой сомов активность алкалинфосфатазы значительно понижена. По аналогии с результатами, полученными на млекопитающих, Уилсон и По интерпретировали это как снижение активности остеобластов, приводящей к уменьшению активности процессов образования костной ткани.

## VI. МИНЕРАЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА

Изучение потребностей рыб в минеральных веществах осложняется тесной зависимостью между рыбами и средой их обитания. Пресноводные рыбы характеризуются незначительным, но постоянным выведением NaCl с обильной гипотонической мочой, которая вырабатывается в результате прохождения воды из заметно гипотоничной внешней среды через их жаберный эпителий. Потеря NaCl с мочой компенсирует-

ся активным поступлением NaCl из воды через жабры в плазму крови. Эти процессы подробно изучались различными исследователями (Conte, 1969; Motais and Garcia-Romeu, 1972; Maetz, 1971, 1974) и поэтому ниже подробно не рассматриваются. В связи с пищевыми потребностями пресноводных рыб в NaCl заслуживает внимания тот факт, что NaCl-насос в жабрах весьма эффективен и способен накачивать NaCl в плазму из среды миллимолярной или даже более низкой концентрации. Вероятно, существует сходный механизм активного переноса и других ионов, которые, как известно, рыба абсорбирует из воды (Ichikawa and Oguri, 1961; Templeton and Brown, 1963).

Имеется множество данных, подтверждающих предположение о том, что у рыб так же, как в коже амфибий, активное поглощение NaCl сопровождается выведением либо  $\text{HCO}_3^-$  вместе с  $\text{H}^+$ , либо  $\text{HCO}_3^-$  вместе с  $\text{NH}_4^+$ .  $\text{HCO}_3^-$  происходит из  $\text{CO}_2$ , образующегося в результате окислительного обмена, а  $\text{NH}_4^+$  — из  $\text{NH}_3$ , образующегося при катаболизме аминокислот,



Это, однако, не означает, что весь  $\text{NH}_3$ , образующийся при катаболизме аминокислот, или все количество  $\text{CO}_2$ , образующееся при окислительном обмене, неизбежно экскретируется в виде  $\text{H}^+\text{HCO}_3^-$  или  $\text{NH}_4^+\text{HCO}_3^-$  в обмен на  $\text{Na}^+\text{Cl}^-$  внешней среды. Практически выведение из тела  $\text{CO}_2$  и  $\text{NH}_3$  у рыб, которые быстро метаболизируют аминокислоты, не полностью определяется потреблением NaCl из внешней среды. Эта ситуация возникает из-за того, что неионизированные  $\text{CO}_2$  и  $\text{NH}_3$  могут легко диффундировать через клеточные мембраны и выводиться через жабры путем пассивной диффузии по градиентам концентраций. Однако выявление этого механизма затруднено тем, что весь аммиак, выделяемый рыбой либо в виде  $\text{NH}_3$ , либо  $\text{NH}_4^+$ , во внешней среде присутствует в виде  $\text{NH}_4^+$ , так как все пресноводные водоемы имеют pH 7 и ниже. Сходным образом большая часть двуокиси углерода, выделяемой в виде  $\text{CO}_2$  или  $\text{HCO}_3^-$ , во внешней среде присутствует в виде  $\text{HCO}_3^-$ . Вероятно, именно этим объясняется тот факт, что рыбы хорошо себя чувствуют в пресных водах без добавок NaCl.

Морские рыбы испытывают избыток NaCl в своей внешней среде и поэтому для них важно избежать обезвоживания тела из-за потери воды через жабры. Эти рыбы постоянно поглощают небольшими порциями воду (которая может, кстати, удовлетворять их потребности во многих катионах), и поступающий NaCl выводится через жаберный эпителий во внешнюю среду. Во избежание потери воды морские рыбы редко выделяют сильно концентрированную мочу, хотя под влиянием шока и стресса (например, при вылове) может выделяться обильная моча с довольно высоким содержанием NaCl. Потери воды в последнем случае, конечно, легко восполняются морской водой. Несомненно, что аммиак и углекислый газ, образующиеся в результате катаболизма, выводятся через жабры морских рыб, по-видимому, с помощью того же механизма, который имеется у пресноводных рыб. В морской воде попадающий в тело рыб хлористый натрий в любом количестве будет выводиться из

организма с помощью NaCl-насоса, функция которого заключается главным образом в выведении избыточного количества NaCl, образующегося при поступлении морской воды из кишечника в плазму крови, через жабры во внешнюю среду.

#### **А. ОБЩЕЕ ПОГЛОЩЕНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ**

В связи с тем что у пресноводных рыб происходит постоянное выведение ионов, им требуется адекватное поступление минеральных веществ с пищей. Для оценки оптимального содержания минеральных веществ в корме для различных видов рыб необходимо содержать подопытных рыб на рационах с разным содержанием сбалансированных солей и анализировать результаты по кривым роста. Огино и Камизоно (Ogino and Kamizono, 1975) использовали смеси солей Макколлума, применяемые в опытах с крысами, с добавками редких элементов (Halver and Coates, 1957). Эти минеральные смеси вносили в рационы рыб в различных дозах (от 0 до 8% для молоди карпа и от 0 до 4% для молоди радужной форели). Темп роста обоих видов был максимальным, когда содержание смеси солей в рационе составляло 4%. Недостаток минеральных солей в рационах приводил к заметному снижению темпа роста и эффективности питания радужной форели, а карп оказался сравнительно менее чувствительным к этим добавкам (привесы тела за семь недель кормления составили 131% у рыб на рационах без минеральных добавок и 156% при 4%-ной минеральной добавке к рациону). Причем явные симптомы недостаточности минеральных веществ у карпа не обнаружены. В то же время радужная форель при недостатке минеральных веществ страдала анемией (из-за недостатка железа), у нее наблюдались также лордоз, сколиоз, конвульсии и уродства черепа.

Арай с сотрудниками (Arai et al., 1974) скармливал угрям рационы с разным содержанием (0—8%) смеси солей по Халверу (Halver, 1957). Оптимальное содержание этой смеси солей в рационе, определенное по темпу роста и эффективности питания, составляло для угря 2%. Источником белка в рационе в этих экспериментах была сигаевая мука (70% во всех рационах). Поскольку этот компонент корма дает относительно большое количество золы, результаты, вероятно, совпадают с полученными Огино и Камизоно для карпа и радужной форели.

#### **Б. КАЛЬЦИЙ, ФОСФОР, МАГНИЙ**

Андрюс с сотрудниками (Andrews et al., 1973) обратил внимание на тот факт, что включение в рационы культивируемых рыб большого количества рыбной муки исключает необходимость в добавках кальция и фосфора. Замена источников белка в рационах требует подробной информации о потребностях рыб в кальции и фосфоре, что и нашло полное подтверждение в опытах Кетолы (Ketola, 1975 а). Андрюс и его сотрудники (1973) отметили также, что, поскольку рыбы способны абсорбировать кальций через жабры, на их потребности в этом металле может оказывать влияние его концентрация в воде.

В экспериментах с канальным сомиком Андрюс с сотрудниками (1973)

изменял как содержание (кальций 0,5—2,0%, фосфор 0,5—1,2%), так и соотношение этих элементов в рационе. Максимальный рост сомика наблюдался на рационе, содержащем 1,5% кальция, в то время как более высокое его содержание приводило к замедлению темпа роста рыб. Оптимальное содержание доступного рыбе фосфора в рационе составляло 0,8—1,0%; при содержании фосфора 0,5% появляются симптомы его недостаточности, при содержании фосфора в рационе 1,2% рост рыб замедлялся. Рекомендованное исследователями содержание кальция и фосфора в рационах близко к тому, которое использовали Деййо и Таймейер (Deyoe and Tiemeier, 1968) в опытах по кормлению канальных сомоков. Андриус с сотрудниками не обнаружил изменения темпа роста рыб при введении в рационы фитата кальция и сделал вывод, что фосфор фитина недоступен для рыб.

Потребности в кальции у морских рыб резко отличаются от потребностей у пресноводных рыб (Sakamoto and Yone, 1973). Морские костистые рыбы потребляют морскую воду, в которой содержится много кальция, но мало фосфора, и экскретируют избыток абсорбированных двухвалентных ионов (Hickman and Trump, 1969). В связи с этим соотношение кальция и фосфора в рационах морских рыб должно быть меньше единицы. Сакамото и Юон (1973) обнаружили, что большой красный тай лучше всего рос при содержании в рационе 0,34% кальция и соотношении кальция и фосфора 1:2.

Потребности в кальции и фосфоре обычно рассматриваются совместно, поскольку метаболизм этих двух элементов тесно связан между собой. Взаимодействие между различными минеральными веществами не ограничивается только этими двумя элементами и недостаток содержания какого-либо одного элемента может быстро отразиться на метаболизме других. Хорошо известно, что недостаток магния у крыс приводит к кальцинии мягких тканей и может также сопровождаться потерей клеточного калия. Сходным образом при недостатке магния у радужной форели может развиваться почечный кальциноз (Coweу, 1976). При дефиците магния в рационе радужной форели кальциноз почек развивался у нее, когда содержание кальция составляло 2,6% и более (соотношение кальция и фосфора 1:1). При низком содержании кальция в рационе (1,4%) концентрация кальция в почках значительно не возрастала даже в тех случаях, когда содержание магния в рационах было лимитировано. Точно также признаки кальциноза почек не наблюдались при содержании кальция в рационе, равном 2,6%, когда в него вводились добавки магния (0,1%). Таким образом, содержание кальция в рационе, равное 2,6%, не оказывало на форель отрицательного действия, если в нем в достаточных количествах присутствовал магний, т. е. метаболические нарушения, вызываемые дефицитом одного элемента, могут компенсироваться потреблением другого. В этих экспериментах скорость роста регулировалась потреблением магния с пищей (начальный вес тела увеличивался на 200% за 16 нед. при содержании магния в корме 0,1% и на 100% при содержании магния 0,006%).

В заключение следует отметить, что нарушение кальциевого обмена или экскреции кальция также является реакцией на недостаток других веществ и на несбалансированность рациона. Так, чрезмерное отложение

кальция наблюдалось у форели при недостатке в рационе триптофана (Kloppel and Post, 1975), а кристаллы оксалата кальция обнаруживались в почках форели, содержащейся на рационе с недостатком пиридоксина (Smith et al., 1974). Оксалурия была характерна для ряда млекопитающих при недостатке пиридоксина; в экспериментах Смита болезнь обострялась при введении в рацион желатины, которая вызывала увеличение потребления глицина, в результате чего образование оксалата возрастало.

## VII. ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

После того как эта глава была уже подготовлена, появились работы, посвященные вопросам питания рыб. Ниже в общих чертах приводятся основные результаты этих работ.

Зейтоун с сотрудниками (Zeitoun et al., 1976) сравнил между собой различные методы определения количественных потребностей молодой радужной форели в белке по данным доза — ответная реакция. Эти методы включают дисперсионный и множественный анализы средних значений получаемых реакций, анализ «ломаной линии» и полиномиальный регрессионный анализ. Эти исследователи отдали предпочтение полиномиальному регрессионному анализу, который, по их мнению, имеет преимущества перед другими методами. Этот метод более растянут во времени и, по-видимому, точнее других в тех случаях, когда ступенчатые увеличения доз малы. На основании результатов, полученных при помощи этого метода, авторы выносят на рассмотрение концепцию об экономичных пищевых (в данном случае белковых) потребностях.

Получены новые данные о потребностях рыб в незаменимых аминокислотах. Уилсон с сотрудниками (Wilson et al., 1977) обнаружил, что потребности молодой канального сомика в лизине составляют 1,23% сухого веса рациона; показано также, что рН экспериментальных рационов с различными аминокислотами должен составлять 7,0 (вероятно, главным образом для того, чтобы нейтрализовать гидрохлориды аминокислот, хотя дикарбоновые и основные аминокислоты также влияют на рН) для достижения максимальных темпа роста и эффективности усвоения пищи. Хардинг с сотрудниками (Harding et al., 1977) использовал концентрацию метионина в плазме крови в качестве дополнительного показателя темпа роста. Сходным образом Каушик (Kaushik, 1977) определял одновременно темп роста и концентрацию свободных аминокислот в плазме крови и в мышцах для оценки потребности радужной форели в аргинине, которая оказалась равной 1,2% сухого веса рациона.

Недавно полученные сведения подтверждают мнение о том, что добавки аминокислот к рационам эффективны для радужной форели и неэффективны для канального сомика. Андрус с сотрудниками (Andrews et al., 1977) увеличивал содержание аргинина в не полностью очищенных рационах канального сомика с 1,1 до 1,7% путем изонитрогенного замещения части казеина желатиной и обнаружил значимое увеличение темпа роста рыб. Вместе с тем Постону с сотрудниками (Poston et al., 1977) удалось значительно увеличить пищевую ценность рациона

форели, основу которого составлял промин R (изолированный соевый белок), добавлением к нему основной из недостающих аминокислот — метионина. Дабровска и Войно (Dabrowska and Woyno, 1977) повысили пищевую ценность рационов, содержавших рыбную, мясокостную муку, дрожжи и соевую муку (в качестве белкового компонента), добавлением к ним 1% цистина и 0,5% триптофана. Наконец, Тайус с коллегами (Tiews et al., 1976) показал, что рыбная мука может быть полностью замещена в рационах радужной форели мукой из отходов от переработки скота и птицы с добавлением 1,7% HCl лизина, 0,48% DL-метионина и 0,14% DL-триптофана.

Предложен интересный метод определения содержания метионина и сульфоксида в белке (Njaa, 1977). Он основан на использовании йодопальмитатного реактива до и после восстановления метионина хлоридом титана.

Весомый вклад в изучение взаимодействия между энергией пищи и утилизацией белка у канального сомика внесли исследования Гарлинга и Уилсона (Garling and Wilson, 1976). В своих экспериментах они применили достаточно разнообразные методики, позволяющие прогнозировать зависимость между утилизацией белка и отношением энергии белка к общей энергии рациона. Рационы калорийностью 275 ккал/100 г обеспечивали оптимальный рост при содержании в них 24% белка, а рационы калорийностью 341 ккал/100 г — при содержании в них 28—32% белка. Мюррей с сотрудниками (Murrey et al., 1977) утверждает, что высокая эффективность усвоения белка пищи у канального сомика наблюдается в том случае, когда содержание белка в рационах увеличивается с 25 до 35%; фактически это, по-видимому, обусловлено более высокой плотностью энергии при 35%-ном содержании белка в рационе наряду с ограниченной скоростью питания рыб (3% массы тела в день).

Хилтон с сотрудниками (Hilton et al., 1977 a) изучал лабильность аскорбиновой кислоты в рационах. Он подтвердил, что при добавлении воды в приготовляемую массу, а также во время холодного гранулирования и высушивания гранул происходят значительные потери аскорбиновой кислоты. В более поздней работе (Hilton et al., 1977 b) было высказано предположение, что концентрация аскорбиновой кислоты в печени может служить показателем обеспеченности радужной форели аскорбиновой кислотой; содержание аскорбиновой кислоты в печени, равное 20 мкг/г и менее, указывает на необходимость дополнительного внесения этого компонента в рационы форели.

Эксперименты по минеральному питанию рыб показали, что потребности карпа в магии составляют 0,04—0,05% массы сухого рациона (Ogino and Chion, 1976). Когда карпам давали рационы с различным содержанием кальция и фосфора (Ogino and Takeda, 1976), скорости роста положительно коррелировали с содержанием кальция в рационе. Концентрация фосфора и кальция в воде составляла 0,002 и 20 мг/л соответственно. Исследователи предположили, что карп может компенсировать недостаток кальция в корме абсорбцией этого иона из воды. В условиях эксперимента максимальный темп роста карпа наблюдался при содержании в рационе 0,6—0,7% фосфора. Приблизительно такое же (0,6% массы рациона) количество неорганического фосфора улучшает

рост, утилизацию пищи и содержание золы костей у атлантического лосося, который получал рационы, содержавшие 0,7% фосфора из белков растительного происхождения (Ketola, 1975b). Кетола предположил, что фосфор растительного происхождения в отличие от неорганического фосфора и фосфора животного происхождения малодоступен для рыб.

#### Список использованной литературы

- Ackman, R. G. (1967). Characteristics of the fatty acid composition and biochemistry of some freshwater fish oils and lipids in comparison with marine oils and lipids. *Comp. Biochem. Physiol.* **22**, 907—992.
- Ackman, R. G., Tocker, C. S., and McCachlan, J. (1968). Marine phytoplankton fatty acids. *J. Fish. Res. Board Can.* **25**, 1603—1620.
- Adron, J. W., Blair, A., Cowey, C. B., and Shanks, A. M. (1976). Effects of dietary energy level and dietary energy source on growth, feed conversion and body composition of turbot (*Scophthalmus maximus*, L.). *Aquaculture* **7**, 125—132.
- Alfin-Slater, R., and Aftergood, L. (1968). Essential fatty acids reinvestigated. *Physiol. Rev.* **48**, 758—784.
- Andrews, J. W., and Murai, T. (1975). Studies on the vitamin C requirements of channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *J. Nutr.* **105**, 557—561.
- Andrews, J. W., and Page, J. W. (1974). Growth factors in the fishmeal component of catfish diets. *J. Nutr.* **104**, 1091—1096.
- Andrews, J. W., Murai, T., and Campbell, C. (1973). Effects of dietary calcium and phosphorus on growth, food conversion, bone ash and haematocrit levels of catfish. *J. Nutr.* **103**, 766—771.
- Andrews, J. W., Page, J. W., and Murray, M. W. (1977). Supplementation of a semipurified casein diet for catfish with free amino acids and gelatin. *J. Nutr.* **107**, 1153—1156.
- Arai, S., Nose, T., and Hashimoto, Y. (1971). A purified test diet for the eel, *Anguilla japonica*. *Tansuiku Suisan Kenkyusho Kenkyu Hokoku* **21**, 161—178.
- Arai, S., Nose, T., and Kawatsu, H. (1974). Effects of minerals supplemented to the fishmeal diet on growth of eel, *Anguilla japonica*. *Tansuiku Suisan Kenkyusho Kenkyu Hokoku* **24**, 95—100.
- Ballard, F. J. (1965). Glucose utilization in mammalian liver. *Comp. Biochem. Physiol.* **14**, 437—443.
- Barrington, E. J. W. (1957). Alimentary canal and digestion. In "The Physiology of Fishes" (M. E. Brown, ed.), Vol. 1, pp. 109—161. Academic Press, New York.
- Benson, A. A., Lee, R. F., and Nevenzel, J. C. (1972). Wax esters: Major marine metabolic energy reserves. *Biochem. Soc. Symp.* No. 35, pp. 175—187.
- Bergot, P., and Fléchon, J.-E. (1970). Forme et voie d'absorption intestinale des acides gras à chaîne longue chez la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdnerii* Rich). *Ann. Biol. Anim. Biochem. Biophys.* **10**, 459—472.
- Bilinski, E., Jonas, R. E. E., and Lau, Y. C. (1971). Lysosomal triglyceride lipase from the lateral line tissue of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Board Can.* **28**, 1015—1018.
- Blaxter, K. L. (1975). Conventional and unconventional farmed animals. *Proc. Nutr. Soc.* **34**, 51—56.
- Borgstrom, B. (1974). Fat digestion and absorption. In "Biomembranes" (L. A. Manson, ed.), Vol. 4B, pp. 555—620. Plenum, New York.
- Bressani, R., and Mertz, E. T. (1958). Relationship of protein level to the minimum lysine requirement of the rat. *J. Nutr.* **65**, 481—491.
- Brett, J. R., and Zala, C. A. (1975). Daily pattern of nitrogen excretion and oxygen consumption of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under controlled conditions. *J. Fish. Res. Board Can.* **32**, 2479—2486.
- Brockerhoff, H. (1966a). Digestion of fat by cod. *J. Fish. Res. Board Can.* **23**, 1835—1839.
- Brockerhoff, H. (1966b). Fatty acid distribution patterns of animal depot fat. *Comp. Biochem. Physiol.* **19**, 1—12.
- Brockerhoff, H. (1975). Model of interactions of polar lipids, cholesterol, and proteins in biological membranes. *Lipids* **9**, 645—650.
- Brockerhoff, H., and Hoyle, R. J. (1965). Hydrolysis of triglycerides by the pancreatic lipase of a skate. *Biochim. Biophys. Acta* **98**, 435—436.
- Brockerhoff, H., and Hoyle, R. J. (1967). Conversion of dietary triglycerides into depot fat in fish and lobster. *Can. J. Biochem.* **45**, 1365—1370.

- Brown, W. D., and Tappel, A. L. (1959). Fatty acid oxidation by carp liver mitochondria. *Arch. Biochem. Biophys.* **85**, 149—158.
- Burleigh, I. G., and Schimke, R. T. (1968). On the activities of some enzymes concerned with glycolysis and glycogenolysis in extracts of rabbit skeletal muscles. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* **31**, 831—836.
- Carey, M. C., and Small, D. M. (1970). Characteristics of mixed micellar solutions with particular reference to bile. *Am. J. Med.* **49**, 590—608.
- Castell, J. D., Sinnhuber, R. O., Wales, J. H., and Lee, D. J. (1972a). Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): Growth, feed conversion, and some gross deficiency symptoms. *J. Nutr.* **102**, 77—86.
- Castell, J. D., Sinnhuber, R. O., Lee, D. J., and Wales, J. H. (1972b). Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): Physiological symptoms of essential fatty acid deficiency. *J. Nutr.* **102**, 87—92.
- Castell, J. D., Lee, D. J., and Sinnhuber, R. O. (1972c). Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): Lipid metabolism and fatty acid composition. *J. Nutr.* **102**, 93—100.
- Chang, V. M., and Idler, D. R. (1960). Biochemical studies on sockeye salmon during spawning migration. XII. Liver glycogen. *Can. J. Biochem. Physiol.* **38**, 553—558.
- Chiou, J. Y., and Ogino, C. (1975). Digestibility of starch in carp. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 465—466.
- Cho, C. Y., Bayley, H. S., and Slinger, S. J. (1974). Partial replacement of herringmeal with soybean meal and other changes in a diet for rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Board Can.* **31**, 1523—1528.
- Chuecas, L., and Riley, J. P. (1969). Component fatty acids of the total lipids of some marine phytoplankton. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **49**, 97—116.
- Conte, F. P. (1969). Salt secretion. In "Fish Physiology" (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), Vol. 1, pp. 241—292. Academic Press, New York.
- Cowey, C. B. (1975). Aspects of protein utilization by fish. *Proc. Nutr. Soc.* **34**, 57—63.
- Cowey, C. B. (1976). The use of synthetic diets and biochemical criteria in the assessment of nutrient requirements of fish. *J. Fish. Res. Board Can.* **33**, 1040—1045.
- Cowey, C. B., and Sargent, J. R. (1972). Fish nutrition. *Adv. Mar. Biol.* **10**, 383—492.
- Cowey, C. B., Pope, J. A., Adron, J. W., and Blair, A. (1971). Studies on the nutrition of marine flatfish. Growth of plaice, *Pleuronectes platessa*, on diets containing proteins derived from plants and other sources. *Mar. Biol.* **10**, 145—153.
- Cowey, C. B., Adron, J., Blair, A., and Shanks, A. M. (1974a). Studies on the nutrition of marine flatfish. Utilization of various dietary proteins by plaice (*Pleuronectes platessa*). *Br. J. Nutr.* **31**, 297—306.
- Cowey, C. B., Brown, D. A., Adron, J. W., and Shanks, A. M. (1974b). Studies on the nutrition of marine flatfish. The effect of dietary protein content on certain cell components and enzymes in the liver of *Pleuronectes platessa*. *Mar. Biol.* **28**, 207—213.
- Cowey, C. B., Adron, J. W., Brown, D. A., and Shanks, A. M. (1975a). Studies on the nutrition of marine flatfish. The metabolism of glucose by plaice (*Pleuronectes platessa*) and the effect of dietary energy source on protein utilization in plaice. *Br. J. Nutr.* **33**, 219—231.
- Cowey, C. B., Adron, J. W., Knox, D., and Ball, G. T. (1975b). Studies on the nutrition of marine flatfish. The thiamine requirement of turbot (*Scophthalmus maximus*). *Br. J. Nutr.* **34**, 383—390.
- Cowey, C. B., Adron, J. W., Owen, J. M., and Roberts, R. J. (1976). The effect of different dietary oils on tissue fatty acids and tissue pathology in turbot *Scophthalmus maximus*. *Comp. Biochem. Physiol. B* **53**, 399—403.
- Cowey, C. B., de la Higuera, M., and Adron, J. W. (1977). The effect of dietary composition and of insulin and gluconeogenesis in rainbow trout. *Br. J. Nutr.* **38**, 385—395.
- Dabrowska, H., and Wojno, T. (1977). Studies on the utilization by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) of feed mixtures containing soya bean meal and an addition of amino acids. *Aquaculture* **10**, 297—310.
- Dean, W. F., and Scott, H. M. (1965). The development of an amino acid reference diet for the early growth of chicks. *Poult. Sci.* **44**, 803—808.
- Degkwitz, E., and Staudinger, H. (1974). Role of vitamin C on microsomal cytochromes. In "Vitamin C. Recent Aspects of Its Physiological and Technological Importance" (G. C. Birch and K. Parker, eds.), pp. 161—178. Appl. Sci. Publ., London.
- De Kruyff, B. (1975). Lipid-sterol interactions in liposomes and membranes. *Biochem. Soc. Trans.* **3**, 618—621.

- De Torrenzo, M. P., and Brenner, R. R. (1976). Influence of environmental temperature on the fatty acid desaturation and elongation activity of fish (*Pimelodus maculatus*) liver microsomes. *Biochim. Biophys. Acta* **424**, 36—44.
- Deyoe, C. W., and Tiemeier, O. W. (1968). Nutritional requirements for channel catfish fingerlings. *Feedstuffs* **40**, 48—49.
- Driedzic, W. R., and Kiceniuk, J. W. (1976). Blood lactate levels in free-swimming rainbow trout (*Salmo gairdneri*) before and after strenuous exercise resulting in fatigue. *J. Fish. Res. Board Can.* **33**, 173—176.
- Dupree, H. K., and Halver, J. E. (1970). Amino acids essential for the growth of channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Trans. Am. Fish. Soc.* **99**, 90—92.
- Ellinger, G. M., and Duncan, A. (1976). The determination of methionine in proteins by gas—liquid chromatography. *Biochem. J.* **155**, 615—621.
- Exton, J. H., and Park, C. R. (1967). Control of gluconeogenesis in liver. I. General features of gluconeogenesis in the perfused livers of rats. *J. Biol. Chem.* **242**, 2622—2636.
- Fariás, R. N., Bloj, B., Morero, R. D., Sineriz, F., and Trucco, R. E. (1975). Regulation of allosteric membrane-bound enzymes through changes in membrane lipid composition. *Biochim. Biophys. Acta* **415**, 231—252.
- Farkas, T., and Csengeri, I. (1976). Biosynthesis of fatty acids by the carp, *Cyprinus carpio* L., in relation to environmental temperature. *Lipids* **11**, 401—407.
- Finlayson, A. J., and MacKenzie, S. L. (1976). A rapid method for methionine determination in plant materials. *Anal. Biochem.* **70**, 397—402.
- Forster, R. P., and Goldstein, L. (1969). Formation of excretory products. In "Fish Physiology" (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), Vol. 1, pp. 313—350. Academic Press, New York.
- Freedland, R. A. (1967). Effect of progressive starvation on rat liver enzyme activities. *J. Nutr.* **91**, 489—495.
- Friedmann, B., Goodman, E. H., and Weinhouse, S. (1965). Dietary and hormonal effects on gluconeogenesis in the rat. *J. Biol. Chem.* **240**, 3729—3735.
- Garling, D. L., and Wilson, R. P. (1976). Optimum dietary protein to energy ratio for channel catfish fingerlings, *Ictalurus punctatus*. *J. Nutr.* **106**, 1368—1375.
- Greene, C. W. (1919). Biochemical changes in the muscle tissue of king salmon during the fast of spawning migration. *J. Biol. Chem.* **39**, 435—456.
- Greene, C. W. (1926). The physiology of the spawning salmon. *Physiol. Rev.* **6**, 201—241.
- Gruger, G. H., Nelson, R. W., and Stansby, M. (1964). Fatty acid composition of oils from twenty-one species of marine fish, freshwater fish, and shellfish. *J. Am. Oil Chem. Soc.* **41**, 662—667.
- Halver, J. E. (1957). Nutrition of salmonoid fishes. III. Water-soluble vitamin requirements of chinook salmon. *J. Nutr.* **62**, 225—243.
- Halver, J. E. (1972a). "Fish Nutrition." Academic Press, New York.
- Halver, J. E. (1972b). The role of ascorbic acid in fish disease and tissue repair. *Nippon Suisan Gakkaishi* **31**, 79—92.
- Halver, J. E., and Coates, J. A. (1957). A vitamin test diet for long-term feeding studies. *Prog. Fish Cult.* **19**, 112—118.
- Halver, J. E., DeLong, D. C., and Mertz, E. T. (1959). Methionine and cystine requirements of chinook salmon. *Fed. Proc., Fed. Am. Soc. Exp. Biol.* **18**, 2076.
- Halver, J. E., Smith, R. R., Tolbert, B. M., and Baker, E. M. (1975). Utilization of ascorbic acid in fish. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **258**, 81—102.
- Hansen, I. A., and Mead, J. F. (1965). The fate of dietary wax esters in the rat. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* **120**, 527—532.
- Harding, D. E., Allen, O. W., and Wilson, R. P. (1977). Sulfur amino acid requirement of channel catfish: L-Methionine and L-cystine. *J. Nutr.* **107**, 2031—2035.
- Harper, A. E., Benevenga, J., and Wohlueter, R. M. (1970). Effects of ingestion of disproportionate amounts of amino acids. *Physiol. Rev.* **50**, 428—558.
- Haschemeyer, A. E. V. (1969a). Rates of polypeptide chain assembly in liver *in vivo*: Relation to the mechanism of temperature acclimation in *Opsanus tau*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **62**, 128—135.
- Haschemeyer, A. E. V. (1969b). Studies on the control of protein synthesis in low temperature acclimation. *Comp. Biochem. Physiol.* **28**, 535—552.
- Haschemeyer, A. E. V. (1973). Kinetic analysis of synthesis and secretion of plasma proteins in a marine teleost. *J. Biol. Chem.* **248**, 1643—1649.
- Haschemeyer, A. E. V., and Persell, R. (1973). Kinetic studies on amino acid uptake and protein synthesis in liver of temperature acclimated toadfish. *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)* **145**, 472—481.

- Hayashi, S., and Ooshiro, Z. (1975a). Gluconeogenesis and glycolysis in isolated perfused liver of the eel. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 201—208.
- Hayashi, S., and Ooshiro, Z. (1975b). Incorporation of [ $^{14}$ C]lactate into glucose by perfused eel liver. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 791—796.
- Hems, R., Ross, B. D., Berry, M. N., and Krebs, H. A. (1966). Gluconeogenesis in the perfused rat liver. *Biochem. J.* **101**, 284—292.
- Hickman, C. P., and Trump, B. J. (1969). The kidney. In "Fish Physiology" (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), Vol. 1, pp. 91—239. Academic Press, New York.
- Higashi, H., Kaneko, T., Ishui, S., Ushiyama, M., and Sugihashi, T. (1966). Effect of ethyl linoleate, ethyl linolenate, and ethylesters of highly unsaturated fatty acids on essential fatty acid deficiency in rainbow trout. *J. Vitaminol.* **12**, 74—79.
- Hilton, J. W., Cho, C. Y., and Slinger, S. J. (1977a). Factors affecting the stability of supplemental ascorbic acid in practical trout diets. *J. Fish. Res. Board Can.* **34**, 683—687.
- Hilton, J. W., Cho, C. Y., and Slinger, S. J. (1977b). Evaluation of the ascorbic acid status of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Board Can.* **34**, 2207—2210.
- Hochachka, P. W. (1969). Intermediary metabolism in fishes. In "Fish Physiology" (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), Vol. 1, pp. 351—389. Academic Press, New York.
- Hochachka, P. W., and Somero, G. N. (1973). "Strategies of Biochemical Adaptation," 358 pp. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania.
- Holmes, W. N., and Donaldson, E. M. (1969). The body compartments and the distribution of electrolytes. In "Fish Physiology" (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), Vol. 1, pp. 1—89. Academic Press, New York.
- Ichikawa, R., and Oguri, M. (1961). Metabolism of radionuclides in fish. I. Strontiumcalcium discrimination in gill absorption. *Nippon Suisan Gakkaishi* **27**, 351—356.
- Inui, Y., and Yokote, M. (1974). Gluconeogenesis in eel. I. Gluconeogenesis in the fasted eel. *Tansuiku Suisan Kenkyusho Kenkyu Hokoku* **24**, 33—46.
- Inui, Y., and Yokote, M. (1975a). Gluconeogenesis in the eel. II. Gluconeogenesis in the alloxanized eel. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 291—300.
- Inui, Y., and Yokote, M. (1975b). Gluconeogenesis in the eel. III. Effects of mammalian insulin on the carbohydrate metabolism of the eel. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 965—972.
- Inui, Y., and Yokote, M. (1975c). Gluconeogenesis in the eel. IV. Gluconeogenesis in the hydrocortisone-administered eel. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 973—981.
- Inui, Y., and Yokote, M. (1975d). Gluconeogenesis in the eel. V. Effects of alloxan and hydrocortisone administration on amino acid mobilization in the hepatectomized eel. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 1101—1104.
- Inui, Y., Arai, S., and Yokote, M. (1975). Gluconeogenesis in the eel. VI. Effects of hepatectomy, alloxan, and mammalian insulin on the behaviour of plasma amino acids. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 1105—1111.
- Jackim, E., and LaRoche, G. (1973). Protein synthesis in *Fundulus heteroclitus* muscle. *Comp. Biochem. Physiol. A* **44**, 851—856.
- Kaushik, S. J. (1977). Influence de la salinité sur le métabolisme azoté et le besoin en arginine chez la truite arc-en-ciel. Ph. D. Thesis, L'Université Bretagne Occidentale, Brest 230 pp.
- Kayama, M., and Iijima, N. (1976). Studies on lipid transport mechanism in fish. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* **42**, 987—996.
- Kayama, M., Tsuchiya, Y., and Mead, J. F. (1963a). A model experiment of aquatic food chain with special significance in fatty acid conversion. *Nippon Suisan Gakkaishi* **29**, 452—458.
- Kayama, M., Tsuchiya, Y., Nevenz, J. C., Fulso, A., and Mead, J. F. (1963b). Incorporation of linolenic-[ $^{14}$ C]acid into eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids in fish. *J. Am. Oil Chem. Soc.* **40**, 499—502.
- Kemp, P., and Smith, M. W. (1970). Effect of temperature acclimatization on the fatty acid composition of goldfish intestinal lipids. *Biochem. J.* **117**, 9—15.
- Ketola, H. G. (1975a). Mineral supplementation of diets containing soybean meal as a source of protein for rainbow trout. *Prog. Fish Cult.* **37**, 73—75.
- Ketola, H. G. (1975b). Requirement of Atlantic salmon for dietary phosphorus. *Trans. Am. Fish. Soc.* **104**, 548—551.
- Kimelberg, H. K., and Papahadjopoulos, D. (1974). Effects of phospholipid acyl chain fluidity, phase transitions, and cholesterol on ( $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ )-stimulated adenosine triphosphatase. *J. Biol. Chem.* **249**, 1071—1080.
- Kloppel, T. M., and Post, G. (1975). Histological alterations in tryptophan-deficient rainbow trout. *J. Nutr.* **105**, 861—866.
- Knipprath, W. G., and Mead, J. F. (1968). The effect of the environmental temperature on the

- fatty acid composition and on the *in vivo* incorporation of [ $1-^{14}\text{C}$ ]acetate in goldfish (*Carrasius auratus* L.). *Lipids* **3**, 121—128.
- Krebs, H. A. (1972). Some aspects of the regulation of fuel supply in omnivorous animals. *Adv. Enzyme Regul.* **10**, 397—420.
- Krebs, H. A., Bennett, D. A. H., DeGasquet, P., Gascoyne, T., and Yoshida, T. (1963). Renal gluconeogenesis. The effect of diet on the gluconeogenic capacity of rat kidney cortex slices. *Biochem. J.* **86**, 22—27.
- Krebs, H. A., Notton, B. M., and Hems, R. (1966). Gluconeogenesis in mouse liver slices. *Biochem. J.* **101**, 607—617.
- Larsson, A., and Lewander, K. (1973). Metabolic effect of starvation in the eel, *Anguilla anguilla* L. *Comp. Biochem. Physiol. A* **44**, 367—374.
- Lee, D. J., and Putnam, G. B. (1973). The response of rainbow trout to varying protein/energy ratios in a test diet. *J. Nutr.* **103**, 916—922.
- Lee, R. F., and Hirota, J. (1973). Wax esters in tropical zooplankton and nekton and the geographical distribution of wax esters in marine copepods. *Limnol. Oceanogr.* **18**, 227—239.
- Lee, R. F., and Puppione, D. L. (1972). Serum lipoproteins of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea* Girard). *Biochim. Biophys. Acta* **270**, 272—278.
- Lee, R. F., Hirota, J., and Barnet, A. M. (1971a). Distribution and importance of wax esters in marine copepods and other zooplankton. *Deep Sea Res.* **18**, 1147—1165.
- Lee, R. F., Nevenzel, J. C., and Paffenhofer, G. A. (1971b). Importance of wax esters and other lipids in the marine food chain: Phytoplankton and copepods. *Mar. Biol.* **9**, 99—108.
- Leger, C. (1972). Essai de purification de la lipase du tissu intercaecal de la truite (*Salmo gairdneri* Rich). *Ann. Biol. Anim., Biochim., Biophys.* **12**, 341—345.
- Leger, C., and Bauchart, D. (1972). Hydrolyse de triglycérides par le système lipasique du pancréas de truite (*Salmo gairdneri* Rich). Mise en évidence d'un nouveau type de spécificité d'action. *C. R. Acad. Sci., Ser. D* **275**, 2419—2422.
- Leger, C., Bergot, P., Luquet, P., Flanzy, J., and Meurot, J. (1977). Specific distribution of fatty acids in the triglycerides of rainbow trout adipose tissue. Influence of temperature. *Lipids* **12**, 538—543.
- Leslie, J. M., and Buckley, J. T. (1976). Phospholipid composition of goldfish (*Carassius auratus* L.) liver and brain and temperature dependence of phosphatidyl choline synthesis. *Comp. Biochem. Physiol. B* **53**, 335—337.
- Lovell, R. T. (1973). Essentiality of vitamin C in feeds for intensively fed caged channel catfish. *J. Nutr.* **103**, 134—138.
- Lowenstein, J. M. (1972). Ammonia production in muscle and other tissues: The purine nucleotide cycle. *Physiol. Rev.* **52**, 382—413.
- McFarlane, I. G., and von Holt, C. (1969). Metabolism of amino acids in protein—calorie deficient rats. *Biochem. J.* **111**, 557—563.
- McGivan, J. D., and Chappell, J. B. (1975). On the metabolic function of glutamate dehydrogenase in rat liver. *FEBS Lett.* **52**, 1—5.
- Maetz, J. (1971). Fish gills: Mechanisms of salt transfer in freshwater and sea water. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B* **262**, 209—251.
- Maetz, J. (1974). Aspects of adaptation to hypo-osmotic and hyperosmotic environments. In "Biochemical and Biophysical Perspectives in Marine Biology" (D. C. Malins and J. R. Sargent, eds.), Vol. 1, pp. 1—167. Academic Press, New York.
- Mattson, F. H., Volpenheim, R. A., and Benjamin, L. (1970). Inhibition of lipolysis by normal alcohols. *J. Biol. Chem.* **245**, 5335—5340.
- Mauron, J., Mottu, F., and Spohr, G. (1973). Reciprocal induction and repression of serine dehydratase and phosphoglycerate dehydrogenase by proteins and dietary essential amino acids in rat liver. *Eur. J. Biochem.* **32**, 331—342.
- Mazeaud, F. (1973). Recherches sur la régulation des acides gras libres plasmatiques et de la glycémie chez les poissons. Ph. D. Thesis, Univ. de Paris, Paris, 107 pp.
- Mead, J. F., and Kayama, M. (1967). Lipid metabolism in fish. In "Fish Oils" (M. E. Stansby, ed.), pp. 289—299. Avi Publ. Co., Westport, Connecticut.
- Mertz, E. T. (1969). Amino acid and protein requirements of fish. In "Fish in Research" (O. W. Neuhaus and J. E. Halver, eds.), pp. 233—244. Academic Press, New York.
- Miller, D. S., and Payne, P. R. (1961). Problems in the prediction of protein values in diets. The influence of protein concentration. *Br. J. Nutr.* **15**, 11—19.
- Mohrhauer, H., and Holman, R. T. (1963a). The effect of dose level of essential fatty acids upon fatty acid composition of the rat liver. *J. Lipid Res.* **4**, 151—159.
- Mohrhauer, H., and Holman, R. T. (1963b). The effect of dietary essential fatty acids upon

- composition of polyunsaturated fatty acids in depot fat and erythrocytes of the rat. *J. Lipid Res.* **4**, 346—350.
- Motais, R., and Garcia-Romeu, F. (1972). Transport mechanisms in the teleostean gill and amphibian skin. *Annu. Rev. Physiol.* **34**, 141—176.
- Murai, T., and Andrews, J. W. (1975). Pantothenic acid supplementation of diets for catfish fry. *Trans. Am. Fish. Soc.* **104**, 313—316.
- Murray, M. W., Andrews, J. W., and DeLoach, H. L. (1977). Effects of dietary lipids, dietary protein and environmental temperatures on growth, feed conversion and body composition of channel catfish. *J. Nutr.* **107**, 272—280.
- Nag, A. C. (1972). Ultrastructure and adenosine triphosphatase activity of red and white muscle fibers of a fish, *Salmo gairdneri*. *J. Cell Biol.* **55**, 42—57.
- Nagai, M., and Ikeda, S. (1971a). Carbohydrate metabolism in fish. I. Effects of starvation and dietary composition on the blood glucose level and the hepatopancreatic glycogen and lipid contents in carp. *Nippon Suisan Gakkaishi* **37**, 404—409.
- Nagai, M., and Ikeda, S. (1971b). Carbohydrate metabolism in fish. II. Effect of dietary composition on metabolism of glucose-6 [ $^{14}\text{C}$ ] in carp. *Nippon Suisan Gakkaishi* **37**, 410—414.
- Nagai, M., and Ikeda, S. (1972). Carbohydrate metabolism in fish. III. Effect of dietary composition on metabolism of glucose [ $\text{U-}^{14}\text{C}$ ] and glutamate [ $\text{U-}^{14}\text{C}$ ]. *Nippon Suisan Gakkaishi* **38**, 137—143.
- Nagai, M., and Ikeda, S. (1973). Carbohydrate metabolism in fish. IV. Effect of dietary composition on metabolism of acetate [ $\text{U-}^{14}\text{C}$ ] and L-alanine [ $\text{U-}^{14}\text{C}$ ] in carp. *Nippon Suisan Gakkaishi* **39**, 633—643.
- Nagayama, F., and Ohshima, H. (1974). Studies on the enzyme system of carbohydrate metabolism in fish. I. Properties of liver hexokinase. *Nippon Suisan Gakkaishi* **40**, 285—290.
- Nagayama, F., Ohshima, H., and Umezawa, K. (1972). Distribution of glucose 6-phosphate metabolizing enzymes in fish. *Nippon Suisan Gakkaishi* **38**, 589—593.
- Nagayama, F., Ohshima, H., and Umezawa, K. (1973). Activities of hexokinase and glucose dehydrogenase in fish liver. *Nippon Suisan Gakkaishi* **39**, 1349.
- Nagayama, F., Ohshima, H., and Takeuchi, T. (1975a). Studies on the enzyme system of carbohydrate metabolism in fish. II. Purification of glucose-6-phosphate dehydrogenase and glucose dehydrogenase. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 1063—1067.
- Nagayama, F., Ohshima, H., and Takeuchi, T. (1975b). Studies on the enzyme system of carbohydrate metabolism in fish. III. Properties of glucose-6-phosphate dehydrogenase and glucose dehydrogenase. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 1069—1074.
- Nakashima Y., Suzue, R., Sanada, H., and Kawada, S. (1972). Effect of ascorbic acid on tyrosine hydroxylase activity *in vivo*. *Arch. Biochem. Biophys.* **152**, 515—520.
- National Research Council (1973). "Nutrient Requirements of Domestic Animals," No. 11, "Nutrient Requirements of Trout, Salmon and Catfish." Natl. Res. Council., Washington, D. C.
- Newsholme, E. A., and Crabtree, B. (1970). The role of fructose-1,6-diphosphatase in the regulation of glycolysis in skeletal muscle. *FEBS Lett.* **7**, 195—198.
- Newsholme, E. A., and Start, C. (1973). "Regulation in Metabolism," 349 pp. Wiley, New York.
- Nicolaides, N., and Woodall, A. N. (1962). Impaired pigmentation in chinook salmon fed diets deficient in essential fatty acids. *J. Nutr.* **78**, 431—437.
- Nijkamp, H. J., van Es, A. J. H., and Huisman, A. E. (1974). Retention of nitrogen, fat, ash, carbon, and energy in growing chickens and carp. *Eur. Assoc. Anim. Prod., Publ.* **14**, 277—280.
- Ninno, R. E., De Torrenzo, M. A. P., Castuma, J. C., and Brenner, R. (1974). Specificity of 5- and 6- fatty acid desaturases in rat and fish. *Biochim. Biophys. Acta* **360**, 124—133.
- Njaa, L. R. (1977). A method for determining the methionine sulfoxide content in protein concentrates. *Proc. 11 th Meet. Fed. Eur. Biochem. Soc.* **A3—8**, 933.
- Nose, T. (1971). Determination of nutritive value of food protein in fish. III. Nutritive value of casein, white fishmeal and soybean meal in rainbow trout fingerlings. *Tansuiku Suisan Kenkyusho Kenkyu Hokoku* **21**, 85—98.
- Ogino, C., and Chen, M. S. (1973). Protein nutrition in fish. IV. Biological value of dietary proteins in carp. *Nippon Suisan Gakkaishi* **39**, 797—800.
- Ogino, C., and Chiou, J. Y. (1976). Mineral requirements in fish. II. Magnesium requirement of carp. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 71—75.
- Ogino, C., and Kamizono, M. (1975). Mineral requirements in fish. I. Effects of dietary salt mixture levels on growth, mortality, and body composition in rainbow trout and carp. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 429—434.
- Ogino, C., and Takeda, H. (1976). Mineral requirements in fish. III. Calcium and phosphorus requirements in carp. *Nippon Suisan Gakkaishi* **42**, 793—799.

- Ogino, C., Kakino, J., and Chen, M. S. (1973). Protein nutrition in fish. II. Determination of metabolic faecal nitrogen and endogenous nitrogen excretion of carp. *Nippon Suisan Gakkaishi* **39**, 519—523.
- Orme, L. E., and Lemm, C. (1973). Use of dried sludge from paper processing wastes in trout diets. *Feedstuffs* **45**, 28—30.
- Overnell, J. (1973). Digestive enzymes of the pyloric caeca and of their associated mesentery in the cod (*Gadus morhua*). *Comp. Biochem. Physiol. B* **46**, 519—531.
- Owen, J. M., Adron, J. W., Sargent, J. R., and Cowey, C. B. (1972). Studies on the nutrition of marine flatfish. The effect of dietary fatty acids on the tissue fatty acids of the plaice *Pleuronectes platessa*. *Mar. Biol.* **13**, 160—166.
- Owen, J. M., Adron, J. W., Middleton, C., and Cowey, C. B. (1975). Elongation and desaturation of dietary fatty acids in turbot *Scophthalmus maximus* L., and rainbow trout, *Salmo gairdneri* Rich. *Lipids* **10**, 528—531.
- Page, J. W., and Andrews, J. W. (1973). Interactions of dietary levels of protein and energy on channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *J. Nutr.* **103**, 1339—1346.
- Patton, J. S. (1975). High levels of pancreatic nonspecific lipase in rattlesnake and leopard shark. *Lipids* **10**, 562—564.
- Patton, J. S., and Benson, A. A. (1975). A comparative study of wax ester digestion in fish. *Comp. Biochem. Physiol. B* **52**, 111—116.
- Patton, J. S., Nevenzel, J. C., and Benson, A. A. (1975). Specificity of digestive lipases in hydrolysis of wax esters and triglycerides studied in anchovy and other selected fish. *Lipids* **10**, 575—583.
- Phillips, A. M. (1969). Nutrition, digestion and energy utilization. In "Fish Physiology" (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), Vol. 1, pp. 391—432. Academic Press, New York.
- Poston, H. A., Riis, R. C., Rumsey, G. L., and Ketola, H. G. (1977). The effect of supplemental dietary amino acids, minerals and vitamins on salmonids fed catarogenic diets. *Cornell Vet.* **67**, 472—509.
- Rahn, C. H., Sand, D. M., and Schlenk, H. (1973). Wax esters in fish. Metabolism of dietary palmityl palmitate in the gourami (*Trichogaster cosbyi*). *J. Nutr.* **103**, 1441—1447.
- Raymont, J. E. G. (1963). "Plankton and Productivity in the Oceans," pp. 533—535. Pergamon Press, Oxford.
- Regier, L. W., Jangaard, P. M., Power, H. E., March, B. E., and Biely, J. (1974). Composition and nutritive characteristics of Atlantic Canadian white fishmeals. *J. Fish. Res. Board Can.* **31**, 201—204.
- Reiser, R., Stevenson, B., Kayama, M., and Choudhury, R. B. R. (1963). The influence of dietary fatty acids and environmental temperature on the fatty acid composition of teleost fish. *J. Am. Oil Chem. Soc.* **40**, 507—513.
- Ringrose, R. C. (1971). Calorie-to-protein ratio for brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *J. Fish. Res. Board Can.* **28**, 1113—1117.
- Rivers, J. P. W., Sinclair, A. J., and Crawford, M. A. (1975). Inability of the cat to desaturate essential fatty acids. *Nature (London)* **258**, 171—173.
- Robinson, D. S., and Wing, D. R. (1971). Studies on tissue clearing factor lipase related to its role in the removal of lipoprotein triglyceride from the plasma. *Biochem. Soc. Symp.* No. 33, pp. 123—135.
- Robinson, J. S., and Mead, J. F. (1973). Lipid absorption and deposition in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Can. J. Biochem.* **51**, 1050—1058.
- Roehm, J. N., Lee, D. J., Wales, J. H., Politylca, S. D., and Sinnhuber, R. O. (1969). The effect of dietary stercolic acid on the hepatic lipids of rainbow trout. *Lipids*, **5**, 80—84.
- Rumsey, G. L., and Ketola, H. G. (1975). Amino acid supplementation of casein diets of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry and of soybean meal for rainbow trout (*Salmo gairdneri*) fingerlings. *J. Fish. Res. Board Can.* **32**, 422—426.
- Sakaguchi, M., and Kawai, A. (1970). Histidine metabolism in fish. V. The effect of protein deficiency and fasting on the activities of histidine deaminase and urocanase in carp liver. *Nippon Suisan Gakkaishi* **36**, 783—787.
- Sakaguchi, M., and Kawai, A. (1974). Some responses of histidine deaminase and urocanase in carp liver. *Kyoto Daigaku Shokuryo Kagaku Kenkyusho Hokoku* **37**, 28—31.
- Sakamoto, S., and Yone, Y. (1973). Effect of dietary calcium/phosphorous ratio upon growth, feed efficiency, and blood serum calcium and phosphorous level in red sea bream. *Nippon Suisan Gakkaishi* **39**, 343—348.
- Sand, D. M., Rahn, C. H., and Schlenk, H. (1973). Wax esters in fish: Absorption and metabolism of oleyl alcohol in the gourami (*Trichogaster cosbyi*). *J. Nutr.* **103**, 600—607.

- Sargent, J. R., Lee, R. F., and Nevenzel, J. C. (1976). Marine waxes. In "Chemistry and Biochemistry of Natural Waxes" (P. E. Kolattuckudy, ed.), pp. 50—91. Elsevier/North-Holland Publ., Amsterdam.
- Schimke, R. T. (1962). Adaptive characteristics of urea cycle enzymes in the rat. *J. Biol. Chem.* **237**, 459—468.
- Schoolworth, A. C., Blondin, J., and Klahr, S. (1974). Renal gluconeogenesis. Influence of diet and hydrogen ions. *Biochim. Biophys. Acta* **372**, 274—284.
- Shatton, J. B., Halver, J. E., and Weinhouse, S. (1971). Glucose (hexose-6-phosphate) dehydrogenase in liver of rainbow trout. *J. Biol. Chem.* **246**, 4878—4885.
- Shimeno, S., and Takeda, M. (1972). Studies on hexose monophosphate shunt of fishes. I. Properties of hepatic glucose-6-phosphate dehydrogenase of barracuda. *Nippon Suisan Gakkaishi* **38**, 645—650.
- Shimeno, S., and Takeda, M. (1973). Studies on hexose monophosphate shunt of fishes. II. Distribution of glucose-6-phosphate dehydrogenase. *Nippon Suisan Gakkaishi* **39**, 461—466.
- Singer, S. J., and Nicolson, G. L. (1972). Fluid mosaic model of the structure of cell membranes. *Science* **175**, 720—731.
- Singh, R. P., and Nose, T. (1967). Digestibility of carbohydrate in young rainbow trout. *Tansuiku Suisan Kenkyusho Kenyu Hokoku* **17**, 21—25.
- Sinnhuber, R. O. (1969). The role of fats. In "Fish in Research" (O. Neuhaus and J. E. Halver, eds.), pp. 245—259. Academic Press, New York.
- Smith, C. E., Brin, M., and Halver, J. E. (1974). Biochemical, physiological, and pathological changes in pyridoxine-deficient rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Board Can.* **31**, 1893—1898.
- Smith, M. W. (1967). Influence of temperature acclimatization on the temperature dependence and ouabain sensitivity of goldfish intestinal adenosine triphosphatase. *Biochem. J.* **105**, 65—71.
- Smith, M. W., and Kemp, P. (1969). Phospholipase C-induced changes in intestinal adenosine triphosphatase prepared from goldfish acclimatized to different temperatures. *Biochem. J.* **114**, 659—661.
- Smith, R. R. (1971). A method for measuring digestibility and metabolizable energy of fish feeds. *Prog. Fish Cult.* **33**, 132—134.
- Stickney, R. R., and Andrews, J. W. (1971). Combined effects of dietary lipids and environmental temperature on growth, metabolism, and body composition of channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *J. Nutr.* **101**, 1703—1710.
- Stickney, R. R., and Andrews, J. W. (1972). Effects of dietary lipids on growth, food conversion, lipid and fatty acid composition of channel catfish. *J. Nutr.* **102**, 249—258.
- Stickney, R. R., and Shumway, S. E. (1974). Occurrence of cellulase activity in the stomachs of fishes. *J. Fish Biol.* **6**, 779—790.
- Takeda, M., Shimeno, S., Hosokawa, H., Kajiyama, H., and Kaisyo, T. (1975). The effect of dietary calorie-to-protein ratio on the growth, feed conversion, and body composition of young yellowtail. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 443—447.
- Tanaka, R., and Teruya, A. (1973). Lipid dependence of activity—temperature relationship of ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ )-activated ATPase. *Biochim. Biophys. Acta* **323**, 584—591.
- Templeton, W. L., and Brown, V. M. (1963). Accumulation of calcium and strontium by brown trout from waters in the United Kingdom. *Nature (London)* **198**, 198—200.
- Thomson, A. J., Sargent, J. R., and Owen, J. M. (1975). Effect of environmental changes on the lipid composition and ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ )-dependent adenosine triphosphatase in the gills of the eel, *Anguilla anguilla*. *Biochem. Soc. Trans.* **3**, 668.
- Tiews, K., Gropp, J., and Koops, H. (1976). On the development of optimal rainbow trout pellet feeds. *Arch. Fischereiwiss. Beih.* **27**, 1—29.
- Van Deenen, L. L. M., De Gier, J., and Demel, R. A. (1972). Relations between lipid composition and permeability of membranes. *Biochem. Soc. Symp.* No. 35, pp. 377—382.
- Vrba, R. (1966). Effects of insulin-induced hypoglycaemia on the fate of glucose carbon atoms in the mouse. *Biochem. J.* **99**, 367—380.
- Walton, M. J., and Cowey, C. B. (1977). Aspects of liponiogenesis in rainbow trout. *Salmo gairdneri*. *Comp. Biochem. Physiol. B* **57**, 143—149.
- Watanabe, T., Takashima, F., and Ogino, C. (1974a). Effect of dietary methyl linolenate on growth of rainbow trout. *Nippon Suisan Gakkaishi* **40**, 181—188.
- Watanabe, T., Kobayashi, I., Utsue, O., and Ogino, C. (1974b). Effect of dietary methyl linolenate on fatty acid composition of lipids in rainbow trout. *Nippon Suisan Gakkaishi* **40**, 387—392.

- Watanabe, T., Ogino, C., Koshiishi, Y., and Matsunaga, T. (1974c). Requirements of rainbow trout for essential fatty acids. *Nippon Suisan Gakkaishi* **40**, 493—499.
- Watanabe, T., Utsue, O., Kobayashi, I., and Ogino, C. (1975a). Effect of dietary methyl linoleate and linolenate on growth of carp. I. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 257—262.
- Watanabe, T., Takeuchi, T., and Ogino, C. (1975b). Effect of dietary methyl linoleate and linolenate on growth of carp. II. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 263—269.
- Watts, R. L., and Watts, D. C. (1974). Nitrogen metabolism in fishes. In "Chemical Zoology" (M. Florkin and B. T. Scheer, eds.), Vol. 8, pp. 369—446. Academic Press, New York.
- Wilson, R. P. (1973). Absence of ascorbic acid synthesis in channel catfish, *Ictalurus punctatus*, and blue catfish, *Ictalurus frucatus*. *Comp. Biochem. Physiol. B* **46**, 635—638.
- Wilson, R. P., and Poe, W. E. (1973). Impaired collagen formation in the scorbutic channel catfish. *J. Nutr.* **103**, 1359—1364.
- Wilson, R. P., and Poe, W. E. (1974). Nitrogen metabolism in channel catfish, *Ictalurus punctatus*. III. Relative pool sizes of free amino acids and related compounds in various tissues of the catfish. *Comp. Biochem. Physiol. B* **48**, 545—556.
- Wilson, R. P., Harding, D. E., and Garling, D. L. (1977). Effect of pH on amino acid utilization and the lysine requirement of fingerling channel catfish. *J. Nutr.* **107**, 166—170.
- Windell, J. T., Armstrong, R., and Clinebell, J. R. (1974). Substitution of brewer's single cell protein into pelleted fish feed. *Feedstuffs* **46**, 22—23.
- Yamamoto, M. (1968). Fish muscle glycogen phosphorylase. *Can. J. Biochem.* **46**, 423—432.
- Yone, Y., and Fujii, M. (1975a). Studies on nutrition of red sea bream. XI. Effect of  $\omega$ 3 fatty acid supplement in a corn oil diet on growth rate and feed efficiency. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 73—77.
- Yone, Y., and Fujii, M. (1975b). Studies on the nutrition of red sea bream. XII. Effect of  $\omega$ 3 fatty acid supplement in a corn oil diet on fatty acid composition of fish. *Nippon Suisan Gakkaishi* **41**, 79—86.
- Yone, Y., Furuichi, M., and Sakamoto, S. (1971). Studies on nutrition of red sea bream. III. Nutritive value and optimum content of lipids in diet. *Rep. Fish. Res. Lab., Kyushu Univ.* No. 1, pp. 49—60.
- Yu, T. C., and Sinnhuber, R. O. (1972). Effect of dietary linolenic acid and docosahexaenoic acid on growth and fatty acid composition of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Lipids* **7**, 450—454.
- Zannoni, V. G., and Sato, P. H. (1975). Effects of ascorbic acid on microsomal drug metabolism. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **258**, 119—131.
- Zeitoun, I. H., Halver, J. E., Ullrey, D. E., and Tack, P. I. (1973). Influence of salinity on protein requirements of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) fingerlings. *J. Fish. Res. Board Can.* **30**, 1867—1873.
- Zeitoun, I. H., Ullrey, D. E., Magee, W. T., Gill, J. L., and Bergen, W. G. (1976). Quantifying nutrient requirements of fish. *J. Fish. Res. Board Can.* **33**, 167—172.

## Глава 2

# СТРАТЕГИЯ ПИТАНИЯ

К. Д. ХИАТТ

I. Введение	70
II. Трофическое разнообразие	71
А. Основные группы рыб по характеру питания	71
Б. Трофическое разнообразие рыб тропической и умеренной зон	72
III. Особенности, влияющие на характер потребляемой пищи	75
А. Органы чувств	75
Б. Природа действующих сигналов	78
В. Поисковое поведение и опознание жертвы	82
Г. Приближение, преследование и нападение	85
Д. Морфология и заглатывание пищи	86
IV. Оценка некоторых подходов к определению характера питания в естественных условиях	96
А. Качественные оценки	96
Б. Количественные оценки (индексы независимого от плотности потребления пищи)	98
В. Проблемы получения биологически значимых результатов	99
Г. Способы потребления пищи в естественных условиях	100
Д. Проблемы интерпретации данных	101
V. Заключение	104
Список использованной литературы	106

## I. ВВЕДЕНИЕ

Большое внимание в настоящей книге уделено процессам пищеварения, энергетическому обмену и росту некоторых видов рыб в контролируемых условиях. Однако рыбы как группа эволюционировали при резко различающихся условиях среды, при которых эффективное обнаружение, поимка и заглатывание естественного корма часто лимитируют эффективность пищеварения. Хотя тщательное изучение факторов, определяющих пищевое поведение рыб в естественных условиях, обычно относится к области экологии, которая рассматривает естественные популяции тем не менее имеются сведения, что эти факторы существенно влияют на превращение веществ пищи в вещества тканей тела и в значительно упрощенных условиях лабораторного содержания. Палохеймо и Дикки (Paloheimo and Dickie, 1966) в своем обширном обзоре, посвященном кормлению и росту рыб в экспериментальных условиях, отметили, что показатели, характеризующие рост, резко варьируют в зависимости от типа потребляемого корма (искусственные корма, рыбы, ракообразные). Они сделали вывод о том, что различная эффективность роста рыб была связана скорее с неодинаковой эффективностью переработки разных типов кормов, чем с различиями в физиологии превращения потребленной пищи. Палохеймо и Дикки высказали предположение, что основным фактором, определяющим эффективность ути-

лизации рационов, являются относительные размеры корма, хотя важная роль принадлежит и другим характеристикам.

Глава состоит из трех основных разделов. В первом разделе рассмотрены характер пищевой специализации рыб в некоторых экосистемах тропических и умеренных вод; во втором разделе описаны физиологические, поведенческие и морфологические особенности, влияющие на общую эффективность потребления пищи и пищевую избирательность рыбами; в третьем разделе кратко проанализированы некоторые попытки количественного определения и объяснения избирательности потребления пищи рыбами.

## II. ТРОФИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

### A. ОСНОВНЫЕ ГРУППЫ РЫБ ПО ХАРАКТЕРУ ПИТАНИЯ

Рыбы резко различаются по характеру потребляемой ими пищи (Norman and Greenwood, 1963; Marshall, 1966; Nikolsky, 1963). Как величина кормовых объектов, так и их систематическая принадлежность чрезвычайно разнообразны и по этому показателю рыбы значительно превосходят другие группы позвоночных животных (Nikolsky, 1963). Пищевое поведение рыб подробно изложено в многочисленных монографиях (Suyehiro, 1942; Bigelow and Schroeder, 1953; Hiatt and Strasburg, 1960; Knöppel, 1970; Fryer and Iles, 1972; Scott and Crossman 1973; Lowe-McConnell, 1975). Чтобы несколько систематизировать это разнообразие, необходимо предварительно разделить рыб на группы по характеру питания и затем рассмотреть представленность различных групп в основных водных экосистемах различных географических областей.

В табл. I представлены основные типы кормовых объектов, которых обычно потребляют рыбы. Большая часть рыб во всех исследованных экосистемах были плотоядными, и важная роль комплекса донной фауны и других рыб в качестве основного источника энергии очевидна. В то же время фитопланктон редко используется рыбами в качестве основного источника пищи, хотя в большинстве экосистем встречаются один-два вида рыб, которые составляют исключение.

Некоторые различия в характере питания связаны с неодинаковым составом кормовых объектов в озерных, речных, эстуарных и морских экосистемах. Высшие растения и наземные насекомые — уникальные кормовые объекты пресных вод, а коралловые полипы и талломные водоросли — морских систем. В больших озерах (таких, как озеро Виктория в Африке) наземные насекомые вряд ли могут быть основными кормовыми организмами для большинства рыб, но во многих реках, протекающих в лесах Юго-Восточной Азии, наземные насекомые могут служить столь же надежным источником пищи, как водные насекомые и бентос (Lowe-McConnell, 1975). В речных системах и эстуариях часто обитает много рыб-детритофагов, хотя к северным умеренным зонам это может и не относиться. Дарнелл (Darnell, 1961) и Одум (Odum, 1970) подчеркивали важную роль детрита в питании рыб тропических и субтропических эстуариев.

При рассмотрении характера питания всего нескольких групп рыб может показаться, что различия между тропическими и бореальными

Таблица I. Классификация рыб из умеренных и тропических экосистем по характеру питания и потребляемым пищевым объектам

Характер питания и пищевые объекты*	Экосистемы											
	северные умеренные				суббореальные эстуарные		тропические пресноводные				тропические морские	
	озера и реки Канады		залив Мэн		озеро Понтчартрейн		Южная Америка, озеро Редондо, Амазонка		Африка, озеро Виктория		Маршалловы острова	
	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N
<b>Растительные рыбы</b>												
Фитопланктон	0,9	2	0,7	1	5,4	2	2,4	1	2,0	2	0	—
Бентические диатомовые водоросли	3,2	7	0	—	0	—	4,8	2	0	—	1,5	3
Нитчатые водоросли	4,5	10	0	—	5,4	2	7,1	3	12,0	12	16,0	33
Высшие растения и талломные водоросли	0,9	2	0	—	0	—	7,1	3	0	—	8,7	18
<b>Детритоядные рыбы</b>	1,4	3	0,7	1	18,9	7	9,5	4	—**	—	3,9	8
<b>Плотноядные рыбы</b>												
Зоопланктон	18,5	41	16,9	25	5,4	2	4,8	2	1,0	1	6,3	13
Бентические беспозвоночные животные	43,2	96	41,2	61	35,1	13	19,0	8	34,0	34	54,9	113
Наземные насекомые	2,7	6	0	—	0	—	4,8	2	0	—	0	—
<b>Рыбы</b>	18,0	40	39,2	58	21,6	8	11,9	5	41,0	41	—***	—
<b>Всеядные рыбы</b>	6,8	15	2,0	3	8,1	3	28,6	12	10,0	10	8,9	18
<b>Источник</b>	Scott and Crossman, 1973	Bigelow and Schroeder, 1953	Darnell, 1961	Marlier, 1968	Fryer and Iles, 1972; Corbet, 1962	Hiatt and Strasburg, 1960						

\* В некоторых случаях отдельные виды рыб включены более чем в одну группу по типу питания.

\*\* Ни один из видов исследованных рыб не был отнесен к детритоядным, хотя многие из тех рыб, которые используют в пищу остатки водорослей, могут быть к ним отнесены.

\*\*\* Рыбоядные виды рыб отнесены к группе рыб, питающихся беспозвоночными животными.

экосистемами в основном чисто количественные, т. е. что рыбы тропических экосистем равномернее распределены в группах по характеру питания и потреблению кормовых ресурсов водоемов (см. табл. I). Однако при подробном изучении пищевых ниш выявляется ряд важных качественных различий между экосистемами тропической и умеренной зон.

## Б. ТРОФИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РЫБ ТРОПИЧЕСКОЙ И УМЕРЕННОЙ ЗОН

Сравнение экосистем тропической и умеренной зон обычно показывает, что тропические экосистемы имеют более длительную эволюционную историю при относительно стабильных и (или) прогнозируемых

изменениях условий внешней среды. Эти условия, по-видимому, способствуют таким взаимодействиям в сообществах, которые благоприятствуют развитию разнообразия тропических фаун, состоящих из видов с узкими нишами. Многочисленные примеры узкой пищевой специализации, свойственной только рыбам тропических сообществ, свидетельствуют о меньшей степени пищевой специализации рыб в сообществах умеренной зоны (Hartley, 1948; Larkin, 1956; Keast and Webb, 1966). Сравнение на уровне семейств и видов показывает, что в бореальных сообществах рыбы характеризуются не только менее разнообразной пищевой специализацией, но и меньшей степенью пластичности и адаптивности по сравнению с многими группами тропических рыб.

На уровне семейств тропические рыбы, например представители сем. Chaetodontidae и сем. Pomacentridae в морских экосистемах или представители сем. Cichlidae и сем. Characidae — в пресноводных экосистемах, включают и узкоспециализированные плотоядные и растительноядные виды и действительно всеядные виды (Hiatt and Strasburg 1960; Fryer and Iles, 1972; Lowe—McConnell, 1975). В умеренной зоне даже в семействах рыб, характеризующихся высокой степенью адаптивной радиации (например, сем. Cottidae), отсутствуют виды — узкие стенофаги и резко выраженные эврифаги.

## 1. Стенофаги

На видовом уровне пищевая специализация у растительноядных, бентосоядных, планктоноядных и рыбоядных рыб зашла значительно дальше в тропических экосистемах по сравнению с умеренными.

В северных умеренных экосистемах один из американских ельцов *Agocheilus alutaceus* относится к стенофагам, поскольку он — один из немногих видов, которые питаются диатомовыми и нитчатыми водорослями, соскребая их с поверхностей камней (Moodie and Lindsey, 1972). В тропических экосистемах растительноядные рыбы, потребляющие в пищу растущие на камнях водоросли, встречаются довольно часто. Фрайер (Fryer, 1959), исследуя сообщество рыб озера Малави в Африке, обнаружил 17 видов цихлид, которые соскребают и соскабливают с каменистых субстратов, отламывают, откусывают и отщипывают диатомовые и нитчатые водоросли, используемые ими в пищу.

Большая часть рыб из умеренных экосистем питается бентическими беспозвоночными животными различных классов, но даже в этом случае они не могут конкурировать с рыбами тропических сообществ по степени пищевой специализации. Например, и в тропических, и в умеренных водных экосистемах встречаются виды рыб, которые зубами раскусывают раковины и извлекают из них моллюсков, но только виды из тропических экосистем (например, *Naplochromis sauvagei*) способны добывать моллюсков без раскусывания раковин. Фрайер и Илес (Fryer and Iles, 1972) наблюдали в озерах Танганьика и Малави, что насекомоядные виды рыб часто настолько узко специализированы в добывании пищи в строго определенных условиях, что неспособны добывать сходные объекты, обитающие в несколько отличающихся условиях среды (на-

пример, на других субстратах). В противоположность этому, Кист и Уэбб (Keast and Webb, 1966) отметили, что лишь немногим видам рыб в северных умеренных водах (озеро Опинокон, Канада) свойственна настолько узкая морфологическая или поведенческая специализация, что они неспособны потреблять в пищу беспозвоночных по крайней мере трех обширных групп в различных условиях внешней среды. Для большинства видов рыб высоких широт характерен именно такой более общий тип пищевого поведения.

Использование рыб в качестве пищевых объектов другими рыбами одинаково распространено в тропических и умеренных экосистемах, но у тропических видов рыб наблюдается тенденция к большей специализации в подготовке добычи для заглатывания. Пирания *Serrasalmus* spp. из Амазонки и тигровая рыба *Hydrocynus* spp. из водоемов Африки имеют режущие зубы, которыми они откусывают куски тела жертвы (Foxh, 1972; Lewis, 1974). По крайней мере 10 видов рыб Амазонки (Roberts, 1970), 9 видов африканских цихлид (Fryer and Iles, 1972) и тропическая морская собачка (Losey, 1972) добывают пищу, объедая чешую и плавники других рыб. По морфологии и характеру питания эти тропические рыбы относятся к узкоспециализированным.

## 2. Эврифаги

Многочисленные виды рыб из бореальных и тропических систем включают в свои рационы разнообразные кормовые организмы и имеют мало специфических морфологических черт, явно связанных с характером добываемой пищи. На этом основании многих видов рыб относят по неудачно сформулированному определению к эврифагам, или неспецифическим потребителям. Из-за отсутствия четких критериев при классификации видов важные различия между видами рыб, отнесенных к эврифагам из сообществ бореальных видов и сообществ тропических видов, часто оставались незамеченными. Скотт и Кроссман (Scott and Crossman, 1973) охарактеризовали большинство пресноводных видов рыб Канады как эврифагов, поскольку спектр их питания включает разнообразные таксоны беспозвоночных. Сходным образом, Кист и Уэбб (Keast and Webb, 1973) отнесли ушастого окуня *Lepomis macrochirus* из озер умеренной зоны к неспецифическим потребителям на том основании, что в рационах этой рыбы беспозвоночные, относящиеся к девяти таксонам, составляли 5% и более всей потребляемой пищи и, кроме того, состав пищи рыб разных годовых классов в значительной степени сходен. Тем не менее такие виды рыб можно считать относительно специализированными по сравнению с тропическими видами, спектр питания которых исключительно разнообразен. Так, рацион рифовой рыбы спинорога включает значительное количество веточек кораллов, коралловых полипов, рыб, крабов, креветок, брюхоногих моллюсков, талломовых, нитчатых и коралловых водорослей, иглокожих, оболочников, двустворчатых моллюсков (Hiatt and Strasburg, 1960). Разнообразие кормовых организмов коралловых рифов по сравнению с биотопами умеренных зон частично объясняет более широкие спектры питания некоторых видов тропических рыб. Тем не менее потенциальная способ-

ность к потреблению разнообразной пищи используется рыбами сообществ умеренных вод в меньшей степени, чем рыбами тропических сообществ (см. табл. 1).

### **III. ОСОБЕННОСТИ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ХАРАКТЕР ПОТРЕБЛЕНИЯ ПИЩИ**

Общие принципы, определяющие характер потребления пищи у рыб, из-за их чрезвычайного трофического разнообразия настолько сложны, что простые схемы классификации пищи рыб вряд ли могут помочь в их изучении. В данном разделе предпринята попытка рассмотреть характеристики рыб и их кормовых организмов, взаимосвязь между которыми обуславливает разнообразие характера питания этой группы животных. Поскольку состав рационов рыб может быть результатом взаимодействий, происходящих во время поиска пищи, приближения к ней, подготовки к заглатыванию, ниже изложены характеристики рыб и их кормовых объектов на каждой из перечисленных стадий процесса питания. При этом основное внимание уделено различиям между видами рыб, которые обуславливают разнообразие потребляемой ими пищи, а также различия между кормовыми объектами, которые влияют на вероятность их утилизации тем или иным видом рыб.

#### **A. ОРГАНЫ ЧУВСТВ**

Добычу необходимо сначала обнаружить. Для эффективного обнаружения пищи рыбы располагают специальными рецепторами и реагируют на сигналы, издаваемые жертвой. Причем эти реакции даже у родственных видов рыб настолько различаются, что характеристики пищевого объекта, на которые реагирует один вид-потребитель, могут резко отличаться от тех, по которым его узнает другой вид рыб. Местонахождение пищевых объектов рыбы обычно определяют с помощью системы органов чувств, которые улавливают визуальные, электрические, механические (колебательные и звуковые) или химические сигналы. Поскольку сложный набор оптических, акустических, тактильных, химических и электрических стимулов может ассоциироваться с каждым потенциальным кормовым объектом, явно выраженные реакции рыб на добычу обычно являются результатом комплекса сигналов, дошедших сенсорным путем. Однако для большинства видов рыб одни индивидуальные сенсорные каналы важнее при поиске пищи, чем другие.

#### **1. Зрительное обнаружение добычи**

Интенсивные исследования периодичности питания рыб, основанные на суточных измерениях наполненности желудков (Woodhead, 1966), подтвердили, что у многих видов рыб пища в желудках присутствовала только в дневные часы. Это означает, что многие виды рыб в поисках пищи полагаются в основном на зрение. В лабораторных экспериментах в контролируемых условиях кормления и освещения (Ali, 1959;

Гирса, 1961; Blaxter, 1970) при хирургическом нарушении сенсорных систем рыб (Tesch, 1975) или при предъявлении им моделей с различными стимулирующими признаками (De Groot, 1969) установлена важная роль зрительной системы рыб в успешном обнаружении пищи. Из 37 пресноводных и морских видов рыб, использованных в экспериментах (Tesch, 1975; Blaxter, 1970), у 28 видов обнаружена ярко выраженная роль зрения в успешном обнаружении и поимке жертв. Зрение часто играет важную роль на некоторых стадиях процесса поиска пищи даже у плохо видящих рыб. Хобсон (Hobson, 1963) наблюдал в естественных условиях, что в непосредственной близости от неподвижной жертвы акула находит ее с помощью зрения. На основании проведенных опытов с нарушением сенсорных путей Гилберт (Gilbert, 1963) показал, что на расстоянии, превышающем 17 м, обоняние имеет более важное значение для ориентирования короткорылой острозубой акулы (*Negaprion brevirostris*) на добычу, чем зрение, но на очень близком расстоянии от нее (менее 3 м) акула ориентируется главным образом с помощью зрения.

За некоторым исключением, освещенность, соответствующая сумеречной, является нижним порогом для эффективного визуального обнаружения рыбами пищи (Blaxter, 1970).

## 2. Электродетекция

Электроориентация была убедительно продемонстрирована на некоторых видах рыб, а несколько сотен видов (пластиножаберные, хрящевые ганоиды, сомовые, гимнарховые, морминовые, гимнотовые рыбы) способны воспринимать и интерпретировать электрические сигналы (Bullock, 1973; Protasov, 1973). В принципе электросенсорные системы могут давать информацию о местоположении, размерах, форме и количестве объектов в непосредственной близости от хищника (Kalmijn, 1974). У рыб с хорошо развитым зрением и электросенсорной системой последняя может способствовать обнаружению пищи в плохих условиях видимости. В серии простых экспериментов Калмийн (Kalmijn, 1971) продемонстрировал, что акулы (*Scyliorhinus canicula*) и скаты (*Raja clavata*) могут обнаруживать добычу, не прибегая к помощи зрительных, химических или механических рецепторов, и эффективными стимулами для обнаружения жертв являются электрические поля, генерируемые ими. Решающим доказательством этого было то, что в опытах Калмийна акулы и скаты атаковали зарытый в грунт электрод, который генерировал ток, сходный с тем, который генерирует камбала. В дополнительных опытах Калмийн наблюдал, что хищники игнорировали куски рыбы, разбросанные по песку, но реагировали на ток от электрода, зарытого неподалеку. После того как хищники раскапывали электрод, они уплывали не трогая рыбу. Калмийн сделал вывод, что электрическое поле жертвы при поиске пищи действует на некоторых рыб сильнее, чем зрительные и химические стимулы. Сходные эксперименты (Kalmijn, 1974) подтвердили, что рыбы по крайней мере шести семейств способны локализовать добычу только путем пассивного обнаружения генерируемого ею электрического поля.

### 3. Механорецепция

Имеется много данных, подтверждающих, что рыбы используют для обнаружения пищи звуковые сигналы и колебания воды. Уинн (Winn, 1964) отметил, что звуки, создаваемые при плавании мелкой рыбой из рода *Anchiovella*, вызывают повышение общей активности хищной рыбы *Caranx latus*. Рыбаки Сенегала и Нигерии привлекают хищных рыб в реках с мутной водой специальными приспособлениями, которые производят звуки, сходные по акустическим характеристикам со звуками, издаваемыми их жертвами — растительноядными рыбами (Protasov, 1973). Наиболее точные научные данные о реакциях рыб на звуки получены на акулах. Полевые наблюдения позволили предположить, что акулы используют звуки для обнаружения бьющейся в воде рыбы. Воспроизведение записи низкочастотных пульсирующих звуков, имитирующих звуки бьющейся рыбы, привлекает крупных акул из сем. *Carcharhinidae* и сем. *Sphyrnidae* в естественных условиях (Nelson and Gruber, 1963). Беннер (Banner, 1972) в естественных условиях изучал реакцию акулы *Negaprion brevirostris* на воспроизводимые записи звуков, сопровождающих резкие движения, питание, а также издаваемых рыбами и беспозвоночными, обычно встречающимися в рационе этих акул. Результаты экспериментов подтвердили, что эти звуки непосредственно используются акулами для выявления присутствия и локализации добычи.

Колебания воды, вызываемые жертвой, находящейся на большом расстоянии, служит потенциальным стимулом для механорецепторов системы боковой линии хищников. Вундер (Wunder, 1936) наблюдал, что ослепленная щука (*Esox lucius*) может легко захватывать жертву с расстояния менее 10 см, и предположил, что колебания воды, возникающие при движении жертвы, стимулируют каналные органы на голове, позволяя щуке сориентироваться точно на жертву. Исследования (Schwartz and Hasler, 1966, a, b; Schwartz, 1971), проведенные на рыбах, ориентирующихся по волнам на поверхности воды, показали, что по крайней мере 13 видов рыб из четырех семейств непосредственно локализируют источник поверхностного волнения, сходного с тем, которое создает упавшее в воду насекомое.

### 4. Хеморецепция

Хара (Hara, 1971) рассмотрел различные анатомические и физиологические аспекты хеморецепции рыб. Лабораторные эксперименты показали, что экстракты из соответствующих беспозвоночных и позвоночных, а также растений являются эффективными стимулами поискового поведения таких разных рыб, как акулы, лососи и тресковые (Brawn, 1969; McBride et al., 1962; Tester, 1963). Из данных лабораторных и полевых наблюдений следует, что, ориентируясь по соответствующим стимулам, рыбы могут непосредственно обнаруживать и кормовые объекты. Карр с сотрудниками (Carr et al., 1976) наблюдал, что экстракты из жертвы, внесенные через перфорированный резиновый шар в резервуары, где находились чопы (*Lagodon rhomboides*), стимулировали плавательную активность рыб с ориентацией на шар, который они хватили ртом. Американские сомики (*Ictalurus spp.*) могут обнаруживать химические сиг-

налы на отдаленных расстояниях только с помощью вкусовых рецептов, так как вкусовая система способна точно локализовать стимулы посредством билатерального управления туловищной мускулатурой (Atema, 1971). В полевых экспериментах (Sutterlin, 1975) некоторые естественные приманки и чистые химические вещества, внесенные в воду, привлекали зимних камбал (*Pseudopleuronectes* sp.), фундулусов (*Fundulus* sp.) и менидий (*Menidia* sp.). Саттерлин (Sutterlin, 1975) предположил, что запахи экстрактов из организмов сходны с запахами живых пищевых объектов, что позволяет рыбам локализовать одиночную добычу или большие скопления. Наконец, имеются сведения о том, что химические сигналы могут служить основным или дополнительным стимулом в процессе поиска пищи. Мурены (*Gymnothorax* spp.) реагируют на химические экстракты из рыб (Vardach et al., 1959), причем ослепленные мурены обнаруживают пищу так же быстро, как и интактные. И наоборот, муренам с закупоренными носовыми отверстиями требуется значительно больше времени для обнаружения добычи. Было показано, что американская кунья акула неспособна опознать и локализовать пищу, например, мясо крабов, если ее обонятельные капсулы закупорены ватой (Naga, 1971).

## **Б. ПРИРОДА ДЕЙСТВУЮЩИХ СИГНАЛОВ**

Обнаружение и идентификация сигнала в пространстве — два основных процесса, осуществляемых при ориентации хищников на добычу. Возможность обнаружения и процесс идентификации зависят от специфических стимулирующих свойств пищевого объекта (например, движения, размеров, формы). Как только пищевой объект обнаружен и идентифицирован, его специфические признаки определяют последующие моторные реакции хищника, который может либо приблизиться к нему, либо проигнорировать его, либо активно от него уклониться (Ewert, 1970, 1974). Каждая сенсорная система адаптирована к реакции на определенные виды сигналов, таким образом, избирательность в потреблении пищи рыбами обычно является результатом процесса опознания кормового объекта с помощью органов чувств, т. е. рыбы селективно потребляют некоторые виды пищи, если они по-разному реагируют на поступающие сигналы. Например, некоторые камбалы, которые питаются главным образом моллюсками, явно не могут охотиться за креветками, поскольку они не реагируют на поступающие от креветок сигналы; вместе с тем другие виды камбал, обладающие чувствительностью к сигналам, генерируемым креветками, в большом количестве потребляют этот вид корма (De Groot, 1969). Чтобы понять эти различия и уяснить особенности процесса питания, необходимо проанализировать ключевые стимулы, которые рыбы используют для обнаружения и идентификации добычи.

Из всех органов чувств, которыми обладают рыбы, наиболее изучена в настоящее время природа стимулов, связанных со зрением. Большинство позвоночных могут различать пять свойств объектов, воспринимаемых зрением: размеры, форму, контрастность, движение и цвет.

## 1. Размеры

Размеры биологически важных объектов влияют на вероятность их обнаружения рыбой, т. е. чем размеры больше, тем дальше расстояние, с которого рыба на них реагирует. Относительное расстояние изменяется как корень квадратный площади поверхности жертвы или площади отражения стимула, так как освещенность в воде уменьшается обратно пропорционально квадрату расстояния до источника. Многие исследователи подтвердили, что расстояние, с которого рыбы обнаруживают добычу, возрастает определенным образом с увеличением ее размера (Protasov, 1970; Ware, 1973; Confer and Blades, 1975; Hyatt, 1978), что оказывает значительное влияние на способы потребления пищи (раздел IV, Г).

Для любого хищника, обнаруживающего добычу с помощью зрения, имеются верхний и нижний пределы размеров добычи, на которые он положительно реагирует (Ewert, 1970, 1974). Браун (Braun, 1967) отметил, что личинки рыб реагируют на живые объекты, максимальный размер которых составляет  $1 \text{ мм}^2$ . Наиболее полная информация о реакции рыб на оптимальные размеры объекта содержится в книге В. Р. Протасова (Protasov, 1970). Используя макеты жертвы, он не только определил оптимальные размеры добычи, которые привлекают хищников, но и выявил значительные различия этих размеров среди разных видов рыб (рис. 1). Минимальные размеры обнаруживаемой добычи и привлекательность ее для хищника часто определяются остротой зрения хищника, в то время как максимальные размеры жертвы, вероятней всего, зависят от положительной идентификации объекта как потенциальной пищи. По всей видимости, различия между видами являются врожденными и непосредственно связаны с другими признаками хищника.

Исследований по количественной оценке влияния размеров пищевых объектов на проявление реакции поиска и их идентификацию рыбами, которые ориентируются не визуальным, выполнено мало. Однако опыты Беннера (Bannerg, 1972) продемонстрировали, что дистанция восприятия положительно коррелирует с амплитудой звукового сигнала. Карр с сотрудниками (Carr et al., 1976) приводит ценные данные о том, что обнаружение и частота атак чопов на испускающий экстракт жертвы резиновый шар, непосредственно зависят от концентрации экстрактов.

## 2. Движение

Для хищных рыб, ориентирующихся с помощью зрения, движение жертвы — часто наиболее важный стимул для ее обнаружения и распознавания (Ewert, 1974; Smith, 1976). В связи с особенностями передачи

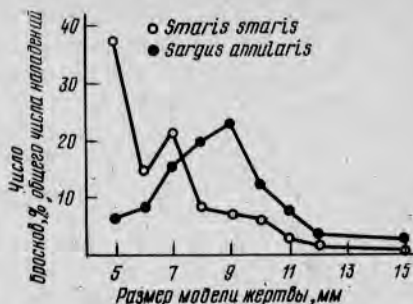


Рис. 1. Зависимость между относительным числом бросков, совершаемых в течение 10 мин смаридой (*Smaris smaris*) размером 10—15 см и ласкирем (*Sargus annularis*) размером 7—9 см, и размерами моделей жертв (Protasov, 1970, с упрощениями)

изображения в водной среде высокая четкость изображения предметов у рыб, по-видимому может быть достигнута лишь на относительно близком расстоянии, поэтому восприятие должно быть одной из основных функций зрительной системы у большинства видов рыб (Woodhead, 1966). Некоторые рыбы могут успешно обнаруживать только движущуюся жертву. Личинки сига *Coregonus wartmani* нападают и на неподвижную, и на движущуюся добычу, а щука (*Esox lucius*) — только на движущуюся (Meesters, 1940; Braum, 1967). Конфер и Блейдс (Confer and Blades, 1975) сообщили, что, хотя дистанция восприятия у луны-рыбы зависит от размеров кормового зоопланктона, одноразмерные организмы разных видов воспринимаются этой рыбой неодинаково, что объясняется их различной подвижностью. Например, *Mesocyclops edax* обнаруживается луной-рыбой на расстоянии около 30 см, а взрослые особи *Diatomus sicilis* примерно того же размера, цвета и контрастности только на расстоянии 12 см. Уор (Ware, 1973) наблюдал, что форель приближалась к движущимся мишеням независимо от их размеров с большего расстояния, чем к идентичным неподвижным объектам, и сделал вывод, что подвижность жертвы является дополнительным и постоянным стимулом при обнаружении ее хищником. Эксперименты В. Р. Протасова (Protasov, 1970) показали, что рыбаодные рыбы лучше реагируют на приманки, движущиеся с большой скоростью (свыше 5 см/с), а хищные беспозвоночные — на приманки, движущиеся со средней скоростью (5 см/с). Колебательные и круговые движения являются слабыми стимулами для золотой рыбки, а однонаправленные движения — сильными (Volkman, 1975). Исследования по определению дистанций восприятия нерки (*Oncorhynchus nerka*) подтвердили, что характер движения важен при обнаружении добычи (Nyatt, неопубликованные данные). Опыты в естественных условиях с использованием кормовых объектов, движущихся различным образом, показали, что нерка реагирует с максимального расстояния на объекты среднего размера (6—10 мм), которые совершают прямолинейное движение на большой скорости с резкими вертикальными и горизонтальными перемещениями.

Подвижность добычи имеет важное стимулирующее значение не только для хищников, ориентирующихся с помощью зрения. Чувствительный к электрическим полям *Torpedo marbotata* обнаруживает добычу и нападает на нее даже с закрытыми глазами, но только при условии, что добыча или приманка движется (Belbenoit and Bauer, 1972). Влияние на рыб перемещающегося звукового сигнала во время локации и обнаружения добычи пока не изучено, но пульсирующие слуховые стимулы (по сравнению с монотонными) действуют так же, как движущиеся и неподвижные зрительные, привлекая большее количество рыб (Banner, 1972).

### 3. Форма

Многие рыбы способны четко различать форму (Blaxter, 1970), и некоторые данные указывают на то, что эта способность очень важна при питании отдельных видов рыб. Форма, вероятно, является важным фактором при распознавании добычи среди конспецифичных особей у пи-

раньи (*Serrasalmus nattereri*). По данным Меркла (Merkl, 1972), пираньи узнают друг друга только на основании зрительных сигналов, главным образом по характерной яйцеобразной форме тела. Модели, у которых соотношение между длиной и высотой колеблется от 1,5 до 2,5, принимаются за пиранью, и пиранья на них не нападает. Темный глаз и выступающие лучи плавников еще эффективнее предотвращают нападение пираний на модели.

#### 4. Цвет и контрастность

Свет, отражаясь от поверхности кормовых организмов, дает широкий спектр цветов (свойство отражать световые волны определенной длины) и контрастности (разность между длинами волн, отраженных от кормового объекта и от общего фона). Различия в цвете и контрастности между идентичными в остальном кормовыми объектами могут повлиять на вероятность их поимки рыбами.

Только что отловленные из водоемов малоротые окуни *Micropterus* sp. привлекались (в порядке уменьшения эффекта) красным, желтым, белым, зеленым, голубым и черным цветом (Brown, 1937). Радужная форель, которой предлагали разноцветную лососевую икру в комбинациях по два цвета на бледно-зеленоватом фоне, потребляла голубые, красные, черные, оранжевые, коричневые, желтые и зеленые икринки (в порядке уменьшения) (Ginetz and Larkin, 1973). Этот порядок в основном отражает степень контрастности икринок на фоновой поверхности; однако помимо этого рыбы действительно предпочитают определенные цвета. Например, радужная форель охотнее поела голубые икринки на голубом фоне, чем желтые или красные на этом же фоне. В. Р. Протасов (Protasov, 1970) показал, что многие виды рыб различают приманки только по цвету. Он сделал вывод, что на выбор цвета у различных видов рыб оказывает влияние цвет их естественной пищи, но тщательное рассмотрение результатов некоторых работ показывает, что эта зависимость не совсем четкая; видовая специфичность в предпочтении определенного цвета у рыб действительно существует, и цветовой стимул может играть заметную роль в характере использования кормовой базы.

Учитывая, что в большинстве случаев у естественных кормовых организмов существует защитная окраска, можно предполагать, что неодинаковая контрастность объектов — важный фактор, определяющий вероятность их обнаружения рыбами. Рыбы легче обнаруживают и быстрее поедают высококонтрастные кормовые объекты по сравнению с контрастными (Sumner, 1934; Popham, 1942; Ware, 1973). Грезе (Greze, 1964), используя шкалу, основанную на степени прозрачности организмов, наблюдал, что наполовину прозрачные (высококонтрастные) планктонные организмы выедаются в 8 раз интенсивнее полностью прозрачных (низкоконтрастные). Наконец, радужная форель обнаруживает и распознает высококонтрастную добычу гораздо эффективнее и с большего расстояния, чем низкоконтрастную (Ware, 1973).

Различение сигналов от кормовых объектов и от окружающей среды — важный аспект эффективного выявления и идентификации корма

рыбами. Например, эксперименты Хаукинса и Чепмена (Hawkins and Chapman, 1975) подтвердили, что треска испытывает затруднения при выявлении чистого тона звукового сигнала, если его частота совпадает с частотой фонового шума или близка к ней. Трудности уменьшаются с возрастанием различий в частотах сигнала и фонового шума.

## 5. Дополнительные замечания об эффективных стимулах

Многие аспекты действия сигналов, связанные с незрительными органами чувств, неясны, хотя они явно играют важную роль в реакции на пищу. Из 18 аминокислот, использованных для привлечения зимней камбалы (*Pseudopleuronectes americanus*), глицин оказался значительно эффективнее остальных. Амины и аминокислоты были неэффективными (Sutterlin, 1975). В отличие от камбал другие виды рыб (*Fundulus* sp. и *Menidia* sp.) эффективнее привлекались L-аланином и L-гистидином, чем глицином. Пищевые реакции чопа (*Lagodon rhomboides*) на экстракты, приготовленные по единой методике из его возможных жертв, показали значительные различия в силе ответных реакций; концентрация экстрактов из креветок чилима, требуемая для поддержания высокого уровня пищевой активности, была в 10 раз ниже концентрации экстрактов из двустворчатых и брюхоногих моллюсков или морских ежей (Cagg et al., 1976). Основными стимулирующими веществами в использованных экстрактах из пищевых организмов были соединения с молекулярным весом менее 10 000. Другие исследования показали, что наиболее действенными стимуляторами являются только  $\alpha$ -аминокислоты, L-изомеры этих кислот эффективнее D-изомеров, и эффективность стимуляторов непосредственно не связана с незаменимыми кислотами. Хара с сотрудниками (Hara et al., 1973) предположил, что отдельные свободные аминокислоты или их определенные смеси в значительной мере обуславливают неодинаковую интенсивность потребления различных кормовых организмов. Однако, за некоторым исключением (Bardach, 1975), в настоящее время представления о концентрации или идентичности аминокислот, которые могут выделяться потенциальными кормовыми объектами рыб, весьма расплывчаты.

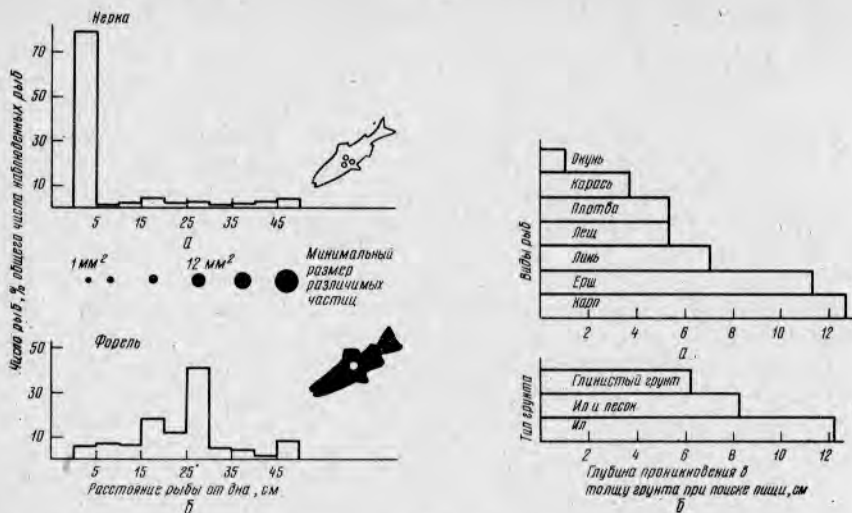
Возможности механорецепторов или электрорецепторов в выявлении таких свойств объектов, как размер, форма или подвижность, мало изучены; хотя известно, что эффективность электрических и звуковых стимулов изменчива (Banner, 1972).

## В. ПОИСКОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ОПОЗНАНИЕ ЖЕРТВЫ

Хищники реагируют не на все сигналы жертвы и обладают ограниченным набором поведенческих реакций их поиска. Де Руйтер (De Ruyter, 1967) выделил в поисковом поведении следующие стадии: перемещение, обследование с помощью органов чувств и специфические поисковые движения (например, переворачивание листьев черным дроздом). Вполне резонно предположить, что поисковое поведение, как и другие аспекты пищевого поведения, имеет адаптивный характер и видоспецифичные поисковые реакции являются характерной особенностью функционирования органов чувств, сформировавшейся в процессе эволюции в соот-

ветствии с таксономической принадлежностью, распространением и численностью кормовых объектов. Количественное изучение особенностей поискового поведения рыб пока не достигло уровня исследований поискового поведения у насекомых и птиц (Smith, 1974 a, b). Тем не менее на основании ряда описательных работ можно сделать некоторые выводы о видоспецифичных особенностях поискового поведения рыб.

Видоспецифичный характер поискового поведения может проявляться при восприятии определенного сигнала. Ходсон и Метьюсон (Hodson and Mathewson, 1971) провели серию экспериментов на акулах-няньках (*Ginglymostoma cirratum*) и лимонных акулах (*Negaprion brevirostris*) для выявления их реакции на химические стимулы. Эксперименты показали, что акулы-няньки осуществляют поиск по градиенту химического сигнала; как только химический сигнал достигает покоящейся акулы, она начинает водить головой из стороны в сторону и проделывает S-образный путь к источнику раздражения. В противоположность этому лимонная акула после получения химического сигнала немедленно ориентируется на наиболее сильное течение и быстро плывет к источнику раздражения. Лимонная акула — хищник-преследователь, который питается в основном рыбой, и такое поисковое поведение целесообразно для успешного обнаружения подвижной добычи. Акула-нянька питается падалью (Hiatt, Strasburg, 1960) и часто потребляет неподвижную или мало-подвижную пищу на дне, поэтому медленный поиск по градиенту соответствует пищевым потребностям этого вида. Таким образом, между характером потребляемой пищи и спецификой поискового поведения у рыб, по-видимому, существует определенная связь. Тайлер (Tyler, 1972), изучая пищевые ресурсы 13 видов донных рыб, пришел к выводу, что распределение жертв среди этих рыб зависит от того, могут ли они быть пойманы над грунтом, на его поверхности или внутри донных отложений. Особенности поискового поведения обуславливают разделение рыб по характеру их питания. В естественных условиях Хиатт (Hiatt, 1978) обнаружил закономерные видоспецифичные различия в характере поиска добычи на грунте между радужной форелью (*S. gairdneri*) и жилой неркой (*O. nerka*) (рис. 2). Радужная форель при поиске бентических организмов держится дальше от дна, чем нерка. Опыты в лабораторных условиях подтвердили, что она реагирует с одинакового расстояния на добычу разных размеров; с учетом зависимости между дистанцией обнаружения и размером добычи. Это означает, что в среднем нерка обнаруживает более мелкие организмы бентоса, чем радужная форель. Еще одно различие в технике поиска заключалось в том, что форель реагирует только на добычу (или похожие на добычу объекты), которая находится на поверхности дна, а нерка, двигаясь вдоль дна, постоянно захватывает и отбрасывает частички грунта. Несомненно, что при такой тактике поиска возрастает возможность обнаружения маскирующихся кормовых организмов, которых форель обнаруживает редко. Сходные наблюдения за различными способами отыскания пищи на различных субстратах проведены многими исследователями (Hiatt, Strasburg, 1960; Johannes, Larkin, 1961; Keast, Webb, 1966; Sutterlin, 1975). Йоханнес и Ларкин (Johannes and Larkin, 1961) наблюдали, что шайнер (*Richardsonius balteatus*) преследует добычу в глубине придонных зарослей и выедает кормо-



Черными кружками обозначены относительные размеры добычи минимальных размеров, которую форель или нерка могут обнаружить из каждого положения. Распределение положений рыб при поиске основано на непосредственных наблюдениях, выполненных в летние месяцы. Минимально различимые размеры добычи оценены по результатам лабораторных измерений расстояния реагирования у форели и нерки (Nyatt, 1978)

Глубина проникновения различных видов рыб в толщу грунта в поисках бентических беспозвоночных животных. Глубина проникновения карпа (*Cyprinus carpio*) в толщу различных грунтов при поиске корма (Nikolsky, 1963)

вые организмы на каждом участке тщательнее, чем форель. Белые амуры (*Stenopharyngon idella*) в аквариумах обнаруживают беспозвоночных, если они находятся на открытом участке, но никогда не переворачивают камни, под которыми они прячутся (Edwards, 1973). Даже у видов, которые в поисках добычи перекапывают донный субстрат, типы поискового поведения могут значительно различаться. Г. В. Никольский (Nikolsky, 1963) обобщил данные о глубине проникновения в толщу грунта различных рыб в процессе поиска корма (рис. 3, а). Из-за постоянства вертикального распределения различных видов кормовых объектов в грунте эти видоспецифичные способности рыб вызывают заметные различия в видовом составе потребляемой разными видами рыб пищи. На глубину проникновения любого вида рыб, например карпа, в грунт влияет также характер грунта (рис. 3, б). При некоторых условиях большая часть кормовой базы может оставаться неиспользованной из-за отсутствия рыб с соответствующим пищевым поведением. Мунро (Munro, 1967) отмечал, что олигохеты (*Branchiura sowerbyi*) составляют около 50% биомассы бентоса в озере Макилвейн в Родезии, но не используются в пищу ни одним видом рыб, обитающих в озере. По-видимому, ни один из видов рыб, обитающих в озере, не может эффективно проникать в грунт, чтобы доставать этот корм.

## Г. ПРИБЛИЖЕНИЕ, ПРЕСЛЕДОВАНИЕ И НАПАДЕНИЕ

Относительная уязвимость единичного кормового объекта для различных видов рыб или разнообразных кормовых объектов для одного вида рыб часто определяется совпадением или несовпадением особенностей поведения хищника и добычи в процессе приближения, преследования и нападения.

Плавательная способность рыб, тесно связанная с их морфологическими характеристиками, определяет возможность успешной поимки добычи. Рыба может плыть со скоростью от двух до трех длин тела в секунду в течение длительного периода, но, поскольку нападение происходит мгновенно, успех атаки скорее всего зависит от бросковых скоростей. Именно эти скорости обуславливают использование хищными рыбами определенных групп кормовых организмов. За некоторым исключением, рыбы, способные развивать высокие бросковые скорости, регулярно питаются высокоподвижными объектами, например другими рыбами, в то время как у рыб с меньшими бросковыми скоростями основу рационов составляет менее подвижная добыча (табл. II).

Таблица II. Пищевое поведение и плавательная способность некоторых рыб\*

Рыба	Основные кормовые организмы	Бросковая скорость, длины тела в секунду
Тунец ( <i>Euthynnus</i> spp.)	Мелкие рыбы, кальмары, ракообразные	6—21
Лососевые ( <i>Salmo</i> sp., <i>Oncorhynchus</i> sp.)	То же	7—13
Сельдь ( <i>Clupea harengus</i> )	Зоопланктон	6—7
Камбалы ( <i>Pleuronectes</i> sp., <i>Platichthys</i> sp., <i>Pseudopleuronectes</i> sp.)	Ракообразные, моллюски и другие бентические беспозвоночные	3—5
Карп ( <i>Cyprinus carpio</i> )	Всеядный, но в основном потребляет бентических беспозвоночных	1—2

\* По данным из разных источников, приведенных в работе Блэкстера (Blacketer, 1969).

Разнообразие форм тела рыб и соответствующие им гидродинамические свойства не полностью зависят от размеров тела и характера поведения жертв. Форма тела обуславливает характер пищевого поведения. Фрайер и Илес (Frayer and Iles, 1972) проследили зависимость между формой тела и пищевым поведением двух видов озерных цихлид. *Tilapia galilaea* — прибрежный вид, питающийся главным образом микроскопическими растениями и детритом. *Rhamphochromis longiceps* — рыба открытых вод. Собираение мелких частиц пищи требует от *T. galilaea* точных скорректированных движений на малых скоростях, поэтому *T. galilaea* имеет высокое тело с длинными спинным и анальным плавниками, что позволяет ей сохранять устойчивость при собирании мелких частиц со дна. Если тактика поискового поведения не

включает подкрадывание к добыче и приспособительную маскировку, то для поимки рыбы требуются хорошие плавательные способности. В соответствии с этим *R. longiceps* имеет торпедообразное тело с небольшими спинным и анальным плавниками, отнесенными назад. Кист и Узбб (1966) показали аналогичную связь формы тела американского леща (*Notemigonus crysoleucas*) с его питанием планктоном по сравнению с формой тела щуки (*E. lucius*), питающейся рыбой. Таким образом, различия в форме тела и тактике приближения к жертве способствуют дивергенции пищевого поведения рыб, а сходство формы тела и способов приближения — конвергенции.

Рыбы и беспозвоночные, которые могут служить добычей для других рыб, используют различные средства для предотвращения опасного приближения и нападения хищников. Многие беспозвоночные стремятся уменьшиться в размерах, прижимаясь к грунту при приближении хищника. Другие теряют подвижность после нападения и отбрасывания их хищником, уменьшая таким образом возможность повторного и часто летального нападения. Ориентация хищных рыб нарушается припадении на стаю рыб из-за неясного характера сигналов, возникающих в результате одновременного движения в разных направлениях множества рыб (Neil and Cullen, 1974).

Многообразие адаптаций против хищных рыб, существующих как у разных видов, так и в пределах одного вида, изменяет относительную вероятность включения их в рацион определенных хищников. Реакции избегания хищника резко различаются у разных видов рыб (Nursall, 1973) и зоопланктона (Singarajah, 1975). Этим объясняется неодинаковая относительная уязвимость этих видов для хищных рыб. Генетически детерминированное и специфическое поведение хищников обуславливает различную уязвимость отдельных видов из разных популяций (McPhail, 1969; Seghers, 1973).

## Д. МОРФОЛОГИЯ И ЗАГЛАТЫВАНИЕ ПИЩИ

Не всякую пойманную добычу рыба способна проглотить и переварить. Размер, форма, положение рта, а также строение челюстей, рта, жаберных дуг и зубного аппарата оказывают важное влияние на характер утилизации пищи.

### 1. Рот и челюсти

Поскольку большой рот очень удобен для захватывания добычи разных размеров, возникает вопрос, почему не все рыбы имеют большой рот. Один из ответов заключается в том, что разнообразная форма, положение и размеры рта, являющиеся результатом естественного отбора, часто вступают во взаимные противоречия.

С одной стороны, для захватывания значительно различающейся по размерам пищи рот должен быть максимально большим; с другой стороны, голова рыбы — это «носовая часть» обтекаемого тела и должна обладать соответствующими гидродинамическими характеристиками. В некоторых случаях в результате отбора одни признаки значительно

преобладают над другими, в результате чего появляются рыбы уникального строения, что оказывает большое влияние на характер потребляемой ими пищи. Бычки (*Cottidae*) умеренной зоны Северного полушария представляют собой одну такую крайность и, вероятно, являются примером влияния отбора на способность захватывать весьма разные по размерам объекты благодаря очень широкому рту. Ширина рта тихоокеанского бычка-рогача (*Leptocottus armatus*) составляет  $\frac{1}{5}$  стандартной длины его тела (рис. 4). В соответствии с этим бычки приспособились к придонному образу жизни. Они затаиваются и поджидают добычу, которую обычно хватают из засады. Рацион бычков, как правило, состоит из рыб других видов и разнообразных бентических беспозвоночных. В отличие от бычка пресноводная форма нерки (*Oncorhynchus nerka*) является относительно специализированным зоопланктофагом. Размер ее рта равен приблизительно  $\frac{1}{20}$  стандартной длины тела довольно обтекаемой формы (см. рис. 4). Существует определенная зависимость между питанием с помощью захватывания разнообразных типов добычи в одном биотопе и поиском и питанием одинаково мелкими, часто мозаично распределенными объектами в разных биотопах.

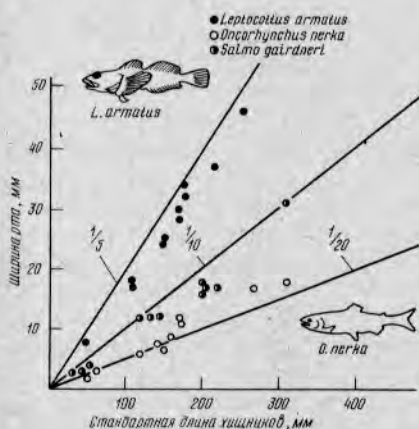


Рис. 4. Зависимость между стандартной длиной тела и шириной рта у бычка-рогача (*Leptocottus armatus*), радужной форели (*Salmo gairdneri*) и жилой нерки (*Oncorhynchus nerka*). Ширину рта измеряли как горизонтальное расстояние между задними концами предчелюстных костей. Три наклонные линии соответствуют ширине рта, равной  $\frac{1}{5}$ ,  $\frac{1}{10}$  и  $\frac{1}{20}$  стандартных длин рыб (Nuatt, неопубликованные данные)

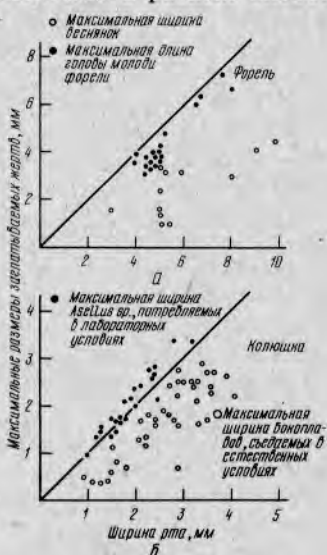


Рис. 5. (а) Соотношение размеров рта неполовозрелых особей радужной форели (*Salmo gairdneri*) и измеренных максимальных размеров жертв, которых они добровольно захватывают. (Hartman, 1958). (б) Соотношение между размером рта трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) и максимальными измеренными размерами жертв (равногоние и разнообразные ракообразные), потребляемых в лабораторных и естественных условиях. Максимальную ширину жертв измеряли в районе пятого грудного сегмента

Большинство видов рыб по размерам рта занимают промежуточное положение между описанными видами. Все 14 видов пресноводных рыб, исследованных Кистом и Уэббом (1966), по размерам рта располагаются между неркой и бычком-рогачом, и даже у планктофага китовой акулы (*Rhineodon typus*) размер рта составляет только 10—20% ее длины (Gudger, 1941).

Кист и Уэбб высказали мысль о необходимости изучения строения рта у рыб, поскольку оно определяет размеры и тип добычи. Влияние размеров и строения рта на характер питания у хищников видоспецифично, то же самое относится и к видам, являющимся добычей для одного хищного вида. Хартман (Hartman, 1958) попытался выяснить зависимость максимальных размеров потребляемых хищником организмов от размеров рта. Опыты были проведены на неполовозрелых особях радужной форели, которая потребляет рыб с высотой головы несколько меньшей, чем размеры рта хищника; однако максимальная ширина потребляемых форелью веснянок была значительно меньше ширины ее челюстей (рис. 5, а). Одной из основных причин неодинакового размера двух видов потребляемых форелью объектов является то, что веснянки цепляются своими ножками за края челюстей форели, значительно затрудняя их заглатывание. Существуют также различия между максимальными размерами жертв, которых рыба способна заглатывать, и размерами жертв, которых рыба обычно потребляет в естественных условиях. Показано (Burko, 1975), что в лабораторных условиях трехглазая колюшка (*G. aculeatus*) может потреблять равноногих рачков (*Asellus* sp.), максимальная ширина которых почти равна ширине ее челюстей, но в естественных условиях, где существует широкий выбор равноногих и разноногих ракообразных (*Asellus* sp. и *Hyalella* sp.), она в основном потребляла значительно более мелких ракообразных, чем те, которые она в принципе в состоянии проглотить (рис. 5, б). Это, вероятно, объясняется зависимостью между размером добычи и временем, необходимым колюшке для успешного ее заглатывания. Бурко (1975) показал, что если размеры добычи превышают 0,8 максимальных, то время, необходимое колюшке для ее заглатывания, увеличивается от менее минуты до 6—7 мин. При наличии выбора в естественных условиях колюшка, по-видимому, легко отказывается от добычи, требующей дополнительной затраты времени на заглатывание.

Положение и форма рта у рыб, несомненно, влияют на количество и качество заглатываемых организмов, но о роли этих отличий для разных видов рыб пока судить трудно. Наблюдения в аквариуме за *Pimephales notatus*, имеющей цилиндрический нижний рот, показали, что эта рыба совершенно неспособна добывать такого положения тела, которое необходимо для захватывания кормовых объектов с поверхности воды (Keast and Webb, 1966).

## 2. Зубы

Зубы у рыб весьма разнообразны, и хотя обычно считается, что расположение и строение зубов тесно связаны с характером потребляемой пищи, исследования функций зубов в связи с характером питания очень малочисленны и в значительной степени описательны.

Общепризнано, что более активные хищники располагают сильными челюстями с острыми зубами и зубы, расположенные по краям челюстей, служат для кусания или схватывания добычи, в то время как глоточные зубы предназначены для удержания добычи или ее дополнительной обработки при заглатывании. Часто различия в степени развития зубов связаны определенным образом с характером питания рыб. В семействе рифовых окуней (*Lutjanidae*) рыбаодные виды имеют хорошо развитые острые зубы, виды, потребляющие моллюсков и ракообразных, — короткие массивные зубы, наименее развитые зубы у планктофагов (Starck and Schroeder, 1970).

Вывод о решающей роли строения зубов в определении характера питания основан на связи их строения с узкой специализацией питания; на соответствии формы зубов характеру питания и на возрастных изменениях зубного аппарата, связанных со сменой характера питания в онтогенезе.

Уникальные примеры строения зубного аппарата, обусловленного узкой специализацией питания, часто являются наилучшим доказательством определяющей роли основных типов строения зубов в характере питания. У всех представителей цихлид, поедающих чешую рыб, из озера Танганьика в Африке, зубы расположены на челюстях в один ряд и имеют заметно расширенную, уплощенную, извилистую, заостренную жевательную поверхность, что, несомненно, облегчает им обдирание чешуи с других рыб. Зубы подобной специализированной формы не встречаются у других известных цихлид (Liem and Stewart, 1976). Это не означает, что такой же тип строения зубов неизбежно развивается при сходном типе питания у других рыб. У коралловых рыб различных семейств наблюдаются три отчетливые тенденции в эволюции зубного аппарата в связи с питанием живыми кораллами (Hiatt and Strasburg, 1960). Рыбы-бабочки (сем. Chaetodontidae) имеют очень маленький конечный рот и тонкие, острые, выступающие изо рта зубы для откусывания полипов.

Рыбы-попугай (сем. Scaridae) имеют прочные, выступающие клювом, сросшиеся зубы, с помощью которых они поедают полипы, соскребывая их с кораллов, а спинороговые рыбы (сем. Balistidae) обладают очень прочными, большими, выступающими зубами для отламывания и заглатывания верхушек кораллов.

Близкое сходство между обитающими в разнородных природных условиях видами по морфологическим, поведенческим и физиологическим признакам может быть результатом воздействия общих факторов в различных условиях среды. При отсутствии надежных экспериментальных данных конвергентная эволюция, при которой различные группы далеко отстоящих друг от друга рыб проявляют поразительное сходство в строении зубов и характере питания, является веским доказательством того, насколько эти функции связаны с захватыванием добычи.

Хорошим примером этого служат глоточные зубы, описанные у различных групп рыб. Хотя пища захватывается ртом и иногда удерживается челюстями и расположенными на них зубами, окончательная обработка пищи, заканчивающаяся в некоторых случаях пережевыванием,



Рис. 6. Некоторые характерные формы глоточного зубного аппарата и модификации жабрных дуг у рыб с различным характером питания, (а, б и в) Глоточные зубы трех африканских цихлид (Fryer and Iles, 1972). (г, д, е) Передние жабрные дуги с жабрными тычинками менхеден (*Brevoortia tyrannus*) — личинок (з), питающихся копеподами, и половозрелых рыб (и), питающихся фитопланктоном (June and Carlson, 1971)

обычно происходит в глотке, где уплощенные глоточные кости выполняют эту функцию. Верхние и нижние глоточные кости расположены в задней части глотки так, что вся пища должна пройти между ними, «как между парой жерновов» (Fryer and Iles, 1972). Число, размер и структура зубов, расположенных на поверхности этих костей, различны и зависят от типа пищи, обычно потребляемой рыбой.

Верхняя подвижная поверхность глоточной пластинки у питающихся водорослями рыб покрыта рядами тонких, загнутых назад зубов (рис. 6, а). Такие же зубы расположены на верхнеглоточных костях, и, когда оба ряда зубов смыкаются, частицы пищи размельчаются и перетираются между ними. У рыб-ихтиофагов глоточные зубы весьма разнообразны, на нижнеглоточной кости этих рыб расположено небольшое число заостренных и крепких зубов, направленных назад (рис. 6, в). Два ряда таких зубов (верхние и нижние) хорошо приспособлены для схватывания и удержания добычи. Рыбы-моллюскоеды имеют глоточ-

ные кости, на которых расположено небольшое число больших зубов с уплощенными верхушками (рис. 6, б), которые, по-видимому, служат для разламывания раковин. Назначение этих трех типов глоточных зубов очевидно, но утверждать, что рыбы с такими зубами имеют преимущества по сравнению с другими видами рыб, которые не обладают подобными образованиями, но потребляют в пищу водоросли, рыбу и моллюсков, пока рано. Подтверждением правильности этого положения является наличие этих трех крайне выраженных типов глоточных зубов не только у африканских цихлид, но и у разных видов рыб из семейства Centarchidae Северной Америки, которые питаются планктоном, рыбами и моллюсками.

Значительные изменения зубного аппарата в онтогенезе рыб являются окончательным доказательством роли зубов в подготовке добычи к заглатыванию. У питающихся копеподами личинок менхеден (*Brevoortia tyranus*) на нижней и верхней челюстных костях имеются хорошо развитые загнутые назад зубы, которые вместе с конечным ртом, по-видимому, приспособлены для поимки и удержания зоопланктона. Подтверждением этому служит тот факт, что по достижении мальками менхеден определенных размеров (35—45 мм) и переходе на питание исключительно фитопланктоном зубы исчезают (June and Carlson, 1971). Гринвуд (Greenwood, 1965) также обнаружил, что мощная система зубов на глоточных костях, предназначенная для дробления моллюсков у африканской цихлиды (*Astatoreochromis* sp.), не развивалась в лабораторных условиях при содержании рыб исключительно на мягких рационах. Он пришел к выводу, что развитие массивных глоточных зубов у рыб отчасти стимулируется в раннем возрасте необходимостью раздавливания жестких раковин. Г.В. Никольский (Nikolsky, 1963) отмечал, что сходные изменения глоточного зубного аппарата сопровождают развитие карпа и леща и связаны со сменой характера питания в онтогенезе.

### 3. Жаберные тычинки

Сходство общей формы жаберных тычинок и характера питания рыб, особенности и изменения их морфологии в процессе развития служат свидетельством модификации жаберных дуг в устройство для потребления пищи.

а. Качественные оценки. Суйехиро (Suyehiro, 1942) приписывает Зандеру (Zander, 1903, 1906, цит. по Suyehiro, 1942) часто цитируемое положение о том, что рыбы с часто расположенными жаберными тычинками относятся к планктофагам, а те, которые имеют крупные и редкие тычинки, не потребляют планктон. Многие исследователи (см. ссылки в работе Kliewer, 1970) также отмечали в этой связи, что наличие множества длинных, тонких и близко расположенных друг к другу тычинок у рыб часто указывает на то, что эта рыба — планктофаг, в то время как отсутствие хорошо развитых тычинок обычно указывает на то, что рыба должна потреблять более крупные кормовые объекты. Несомненно, все рыбы, которые способны достигать крупных размеров при питании фито- или зоопланктоном, имеют очень сложные жаберные

структуры, функционирующие, по всей видимости, в процессе заглатывания пищи. К таким рыбам относятся веслонос *Polyodon spatula* (Weed, 1925), китовая акула *Rhineodon typus* (Gudger, 1941). Внезапное образование сложных модификаций жаберных тычинок в процессе индивидуального развития, сопровождающее смену характера питания определенного вида рыб, является дополнительным доказательством важной роли жаберных дуг в питании специфическим видом корма. Джун и Карлсон (June and Carlson, 1971) обнаружили, что замена зоопланктона фитопланктоном в рационах молоди менхеден (*B. tyrannus*) сопровождается увеличением числа, длины и усложнением строения жаберных тычинок (сравните рис. 6, з и 6, и). Аналогичным образом переход аргентинского анчоуса (*Engraulis anchoita*) на питание фитопланктоном приводит к образованию у него усложненных жаберных тычинок (De Ciecho-owski, 1967).

Тем не менее утверждение, что у рыб-планктофагов тычинки всегда хорошо развиты, неверно. Суихиро (1942) отмечал, что в некоторых семействах имеются виды-планктофаги с очень крупными жаберными тычинками. Рыбы семейств *Syngnathidae* и *Fistulariidae* имеют полностью редуцированные жаберные тычинки, хотя в их рацион входят в основном планктон и бентические диатомовые водоросли. Фрайер и Илес (1972) показали, что удлинённый цилиндрический рот, развивающийся у различных цихлид, питающихся зоопланктоном (озеро Малави в Африке), является равноценной заменой хорошо развитых тычинок. Тилапия *Tilapia melanotherodon*, которая в больших количествах потребляет частицы детрита размером от 50 до 100 мкм, не располагает хорошо развитыми жаберными тычинками (Pauly, 1976). Такому характеру питания, по-видимому, хорошо соответствует значительно модифицированная система глоточных зубов, которая, по мнению Эбелинга (Ebeling, 1957), играет важную роль в питании представителей семейства *Mugilidae* зоопланктоном.

б. Количественные оценки. Хотя связь между строением жаберных тычинок и характером питания рыб несомненна (см. рис. 6), до сих пор не совсем ясно, насколько потребление пищи ограничивается специальными морфологическими приспособлениями, и в настоящее время количественные аспекты этого «фильтрующего» механизма у рыб изучены значительно хуже, чем у других групп животных, например у зоопланктона. Многие исследователи (Sverdrup et al., 1942; Young, 1962; Walters, 1966) считают, что жаберные тычинки выполняют роль сита при отсеживании кормовых объектов из воды и между числом, длиной, расстоянием между жаберными тычинками и размерным классом различных типов кормовых объектов, входящих в их рацион, существует прямая зависимость.

Кельц (Koelz, 1929) наблюдал у разных видов сигов (сем. *Coregonidae*) из Великих озер Северной Америки большое разнообразие в числе и степени развития тычинок на жаберных дугах (рис. 6, з, d, e), хотя размерный ряд мелкого планктона и его доля в пищевых рационах этих видов неявно коррелирует со степенью развития жаберных тычинок. Скотт и Кроссман (Scott and Crossman, 1973) сообщили, что все три вида этих сигов употребляют в пищу различных беспозвоночных, но при этом не

наблюдается ожидаемого преимущественного питания мелким зоопланктоном (Cladocera и Copepoda) или более крупными беспозвоночными животными (мизидами, креветками, водными насекомыми) в соответствии со степенью развития их жаберных тычинок.

Несмотря на отсутствие убедительных данных, многие ученые продолжают считать, что существует прямая корреляция между числом, длиной, расстоянием между тычинками, типом корма и его размерами (Nakamura, 1972; Hutchinson, 1971; Magnuson and Heitz, 1971). Для выяснения существования и характера этой зависимости Кляйвер (Kliewer, 1970) изучал несколько популяций озерного сига (*Coregonus clupeaformis*). Полученные результаты показали, что сига с более короткими жаберными тычинками потребляли значительно больше донных организмов, чем рыбы с длинными тычинками, и, что особенно интересно, особи с большим числом жаберных тычинок также поедали значительно больше бентических организмов (рис. 7, а). Расстояние между тычинками не было непосредственно связано с типом потребляемых кормовых организмов, но определяло их размер. Рыбы, у которых расстояния между жаберными тычинками относительно малы, вероятно, потребляют больше мелких кормовых организмов (рис. 7, б). К этому выводу следует относиться с большой осторожностью, поскольку корреляция была значимой только в том случае, когда расстояние между тычинками измеряли относительно длины тела хищника. При непосредственных измерениях расстояний между тычинками достоверной корреляции между размерами потребляемых кормовых организмов и расстоянием между тычинками не обнаружено. Если эти рыбы задерживают зоопланктон, отфильтровывая его через жаберные тычинки, то должна наблюдаться значимая корреляция между непосредственным расстоянием между жаберными тычинками и абсолютными размерами кормовых организмов. Исходя из этого, Кляйвер сделал вывод, что удержание пищи не является результатом лишь пассивного отфильтровывания ее рыбой. Магнусон и Хейц (Magnuson and Heitz, 1971) также проверяли гипотезу о том, что относительное содержание кормовых объектов разных размерных классов, обнаруженных в рационах пелагических рыб, связано с неодинаковым расстоянием между тычинками у этих видов рыб. Они обнаружили значимую корреляцию между относительным содержанием съеденных мелких кормовых объектов (например, Crustacea по сравнению с более крупными рыбами и кальмарами) и средним расстоянием между тычинками, ранжированным для 16 размерных классов рыб (рис. 7, в). Эти результаты также должны рассматриваться с осторожностью в связи с тем, что значимость ранговой корреляции для интерпретации связи между размерами пищевых организмов и расстоянием между жаберными тычинками явно недостаточна и сопоставление данных по объему потребляемых ракообразных животных и по средним величинам расстояния между жаберными тычинками не выявило определенной зависимости. Наконец, заключение об отсутствии определенной связи между абсолютными размерами расстояния между тычинками и размерами потребляемых жертв получило подтверждение в лабораторных опытах (Seghers, 1975), в которых сельдевидного сига содержали вместе с зоопланктоном (*Daphnia* sp.) различных размеров. Результаты эксперимента показали,

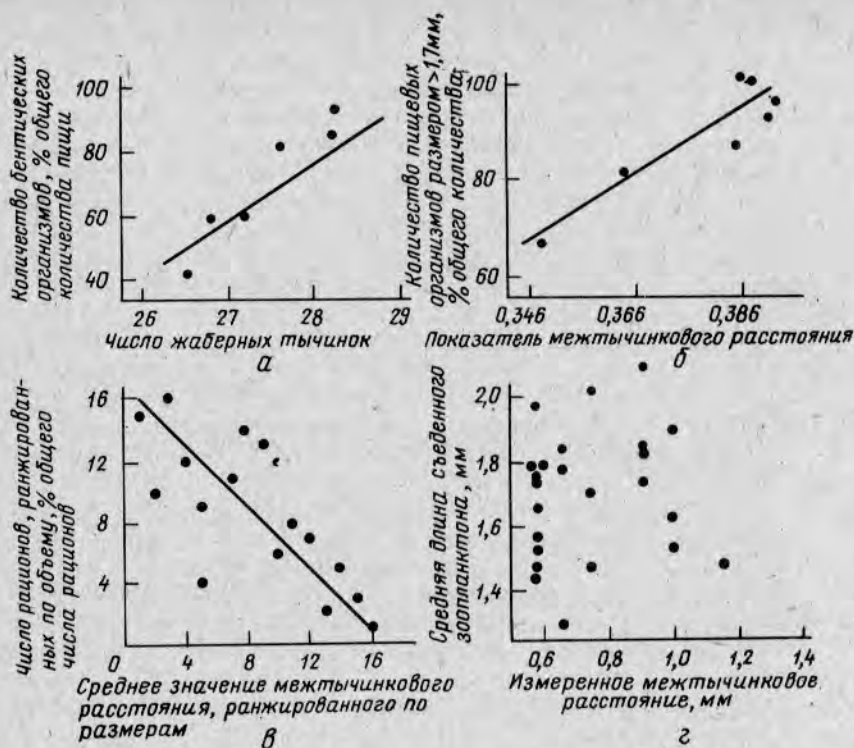


Рис. 7. (а) Зависимость между числом жаберных тычинок и долей бентических организмов, потребляемых сельдевидным сигом (*Coregonus clupeaformis*) (данные по семи озерам). (б) Зависимость между относительными размерами расстояния между жаберными тычинками и долей мелких кормовых организмов, потребляемых сигами в семи озерах. Межтычишковое расстояние выражено в процентах длины тела рыб по Смитту (Kliwer, 1970). (в) Зависимость между долей рационов (в % по объему), состоящих из мелких ракообразных (по сравнению с рационами, состоящими из более крупных рыб и кальмаров), и средним межтычишковым расстоянием у ранжированных на 16 размерных классов скумбриевых и корифеновых рыб; корреляция рангов Кенделла,  $P < 0,001$ . (Magnuson and Heitz, 1971). (г) Зависимость между непосредственно измеренным межтычишковым расстоянием у сига (*C. clupeaformis*) и средними размерами зоопланктона (*Daphnia* sp.), потребляемого из популяции, представленной разными размерными классами (Seghers, 1975)

что сиг селективно питается дафниями определенных размеров, но эта селективность не является простым результатом действия жаберных тычинок как механического фильтра (рис. 7, г).

Неудачи попыток обнаружить определенную зависимость между размерами жаберных тычинок и кормовых объектов объясняются, вероятно, тем, что тычинки функционируют как «сито». Кроме того, селективность в выборе жертв, возможно основана на характере поиска, обнаружения и нападения хищника (Galbraith, 1967; Kliwer, 1970; Seghers, 1975). Работы с калифорнийским анчоусом (Leong and O'Connell, 1969) и японской скумбрией (O'Connell and Zweifel, 1972) окончательно показали,

что некоторые хищные рыбы в процессе исторического развития приспособились потреблять либо одиночных планктонных организмов, либо в зависимости от размеров жертв добычи переключаться на такой тип питания, при котором происходит массовое отфильтровывание пищи.

#### 4. Специфические приемы подготовки пищи к заглатыванию

Большинство рыб хватают и проглатывают свою добычу целиком, хотя имеются и некоторые исключения. Фокс (Foxh, 1972) выявил, что пиранья (*Serrasalmus nattereri*) атакует преимущественно те участки тела жертвы, которые при повреждении уменьшают подвижность жертвы и таким образом повышают ее уязвимость. В проведенных им опытах пиранья в 88% случаев атаковала сначала хвостовую часть тела золотых рыбок, часто полностью откусывая хвостовой стебель. Африканские тигровые рыбы (*Hydrosyon* spp.), по-видимому, используют сходный прием, который облегчает им заглатывание крупных рыб (Lewis, 1974).

Наиболее сложные приемы подготовки добычи к заглатыванию у рыб обычно наблюдаются при питании объектами с твердым покровом. Фрике (Fricke, 1973) изучал представителей трех семейств рыб (*Valistidae*, *Labridae*, *Lethrinidae*) и обнаружил в каждом семействе виды, обладающие различными специальными приемами подготовки и заглатывания морских ежей. Крупный спинорог *Balistes fuscus* выпускает изо рта струю воды, которая попадая под морского ежа, переворачивает его на спину. Затем спинорог убивает ежа, кусая за перистом, где растет всего несколько игл. Более мелкий спинорог *Balistes undulatus* неспособен выпускать такую мощную струю воды, поэтому он обгрызает иглы морского ежа до основания. Затем спинорог поднимает ежа со дна, всплывая вместе с ним, отпускает его и, пока еж падает на дно, кусает его за незащищенный перистом. Особенно изобретательно расправляются с ежами губановые рыбы *Cheilinus trilobatus* и *Coris angulata*. Они переворачивают морского ежа головой, вгрызаются в тело, а затем переносят добычу к близлежащему камню, о который разбивают ее на небольшие куски. Эти приемы используются не только при добыче морских ежей. Спинорог *Balistes fuscus* использует струю воды и для вымывания из песка ракообразных и моллюсков.

#### 5. Общие аспекты морфологии, поведения и подготовки пищи к заглатыванию

Важно помнить, что успех подготовки пищи для заглатывания зависит от строения зубного аппарата, структуры поддерживающих элементов и особенностей пищевого поведения. Небольшие различия между отдельными видами рыб по одному из этих признаков определяют типы кормовых организмов, составляющих рацион. Например, примитивная галеонидная песчаная акула (*Carcharias taurus*) питается только такими мелкими рыбами и беспозвоночными, которых можно проглотить целиком, в то время как другие галеонидные акулы (например, *Negarion brevirostris*) часто нападают и на более крупную добычу. Хотя строение зубов у этих видов акул сходно (длинные заостренные зубы, расположенные асимметрично), песчаная акула, очевидно, не может эффективно

кусать и затем придавать телу необходимое положение, чтобы оторвать кусок от крупной добычи, из-за того, что у нее отсутствуют крепкие хрящевые отростки, характерные для челюстей большинства других более эволюционно совершенных галеонидных акул. Эти хрящевые отростки, по-видимому, препятствуют боковому смещению зубов галеонидных акул, которые придают телу такое положение, которое позволяет им отрывать куски от добычи (Springer, 1961). Белый амур (*Steponpharyngodon idella*) поедает высшие растения, зажимая их между глоточными зубами и отрывая куски резкими боковыми движениями тела (Cross, 1969). Для многих других растительноядных рыб такой тип пищевого поведения не характерен, и, как в случае с акулами, эти различия часто определяют вид корма, потребляемого рыбами.

#### **6. Комментарии к вопросу об уязвимости добычи**

Многие кормовые объекты обладают морфологическими или поведенческими особенностями, увеличивающими вероятность отказа от них хищников. Наличие игл и шипов обычно уменьшает относительную уязвимость рыб (Hoogland et al., 1957; Mauck and Coble, 1971) и беспозвоночных (Edmunds, 1974) по сравнению с рыбами и животными, имеющими сходный облик, но не обладающими иглами и шипами. Наличие панциря также значительно затрудняет подготовку добычи к заглатыванию. Даже рыбы со специализированным зубным аппаратом, позволяющим поедать моллюсков, вероятно, ограничены в количественном и качественном потреблении жертв, которых они могут добывать, так как многие виды моллюсков имеют хорошо развитые морфологические структуры (прочные раковины, удлиненные или зазубренные устья раковин, низкие шишки), которые, по-видимому, функционируют как приспособления против хищников (Vermeij, 1974). Удержание добычи — важная проблема для рыб, питающихся с помощью хорошо развитых жаберных тычинок (Moriarty, 1973). Окончательная пригодность пойманного организма в пищу должна быть оценена рыбой в процессе подготовки ее к заглатыванию. Данных по этому вопросу пока недостаточно. Известно, что многие водные членистоногие и моллюски выделяют оборонительные химические вещества (секреты), которые отпугивают рыб. Эксперименты показали, что для многих рыб хеморецепция на стадии подготовки рыб к заглатыванию играет важную роль в определении съедобности определенного кормового объекта (Sutterlin and Sutterlin, 1970; Atema, 1971).

### **IV. ОЦЕНКА НЕКОТОРЫХ ПОДХОДОВ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ХАРАКТЕРА ПИТАНИЯ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ**

#### **А. КАЧЕСТВЕННЫЕ ОЦЕНКИ**

Методология взятия проб для выявления характера питания, а также правильная и обоснованная интерпретация биологического значения наблюдаемых особенностей питания требуют постоянной критической оценки. В ряде случаев сделанные на основе этих наблюдений выводы

являются неверными. Статистически надежные методы отбора проб не получили повсеместного распространения, поэтому публикуемые данные часто не совсем точно отражают естественный характер питания рыб. При отсутствии надежных методик выводы, полученные на основании обширных, но качественных по своему характеру данных, часто оказываются неверными. Например, во многих работах, посвященных пищевому поведению рыб (Bigelow and Schroeder, 1953; Scott and Crossman, 1973; Hart, 1973), утверждается, что некоторые виды рыб являются только эврифагами, в то время как другие виды исключительно стенофагами. Бигелу и Шредер сделали вывод, что пикша, которая ведет придонный образ жизни, потребляет все без исключения виды беспозвоночных, но, по данным Л. А. Зенкевича (Zenkevitch, 1963), она предпочитает иглокожих (офиур, морских ежей), сипункулид и в меньшей степени моллюсков и полихет. Таким образом, эти исследователи пришли к противоположным заключениям, опираясь на данные, собранные с различной степенью точности. Спектр питания пикши действительно очень широк. Бигелу и Шредер отметили, что рацион пикши включал по крайней мере 68 видов моллюсков, не считая редких объектов, таких, как офиуры и голотурии. Л. А. Зенкевич также указывает, что пикша питается всем понемногу, включая по крайней мере 200 видов бентосных организмов, водоросли и детрит. На этом основании Бигелу и Шредер неосторожно отнесли пикшу к неразборчивым потребителям. Л. А. Зенкевич основывал свой вывод на сравнительных данных по обилию доступных кормовых объектов во внешней среде и по частоте их встречаемости в рационах пикши. В связи с тем что иглокожие составляют менее 10% всей донной фауны, а в рационах пикши на их долю приходится до 60%, Л. А. Зенкевич сделал вывод, что они — излюбленная пища пикши. На самом деле единственный правомерный вывод из имеющихся данных заключается в том, что пикша обладает широким спектром питания и его характер, по-видимому, не зависит от обилия кормовых объектов. В литературе по питанию рыб содержится много и других необусловленных выводов и противоречивых заключений.

На основании изучения характера питания *Hiodon alosoides* Скотт и Кроссман (1973) пришли к выводу, что «рацион рыб разнообразен и включает почти все встречающиеся организмы», предпочтения каких-либо организмов не наблюдается. Однако далее, характеризуя характер питания молоди этих рыб, они пишут, что рацион «в основном составляют мелкие ракообразные (клароцеры и копеподы) и в меньшем количестве насекомые и другие беспозвоночные». Эти же ученые, рассуждая о пищевом поведении щуки обыкновенной (*Esox lucius*), заявили, что ее можно отнести к всеядным плотоядным рыбам, поскольку она потребляет фактически всех живых позвоночных животных доступных размеров. Если это так, то чем объяснить тот факт, что доля чукучанов (*Catostomus* sp.) доступных размеров в рационе щуки из озера Хеминг в Канаде практически не возросла за одиннадцатилетний период, несмотря на десятикратное увеличение их в этом озере за тот же период (Lawler, 1965). В связи с этим выводы, основанные на качественных оценках, должны сопровождаться количественными оценками.

## Б. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ОЦЕНКИ (ИНДЕКСЫ НЕЗАВИСИМОГО ОТ ПЛОТНОСТИ ПОТРЕБЛЕНИЯ ПИЩИ)

В последние годы большое распространение получили исследования, основанные на сравнении обилия кормовых объектов, встречающихся в местах обитания рыб, с частотой встречаемости их в рационах этих рыб. Эти исследования показали, что в большинстве случаев в природных условиях рыба потребляет пищу до некоторой степени независимо от ее плотности. Некоторые исследователи предложили ряд индексов для количественного выражения этих наблюдений. «Пищевое отношение» и «индекс элективности» В. С. Ивлева чаще других встречаются в литературе по пищевому поведению рыб.

### 1. Пищевое отношение

А. А. Шорыгин (1931) первым предложил «индекс избирания» и определил его как процентное отношение числа организмов в рационе рыб к численности этого организма в фауне. Гесс и Шварц (Hess and Swartz, 1941) и Аллен (Allen, 1942) также предложили использовать этот индекс, но назвали его соответственно «пищевое отношение» и «фактор доступности». Автор предпочитает термин «пищевое отношение» другим определениям, так как они неправильно подразумевают, что механизмы, обуславливающие независимое от плотности потребление пищи, известны. Отсюда

Пищевое отношение = индекс избирания = «фактор доступности» =  $r/p$ ,

где  $r$  — относительное содержание пищевого объекта в рационе, %;  $p$  — относительное содержание этого объекта во внешней среде, %.

Коч (Coche, 1967), а также Новак и Эстес (Novak and Estes, 1974) недавно применили этот индекс для характеристики независимого от плотности потребления жертв радужной форелью (*S. gairdneri*) и бычка (*Cottus bairlieye*). Значения индекса могут колебаться от нуля до бесконечности. Основным недостатком данного индекса является то, что величины, указывающие на повышенное потребление или недоиспользование групп кормовых объектов, распределяются (в статистическом смысле) асимметрично с величинами от +1 до бесконечности, указывающими на повышенное потребление, и с величинами, от меньших единицы до нуля, указывающими на недоиспользование кормового объекта. В этом отношении индекс элективности В. С. Ивлева (Ivlev, 1961) является более информативным и применяется в большинстве современных работ.

### 2. Индекс элективности В. С. Ивлева

Индекс элективности В. С. Ивлева ( $E$ ) рассчитывается как:

$$E = (r - p) / (r + p),$$

где  $r$  — относительное содержание кормового объекта в рационе, %;  $p$  — относительное содержание этого объекта в среде, %.

Преимущество индекса элективности В. С. Ивлева состоит в том, что величины его колеблются от  $-1$  до  $+1$ , при этом значения выше

нуля указывают на повышенное содержание объектов в рационе, а ниже нуля — на пониженное содержание по сравнению с его численностью в среде.

Так называемые индексы сходства также потенциально полезны для сравнения различий в характере использования кормовых объектов рыбами с численностью этих объектов в среде или для сравнения характера использования кормовой базы разными видами рыб\* (Windell, 1967; Schoener, 1970; Frame, 1974).

## **В. ПРОБЛЕМЫ ПОЛУЧЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ**

Многие исследователи игнорировали ряд проблем, связанных с выявлением или интерпретацией различных особенностей использования кормовой базы рыбами. Эти проблемы чаще всего упоминаются в связи с интерпретацией результатов применения индексов элективности В. С. Ивлева, но в равной мере существуют и при использовании любых других индексов. Во-первых, различия между кажущейся доступностью кормовых объектов и их включением в рационы рыб могут быть результатом неудачного взятия проб при изучении естественной кормовой базы в местах обитания потребителей. Наибольшие затруднения возникают в тех случаях, когда распределение и численность кормовых объектов значительно различаются даже на расстоянии нескольких метров, когда пространственное распределение рыб плохо изучено и взятые пробы недостаточно репрезентативны. Такая ситуация часто возникает при изучении характера питания рыб-планктофагов (O'Brien and Vinyard, 1974). Во-вторых, различия между кажущимся и реальным обилием пищи могут лишь отражать неодинаковую вероятность поимки определенных кормовых организмов орудием лова или хищником. Следовательно, утверждение о независимом от плотности жертв потреблении их хищником правомерно только в том случае, если орудие лова, используемое для сбора кормовых объектов, отлавливает их пропорционально их плотности в среде. В-третьих, различные кормовые организмы перевариваются рыбой с разной скоростью (Windell, 1967), что может вызвать переоценку или недооценку роли некоторых из них в питании. Поскольку многие кормовые организмы имеют части тела, весьма устойчивые к перевариванию, эту трудность можно частично преодолеть с помощью точного анализа. В тех случаях, когда пищевой комок включает мягкие ткани, которые полностью перевариваются, и устойчивые к перевариванию образования, необходимо экспериментально устанавливать скорость прохождения пищи через пищеварительный тракт для получения соответствующих поправочных коэффициентов. Еще одна, особо важная проблема заключается в том, что характер использования кормовых ресурсов зависит от доступности для конкретного вида кормовых организмов определенных размеров.

Заключение о характере питания иногда зависит от произвольного решения исследователя, которое он принимает на основе распределения кормовых организмов в рационе исследуемых рыб. Так, Меррет

\* «Индекс сходства» или точнее индекс сходства пищи (СП — коэффициент) был предложен А. А. Шорыгиным (1939, 1955).

и Рое (Merret and Roe, 1974) утверждали, что пищевые ресурсы, доступные некоторым мезопелагическим рыбам, состоят всего из четырех групп организмов (каланидные веслоногие раки, остракоды, бокоплавцы и эвфаузииды), наиболее часто встречающихся в рационах этих рыб, но не учли некоторых других многочисленных групп кормовых организмов, например, щетинкочелюстных и сифонофор. Сходным образом Хатчинсон (Hutchinson, 1971) установил индексы элективности для рыбы-планктофага элевайфа (*Alosa pseudoharengus*) только на основании обилия планктонных ракообразных, так как коловратки и фитопланктон в исследованных им желудках рыб встречались редко. В этих и во многих других случаях тот факт, что какие-то типы пищи не обнаружены в рационах единичных рыб, не исключает возможности того, что хищник все-таки потребляет эту пищу. Так, Хауд (Houde, 1967) обнаружил лишь единственный экземпляр коловратки в желудках молоди светлого судака (*Stizostedion vitreum vitreum*), несмотря на то, что коловратки по численности и доминируют в зоопланктоне озера. Однако Смит и Мойл (Smith and Moyle, 1945) сообщили, что коловратки составляли значительную часть рационов молоди судака в выростных прудах. Сходным образом Лем (Lam, 1974) отметил, что сигановые рыбы (*Siganidae*) в природных условиях потребляют относительно узкий ассортимент бентических водорослей и отнес этих рыб к растительноядным. Однако в неволе *Siganus canaliculatus* охотно потребляла любую предлагаемую пищу и в присутствии нерастительной пищи игнорировала водоросли и другие виды растительности, помещенной в аквариумы. Таким образом, сигановые рыбы потенциально всеядны, даже если в естественных условиях они в основном потребляют лишь определенные растения.

#### Г. СПОСОБЫ ПОТРЕБЛЕНИЯ ПИЩИ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Несмотря на множество трудностей, которые могут свести на нет попытки получения достоверных данных, полевые исследования показали следующее:

1. Каждому виду рыб обычно присущи явные признаки независимого от плотности потребления излюбленных кормовых организмов, составляющих кормовую базу (рис. 8, а, б, г, д).

2. Для каждого вида рыб характер использования кормовой базы обычно специфичен даже в тех случаях, когда хищники одновременно обитают в одних и тех же биотопах и им потенциально доступна одинаковая пища.

3. Рассмотрение только какой-то одной группы кормовых объектов (например, брюхоногих моллюсков) из общей суммы компонентов потребляемой пищи показывает, что независимое от плотности потребления существует в отношении всех тех типов добычи, которые имеют много общих черт (рис. 8, е).

4. При тонком различении жертв (на уровне рода или вида) неодинаковое потребление их хищниками обычно связано с морфологическими различиями кормовых объектов (например, по числу боковых пластин у трехиглой колюшки, см. рис. 8, а) и особенно с различиями в размерах жертв (рис. 8, ж з, и).

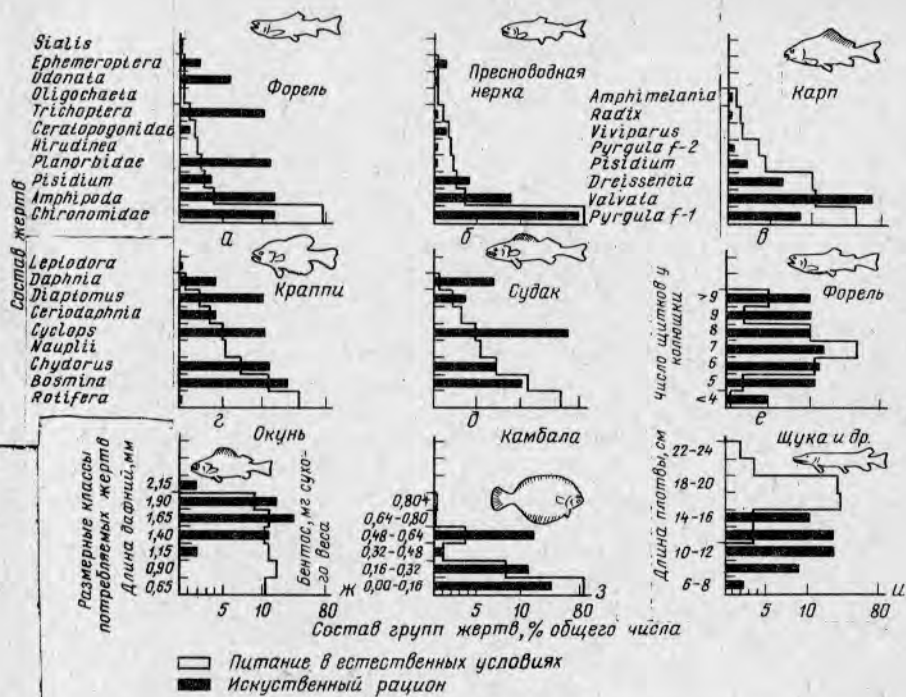


Рис. 8. Виды независимого от плотности потребления (по данным различных полевых исследований). Обратите внимание на изменение масштаба по оси ординат. (а, б) Радужная форель (*Salmo gairdneri*) и пресноводная нерка (*Oncorhynchus nerka*), питающиеся различными бентическими беспозвоночными (Hyatt, 1978). (в) Карп (*Cyprinus carpio*), питающийся в основном брюхоногими моллюсками (Stein et al., 1975). (г, д) Неполовозрелые особи краппи (*Pomoxis annularis*) и светлоперого судака (*Stizostedion vitreum vitreum*), питающиеся зоопланктонными ракообразными (Costa and Cummins, 1972). (е) Радужная форель (*S. gairdneri*), питающаяся трехиглой колюшкой (*Gasterosteus aculeatus*) с различным числом боковых пластин (Hagen and Gilbertson, 1973). (ж) Желтый окунь (*Perca flavescens*), питающийся зоопланктонными организмами (*Daphnia* sp.) (Galbraith, 1967). (з) Зимняя камбала (*Pseudopleuronectes americanus*), питающаяся бентическими беспозвоночными разных размерных классов (Levings, 1972). (и) Щука (*Esox lucius*), судак (*Lucioperca lucioperca*), сом (*Silurus glanis*), питающийся плотвой (*Rutilus* sp.) разных размерных классов [Попова (1967) in „The Biological Basis of Freshwater Fish Production (S. D. Gerking, ed.), pp. 359—376. Copyright 1967 by Blackwell]

5. Рыбы, питающиеся зоопланктоном, предпочитают более крупную добычу как в пределах одного вида, так и в пределах разных видов (см. рис. 8, ж).

6. Рыбоядные виды обычно избирательно потребляют мелких или средних по размерам рыб (см. рис. 8, и).

#### Д. ПРОБЛЕМЫ ИНТЕРПРЕТАЦИИ ДАННЫХ

После получения достоверных данных о независимом от плотности характере потребления пищи в природных или лабораторных условиях необходимо их интерпретировать. Например, Коста и Камминз (Costa

and Cummins, 1972) использовали полученные ими данные об относительной численности различных видов зоопланктона и их содержании в рационах некоторых видов рыб (рис. 8, *д*, *е*) для расчетов индексов элективности В. С. Ивлева. На основе вычисленных индексов они заключили, что рыбы избирательно потребляют дафний и циклопов, но, как правило, избегают коловраток и науплиев веслоногих раков. Эти исследователи, как и многие другие (Houde, 1967; Siefert, 1968; Hutchinson, 1971; Burbidge, 1974; O'Brien, Vinyard, 1974; Repsys et al., 1976), по-видимому, ошибались, считая, что высокая положительная величина индекса элективности свидетельствует о высокой селективности по отношению к определенным объектам, а высокая отрицательная величина индекса указывает на полный отказ от объекта. Ошибка возникает здесь из-за предположения, что чисто статистический феномен независимого от плотности жертв потребления является решающим доказательством действия одного или двух биологических механизмов (например, поведенческой селективности потребления или избегания кормовых организмов), которые могут определять характер питания. Из изложенного выше должно быть очевидно, что «селективное» потребление пищи является результатом совпадения или несовпадения большого числа характеристик хищника и добычи, и эти характеристики взаимосвязаны на всех стадиях пищевого поведения — от поиска и обнаружения и до подготовки добычи к заглатыванию. В. С. Ивлев (Ivlev, 1961) хорошо понимал эту взаимосвязь и писал, что наблюдаемая селективность — результат предпочтения, оказываемого животным тому или иному типу пищи, — наблюдается только в том случае, если все кормовые объекты находятся в равном положении при поиске и потреблении их хищником. Ни в естественных, ни в лабораторных условиях этого фактически никогда не бывает, поэтому независимое от плотности потребление жертв (элективность) следует рассматривать как функцию ряда возможных механизмов, действующих одновременно. Выводы о роли этих механизмов могут быть полезными в качестве гипотез, которые должны быть проверены путем проведения соответствующих экспериментов. В качестве примера можно привести независимое от плотности потребление некоторых видов кормовых объектов в соответствии с их размерами.

В рационах различных рыб, питающихся зоопланктоном (Lindstrom, 1955; Hrbacek, 1962; Brooks and Dodson, 1965; Galbraith, 1967), фитопланктоном (Moriarty et al., 1973) и донными беспозвоночными (MacDonald, 1956; Morgan, 1956; Wage, 1973), отмечается повышенное содержание жертв крупных размерных классов. Хотя большинство этих видов рыб ориентируются при поиске пищи с помощью зрения, сходный характер селективного поедания объектов более крупного размера показан и для рыб с плохим зрением, которые, вероятно, используют другие органы чувств при поиске добычи (см. раздел III, А). Репсис с сотрудниками (Repsys et al., 1976) наблюдал, что сомики *Ictalurus sp.* предпочитают потреблять крупных планктонных ракообразных, хотя эти рыбы ведут обычно ночной образ жизни и обнаруживают жертву с помощью хеморецепции. Подобным же образом слонорыл (*Mormyrus kannume*) в озере Виктория потребляет главным образом личинок

хируномид последних возрастных стадий и, по-видимому, обнаруживает жертвы с помощью электродетекции или хеморецепции. В связи с этим, несмотря на общий характер потребления пищи, дать одинаковое объяснение для множества разнообразных случаев почти невозможно. Ниже перечислены возможные механизмы, обуславливающие одинаковые типы пищевого поведения.

1. Повышенная вероятность успешного обнаружения и идентификация крупной добычи по сравнению с мелкой. Если хищники обнаруживают добычу не с помощью зрения, возможно, что размеры жертв определяются в соответствии с величиной других стимулов, таких, как электрические поля или акустические волны, генерируемые добычей (раздел III, Б).

2. Пониженная вероятность успешного преследования и нападения на мелкие организмы из-за быстроты их реакции на хищника (раздел III, Г).

3. Пониженная вероятность успешного заглатывания жертв мелких размеров из-за ограничений, накладываемых особенностями строения жаберных тычинок и глоточных зубов (разделы III, Д, 2 и III, Д, 3).

Выявление биологических механизмов, определяющих характер потребления пищи, может оказаться трудоемким, но оно совершенно необходимо для изучения и прогнозирования пищевого поведения конкретных объектов. Пиеджинский и Предж (Pieczynsky and Prejs, 1970) обнаружили, что в противоположность обычно наблюдаемому предпочтению крупных зоопланктеров три вида рыб (линь *Tinca tinca*, карп *Cyprinus carpio* и карась *Carassius carassius*) из озера Варниак в Польше потребляют непропорциональное количество мелких водных клещей (*Hydracarina*). Размер 80% клещей, обнаруженных в рационах рыб, был менее 1 мм, хотя они составляли всего 40% всех клещей, обитающих в озере. Менее 5% клещей в рационах рыб были представлены особями, размер которых превышал 1,5 мм, хотя они составляли более 25% клещей в озере. Наиболее вероятное объяснение заключается в том, что все клещи неприятны на вкус из-за содержания в них ядовитых веществ, и рыбы избегают крупных ярко окрашенных особей, которых легко распознать. Мелкие клещи попадают в рационы рыб, так как их труднее распознать и рыбы путают их с другими организмами; возможно также, что мелкие клещи не столь ядовиты как крупные (раздел III, Д, 6), или хищники заглатывают мелких клещей случайно вместе с другими объектами. Последняя вероятность зависит от того, как рыбы потребляют планктон — поодиночке или заглатывая сразу много организмов (раздел III, Д, 4). Другие исследования, в которых размеры зоопланктеров не определяют характера их потребления рыбами (Zaret, 1972, Nordlie, 1976), показывают необходимость разработки точных, экспериментально обоснованных оценок биологических механизмов, которые контролируют потребление пищи рыбами. Во многих случаях экспериментальные оценки являются единственным возможным путем биологически значимой интерпретации. Одним из таких примеров является изучение характера поедания трехиглой колюшки (*G. aculeatus*) радужной форелью (*S. gairdneri*). Хеген и Гилбертсон (Hagen and Gilbertson, 1973) наблюдали, что для радужной форели характерно избирательное потребление трехиглой ко-

люшки, которая имеет более восьми и менее шести боковых пластинок (см. рис. 8, е). Такой характер потребления колюшек вызвал недоумение, поскольку, если уязвимость добычи определяется защищенностью тела щитками на стадии подготовки к заглатыванию, то жертвы с большим числом боковых пластинок должны быть представлены в рационах форелей в пропорционально уменьшающемся количестве. Муди с сотрудниками (Moodie et al., 1973) независимо от этих исследований наблюдал в лабораторных условиях за выеданием колюшки с различным числом боковых пластинок. Результаты наблюдений показали, что колюшка с семью боковыми пластинками обладала специфическими поведенческими реакциями, которые помогали ей избегать обнаружения и поимки хищником. В этом случае боковые пластинки, по-видимому, не играют существенной роли в снижении уязвимости колюшки.

## V. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Разнообразие потребляемых рыбами кормовых объектов огромно. Однако всех рыб можно классифицировать по характеру питания на ограниченное число типов.
2. Эта классификация показывает, что в тропических экосистемах рыбы распределены более равномерно в отношении основных доступных кормов.
3. Дальнейшее сравнение тропических и умеренных экосистем показывает, что в первых количество видов с крайней степенью пищевой специализации и видов-эврифагов — больше, чем во вторых.
4. Большинство рыб, так же как большинство хищных видов других позвоночных животных, поедают смешанную пищу.
5. Рыбы разных экологических групп могут иметь различный набор функциональных рецепторов. Эти рецепторы действуют совместно, но наблюдается иерархия при сенсорном обследовании, приводящая всегда к разнообразным уровням различения во время поиска, обнаружения, идентификации и преследования жертвы.
6. Способность сенсорных систем рыб получать информацию ограничена и направлена лишь на обнаружение определенных эффективных сигналов при поиске пищи. Эффективными сигналами для хищников, ориентирующихся в основном с помощью зрения, могут быть размеры, движение, форма, цвет и контрастность добычи; реакции разных видов рыб на действие любого из этих факторов значительно различаются.
7. Природа эффективных стимулов, связанных с поиском пищи с помощью иных, чем зрение, рецепторов, мало изучена, но тем не менее изучение количественных и качественных характеристик отдельных стимулов.
8. Различия в реакциях отдельных видов рыб на сигналы их жертв часто объясняются тем, что потребляются разнородные пищевые организмы.
9. Различные свойства сигнальных систем кормовых объектов определяют относительную вероятность их поедания конкретным видом рыб.
10. Видоспецифичность процедуры поиска и нападения у рыб повышает вероятность успешного потребления определенного типа добычи

и в то же время снижает вероятность питания другими типами жертв, имеющими иные характеристики (например, плотность, распределение, поведение).

11. Различные модификации в строении челюстей, рта, жаберных тычинок и зубов у рыб отражают сложности, с которыми сталкиваются рыбы при подготовке добычи к заглатыванию.

12. Представители семейств Cottidae и Salmonidae находятся на разных полюсах трофической адаптации. У *Leptocottus armatus* в процессе эволюции выработались такие морфологические особенности, которые позволяют ему потреблять жертвы, значительно различающиеся по размерам. *Oncorhynchus nerka* в процессе исторического развития приобрела обтекаемую форму тела и небольшой рот, что обусловило ее питание кормовыми организмами ограниченных размеров.

13. Параметры соответствующих структур, определяющих максимальные размеры потребляемых рыбами кормовых объектов, колеблются у разных видов рыб-хищников (размеры рта, пищевода, клейтрума) и их жертв (ширина головы, высота тела, размах ног, длина игл), однако в естественных условиях рыбы обычно потребляют значительно более мелкие объекты, чем те, которые они могли бы проглотить.

14. При отсутствии соответствующих экспериментальных данных совпадение общей формы и особенностей пищевого поведения, особенности морфологического строения и морфологические изменения в онтогенезе подтверждают роль разных типов зубов и жаберных тычинок в специфических видах подготовки пищи к заглатыванию.

15. Специализированные планктофаги обычно обладают хорошо развитыми жаберными тычинками; однако при специализированном питании планктоном усовершенствованные жаберные тычинки могут быть заменены вытянутым цилиндрическим ртом или видоизмененным глоточным аппаратом. Хотя связь между модификациями жаберных тычинок и трофическим статусом рыб, несомненно, существует, прямой зависимости между типом питания, размером потребляемой пищи, длиной жаберных тычинок, числом или промежутками между ними не обнаружено.

16. Большинство рыб избегают сложных приемов подготовки добычи. Исключение составляют только рыбацкие рыбы, потребляющие крупные кормовые объекты или организмы, снабженные специальными защитными приспособлениями.

17. Хотя приемы подготовки пищи к заглатыванию у рыб просты, они основаны на взаимодействии зубного аппарата, структуры опорных элементов и поведенческих реакций. Незначительные различия между рыбами на этой стадии питания могут привести к большим расхождениям в составе рационов.

18. Защитные приспособления жертв от хищников направлены на максимальное уменьшение вероятности поимки.

19. В большинстве случаев в естественной среде для рыб характерно до некоторой степени независимое от плотности потребление пищи. Индекс пищевого отношения и индекс элективности В. С. Ивлева часто используются для количественного выражения этого явления.

20. Изучение истинного характера потребления рыбами пищи тре-

бует исключительной тщательности. Степень независимого от плотности потребления пищи может быть переоценена или недооценена в результате получения нерепрезентативной пробы, недоучета различной скорости переваривания разных кормовых объектов и произвольного определения диапазона доступных для рыб организмов.

21. Надежные лабораторные и полевые исследования выявили различные типы независимого от плотности потребления пищи.

22. Многие исследователи совершают ошибку, принимая статистический феномен независимого от плотности потребления пищи за решающее свидетельство действия только одного или двух биологических механизмов (селективность и избегание), которые могут определять характер питания.

23. Пример селективного по размеру потребления добычи приведен для того, чтобы показать, что характер питания определяется различными биологическими механизмами, по-разному взаимодействующими или вовсе не взаимодействующими между собой.

24. Описание пищевого поведения рыб в естественных условиях является исключительно полезным источником гипотез о биологических механизмах, определяющих возможности потребления определенного кормового объекта. Тем не менее экспериментальные исследования являются основным источником необходимых сведений для интерпретации особенностей потребления пищи рыбами.

#### Список использованной литературы

- Ali, M. A. (1959). The ocular structure, retinomotor and photo-behavioural response of juvenile Pacific salmon. *Can. J. Zool.* **37**, 965—996.
- Allen, K. R. (1942). Comparisons of bottom faunas as sources of available fish food. *Trans. Am. Fish. Soc.* **71**, 275—283.
- Atema, J. (1971). Structures and functions of the sense of taste in catfish (*Ictalurus natalis*). *Brain Behav. Evol.* **4**, 273—294.
- Banner, A. (1972). Use of sound in predation by young lemon shark, *Negaprion brevirostris*. *Bull. Mar. Sci.* **22**, 251—283.
- Bardach, J. E. (1975). Chemoreception of aquatic animals. In "Olfaction and Taste" (D. A. Denton and J. P. Coghlan, eds.), Vol. 5, pp. 121—132. Academic Press, New York.
- Bardach, J. E., Winn, H. E., and Menzel, D. W. (1959). The role of senses in the feeding of the nocturnal reef predators *Gymnothorax moringa* and *G. vicinus*. *Copeia* No. 2, pp. 133—139.
- Belbenoit, P., and Bauer, R. (1972). Video recordings of prey capture behaviour and associated electric organ discharge of *Torpedo marmorata* (Chondrichthyes). *Mar. Biol.* **17**, 93—99.
- Bigelow, H. B., and Schroeder, W. C. (1953). Fishes of the Gulf of Maine. *U. S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* **74**, 577 pp.
- Blaxter, J. H. S. (1969). Swimming speeds of fish. In "Proceedings of the FAO Conference on Fish Behaviour in Relation to Fishing Techniques and Tactics" (A. Ben-Tuvia and W. Dickson, eds.), FAO Fish. Rep., Vol. 2, No. 62, pp. 69—100. Food and Agricultural Organization, Rome.
- Blaxter, J. H. S. (1970). Light. In "Marine Ecology" (O. Kinne, ed.), Vol. 1, Part 1, pp. 213—320. Wiley, New York.
- Boyd, C. M. (1976). Selection of particle sizes by filter feeding copepods: A plea for reason. *Limnol. Oceanogr.* **21**, 175—180.
- Braum, E. (1967). The survival of fish larvae with reference to their feeding behaviour and the food supply. In "The Biological Basis of Freshwater Fish Production" (S. D. Gerking, ed.), pp. 113—131. Blackwell, Oxford.
- Brawn, V. M. (1969). Feeding behaviour of cod, *Gadus morhua*. *J. Fish. Res. Board Can.* **26**, 583—596.
- Brooks, J. L., and Dodson, S. I. (1965). Predation, body size and composition of plankton. *Science* **150**, 28—35.

- Brown, F. A., Jr. (1937). Responses of the large-mouth black bass to colors. *Ill. Nat. Hist. Surv., Bull.* **21**, 37—55.
- Bullock, T. H. (1973). Seeing the world through a new sense: Electroreception in fish. *Am. Sci.* **61**, 316—325.
- Burbidge, R. G. (1974). Distribution, growth, selective feeding and energy transformations of young of the year blueback herring, *Alosa aestivalis* (Mitchell) in the James River, Virginia. *Trans. Am. Fish. Soc.* **103**, 297—311.
- Burko, T. (1975). Size-selective predation by the threespined stickleback. M. S. Thesis, Univ. of British Columbia, Vancouver.
- Carr, W. E. S., Gondeck, A. R., and Delanoy, R. L. (1976). Chemical stimulation of feeding behaviour in the pinfish, *Lagodon rhomboides*: A new approach to an old problem. *Comp. Biochem. Physiol. A* **54**, 161—166.
- Coche, A. G. (1967). Production of juvenile steelhead trout in a freshwater impoundment. *Ecol. Monogr.* **37**, 201—228.
- Confer, J. L., and Blades, P. I. (1975). Omnivorous zooplankton and planktivorous fish. *Limnol. Oceanogr.* **20**, 571—579.
- Corbet, P. S. (1961). The food of noncichlid fishes in the Lake Victoria basin, with remarks on their evolution and adaptation to lacustrine conditions. *Proc. Zool. Soc. London* **136**, 1—101.
- Costa, R. R., and Cummins, K. W. (1972). The contribution of *Leptodora* and other zooplankton to the diet of various fish. *Am. Midl. Nat.* **87**, 559—564.
- Cross, C. G. (1969). Aquatic weed control using grass carp. *J. Fish Biol.* **1**, 27—30.
- Darnell, R. M. (1961). Trophic spectrum of an estuarine community based on studies of Lake Pontchartrain, Louisiana. *Ecology* **42**, 553—568.
- De Ciechowski, J. D. (1967). Investigations of food and feeding habits of larvae and juveniles of the Argentine anchovy, *Engraulis anchoita*. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* **11**, 72—81.
- De Groot, S. J. (1969). Digestive system and sensorial factors in relation to feeding behaviour of flatfishes (*Pleuronectiformes*). *J. Cons., Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **32**, 385—394.
- De Ruiter, L. (1967). The feeding behavior of vertebrates in the natural environment. In "Handbook of Physiology" (J. Field, ed.), Vol. 1, Sect. 6, pp. 97—116. Am. Physiol. Soc., Washington, D. C.
- Ebeling, A. W. (1957). The dentition of eastern Pacific mullets, with special reference to adaptation and taxonomy. *Copeia* No. 3, pp. 173—185.
- Edmunds, M. (1974). "Defense in Animals: A Survey of Antipredator Defences." Longmans, Green, New York.
- Edwards, D. J. (1973). Aquarium studies on the consumption of small animals by O-group grass carp, *Ctenopharyngodon idella*. *J. Fish Biol.* **5**, 599—605.
- Ewert, J. P. (1970). Neural mechanisms of prey-catching and avoidance behaviour in the toad (*Bufo bufo* L.). *Brain Behav. Evol.* **3**, 36—56.
- Ewert, J. P. (1974). The neural basis of visually guided behavior. *Sci. Am.* **230**, 34—42.
- Fox, R. M. (1972). Attack preferences of the red-bellied piranha (*Serrasalmus nattereri*). *Anim. Behav.* **20**, 280—283.
- Frame, D. W. (1974). Feeding habits of young winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*): Prey availability and diversity. *Trans. Am. Fish. Soc.* **103**, 261—269.
- Fricke, H. W. (1973). Behaviour as part of ecological adaptation: *In situ* studies in the coral reef. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **24**, 120—144.
- Fryer, G. (1959). The trophic interrelationships and ecology of some littoral communities of Lake Nyasa with special reference to the fishes, and a discussion of the evolution of a group of rock-frequenting Cichlidae. *Proc. Zool. Soc. London* **132**, 153—281.
- Fryer, G., and Iles, T. D. (1972). "The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa." Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Galbraith, M. G. (1967). Size selective predation on *Daphnia* by rainbow trout and yellow perch. *Trans. Am. Fish. Soc.* **96**, 1—10.
- Gilbert, P. W. (1963). The visual apparatus of sharks. In "Sharks and Survival" (P. W. Gilbert, ed.), pp. 283—326. Heath, Indianapolis, Indiana.
- Ginetz, R. M., and Larkin, P. A. (1973). Choice of colors of food items by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Board Can.* **30**, 229—234.
- Girsa, I. I. (1961). Availability of food animals to some fishes at different conditions of illumination (Russ.). *Tr. Soveshch. Ikhtiol. Kom. Akad. Nauk SSSR* **13**, 355—359.
- Greenwood, P. H. (1965). Environmental effects on the pharyngeal mill of a cichlid fish, *Astatoreochromis alluaudi*, and their taxonomic implications. *Proc. Linn. Soc. London* **176**, 1—10.

- Greze, V. N. (1964). The determination of transparency among planktonic organisms and its protective significance. *Dokl. Biol. Sci.* **151**, 956—958.
- Gudger, E. W. (1941). The food and feeding habits of the whale shark, *Rhineodon typus*. *J. Elisha Mitchell Soc.* **57**, 57—72.
- Hagen, D. W., and Gilbertson, L. G. (1973). Selective predation and the intensity of selection acting upon the lateral plates of the threespine stickleback. *Heredity* **30**, 273—287.
- Hara, T. J. (1971). Chemoreception. In "Fish Physiology" (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), Vol. 5, pp. 79—120. Academic Press, New York.
- Hara, T. J., Carolina Law, Y. M., and Hobden, B. R. (1973). Comparisons of the olfactory response to amino acids in rainbow trout, brook trout and whitefish. *Comp. Biochem. Physiol.* **A 45**, 969—977.
- Hart, J. L. (1973). Pacific fishes of Canada. *Fish. Res. Board Can., Bull.* No. 180.
- Hartley, P. H. T. (1948). Food and feeding relationships in a community of freshwater fishes. *J. Anim. Ecol.* **17**, 1—14.
- Hartman, G. F. (1958). Mouth size and food size in young rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Copeia* No. 3, pp. 233—234.
- Hawkins, A. D., and Chapman, C. J. (1975). Masked auditory thresholds in the cod, *Gadus morhua* L. *J. Comp. Physiol.* **103**, 209—226.
- Hess, A. D., and Swartz, A. (1941). The forage ratio and its use in determining the food grade of streams. *Trans. North Am. Wildl. Conf.*, 5th pp. 162—164.
- Hiatt, R. W., and Strasburg, D. W. (1960). Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecol. Monogr.* **30**, 65—127.
- Hobson, E. S. (1963). Feeding behaviour in three species of sharks. *Pac. Sci.* **17**, 171—194.
- Hodgson, E. S., and Mathewson, R. (1971). Chemosensory orientation in sharks. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **188**, 175—182.
- Hoogland, R., Morris, D., and Tinbergen, N. (1957). The spines of sticklebacks (*Gasterosteus* and *Pygosteus*) as means of defense against predators (*Perca* and *Esox*). *Behaviour* **10**, 205—236.
- Houde, E. D. (1967). Food of pelagic young of the walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*, in Oneida Lake, New York. *Trans. Am. Fish. Soc.* **96**, 17—24.
- Hrbacek, J. (1962). Species composition and the amount of zooplankton in relation to fish stock. *Rozpr. Cesk. Akad. Ved, Rada Mat. Prir. Ved* **72**, 1—116.
- Hutchinson, B. P. (1971). The effect of fish predation on the zooplankton of ten Adirondack lakes with particular reference to the alewife, *Alosa pseudoharengus*. *Trans. Am. Fish. Soc.* **100**, 323—335.
- Hyatt, K. D. (1978). Factors affecting the patterns of prey acquisition by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and kokanee (*Oncorhynchus nerka*) in Marion Lake, British Columbia. Ph. D. Thesis, Univ. of British Columbia, Vancouver.
- Ivlev, V. S. (1961). "Experimental Ecology of the Feeding of Fishes." Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut.
- Johannes, R. E., and Larkin, P. A. (1961). Competition for food between redbreast shiners (*Richardsonius balteatus*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in two B. C. lakes. *J. Fish. Res. Board Can.* **18**, 203—220.
- June, F. C., and Carlson, F. T. (1971). Food of young Atlantic menhaden (*Brevoortia tyrannus*) in relation to metamorphosis. *U. S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* **68**, 493—512.
- Kalmijn, A. J. (1971). The electric sense of sharks and rays. *J. Exp. Biol.* **55**, 371—383.
- Kalmijn, A. J. (1974). The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. In "Handbook of Sensory Physiology, III, Electroreceptors and Other Specialized Receptors in Lower Vertebrates" (A. Fessard, ed.), pp. 147—200. Springer-Verlag, Berlin and New York.
- Keast, A., and Webb, D. (1966). Mouth and body form relative to the feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. *J. Fish. Res. Board Can.* **23**, 1845—1867.
- Kliwer, E. V. (1970). Gill-raker variation and diet in lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*, in Northern Manitoba. In "Biology of Coregonid Fishes" (C. C. Lindsey and C. S. Woods, eds.), pp. 165—197. Univ. of Manitoba Press, Winnipeg.
- Knöppel, H. A. (1970). Food of Central Amazonian fishes. *Amazoniana* **2**, 257—352.
- Koelz, W. (1929). Coregonid fishes of the Great Lakes. *Bull. U. S. Fish. Bur.* **43**, 297—643.
- Lam, T. J. (1974). Siganids: Their biology and mariculture potential. *Aquaculture* **3**, 325—354.
- Larkin, P. A. (1956). Interspecific competition and population control in freshwater fish. *J. Fish. Res. Board Can.* **13**, 327—342.

- Lawler, G. H. (1965). The food of pike, *Esox lucius*, in Hemming Lake, Manitoba. *J. Fish. Res. Board Can.* **22**, 1357—1377.
- Leong, R. J. H., and O'Connell, C. P. (1969). A laboratory study of particulate and filter feeding of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). *J. Fish. Res. Board Can.* **26**, 557—582.
- Levings, C. D. (1972). A study of temporal change in a marine benthic community with particular reference to predation by *Pseudopleuronectes americanus*. Ph.D. Thesis, Dalhousie Univ., Halifax, Nova Scotia.
- Lewis, D. S. C. (1974). The food and feeding habits of *Hydrocynus forskahlii*, Cuvier and *H. brevis*, Gunther in Lake Kainji, Nigeria. *J. Fish Biol.* **6**, 349—363.
- Liem, K. F., and Stewart, D. J. (1976). Evolution of the scale eating fishes of Lake Tanganyika: A generic revision with a description of a new species. *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Univ.* **147**, 319—350.
- Lindstrom, T. (1955). On the relation of fish-size, food-size. *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm* **36**, 133—147.
- Loosey, G. S. (1972). Predation protection in the poison-fang blenny, *Meiacanthus atrodorsalis*, and its mimics *Escaenius bicolor* and *Runula laudandus* (Bleniidae). *Pac. Sci.* **26**, 129—139.
- Lowe-McConnell, R. H. (1975). "Fish Communities in Tropical Freshwaters." Longmans, Green, New York.
- McBride, J. R., Idler, D. R., Jones, E. E., and Tomlinson, M. (1962). Olfactory perception in juvenile salmon. I. Observations on response of juvenile sockeye to extracts of food. *J. Fish. Res. Board Can.* **19**, 327—334.
- MacDonald, W. W. (1956). Observations on the biology of chaoborids and chironomids in Lake Victoria and on the feeding habits of the "elephant snout fish" (*Mormyrus kannume*, Forsk.). *J. Anim. Ecol.* **25**, 36—53.
- McPhail, J. D. (1969). Predation and evolution of a stickleback (*Gasterosteus*). *J. Fish. Res. Board Can.* **26**, 3183—3208.
- Magnuson, J. J., and Heitz, J. G. (1971). Gill-raker apparatus and food selectivity among mackerels, tunas, and dolphins. *U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* **69**, 361—370.
- Markl, V. H. (1972). Aggression and prey capture in piranhas (Serrasalminae, Characidae). *Z. Tierpsychol.* **30**, 190—216.
- Marshall, N. B. (1966). "The Life of Fishes." World, New York.
- Marshall, N. B. (1971). "Explorations in the Life of Fishes." Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Mauck, W. L., and Coble, D. W. (1971). Vulnerability of some fishes to northern pike (*Esox lucius*) predation. *J. Fish. Res. Board Can.* **28**, 957—969.
- Meesters, A. (1940). Über die Organisation des Gesichtsfeldes der Fische. *Z. Tierpsychol.* **4**, 84—149.
- Merrett, N. R., and Roe, H. S. J. (1974). Patterns and selectivity in the feeding of certain mesopelagic fishes. *Mar. Biol.* **28**, 115—126.
- Moodie, G. E. E., and Lindsey, C. C. (1972). Life history of a unique cyprinid fish, the chisel-mouth chub (*Arocheilus alutaceus*) in British Columbia. *Syesis* **5**, 55—61.
- Moodie, G. E. E., McPhail, J. D., and Hagen, D. W. (1973). Experimental demonstration of selective predation in *Gasterosteus aculeatus*. *Behaviour* **47**, 95—105.
- Morgan, N. C. (1956). The biology of *Leptocerus aterrimus* Steph. with reference to its availability as a food for trout. *J. Anim. Ecol.* **25**, 349—365.
- Moriarty, D. J. W., Darlington, J. P. E. C., Dunn, I. G., and Tevlin, M. P. (1973). Feeding and grazing in Lake George, Uganda. *Proc. R. Soc., Ser. B* **184**, 299—319.
- Munro, J. L. (1967). The food of a community of East African freshwater fishes. *J. Zool.* **151**, 389—415.
- Nakamura, E. L. (1972). Development and use of facilities for studying tuna behaviour. In "Behaviour of Marine Animals" (H. E. Winn and B. L. Olla, eds.), Vol. 2, pp. 245—277. Plenum, New York.
- Neil, S. R., and Cullen, J. M. (1974). Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *J. Zool.* **72**, 549—569.
- Nelson, D. R., and Gruber, S. H. (1963). Sharks: Attraction by low frequency sounds. *Science* **142**, 975—977.
- Nikolsky, G. V. (1963). "The Ecology of Fishes." Academic Press, New York.
- Nordlie, F. G. (1976). Plankton communities of three central Florida lakes. *Hydrobiologia* **48**, 65—78.
- Norman, J. R., and Greenwood, P. H. (1963). "A History of Fishes." Benn, London.

- Novak, J. K., and Estes, R. D. (1974). Summer food habits of the black sculpin (*Cottus baileyi*) in the upper south fork Holston River drainage. *Trans. Am. Fish. Soc.* **103**, 270—276.
- Nursall, J. R. (1973). Some behavioural interactions between spottail shiners (*Notropis hudsonius*), yellow perch (*Perca flavescens*), and northern pike (*Esox lucius*). *J. Fish. Res. Board Can.* **30**, 1161—1178.
- O'Brien, W. J., and Vinyard, G. L. (1974). Comment on the use of Ivlev's electivity index with planktivorous fish. *J. Fish. Res. Board Can.* **31**, 1427—1429.
- O'Connell, C. P., and Zweifel, J. R. (1972). A laboratory study of particulate and filter feeding of the Pacific mackerel, *Scomber japonicus*. *U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* **70**, 973—978.
- Odum, W. (1970). Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet, *Mugil cephalus*. In "Marine Food Chains" (J. H. Steele, ed.), pp. 222—239. Univ. of California Press, Berkeley.
- Paloheimo, J. E., and Dickie, L. M. (1966). Food and growth of fishes. III. Relations among food, body size and growth efficiency. *J. Fish. Res. Board Can.* **23**, 1209—1248.
- Pauly, D. (1976). The biology, fishery, and potential for aquaculture of *Tilapia melanotheron* in a small West African lagoon. *Aquaculture* **7**, 33—49.
- Pieczynski, E., and Prejs, A. (1970). The share of water mites (*Hydracarina*) in the food of three species of fish in Lake Warniak. *Ekol. Pol.* **18**, 445—452.
- Popham, E. J. (1942). Further experimental studies of the selective action of predators. *Proc. Zool. Soc. London* **112**, 105—117.
- Popova, O. A. (1967). "The predator prey" relationship among fishes (A survey of Soviet papers). In "The Biological Basis of Freshwater Fish Production" (S. D. Gerking, ed.), pp. 359—376. Blackwell, Oxford.
- Protasov, V. R. (1970). "Vision and Near Orientation of Fish." *Isr. Program Sci. Transl.*, Jerusalem.
- Protasov, V. R. (1973). "Electric and Acoustic Fields of Fishes." *Natl. Tech. Inf. Serv.*, U.S. Dep. Commer., Springfield, Virginia.
- Repsys, A. J., Applegate, R. L., and Hales, D. C. (1976). Food and food selectivity of the black bullhead (*Ictalurus melas*) in Lake Poinsett, South Dakota. *J. Fish. Res. Board Can.* **33**, 768—775.
- Roberts, T. R. (1970). Scale eating American characoid fishes, with especial reference to *Proloodus heterostomus*. *Proc. Calif. Acad. Sci.* **38**, 383—390.
- Schoener, T. W. (1970). Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* **51**, 408—418.
- Schwartz, E. (1971). Die Ortung von Wasserwellen durch Oberflächenfische. *Z. Vgl. Physiol.* **74**, 64—80.
- Schwartz, E., and Hasler, A. D. (1966a). Perception of surface waves by the blackstripe topminnow, *Fundulus notatus*. *J. Fish. Res. Board Can.* **23**, 1331—1352.
- Schwartz, E., and Hasler, A. D. (1966b). Superficial lateral line sense organs of the mudminnow (*Umbra limi*). *Z. Vgl. Physiol.* **53**, 317—327.
- Scott, W. B., and Crossman, E. J. (1973). The freshwater fishes of Canada. *Fish. Res. Board Can., Bull.* No. 184.
- Seghers, B. H. (1973). An analysis of geographic variation in the antipredator adaptations of the guppy (*Poecilia reticulata*). Ph. D. Thesis, Univ. of British Columbia, Vancouver.
- Seghers, B. H. (1975). Role of gill-rakers in size selective predation by lake whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill). *Verh. Int. Ver. Limnol.* **19**, 2401—2405.
- Shorygin, A. A. (1931). Foods, selective capacity, and food interrelationships of certain Gobiidae of the Caspian Sea. *Zool. Zh.* **18**, 27—53.
- Siefert, R. E. (1968). Reproductive behavior, incubation and mortality of eggs, and postlarval food selection in the white crappie. *Trans. Am. Fish. Soc.* **97**, 252—259.
- Singarajah, K. V. (1975). Escape reactions of zooplankton: Effects of light and turbulence. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **55**, 627—639.
- Smith, J. M. N. (1974a). The food searching behaviour of two European thrushes. I. Description and analysis of search paths. *Behaviour* **48**, 276—302.
- Smith, J. M. N. (1974b). The food searching behaviour of two European thrushes. II. The adaptiveness of the search patterns. *Behaviour* **49**, 1—61.
- Smith, L. L., and Moyle, J. B. (1945). Factors influencing production of yellow pike perch, *Stizostedion vitreum vitreum*, in Minnesota rearing ponds. *Trans. Am. Fish. Soc.* **73**, 243—261.
- Smith, S. M. (1976). Predatory behaviour of young turquoise-browed Motmots, *Eumomota superciliosa*. *Behaviour* **56**, 309—320.
- Springer, S. (1961). Dynamics of the feeding mechanism of large galeoid sharks. *Am. Zool.* **1**, 183—185.

- Starck, W. A., II, and Schroeder, R. E. (1970). "Investigations of the Grey Snapper," Studies in Tropical Oceanography, No. 10. Univ. of Miami Press, Miami.
- Stein, R. A., Kitchell, J. F., and Knezevic, B. (1975). Selective predation by carp (*Cyprinus carpio*) in Skadar Lake, Yugoslavia. *J. Fish Biol.* **7**, 391—399.
- Sumner, F. B. (1934). Does "protective coloration" protect? Results of some experiments with fishes and birds. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **20**, 559—564.
- Sutterlin, A. M. (1975). Chemical attraction of some marine fish in their natural habitat. *J. Fish. Res. Board Can.* **32**, 729—738.
- Sutterlin, A. M., and Sutterlin, N. (1970). Taste responses in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Fish. Res. Board Can.* **27**, 1927—1942.
- Suyehiro, Y. (1942). A study on the digestive system and feeding habits of fish. *Jpn. J. Zool.* **10**, 1—303.
- Sverdrup, H. U., Johnson, M. W., and Fleming, R. H. (1942). "The Oceans." Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Tesch, F. W. (1975). Orientation in space. In "Marine Ecology" (O. Kinne, ed.), Vol. 2, pp. 657—707. Wiley, New York.
- Tester, A. L. (1963). The role of olfaction in shark predation. *Pac. Sci.* **17**, 145—170.
- Tyler, A. V. (1972). Food resource division among northern marine demersal fishes. *J. Fish. Res. Board Can.* **29**, 997—1003.
- Vermeij, G. J. (1974). Marine faunal dominance and molluscan shell form. *Evolution* **28**, 656—664.
- Volkman, F. C. (1975). Behavioral studies of the discrimination of visual orientation and motion by the goldfish. In "Vision in Fishes: New Approaches in Research" (M. A. Ali, ed.), NATO Advanced Study Institute Series, pp. 731—741. Plenum, New York.
- Walters, V. (1966). On the dynamics of filter feeding by the wavyback skipjack (*Euthynnus affinis*). *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.* **16**, 209—221.
- Ware, D. M. (1973). Risk of epibenthic prey to predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Board Can.* **30**, 787—797.
- Weed, A. C. (1925). Feeding the paddlefish. *Copeia* No. 146, pp. 67—68.
- Windell, J. T. (1967). Food analysis and rate of digestion. In "Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters" (W. E. Ricker, ed.), I.B.P. Handbook No. 3, pp. 215—226. Blackwell, Oxford.
- Winn, H. E. (1964). The biological significance of fish sounds. In "Marine Bio-Acoustics" (W. N. Tavolga, ed.), pp. 213—231. Pergamon, New York.
- Woodhead, P. M. J. (1966). The behaviour of fish in relation to light in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **4**, 337—340.
- Wunder, W. (1936). Physiologieder Subwasserfische. *Handb. Binnenfisch. Mitteleur.* **IIb**, 1—340.
- Young, J. Z. (1962). "The Life of Vertebrates." Oxford Univ. Press, London and New York.
- Zaret, T. M. (1972). Predators, invisible prey and the nature of polymorphism in the Cladocera (Class, Crustacea). *Limnol. Oceanogr.* **17**, 171—184.
- Zenkevitch, L. (1963). "The Biology of the Seas of the U.S.S.R." Allen & Unwin, London.

## Глава 3

# ПИЩЕВАРЕНИЕ

Р. ФАНДЖ И Д. ГРОУВ

I. Введение	112
II. Механизмы питания	113
III. Анатомия и гистология пищеварительного тракта	115
А. Пищевод	116
Б. Желудок	117
В. Кишечник	120
Г. Печень и желчный пузырь	123
Д. Поджелудочная железа	124
Е. Эндокринные клетки и гормоны	125
Ж. Кровеносные и лимфатические сосуды	127
З. Лимфоидная ткань	127
IV. Пищеварительные соки и ферменты	128
А. Желудочная секреция	128
Б. Секреция поджелудочной железы	129
В. Желчь	133
Г. Кишечные ферменты	133
Д. Регуляция секреторной активности	134
Е. Микроорганизмы кишечника	136
V. Переваривание и абсорбция	137
А. Переваривание	137
Б. Абсорбция	138
VI. Прохождение пищи по пищеварительному тракту	140
А. Методы определения продолжительности опорожнения желудка	140
Б. Влияние температуры	151
В. Пищевые ниши	151
Г. Другие факторы, влияющие на прохождение пищи в желудке	156
Д. Заключение	161
VII. Физиологические исследования подвижности желудочно-кишечного тракта рыб	164
А. Введение	164
Б. Круглоротые	168
В. Пластиножаберные рыбы	169
Г. Костистые рыбы	171
Д. Резюме	184
VIII. Перспективы дальнейших исследований	187
Список использованной литературы	187

## I. ВВЕДЕНИЕ

Рыбы — доминирующая группа позвоночных животных как по числу входящих в нее видов, так и по огромному разнообразию адаптаций к различному характеру питания. Среди рыб можно выделить рыбаобразных, насекомоядных, моллюскоядных, растительноядных (поедающих крупные растения), фито- и зоопланктоядных, потребителей ила (детритоядных), рыб-чистильщиков и, особенно среди примитивных круглоротых, паразитов. Некоторые виды рыб узкоспециализированы по пи-

танию, другие всеядны. Как было показано в первой главе, рыбы имеют специфические потребности в аминокислотах, липидах, углеводах, витаминах, неорганических ионах и воде. Большое разнообразие структурных и физиологических адаптаций позволяет рыбам добывать, переваривать и абсорбировать требуемые вещества из пищи. Имеется несколько более ранних обобщающих работ по вопросам переваривания, строения и функционирования пищеварительных органов рыб: Бидермана — (Biedermann, 1911) по анатомии и физиологии пищеварения; Пернкопфа и Ленера (Pernkopf and Lehner, 1937) — по анатомии кишечника; Якобсхагена (Jacobshagen, 1937) — по анатомии желудка; Суйехиро (Suyehiro, 1942) — по анатомии и пищевому поведению; Аль-Хуссейни (Al-Hussaini 1949, a, b) — по функциональной анатомии; Бернара (Bernard, 1952) — по пищеварению; Баррингтона (Barrington, 1957, 1962) — по пищеварению; Бертина (Bertin, 1958) — по анатомии; Крича (Creac'h, 1963) — по протеолитическим ферментам; Смита (Smith, 1967) — по желудочному пищеварению низших позвоночных; Бернарда (Barnard, 1973) — по сравнительной биохимии; Проссера (Prosser, 1973) — по сравнительной физиологии; Капура с соавторами (Kapoor et al., 1975 a, b) — по пищеварению и вкусовой системе.

Ниже изложен обзор современных данных по структуре и физиологии пищеварительного тракта, причем основное внимание уделено механизмам, контролирующим движение и переваривание пищи. Скорость, с которой рыбы переваривают пищу, является очень важным показателем при изучении темпа их питания и роста (см. главы 2 и 5).

## II. МЕХАНИЗМЫ ПИТАНИЯ

Механизмы питания у бесчелюстных круглоротых отличаются от таковых у других позвоночных животных. Круглый, приспособленный для сосания рот взрослых миног из родов *Petromyzon* и *Lampetra* заполнен роговыми зубами. Секрция антикоагулянтов позволяет заглатывать тканевые жидкости и кровь, которые поступают непосредственно в кишечник, так как круглоротые не имеют желудка. Личинки миног (пескоройки) живут в пресной воде по несколько лет и питаются микроскопическими организмами. При метаморфозе у них образуются карманоподобные жабры внутри жаберных дуг, которые создают приливоотливный ток воды, полностью независимый от ротовой полости при дыхании в то время, когда минога присасывается к жертве. Миксины, которые имеют усики, обладают роговыми зубами, расположенными на нёбе и языке.

У челюстноротых передние висцеральные дуги образуют челюсти, которые относительно просты у хрящевых рыб. Эктодермальные складки с внутренней стороны челюстей образуют ряды зубов, которые перемещаются вверх для замены потерянных в онтогенезе. Зубы могут быть гомодонтными (*Raja*) или гетеродонтными (*Heterodontus*) в зависимости от характера питания рыб (Reif, 1976).

У костистых рыб покровные кости и хрящи, образующие челюсти, имеют более сложную структуру, и их работа обеспечивается сложным набором мышц, нервов и связок. Движения челюстей рыб обеих групп

связаны с дыханием, кусанием, разгрызанием, жеванием и выплевыванием частиц. Баллентин с сотрудниками (Ballentijn et al; 1972) детально описал строение челюстей карпа, показав, каким образом движения премаксиллы и максиллы позволяют рыбе легко выдвигать вперед рот для изменения его формы и положения с помощью первого альфа и бета, второго и третьего пучков нерва *adductor mandibulae*. Рот может поворачиваться вниз для питания и выплевывания частиц, но может закрываться при наполнении пищей без сжимания его полости. Сходный анализ движения челюстей приведен в работах Александера (Alexander, 1970) и Оссе (Osse, 1969). Кист и Уэбб (Keast and Webb, 1966) провели детальное сравнение строения рта и тела 15 видов костистых рыб из одного из канадских озер; Хатанака с сотрудниками (Hatanaka et al., 1954) выполнил аналогичную работу на камбаловых рыбах; Хобсон (Hobson, 1974) предпринял попытку обобщить пищевые связи среди более чем 100 видов морских костистых рыб коралловых рифов Гавайских островов. Он пришел к выводу, что в исследованном им морском сообществе плотоядный характер питания является ведущим фактором в эволюции костистых рыб. Относительно слабо специализированные плотоядные рыбы имеют ограниченный набор доступных им видов добычи. Эти виды проявляют главным образом ночную активность, так же как и поедающие их хищные рыбы. После окончательного формирования литотамниями и склерактиниями современных коралловых рифов около 50 миллионов лет назад произошло интенсивное видообразование коралловых костистых рыб, в результате которого появились плотоядные и планктоядные рыбы, потребители кораллов, крупных морских ежей и моллюсков, рыбы-чистильщики. В отличие от пресноводных видов растительноядные виды в море, вероятно, возникли несколько позднее. У рыб известны следующие типы адаптаций к новым пищевым нишам:

- 1) изменение местоположения парных плавников для увеличения степени маневренности;

- 2) преобразование премаксиллы и максиллы для большей подвижности и выдвигания рта вперед;

- 3) изменения формы челюстей и рыла, например их удлинение для откусывания коралловых полипов (*Chaetodon*) или других сидячих беспозвоночных (*Forcipiger*), ведущие к эволюции рыб-чистильщиков (*Labroides phthiriphagus*);

- 4) превращения зубов в такие тонкие зубы, как у рыб-бабочек (*Chaetodon*), в дробящие зубы, как у морских собачек, или даже в сросшиеся пластины, как у иглобрюхообразных;

- 5) развитие дополнительных структур, например усиков у султанок рода *Mullus*, необходимых для обнаружения добычи, зарывшейся в грунт;

- 6) изменения в поведении, позволяющие представителям рода *Scorpaenidae* переворачивать камни для отыскания мелкой добычи, а представителям рода *Sufflamen* откапывать зарывшуюся в грунт добычу с помощью тока воды, создаваемого плавниками и жабрами.

Можно привести несколько примеров адаптации механизмов питания. Некоторые рыбы имеют губы (*Catostomus*, *Mugil*), у других они

полностью отсутствуют (Sparus). Рыбы могут иметь дополнительные органы с вкусовыми почками, которые используются для обнаружения пищи и определения ее местонахождения. Такие органы найдены на рыле у усачей, на нижней челюсти у представителей семейств Cyprinidae, Siluridae, Gadidae, Mullidae и других рыб и на чувствительных участках плавников у представителей семейств Gadidae и Triglidae (Кароор et al., 1975 а). Зубы могут находиться у рыб не только на челюстях, но и на сошнике, небе, парасфеноиде, языке и на верхних и нижних участках глотки. У костистых рыб иногда встречаются необычные адаптационные изменения в строении зубов и жаберных тычинок, что позволяет им успешно заглатывать предпочитаемую пищу. Зубы на челюстях могут отсутствовать (Cyprinidae) или быть очень мелкими (планктоядные сельдевые рыбы), плоскими, похожими на коренные зубы млекопитающих (Raja, Brama), заостренными или зазубренными (Sphyaena, акулы), сросшимися в пластины (Tetraodon), иметь форму резца (Blennius). Жаберные тычинки могут участвовать в удержании пищи (большинство плотоядных рыб) или образовывать цедильный аппарат (Dorosoma, Alosa, Polyodon, Labeo) (Суэhiro, 1942; Weisel, 1973). У некоторых рыб отсутствует язык (Labeo). У большинства других рыб язык малоподвижен, хотя у доросом (Dorosoma) он может высовываться изо рта, а у айю (Plecoglossus) в нем образуются мешковидные углубления, в которых содержится слизь для приклеивания к нему оторванных гребенковидными зубами частей водорослей. В верхней и нижних частях глотки рыб могут образовываться утолщения для раздавливания или сдавливания водорослей или детрита перед их заглатыванием (Cyprinidae, Catostomidae, Cobitidae). Глоточный и эпибранхиальный органы с полостями, достигающими пищевода, по-видимому, служат для соединения пищевых частиц в комок и имеются у представителей отрядов Osteoglossiformes, Cypriniformes, Gonorhynchiformes, Clupeiformes (Nelson, 1967). У рыб отсутствуют многоклеточные слюнные железы, но встречаются отдельные образующие слизь железистые клетки (кубковидные клетки), смазывающие пищу для облегчения ее проглатывания.

### **III. АНАТОМИЯ И ГИСТОЛОГИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА**

Основными отделами пищеварительного тракта позвоночных животных являются рот, ротовая полость, глотка, пищевод, желудок, кишечник, прямая кишка и придаточные органы. У некоторых рыб пищеварительный канал представляет собой прямую трубку, начиная от рта и кончая анальным отверстием. Однако чаще всего пищеварительный канал образует петли и структурно разделяется на функциональные части. Так, обычно можно различить пищевод, желудок, кишечник, а в большинстве случаев и их отделы. Отдельные части пищеварительного канала часто разделены клапанами или сфинктерами. Стенки кишечника состоят из нескольких слоев: слизистой оболочки (внутренний эпителий и смежные с ним ткани), подслизистой оболочки, мышечной оболочки (обычно двухслойной) и серозной оболочки. С пищеварительным каналом непосредственно связаны печень и поджелудочная

железа, которые выделяют свои секреты в полость кишечника через специальные протоки.

Общеизвестно, что строение отделов пищеварительного канала любого вида рыб зависит от характера его питания, а модификации происходят на структурной основе, свойственной всей группе рыб, к которой принадлежит данный вид. Такой пример приведен в работе Вейзела (Weisel, 1962), который исследовал питающуюся молодь лососевых карповую рыбу *Ptychocheilus oregonensis*, не имеющую зубов и желудка и по этому признаку сходную с предковыми формами, которыми предположительно считаются чукучановые рыбы, засасывающие ртом съедобные частицы.

Имеется ряд основополагающих работ, в которых детально рассмотрена морфология, гистология и цитология пищеварительного канала рыб (Ishida, 1935; Kirtisinghe, 1940; Girgis, 1952; Burnstock, 1959, a, b; Weisel, 1962; Mohsin, 1962; Hale, 1965; Bishop and Odense, 1966; Keast and Webb, 1966; Bullock, 1963, 1967; Chaichara, Bullock, 1967; Schmitz, Baker, 1969; Французова, 1971; De Groot, 1971; Bucke, 1971; Vegas — Velez, 1972; Chakrabarte et al., 1973; Kayanja et al., 1975).

Танака (Tanaka, 1973) исследовал структуры и функции пищеварительной системы личинок костистых рыб.

#### А. ПИЩЕВОД

Задняя часть глотки рыб переходит в короткий, широкий и мускулистый пищевод. У пластиножаберных рыб слизистая оболочка часто имеет конусообразные или разветвленные папиллы, обращенные к желудку. Задняя часть пищевода переходит в желудок. У многих видов рыб в подслизистой оболочке содержатся участки лимфомиелоидной ткани (Лейдигов орган). У костистых рыб слизистая оболочка обычно характеризуется наличием крупных слизистых клеток (кубковидные клетки), которые могут придавать эпителию на гистологических срезах пенистый вид. Считается, что слизистый эпителий у рыб обычно многослойный (Капоог et al., 1975 b), хотя у рыб, изученных Вегас-Велецем (Vegas-Velez, 1972), он был простым. Слизистая оболочка, включая базальную мембрану и компактный слой, обычно образует складки, благодаря которым глотка растягивается при заглатывании пищи. Мускулатура пищевода обычно представлена поперечнополосатыми мышцами. Если имеется кольцевой мышечный слой (*Gadus, Labeo*), он расположен снаружи от продольного мышечного слоя; колюшки *Gasterosteus* имеют только один кольцевой мышечный слой. Мышцы пищевода иннервируются десятым нервом (*nervus vagus*). В задней части пищевода у таких рыб, как *Mugil capito* (Ghazzawi; 1935), *Cottus gobio* и (*Par*) *enophrys bubalis* (Western, 1969), *Dorosoma cepedianum* (Schmitz, Baker, 1969), имеются железы, аналогичные желудочным железам других рыб. У разнообразных видов рыб, изученных Исокавой с сотрудниками (Isokawa et al., 1965) и Кханной и Меротрой (Khanna and Mehrotra, 1970), в глоточных мешках обнаружены зубы (*Ariomma, Pampus*), у других они отсутствуют (*Tetragonus, Plicus*). Пищевод может оканчиваться кардинальным сфинктером или клапаном (*Labeo*), хотя такое разграничение

не является характерным для рыб вообще (Odense and Bishop, 1966; Schmitz and Baker, 1969). У безжелудочных рыб пищевод переходит непосредственно в кишечник.

## Б. ЖЕЛУДОК

Считается, что у челюстноротых рыб желудок развит в соответствии с развитостью челюстей и предназначен для вмещения и задерживания потребленного корма и для обработки пищи пепсином в кислой среде. У пластиножаберных рыб желудок имеет J-образную форму и состоит из нисходящей *pars cardiaca* и восходящей *pars pylorica* частей (рис. 1). Внутренний эпителий слизистой оболочки желудка однослойный и состоит из цилиндрических клеток, которые окрашиваются реактивом Шиффа и, вероятно, секретируют муцин. В углубления слизистой оболочки открываются протоки цилиндрических многоклеточных желез, лежащих перпендикулярно краю полости желудка. Все железистые клетки однотипны и содержат ацидофильные гранулы. Они могут быть отнесены к клеткам, секретирующим кислоту (Hogben, 1967 a, b). Мышечная пластинка слизистой оболочки имеется только в кардиальной части желудка. Мышечный (внешний) слой желудка состоит из внутренних кольцевых и наружных продольных гладких мышечных волокон. Кольцевые мышцы сильно развиты в пилорической части желудка, где они образуют пилорический сфинктер (Petersen, 1908—1909; Orpel, 1896—1900). У некоторых пластиножаберных рыб в пилорической части желудка образуется камероподобное расширение — *bursa entiana*. Кольцевые сфинктеры обнаружены вокруг вен в стенках желудков скатов (*Raja*) (Weinland, 1901), но сходные с ними сфинктеры встречаются и в других частях тела скатов.

У костистых рыб желудок обычно хорошо развит, хотя у некоторых рыб он редуцирован или вообще отсутствует (например, у *Syngnathidae*, *Syngnodontidae*; Rauther, 1940). Танака (Tanaka, 1969) сообщил, что у личинок таких рыб, как *Syngnathus* и *Salmo*, желудок отсутствует, из чего следует, что он развивается (если вообще это происходит) поздно в онтогенезе. Утрата желудка в связи с этим может быть неотенической и часто связана с питанием мелкими частицами. Считается, что безжелудочные рыбы не имеют желудочных желез и пилорического сфинктера. Однако безжелудочные хищники (губановые рыбы *Ptychocheilus*, *Scomberesox*), как и планктоядные рыбы (*Tilapia*, *Syngnathus*), являются исключениями из этого правила. Бертин (Bertin, 1958) и Вегас-Велец (Vegas-Velez, 1972) обратили внимание на то, что в более ранних работах некоторых рыб ошибочно относили к безжелудочным, так как гистологические исследования показали присутствие у них (например, у *Syngnathus*, *Mugil*) желудочных желез. Гупта (Gupta, 1971) обнаружил клетки, сходные с клетками желудочных желез, в пищеварительном канале безжелудочной плотоядной рыбы *Xenentodon cancila*.

Многие безжелудочные рыбы имеют жевательный аппарат в глотке, позволяющий перерабатывать проглоченную пищу, которая попадает в кишечник уже во фрагментарном состоянии (Rauther, 1940; Bertin, 1958).



Рис. 1. *Raja radiata*. Внутренние органы брюшной полости после удаления печени. Ж — желудок; К — кишечник; П — пищевод с Лейдиговым органом; Р — ректальная железа

Желудки у рыб значительно различаются по форме. У представителей Gobiidae, Gasterosteiformer и у представителей родов Pomatoschistus, Gasterosteus, Spinachia, Symbranchus желудок прямой, похожий на трубку. У камбал (*Limanda*, *Pleuronectes*) и цук (*Esox*) желудок искривленный, в то время как у большинства рыб желудок может иметь U-, J- или Y-образную форму (Suyehiro, 1942). У керчаковых рыб (*Muchocephalus*, *Euphrys*) и тилапий (*Tilapia*) желудок мешковидный, а у представителей сем. Elopidae, Clupeidae и родов *Gymnarchus*, *Ophiocephalus*, *Anguilla* и многих других имеется слепой вырост в желудке, направленный к хвостовой части. Этот слепой вырост желудка иногда бывает очень длинным (у *Regalecus*, *Stomias*; Rauther, 1940).

Внутри желудка костистых рыб обычно имеются нечетко очерченные столбчатые эпителиальные клетки. Кубковидные клетки рас-

сеяны в эпителии. Цилиндрические железы, иногда объединенные в группы, имеются в кардиальном отделе и в нижней части желудка. Железистые трубки могут быть простыми или изредка разветвленными; в местах их нахождения в желудке наблюдаются утолщения слизистой оболочки. Железистые трубки открываются в углублениях слизистой оболочки. Можно также различить продуцирующие слизь клетки, имеющие шейку. Как и у пластиножаберных рыб (это характерно в общих чертах для всех позвоночных, за исключением млекопитающих), основная часть желудочных желез состоит только из однотипных клеток. Эти клетки содержат многочисленные гранулы секрета, вероятно, пепсиногена (Tan and Teh, 1974), но предполагается, что они одновременно продуцируют и соляную кислоту (Barrington, 1957; Iro, 1967). Судя по данным Вейнреба и Билстеда (Weinreb and Bilstad, 1955), клетки желудочных желез радужной форели (*Salmo gairdneri*) по своей структуре сходны с основными клетками других животных. Изменения, происходящие в микроскопической структуре желудочных желез в процессе секреции, описаны Аркенгелли (Arcangeli, 1908). Ультраструктура клеток желудочных желез костистых рыб была изучена Лингом и Таном (Ling and Tan, 1975) на коралловой рыбе *Chelmon rostratus* и Ноайлак-Депейре и Гасом (Noailac-Depeyre and Gas, 1978) на окуне *Perca fluviatilis*. На апикальном конце клеток желудочных желез имеется компактная система канальцев.

Эти каналцы сходны с каналцевыми структурами секретирующих кислоту клеток амфибий и других позвоночных и со структурой хлоридных клеток круглоротых (миног). У основания этих клеток содержатся зимогенподобные секреторные гранулы и имеется густая сеть эндоплазматического ретикулума. Секреторные гранулы высвобождаются в апикальной части в процессе экзоцитоза. Характер ультраструктуры клеток желудочных желез соответствует предположению о том, что эти клетки одновременно продуцируют кислоту и синтезируют пепсиногены.

Подслизистая оболочка часто содержит *stratum compactum* и волокон гладкой мускулатуры (Rauther, 1940; Burnstock, 1959a). Мышечная оболочка состоит из внутреннего кольцевого и наружного продольного слоев гладких мышц, но в кардиальной части желудка рыб могут быть обнаружены и полосатые мышечные волокна, заходящие сюда с пищевода (*Perca*, *Centropristes*), (*Zeus*, *Solea*, *Blake*, 1930; Rauther, 1940). У рода *Cylothone* стенки кишечника состоят из двух слоев поперечнополосатых мышечных волокон (Nusbaum, 1923), а у безжелудочного представителя карповых рыб — линя (*Tinca tinca*) — наружный кольцевой и внутренний продольный слой полосатых мышечных волокон окружают «нормальный» (гладкие мышцы) мышечный слой (Kilarski, Bigai, 1971). Внутренний кольцевой слой гладких мышц желудка рыб обычно в 2—3 раза толще продольного, и это особенно хорошо заметно у видов, имеющих мускульный желудок. Пилорический сфинктер образуется утолщением кольцевого слоя гладкой мускулатуры. У безжелудочных рыб сфинктер может отсутствовать или заменяться пищеводно-кишечным клапаном, образованным складками слизистого и подслизистого слоев.

Вместимость желудка относительно веса тела рыб варьирует в зависимости от вида рыб и связана с объемом пищи, который может потреблять данный вид. Например, у камбалы рода *Limanda* вместимость желудка составляет 8 мл на 100 г веса и количество вмещаемой пищи достигает 10% веса тела. Безжелудочная *Leuciscus rutilus* может потреблять личинок хирономид в количестве, составляющем 15%, а карась *Carassius carassius* — 21% веса тела.

Бычки-подкаменщики (*Cottidae*) могут потреблять при разовом питании количество пищи, составляющее 30—50% веса их тела.

У некоторых костистых рыб пилорический отдел желудка имеет расширение, сходное с мускульным желудком (*Mugil* spp., *Coregonus*, *Osphromenus*, *Chanos*, *Sardinella*, *Chatoessus*, *Citharinus*, *Mormyrus*, *Notopterus*). У представителей рода *Dorosoma* мышечная оболочка желудка в покоем на мускульный желудок отделе состоит из трех сильно развитых слоев гладких мышц и имеет толстую кутикулу слизистой оболочки, выстилающей полость. Рыбы, обладающие мускульным желудком, являются обычно микрофагами, детритофагами и фитофагами. Так, кефаль-лобан *Mugil cephalus* питается микроводорослями и растительным детритом, потребляемым вместе с минеральными частицами, которые используются как абразивная паста (Rauther, 1940; Schmitz and Baker, 1969; Odum, 1970).

Один из авторов (Д. Гроув) наблюдал, что в тех случаях, когда двум мелким прибрежным видам рыб (*Blennius pholis* и *Ciliata mustela*) пред-

лагали в пищу морских желудей (*Balanus balanoides*), они потребляли их охотно, хотя только морская собачка использует этот вид корма в естественных условиях. Морская собачка не имеет желудка, и, как только пища переварится, кальцинированные пластинки морских желудей быстро проходят по кишечнику и удаляются с фекалиями за сутки при 18°C. У пятиусого налима *S. mustela*, наоборот, эти пластинки долго сохраняются в желудке уже после того, как органическая часть пищи перешла из желудка в кишечник, так как они не могут быть выведены в кишечник. Ясно, что пропускная способность пилорического сфинктера может ограничивать использование доступных видов пищи.

## В. КИШЕЧНИК

У пластиножаберных и цельноголовых рыб стенки кишечника состоят из обычных слизистого, подслизистого, мышечного и серозного слоев. В процессе развития рыб независимое скручивание слизистого эпителия и опорной ткани приводит к образованию спирального клапана, который увеличивает площадь поверхности кишечника (см. рис. 1). Число оборотов спирали может колебаться от одного-двух (*Chimaera monstrosa*) до 50 (*Cetorhinus maximus*) и связано с характером питания отдельных видов (Rauther, 1940; Bertin, 1958). Спиральный клапан обнаружен также в кишечнике двоякодышащих, многоперых, костных ганоидов, осетровых и целаканта (*Latimeria chalumnae*).

У костистых рыб кишечник может быть коротким и прямым или складчатым и петлеобразным. Длина кишечника у рыб варьирует от 20 до 1200% длины тела; наиболее длинный кишечник характерен для микрофагов и фитофагов (Bryan, 1973). Эта тенденция подтверждается табличными данными по харациновым и карповым рыбам (Caroog et al., 1975 b). Де Гроот (de Groot, 1971) изучал длину кишечника у 133 видов канбаловых рыб в связи с характером питания и более детально проанализировал 31 вид. Он выявил, что относительная длина кишечника максимальна у представителей сем. Soleidae, питающихся мелкими полихетами, моллюсками и ракообразными, и минимальна — у представителей сем. Psettodidae и сем. Bothidae, питающихся рыбой и более крупными беспозвоночными. Сходная тенденция обнаружена Хатанакой с сотрудниками (Hatanaka et al., 1954). Площадь поверхности кишечника плотоядных костистых рыб обычно увеличивается за счет складок слизистой оболочки, но их кишечник короче тела. Аль-Хуссейни (Al-Hussaini, 1947) ввел термин «коэффициент слизистой оболочки» для характеристики относительной площади поверхности кишечника и складок слизистой. Лендж (Lenge, 1962) нашел, что длина кишечника увеличивается с возрастом у видов рода *Rutilus* с момента начала питания молоди зоопланктоном после рассасывания желточного мешка и до перехода рыб на питание крупными беспозвоночными. Ангелеску и Гнери (Angelescu and Gneri, 1949) отметили, что голодание приводит к уменьшению длины кишечника у *Prochilodus* на 30—45%.

Многие костистые рыбы имеют слепые выросты, связанные с передним концом кишечника. Число этих слепых отростков кишечника (часто называемых пилорическими придатками) варьирует от одного до

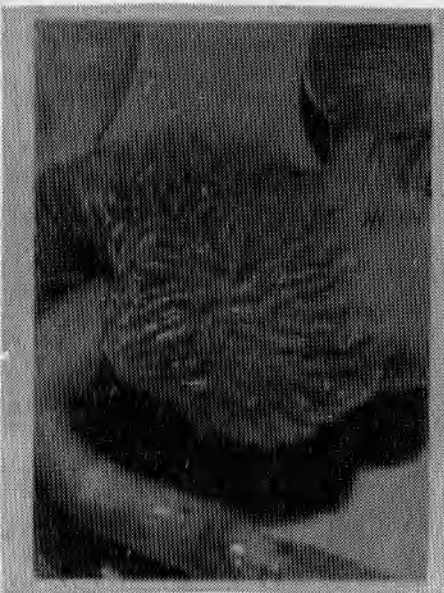


Рис. 2. *Cyclopterus lumpus*. Пилорическая часть пищеварительной системы у только что вскрытой особи. В центре многочисленные кишечные (пилорические) придатки. На желудке (Ж) видны кольцевые мышечные сокращения



Рис. 3. *Micromesistius poutassou*. Кишечные (пилорические) придатки на свежеприготовленном препарате. Придатки справа имеют полупрозрачные стенки. На придатках слева видны перетяжки, вызванные сокращением кольцевого слоя гладких мышц (Н — паразитические нематоды на соединительной ткани, окружающей придатки)

1000 (Suyehiro, 1942) (рис. 2,3). Они могут быть относительно обособленными и короткими (Pleuronectidae), а иногда тесно соединены друг с другом и образуют компактную, похожую на железу массу (Thunnidae, Xiphidae). Очень хорошо развитые придатки обнаруживаются у некоторых видов мягкоперых (сельдевые, лососевые), а также у тресковых и корифеновых рыб. Наличие пилорических придатков не связано ни с относительной длиной кишечника рыб, ни с принадлежностью к определенному типу по характеру питания, хотя в некоторых группах (например, у Heterosomata), по-видимому, можно связать число пилорических придатков с характером питания (de Groot, 1971). Пилорические придатки очень сходны по строению с кишечником и имеют хорошо развитую мышечную оболочку, состоящую в основном из кольцевых мышечных волокон. Их внутренний эпителий содержит бокаловидные клетки, но исследования с помощью световой и электронной микроскопии показали, что в них нет клеток, секретирующих пищеварительные ферменты (Jansson and Olsson, 1960; Luppá, 1966; Vegas-Velez, 1972). Между придатками в соединительной ткани могут находиться базофильные экзокринные клетки поджелудочной железы. Функция пилорических придатков не ясна. Поскольку эти придатки находятся в той части

кишечника, где выводятся желчь и соки поджелудочной железы, в них при пищеварении может осуществляться активная резорбция определенных питательных веществ. Предполагается, что придатки играют очень важную роль в резорбции жиров и восков (Greene, 1914; Jansson and Olsson, 1960; Benson and Lee, 1975). Среди придатков часто локализируются в большом количестве паразиты. Так, в придатках некоторых особей сига *Coregonus lavaretus* отмечено до 300 экземпляров цестод (Reichenbach-Klinke and Reichenbach-Klinke, 1970).

Безжелудочные рыбы не имеют пилорических придатков. К другим рыбам, не имеющим придатков в кишечнике, относятся *Amia*, *Chirocentrus*, *Synbranchus*, *Anguilla*, *Esox*, *Gasterosteus*, *Agriopus*, *Megalops*, *Batrachus*, сомовые и лорикариевые (Jacobshagen, 1915; Pernkopf and Lehner, 1937).

Слизистый слой кишечника представлен простым колончатый эпителием со щеточной каймой из микроворсинок (апикальная пластинка); этот эпителий типичен для абсорбирующих тканей (Odense, Bishop, 1966; Yamamoto, 1966; Kremenetz and Chapman, 1975). Картье и Буклон (Cartier and Buclon, 1973) подсчитали, что число микроворсинок, приходящихся на 1 мм<sup>2</sup> слизистой кишечника, у карповых равно примерно 34 млн. Секретирующие слизь бокаловидные клетки, рассеянные среди эпителиальных клеток, имеют положительную ШИК-реакцию (Gammon et al., 1972). Многоклеточных желез в кишечнике обычно нет. В нем обычно имеется *stratum compactum*, но у костистых рыб, вероятно, отсутствует мышечная пластинка слизистой оболочки. Подслизистая оболочка кишечника очень тонкая и состоит из рассеянных коллагеновых и эластичных волокон, кровеносных сосудов и нервных волокон. Мышечная оболочка кишечника состоит из внутреннего слоя кольцевых и наружного слоя продольных гладких мышечных волокон. У карповых и вьюновых рыб, а также у *Syngnathus* в мышечной оболочке кишечника могут быть обнаружены и полосатые мышцы (Kauther, 1940). У линя (*Tinca tinca*) слой полосатых мышц простирается по всему кишечнику (Ohnesorge and Rauch, 1968; Kilarski and Bigai, 1971).

Реснитчатый эпителий обнаружен в кишечниках лишь у немногих видов костистых (*Syngnathus*) и у некоторых примитивных рыб (*Polypterus senegalis*, *Polyodon spathula*) (Ishida, 1935; Bucke, 1971; Weisel, 1973; Magid, 1975), хотя, вероятно, различить реснички и длинные микроворсинки по одной только структуре очень трудно. Исследования в этом направлении должны проводиться на живых эпителиальных клетках (Odense and Bishop, 1966). Наличие реснитчатого эпителия, по всей вероятности, является признаком примитивности, если учесть, что он имеется у ланцетников (*Amphioxys*) и у пескороек (личинки миног). У *Mixine glutinosa* кишечный эпителий образует перитрофическую мембрану (Adam, 1960).

Конечная часть кишечника легко дифференцируется в виде широкой «прямой кишки», иногда отделяемой от кишечника илеоректальным клапаном, образованным главным образом гладкой мускулатурой (*Gadus*, *Gambusia*), но у многих рыб этот клапан отсутствует (Mohsin, 1962). В слизистой оболочке прямой кишки содержится много кубковидных клеток. Слизистый эпителий может иметь микроворсинки, что

указывает на его усиленную абсорбционную функцию (Bullock, 1967). У пластиножаберных рыб эпителий может быть многослойным. В настоящее время считается, что ректальная железа пластиножаберных рыб (см. рис. 1) секретирует ионы Na и Cl в полость кишки, что является одним из механизмов осморегуляции у этих рыб. Мышечный слой прямой кишки сходен с мышечным слоем кишечника, но в области анального отверстия имеется поперечнополосатая мускулатура.

#### Г. ПЕЧЕНЬ И ЖЕЛЧНЫЙ ПУЗЫРЬ

Печень расположена в передней части полости тела рыб и снабжается кровью через печеночную артерию и одну или большее число воротных вен, которые омывают слизистую оболочку желудка и кишечника, плавательный пузырь (газовая железа), селезенку и поджелудочную железу. В эмбриогенезе печень развивается как эпителиальный вырост пищеварительной трубки, и ее самой простой формой является разветвленная трубчатая железа, как у *Muxine glutinosa*. У некоторых костистых рыб (*Anguilla anguilla*, *Pleuronectes*) печень имеет трубчатое строение. Однако у большинства позвоночных, включая рыб, печень — это орган, имеющий сложное строение и состоящий из анастомозирующих эпителиальных пластинок, которые разделяют кровяные лакуны (Elias and Scherrick, 1969). Не разделенная на доли печень обнаружена у рыб различного систематического положения, таких, как миноги (Bengelsdorf, Elias, 1950); *Salmo gairdneri* (Scarpelli et al., 1963); *Poecilia* (Hale, 1965); *Ictalurus* (Hinton, Pool, 1976); *Micropterus* (Hinton et al., 1972). Как и у других позвоночных, гепатоциты рыб содержат многочисленные митохондрии, густую сеть эндоплазматического ретикулума (микросомы), аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы и запасы липидов и гликогена. У рыб имеются внутриклеточные желчные каналы, за единственным исключением представителей рода *Ictalurus* (Hinton and Pool, 1976), которые имеют внеклеточные каналы. Клетки выстилающего эпителия желчных канальцев имеют многочисленные микроворсинки (David, 1961; Yamamoto, 1965a, b). По мнению Уэлча и Сторча (Welsch and Storch, 1973), печень костистых рыб состоит из двух разновидностей гепатоцитов, богатых липидами и богатыми углеводами. У некоторых видов рыб (*Tetraodon*, *Limanda*) преобладают клетки, богатые липидами, в то время как у других видов (*Chromis*, *Corydoras*, *Amphiprion*) — клетки, богатые углеводами. Хинтон и Пул (Hinton and Pool, 1976) пришли к заключению, что содержащиеся в печени у представителей рода *Ictalurus* крупные клетки, которые отличаются от выстилающих лакуны гепатоцитов, являются клетками Купфера ретикулоэндотелиальной системы.

В печени некоторых рыб могут присутствовать большие запасы липидов. У пластиножаберных рыб в печени откладываются запасы сквалена и других углеводородов, которые обеспечивают им дополнительную плавучесть (Corner et al., 1969).

Вакуоли гепатоцитов пластиножаберных рыб из-за высокого содержания в них жира превосходят по размерам вакуоли костистых рыб.

У большинства рыб продукт экзокринной секреции печени — желчь — запасается в желчном пузыре. Желчный проток открывается в переднюю часть кишечника или в кишечные придатки (Western, 1969). Стенки желчного пузыря состоят из цилиндрических или кубических эпителиальных клеток, тонкого слоя подслизистой оболочки и гладких мышечных волокон. Сходный по строению ductus choledochus связан у многих рыб с протоком поджелудочной железы, и в месте его впадения в кишечник имеется гладкомышечный сфинктер Одди.

#### Д. ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

У миксины *Mixine glutinosa* поджелудочная железа представлена содержащими зимогенные гранулы экзокринными железистыми клетками, находящимися в слизистой оболочке кишечника. Гомологичные эндокринные ткани поджелудочной железы у более высокоорганизованных, чем круглоротые, позвоночных сконцентрированы вокруг желчного протока. У пластиножаберных и цельноголовых рыб экзокринная поджелудочная железа представлена диффузным органом и имеет выводной проток, впадающий в переднюю кишку (duodenum). Микроскопическая структура может быть очень сходной со структурой поджелудочной железы млекопитающих (например, у *Chimaera monstrosa*; Fujita, 1962), и в ней имеется множество отдельных островков эндокринных клеток. Селезенка и поджелудочная железа и у пластиножаберных рыб часто тесно связаны. То же самое относится и к африканскому протоптеру (Protopterus), у которого поджелудочная железа представляет собой большой окрашенный черным пигментом орган, расположенный у заднего края селезенки и так же, как последняя, глубоко внедрившийся в стенку кишечника. У костистых рыб экзокринная поджелудочная железа обычно диффузная. Она состоит из разветвленных трубочек или долек, рассеянных в соединительной ткани на поверхности кишечника, мезентерия, между пилорическими придатками или в печени или селезенке (Nagase, 1964; Bishop and Odense, 1966; Western, 1969; Gammon et al., 1972; Hinton and Pool, 1976). В мезентериальной ткани поджелудочная железа образует кольца вокруг кровеносных сосудов. Ряд мелких протоков поджелудочной железы обычно открывается в кишечник или в пилорические придатки, хотя у некоторых рыб единый проток поджелудочной железы может впадать в желчный проток. У карповых (*Cyprinus carpio*), губановых (*Crenilabrus melops* и некоторых других рыб) тяжи ткани поджелудочной железы находятся внутри порталных каналов печени, и протоки железы, по-видимому, открываются в желчный проток. Смешанные ткани печени и поджелудочной железы называются «гепатопанкреасом», но их не следует путать с так называемым гепатопанкреасом беспозвоночных (Ito et al., 1962; Elias and Sherrick, 1969). Экзокринные клетки поджелудочной железы костистых рыб базофильные и содержат гранулы зимогенов. У немногочисленных видов костистых рыб поджелудочная железа образует отдельный орган, который внедрен в жировую или соединительную ткань. Компактная поджелудочная железа находится вдоль воротных вен на поверхности кишечника (*Esox*, *Silurus*, *Parasilurus*, *Anguilla*, *Conger*, *Acerina*, *Pleuronectes*; Oppel, 1896—1900;

Hill, 1926; Chesley, 1934; Suyehiro, 1942; Kukla, 1954, 1958). Секреторные клетки образуют дольки с узкой полостью, и общий проток поджелудочной железы впадает в переднюю кишку. Кровь поступает в поджелудочную железу из трех артерий и выносится через *vena portae* (Kukla, 1958).

### Е. ЭНДОКРИННЫЕ КЛЕТКИ И ГОРМОНЫ

В пищеварительном канале и в некоторых других органах содержится большое число гранулярных эндокринных клеток. Выделяют две разновидности этих клеток — энтерохромаффиновые (аргентаффиновые) и энтерохромаффиноподобные (аргирофильные). Эти клетки могут продуцировать амины из предшественников и запасать их. По этой причине они были названы APUD-клетками (от *Amine Precursor Uptake and Decarboxylation*) (Pearse, 1977). Другое название этих клеток — гастроэнтеропанкреатические (ГЭП) клетки (Solcia et al., 1978). Эта классификация была предложена на основании изучения ультраструктуры ГЭП-клеток млекопитающих (Solcia et al., 1978). ГЭП-клетки обнаружены не только у млекопитающих, но и у других позвоночных животных, таких, как круглоротые и рыбы (Uggeri, 1938; Kead and Burnstock, 1968; Bucke, 1971; Gabe and Matoja, 1971, 1972; Ling and Tan, 1975; Tue, 1975; Östberg, 1976; Falkmer et al., 1978). Эти эндокринные элементы найдены также у протохордовых животных (ланцетник; Van Noorden and Pearse, 1976).

Предполагается, что ГЭП-клетки синтезируют низкомолекулярные полипептиды, которые действуют как гормоны. Различные полипептиды структурно близки. На этом основании была выдвинута гипотеза о том, что различные полипептидные гормоны (глюкагон, секретин, гастрин) образовались в процессе эволюции вместе с инсулином из проинсулин-подобной молекулы (Track, 1973). У рыб выявлен ряд желудочно-кишечных гормонов (табл. I). Нильсон (Nilsson, 1970, 1973) получил данные о содержании секретин- и холецистокининподобных соединений в кишечнике миксины (*Mixine glutinosa*) и цельноголовой рыбы *Chimaera monstrosa*. Габе и Матоя (Gabe and Matoja, 1972) обнаружили присутствие в слизистом слое желудка костистой рыбы *Mugil auratus* клеток, сходных по структуре с гастриновыми клетками млекопитающих. Остберг с сотрудниками (Östberg et al., 1976) с помощью иммунофлуоресцентных исследований показал, что в слизистой оболочке кишечника круглоротых содержатся клетки, вступающие в реакцию с антисывороткой против глюкагона и гастрина млекопитающих. Ларсон и Рехфельд (Larsson and Kehfeld, 1978) нашли, что в слизистой оболочке кишечника трески (*Gadus morhua*) имеются большие скопления клеток, вступающих в реакцию с антисывороткой против гастрина и холецистокинина (ХЦК), но иммуногенетическая реакция была обусловлена церулеинподобным полипептидом. Авторы пришли к выводу, что у костистых рыб церулеинподобные молекулы, вероятно, функционируют как гастрин.

Эндокринные клетки поджелудочной железы относятся к гастроэнтеропанкреатической системе. Скопления эндокринных клеток найдены в компактных поджелудочных железах угря (*Anguilla anguilla*; Kukla, 1958) и щуки (*Esox lucius*; Bucke, 1971). У костистых рыб с диффузной

Таблица I. Гормоны и гормоноподобные вещества, обнаруженные в кишечнике и поджелудочной железе рыб

Вещество	Ткань	Вид рыб	Источник
Инсулин	Панкреатические островки	Все	
Гастрин	То же	<i>Rhinobatus productus</i>	Hansen, 1975
Секретин	Кишечник	<i>Myxine glutinosa</i>	Nilsson, 1970, 1973
»	»	Лосось, акула, скат	Bayliss, Starling, 1903
»	»	<i>Esox, Gadus</i>	Dockray, 1975
Холестиокинин (ХЦК)	»	<i>Myxine glutinosa</i>	Nilsson, 1973
»	»	<i>Chimaera monstrosa</i>	Nilsson, 1970
Холестиокининподобное вещество	»	<i>Lampetra, Petromyzon</i>	Barrington, 1972
То же	»	<i>Esox, Anguilla</i>	Barrington, Dockray, 1972
Вещество P	»	<i>Gadus morhua, Squalis acanthias</i>	Dahlstedt et al., 1959
Гистамин	Желудок	<i>Salmo gairdneri, Gadus morhua</i>	Reite, 1969
Гистамин	»	<i>Esox lucius</i>	Lorentz et al., 1973
Гистамин	Кишечник	<i>Myxine glutinosa</i>	Reite, 1965

поджелудочной железой (*Gadus morhua*, *Lophius piscatorius*, *Myoxocephalus scorpius*) агрегации эндокринных клеток, отделенных от экзокринной ткани поджелудочной железы, образуют Броккмановы тельца. В островковой ткани костистых рыб Фолкмер и Олссон (Falkmer and Olsson, 1962), а также Бишоп и Оденс (Bishop and Odense, 1966) наряду с другими типами клеток выявили В-клетки (секретирующие инсулин) и более периферийно расположенные А-клетки (секретирующие глюкагон). По Бринну (Brinn, 1973), в островках панкреатической ткани некоторых видов рыб помимо клеток типов А и В содержатся также D-клетки (секретирующие соматостатин) и клетки четвертого типа — аргирофильные гранулированные.

Островки поджелудочной железы иннервируются автономными нервами, возможно также, что эндокринная секреция поджелудочной железы регулируется нервной системой. Полипептидные гормоны, вырабатываемые панкреатическими островками, являются регуляторами гомеостаза питательных веществ. Скорости, с которыми глюкоза, аминокислоты и свободные жирные кислоты поступают во внеклеточное пространство и выходят из него, регулируются инсулином, глюкагоном и, возможно, соматостатином (Unger et al., 1978). Однако большинство исследований было проведено на млекопитающих, а данные для рыб весьма немногочисленны.

Эндокринные клетки пищеварительной системы позвоночных, продуцирующие пептиды, были исследованы с помощью иммуногистохимии, серебрения, окраски свинцовым гематоксилином, формальдегидиндуцированной флуоресценции, радиоактивного мечения и путем изучения ферментов (Dawson, 1970).

Кроме желудочно-кишечных полипептидов в пищеварительной системе рыб встречаются и другие гормоны или гормоноподобные вещества, например гистамин. Холстейн (Holstein, 1975a) выявил присутствие диаминооксидазы (гистаминдиаминирующий фермент) в кишечнике костистых рыб. Предполагается, что ГЭП-клетки являются основными эндокринными клетками в желудке млекопитающих. Не ясно, действует ли этот эндокринный фактор, требующий абсорбции железа в кишечнике, у рыб.

## Ж. КРОВЕНОСНЫЕ И ЛИМФАТИЧЕСКИЕ СОСУДЫ

У круглоротых (*Muxine glutinosa*) кишечник снабжается кровью через сегментарные артерии, а венозный отток крови направляется в воротную систему печени. У пластиножаберных (акулы, скаты) и двоякодышащих рыб к кишечнику подходят три или четыре артерии, в то время как у костистых рыб пищеварительный канал снабжает кровью лишь одна *arteria celiaco-mesenterica*. У костистых рыб артериальные ответвления к кишечнику часто расположены близко к венам (Grodzinsky, 1938), и это расположение напоминает «чудесную сеть» плавательного пузыря рыб. Хорошо развитая «чудесная сеть» была описана в воротной, печеночной, кишечной и селезеночной венах тунцов и акулы *Alopias vulpes* Мюллером еще в 1840 г.

Лимфатические сосуды и синусы обнаружены в пищеварительной системе круглоротых и рыб. У миксины *Muxine glutinosa* в кишечнике обнаружено поверхностное лимфатическое сплетение (Fänge, 1973). У некоторых видов костистых рыб кишечник имеет систему млечных сосудов, сходных с таковыми у млекопитающих. Млечные сосуды сходятся в большой лимфатический сосуд *vas lymphaticum intestinale*. У полосатой зубатки (*Anarrhichas lupus*) этот кишечный лимфатический сосуд сильно развит и расположен справа от пищевода (Glasser, 1933). Роль лимфатических сосудов в транспорте абсорбированного из кишечника жира для рыб неизвестна.

## 3. Лимфоидная ткань

У большинства позвоночных лимфоидная, или кроветворная, ткань связана с пищеварительным трактом. Так, у миксины *Muxine glutinosa* в подслизистой оболочке кишечника имеется обширная ткань, продуцирующая гранулоциты, которая, как предполагается, образует примитивную селезенку (Tomonaga et al., 1973). Продуцирующая гранулоциты ткань обнаружена также в подслизистой оболочке пищевода пластиножаберных рыб (Лейдигов орган; Petersen, 1908—1909; Fänge, 1968). Отмечено, что лимфоциты и гранулоциты в больших количествах содержатся в определенных слоях кишечника, таких, как *membrana propria* и эпителий. Эта инфильтрация кишечника лейкоцитами, вероятно, играет роль защитной системы рыб от микробов и паразитов. У пластиножаберных рыб продуцирующая гранулоциты ткань пищевода богата лизоцимом (бактериолитический фермент) и хитинолитическим ферментом. Последние два фермента, возможно, осуществляют защиту от па-

разитов, содержащих хитин (Fänge et al., 1978). Имеют ли лейкоциты кишечника какое-нибудь непосредственное отношение к процессу пищеварения, неизвестно.

## IV. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ СОКИ И ФЕРМЕНТЫ

### A. ЖЕЛУДОЧНАЯ СЕКРЕЦИЯ

Кислый желудочный сок образуется, вероятно, у большинства рыб (см., например, Norris et al., 1973), за исключением тех видов, которые не имеют желудка (миксины, химеровые, многие костистые рыбы). У безжелудочных рыб в кишечнике не образуются ни соляная кислота, ни пепсин.

#### 1. Соляная кислота

Кислый желудочный сок в больших количествах имеется у пластиножаберных рыб. Вейнланд (Weinland, 1901) использовал стеклянные каниюли, чтобы получить 50 мл желудочного сока у голодающей акулы *Scyllium*, а Юнг (Yung, 1899) получил 500 мл желудочного сока от крупной акулы *Lamna cornubica*. pH желудочного сока у *Scyllium stellare* оказался равным 1,69 (van Herwerden and Ringer, 1911), но кислотность сока варьировала. Максимальная кислотность наблюдалась через несколько часов после приема акулой пищи, а то время как при отсутствии пищи в желудке желудочный сок может быть слабокислым или нейтральным (Bernard, 1952). Вейнланд (1901) обнаружил в желудке ската *Raja asterias* как кислую, так и щелочную секрецию. Бабкин с сотрудниками (Babkin et al., 1935 a, b) получил небольшие количества желудочного сока с pH 3—3,8 у голодающего ската *Raja* sp.

Кислый желудочный сок обычно находят у костистых рыб (например, Western and Jennings, 1970). В желудках *Micropterus salmoides*, *Perca fluviatilis* и *Tilapia mossambica* pH составлял 3,0—5,0 (Sarbah, 1951; Fish, 1960). Кислотность сока увеличивается после приема пищи (MacKay, 1929). Вестерн (Western, 1971) отметил, что содержащаяся в желудке жидкость у *Cottus scorpius* и *Enophrys (Cottus) bubalis* была нейтральной при отсутствии в желудке пищи, но спустя 30 ч после заглатывания пищи pH составлял уже 2,0. Через несколько часов после начала дневного питания pH в желудке *Tilapia* достигал 2,0 (Moriarty, 1973).

#### 2. Ферменты

В желудочном соке рыб содержится несколько типов протеаз. Об этом свидетельствует тот факт, что оптимальная протеолитическая активность проявляется при различных pH (2,0; 3,0; 5,0; 8,5) (Creagh, 1963). Пепсин, несомненно, является главной кислой протеазой. Он секретруется желудочными железами в виде зимогена, называемого пепсиногеном, который сам не имеет ферментной активности. Превращение пепсиногена в активный пепсин осуществляется пепсином в кислой среде. В ходе процесса активации от  $\text{NH}_2$ -конца пепсиногена отщепляются аминокислоты в виде смеси пептидов (Lehninger, 1971). Пепсин является

эндопептидазой, которая разрывает пептидные связи, образованные аминокруппами ароматических и кислых аминокислот. Они воздействуют на большую часть белков, за исключением муцина, спонгина, конхиолина, кератина и пептидов с низким молекулярным весом (Sumner and Somers, 1947).

Меррет с сотрудниками (Merret et al., 1969) выделил четыре различных пепсиногена из слизистой оболочки желудка куньей акулы (*Mustelus canis*). Кристаллический пепсин был получен из слизистой оболочки костистых рыб — чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*) (Norris, Elam, 1940) и черного палтуса (*Hippoglossus hippoglossus*) (Eriksen, 1945). Пепсиноген экстрагировался щелочными растворами и затем трансформировался в пепсин добавлением кислоты. При выделении пепсина из кишечника тунца (*Thynnus albacores*) была использована экстракция растворами кислот (Norris and Mathies, 1953). Очищенный пепсин тунца отличался кристаллографически и по составу аминокислот от пепсина свиньи.

В желудочном соке рыб могут содержаться некоторые непротеолитические пищеварительные ферменты. В желудках некоторых рыб (*Clupea harengus*; Battle, 1935; *Dorosoma cepedianum*; Bodola, 1966) обнаружена амилаза. Липаза выявлена в желудках *Tilapia* sp. (Al-Hussaini, Kholi, 1953; Nagase, 1964) и *Dorosoma cepedianum* (Bodola, 1966). При оптимальных значениях pH 5,3 и 8,0 в кишечнике радужной форели обнаружены эстеразы (*Salmo gairdneri*; Kitamikado and Tachino, 1960). В слизистой оболочке желудков пластиножаберных, питавшихся насекомыми костистых рыб и двоякодышащей рыбы *Polypterus* обнаружена хитиназа (Okutani, 1966; Micha et al., 1973). Довольно сильная хитинолитическая активность обнаружена в слизистой оболочке желудка морской глубоководной костистой рыбы *Coryphaenoides rupestris* и у пластиножаберных рыб *Etmopterus spinax* и *Raja radiata* (Fänge et al., 1978). Эти три вида рыб в большом количестве потребляют в пищу ракообразных и других беспозвоночных, обладающих хитиновым покровом.

Гиалуронидаза — мукополисахаридаза, которая расщепляет бета-N-апетилглюкозамидиновую связь гиалуроновой кислоты, была выделена из слизистой желудка японской скумбрии *Scomber japonicus* (Yamamoto and Kitamikado, 1971).

Из 148 исследованных видов рыб целлюлаза была обнаружена в желудках и в передней части кишечника только у нескольких эстуарных и у одного пресноводного (*Ictalurus punctatus*) вида рыб, но ни у одного из морских видов рыб этот фермент не обнаружен. Ввиду того что целлюлазная активность у рыб после обработки их стрептомицином не обнаруживалась, был сделан вывод о том, что целлюлаза, по-видимому, продуцируется микроорганизмами в содержимом кишечника (Stickney and Shumway, 1974).

## Б. СЕКРЕЦИЯ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

Из-за трудностей получения чистого сока поджелудочной железы рыб его химический состав для подавляющего числа видов не известен. Несомненно, сок богат ферментами (в основном в виде зимогенов), ко-

торые участвуют в переваривании белков, углеводов, жиров и нуклеотидов. Возможно, сок поджелудочной железы рыб, как и высших позвоночных, содержит бикарбонаты, которые нейтрализуют соляную кислоту, поступающую в кишечник. Экстракты, в состав которых входили ферменты поджелудочной железы, были получены из изолированных компактных желез пластиножаберных и цельноголовых рыб, из тканей, содержащих рассеянные дольки железа (кишечные придатки, мезентерий, «гепатопанкреас» отдельных видов) и из содержимого кишечника.

## 1. Протеазы

В поджелудочной железе трипсин, химотрипсин, карбоксипептидаза и эластаза запасаются в виде интактных гранул зимогенов (проферментов). Попадая в кишечную полость, трипсиноген превращается в трипсин протеазами, продуцируемыми клетками слизистой оболочки кишечника. Другие зимогены поджелудочной железы активируются трипсином.

Трипсин образуется путем отщепления гексапептида от молекулы трипсиногена в результате гидролиза связи лизин — изолейцин. Трипсин представляет собой эндопептидазу с максимальной активностью при pH около 7. Он расщепляет пептидные связи, в образовании которых участвуют карбоксильные группы аргинина или лизина (Lehninger, 1971). Соответствующими субстратами для оценки активности трипсина являются такие синтетические пептиды, как этиловый эфир бензоил-L-аргинина и метиловый эфир *p*-толуенсульфонил-L-аргинина. Трипсиноген и трипсин были обнаружены в стенке кишечника миксины *Muxine glutinosa* (Nilsson and Fänge, 1970), в поджелудочной железе европейской химеры *Chimaera monstrosa* (Nilsson and Fänge, 1969), пластиножаберных рыб (*Ginglymostoma cirratum*, *Squalus suckleyi*; Zenzian, Barnard, 1967), африканский двоякодышащей рыбы *Protopterus aethiopicus* (Reeck et al., 1970; Reeck, Neurath, 1972), а также в пилорических придатках различных костистых рыб (*Creac'h*, 1963; *Oncorhynchus*, Croston, 1960, 1965; *Gadus morhua*; Overnell, 1973; *Dicentrarchus* (*Morone*) *labrax*; Alliot et al., 1974). В поджелудочной железе протоптеруса (*Protopterus aethiopicus*) содержится ингибитор трипсина (Reeck et al., 1970). Джани (Jany, 1976) изучал пищеварительные эндопептидазы у карася *Carassius auratus gibelio* и обнаружил две протеазы поджелудочной железы — трипсин и химотрипсин; пепсин, эластаза и коллагеназа отсутствовали.

Химотрипсин образуется в результате воздействия трипсина на химотрипсиноген. Он представляет собой эндопептидазу, которая воздействует на пептидные связи с карбоксильной группой со стороны ароматического аминокислотного остатка цепи (тирозин, триптофан, фенилаланин). Примером синтетического пептида, используемого в качестве субстрата при оценке активности химотрипсина, может служить этиловый эфир бензоил-L-тирозина. Химотрипсин обнаружен у большинства тех видов рыб, у которых найден трипсин.

Эластаза, представленная в неактивной форме проэластазой, активируется трипсином. Этот фермент проявляет особую активность

в отношении пептидных цепей белка эластина, и оценка этой активности может быть выполнена на очищенном эластине или на специфических эфирных субстратах (De Haën, Gertler, 1974). Вероятно, эластаза отсутствует у миксины *Muxine glutinosa* (Nilsson and Fänge, 1970), но имеется в поджелудочной железе цельноголовой рыбы *Chimaera monstrosa* (Nilsson and Fänge, 1969), пластиножаберной рыбы *Dasyatis americana* и костистых рыб — тунца *Thunnus secundodorsalis* (Zendzian and Barnard, 1967) и удильщика *Lophius piscatorius* (Lansing et al., 1953). Новый тип эластазы поджелудочной железы — эластаза А — найден у африканской двоякодышащей рыбы протоптеруса (Walsh, 1970).

Карбоксипептидазы являются экзопептидазами, которые гидролизуют концевые пептидные связи своих субстратов. Карбоксипептидазы А и В, различающиеся по своей специфичности, образуются при активации прокариоксипептидаз трипсином. Карбоксипептидаза А — это цинксодержащий фермент (Valley, 1955). В экстрактах кишечника *Muxine glutinosa* была обнаружена лишь карбоксипептидаза А, а карбоксипептидаза В отсутствовала (Nilsson and Fänge, 1970). Затем карбоксипептидазы были найдены у пластиножаберной рыбы *Squalus acanthias* (Prah and Neurath, 1966 a, b) и костистой рыбы *Dicentrarchus labrax* (Alliot et al., 1974). Зендзиан и Бернард (Zendzian and Barnard, 1967) обнаружили карбоксипептидаза-В-подобную активность у тунца, а Ооширо (Ooshiro, 1968, 1971) нашел карбоксипептидаза-А-подобную активность в пилорических придатках другой костистой рыбы — японской скумбрии (*Scomber japonicus*). Карбоксипептидаза-А-подобная активность у скумбрии, по-видимому, в большей степени зависела от ионов  $Co^{2+}$ , чем от ионов  $Zn^{2+}$ .

Эволюция протеаз поджелудочной железы. Трипсин, химотрипсин и эластаза позвоночных структурно сходны между собой и вместе с некоторыми другими протеолитическими ферментами относятся к серинпротеазам, так как все они содержат серин на активной стороне молекулы. На основании анализа аминокислотной последовательности очищенного трипсиногена различных позвоночных Рик и Нейрат (Keck and Neurath, 1972) предложили возможную схему эволюционных изменений структуры активирующего пептида трипсиногена. Трипсиноген протоптеруса (*Protopterus*) на молекулярном уровне обнаруживает некоторое сходство с трипсинами беспозвоночных. Было высказано предположение, что различные серинпротеазы произошли в процессе эволюции из общей предковой молекулы (Walsh, 1970; Stryer, 1974).

## 2. Амилаза

У некоторых питающихся растениями костистых рыб, например *Tilapia*, во всех отделах пищеварительного тракта обнаруживается амилаза (Nagase, 1964; Fish, 1960). Вместе с тем у плотоядного окуня (*Perca fluviatilis*) пищеварительная амилаза содержится в диффузной поджелудочной железе, которая расположена в соединительной ткани, окружающей кишечник. По данным Нагазе (Nagase, 1964), оптимальный рН амилазы тилапии составляет 6,71 и величина рН в желудке слишком

низка для обнаружения какой-либо ферментной активности. Вероятно, амилаза поджелудочной железы и кишечника играет более важную роль в переваривании углеводов у *Tilapia*, чем амилаза желудка.

### 3. Хитиназа

Хитиназа обнаружена в пищеварительной системе многих рыб и других позвоночных животных (см. например, Yoshida and Sera, 1970), главным образом у тех видов, которые питаются насекомыми (Micha et al., 1973; Dandrifosse, 1975) или ракообразными. Исключительно высокая хитиназная активность обнаружена в экстрактах поджелудочной железы безжелудочной целоноголовой рыбы *Chimaera monstrosa*, которая в основном питается креветками (Fänge et al., 1976, 1978). Незначительная активность хитиназы поджелудочной железы или полное ее отсутствие показаны для некоторых других морских видов рыб со сходным рационом, зато у них отмечена высокая хитиназная активность в слизистой оболочке желудка. Оптимальная активность хитиназы поджелудочной железы химеры проявляется при pH 8—10, в то время как для оптимальной активности желудочной хитиназы других видов рыб необходим pH 1,25—3,6. Хитиназа расщепляет хитин до димеров и тримеров *N*-ацетил-D-глюкозоамина (НАГ), который может быть расщеплен далее с помощью глюкозоаминидазы (НАГазы). Этот фермент встречается в пищеварительном тракте рыб вместе с хитиназой. НАГ — конечный продукт хитинолитического процесса, по-видимому, представляет пищевую ценность, так как он резорбируется кишечником быстрее, чем глюкоза (Alliot, 1967). Хотя хитиназа и может вырабатываться кишечными бактериями, но в основном она синтезируется клетками желудочных и поджелудочной желез.

### 4. Липазы

Липазы представляют собой эстеразы, которые расщепляют эфирные связи. Триацилглицерины, фосфолипиды и эфиры восков гидролизуются липазой. Хотя липазная активность обнаруживается в разных отделах пищеварительной системы рыбы, но основным источником липазы служит поджелудочная железа (Barrington, 1957; Kapoor et al., 1975 b). По данным Чесли (Chesley, 1934), липаза выделяется в большем количестве у рыб, имеющих компактную поджелудочную железу, чем у рыб с диффузной поджелудочной железой. Брокерхофф (Brockerhoff, 1966) в экспериментах *in vivo* обнаружил липолитическую активность в содержимом кишечника трески, но ни ему, ни Овернеллу (Overnell, 1973) не удалось выявить липазную активность в экстрактах пилорических придатков или близлежащих тканей. Легер (Leger, 1972) частично очистил липазу радужной форели (*Salmo gairdneri*). Паттон с сотрудниками (Patton et al., 1975) обнаружил липазную активность в желчи двух видов морских рыб — калифорнийского анчоуса (*Engraulis mordax*) и калифорнийской ставриды (*Trachurus symmetricus*). Они высказали предположение, что основным переваривающим липиды ферментом у рыб, возможно, является не липаза поджелудочной железы (ЕС 3.1.1.3), а другой фермент.

## 5. Другие ферменты

Из кишечных придатков радужной форели были выделены и очищены щелочная рибонуклеаза и фосфодизстераза (Imura 1974 a, b). Повышенная активность карбоангидразы обнаружена в кишечниках коралловых рыб, что, по-видимому, является адаптацией к перевариванию карбоната кальция (Smith, 1975).

### В. ЖЕЛЧЬ

У всех позвоночных печень вырабатывает жидкость, содержащую детергенты, — желчь. Обычно она запасается в желчном пузыре со сжимающимися стенками. При сжатии гладкой мускулатуры желчного пузыря желчь поступает в полость кишечника. В процессе хранения в желчном пузыре желчь становится более концентрированной. В желчи млекопитающих содержатся желчные соли, холестерин, фосфолипиды, желчные пигменты, органические анионы, гликопротеины и неорганические ионы. Аналогичный состав имеет и желчь рыб. Она слабощелочная, в ней высока концентрация натрия и низка концентрация хлоридов (Hunn, 1972). Желчные соли — это особые стероиды, которые синтезируются в печени из холестерина. У рыб (карпа *Cyprinus carpio*) так же, как у других позвоночных, введение  $C^{14}$ -холестерина приводит к продуцированию радиоактивных желчных солей. У *Muxine glutinosa* (круглоротые), *Chimaera monstrosa* (цельноголовые), пластинжаберных и двоякодышащих рыб, а также у *Latimeria* (кистеперая рыба) в желчи содержатся сернокислые эфиры желчных спиртов (в виде натриевых солей), но у костистых рыб, как и у высших позвоночных, в состав желчи входят соли, образованные конъюгированием желчных кислот с таурином. Однако в одной группе костистых рыб — в семействе карповых — основные желчные соли представлены сульфатами желчных спиртов (Haslewood, 1968). Молекулы желчных солей имеют гидрофильные и гидрофобные группы, и при критических концентрациях в растворах они образуют агрегации, называемые мицеллами.

У некоторых костистых рыб в желчи содержатся трипсин, липаза, амилаза или другие ферменты, поступающие из расположенной на печени поджелудочной железы (Babkin and Bowie, 1928). В содержащей липазу желчи отсутствуют фосфолипиды (Patton et al., 1975). У рыб, как и у млекопитающих, значительная часть секретируемых желчных солей, по-видимому, резорбируется из кишечника в кровь и в основном возвращается в печень. Эта так называемая кишечно-печеночная циркуляция включает как желчные соли, так и другие компоненты желчи.

### Г. КИШЕЧНЫЕ ФЕРМЕНТЫ

Пищеварительные ферменты, выделяемые клетками кишечника, локализованы главным образом в щеточной кайме эпителия (Ugolev and Kooshuck, 1966; Matthews, 1975). Однако ферменты в кишечных экстрактах могут частично происходить из поджелудочной железы, так как ферменты поджелудочной железы имеют тенденцию абсорбироваться в кишечнике на гликокаликсе эпителиальных клеток. Ферментная ак-

тивность жидкости в полости кишечника, за исключением передней его части, где втекает сок поджелудочной железы, низкая. Клетки или фрагменты клеток, постоянно выделяющие в кишечник секреты из эпителиального слоя, внеклеточные ферменты из желудка и поджелудочной железы и ферменты перевариваемой пищи, могут способствовать повышению общей ферментативной активности в полости кишечника.

Предполагается, что к ферментам, продуцируемым слизистым слоем кишечника, относятся аминопептидаза, ди- и трипептидаза (раньше ее называли эрепсином); щелочная и кислая нуклеозидазы (расщепляют нуклеозиды), полинуклеотидазы (расщепляют нуклеиновые кислоты), лецитиназа (расщепляет фосфолипиды на глицерин, жирные кислоты, фосфорную кислоту и холин), липаза, другие эстеразы, а также различные ферменты, переваривающие углеводы: амилазы, мальтаза, изомальтаза, сахараза, трегалаза, ламинариназа. Данные о кишечных ферментах у рыб фрагментарны. Пьяво (Piavaux, 1973) обнаружил ламинариазу ( $\beta$ -D-1,3-глюкан-глюкогидролаза, ЕС 3.2.1.58) в экстрактах из кишечника африканской пресноводной костистой рыбы *Tilapia macrochira*, которая питается планктоном и растительным детритом. Амилазная активность в кишечниках таких растительноядных рыб, как карп (*Cyprinus carpio*), значительно выше, чем в кишечниках и пилорических придатках таких плотоядных рыб, как лососи (*Salmo*), треска (*Gadus morhua*) и камбалы (*Pleuronectes*) (Phillips, 1969; Кароог et al., 1975 b). Активность дипептидазы была исследована в кишечниках ронки (*Haemulon plumieri*) с использованием в качестве субстрата синтетических дипептидов. Наиболее высокая активность этого фермента была обнаружена в передней части кишечника.

#### Д. РЕГУЛЯЦИЯ СЕКРЕТОРНОЙ АКТИВНОСТИ

##### 1. Секретия желудочного сока

а. Пластиножаберные рыбы. Ваготомия и введение атропина не оказывали влияния на непрерывную секрецию очень небольших количеств желудочного сока у голодных скатов (*Raja* sp.), но она подавлялась адреналином или раздражением симпатического нерва. Разрушение спинного мозга, вероятно, из-за нарушения тонизирующего влияния симпатического нерва приводит к «парализации» секреции желудочного сока (Babkin et al., 1935a). Возможное влияние сосудистых сфинктеров на состав желудочного сока предполагал еще Вейнланд (Weinland, 1901), который наблюдал у скатов *Raja asterias* при воздействии эрготина (препарат из спорыньи), сжатие сосудистых сфинктеров и увеличение pH желудочного сока. Унгар (Ungar, 1935), работая с изолированными перфузируемыми желудками *Torpedo*, *Squalus* и *Scyliorhinus*, обнаружил, что желудочная секреция стимулируется ацетилхолином и гистамином. Хогбен (Hogben, 1967 a, b) нашел, что изолированная слизистая оболочка колючей акулы (*Squalus acanthias*) секретирует желудочный сок спонтанно. И гистамин, и холинергическое вещество карбахол увеличивают скорость выделения сока на 100—150%, но карбахол в 200 раз эффективнее гистамина. Свиной препарат гастрин — пеп-

тид, который вызывает секрецию желудочного сока у высших позвоночных, — не оказывал влияния на скорость выделения сока у рыб.

б. Костистые рыбы. У живых рыб растяжение желудка служит мощным стимулом для желудочной секреции (Smit, 1968; Norris et al., 1973). Это, вероятно, связано с рефлекторным раздражением холинергических волокон блуждающего нерва. Секреция желудочного сока у костистых рыб, по-видимому, прерывистая, т. е. кислота продуцируется только при переваривании пищи или при другой стимуляции (Gzgzuan et al., 1968).

Гистамин — эффективный стимулятор секреции желудочного сока у европейского сома (*Silurus glanis*; Gzgzuan et al., 1968) и трески (*Gadus morhua*; Holstein, 1975 b). Экзогенный гистамин вызывает секрецию кислоты, а в слизистой оболочке желудка рыб содержатся значительные количества несвязанного в клетках гистамина (Reite, 1969; Lorentz et al., 1973). Эти факты являются косвенным доказательством того, что гистамин выполняет физиологическую функцию в регуляции секреции кислоты.

При изучении секреции желудочного сока у трески (*Gadus morhua*) Холстейн (Holstein 1975b, 1976, 1977) обнаружил весьма незначительное выделение кислоты [5—10 мкмоль/(кг·ч)]. Однако использованный метод сбора желудочного сока — наложение лигатуры на пилорус — вызывал значительное нарушение водного баланса. Несмотря на это, рыбы были способны секретировать значительные количества желудочного сока после инъекции гистамина или карбахолина. Влияние обоих стимуляторов блокировалось метиамидом — антагонистом  $H_2$ -рецепторов. Это подтверждает сведения о том, что гистамин физиологически важен как регулятор кислотной секреции у рыб. Дальнейшие эксперименты (Holstein, 1978, личное сообщение) показали, что выделение желудочного сока у рыб, нормальный водный баланс которых поддерживался либо с помощью перфузии кишечника 33%-ной морской водой, либо внутримышечными инъекциями гипотонического солевого раствора, было относительно высоким [50—100 мкмоль  $H^+$ /(кг·ч)]. Сильная секреторная реакция возникает, когда введение карбахолина сопровождается расширением сосудов. Эта реакция блокируется атропином (Holstein, 1977).

Вопрос о влиянии гастрин и других ГЭП-гормонов на желудочную секрецию у рыб остается открытым. Холстейн (1975) не выявил какого-либо стимулирующего эффекта пентагастрин у трески (*Gadus morhua*), но эксперименты проводились на рыбах с нарушенным водным обменом. Ларссон и Рефелд (Larsson and Rehfeld, 1977) предположили, что у позвоночных, кроме млекопитающих, роль гастрин может выполнять церулеинподобный пептид. В изолированном желудке лягушек (*Rana*) церулеин стимулирует желудочную секрецию более эффективно, чем гастрин (Negri and Erspamer, 1973).

## 2. Секреция пепсиногена

У млекопитающих секреция пепсиногена индуцируется импульсами блуждающего нерва (Hirschowitz, 1975). Желудок снабжен большим количеством нервных волокон, но неизвестно, оказывают ли они какое-либо влияние на продуцирующие пепсиноген клетки.

### 3. Секрция поджелудочной железы

У млекопитающих сок поджелудочной железы секретируется в результате стимуляции эндокринных клеток поджелудочной железы пептидными гормонами, продуцируемыми клетками передней части кишечника и желудка. Вещество, выделяемое в передней части кишечника и стимулирующее экзокринные клетки поджелудочной железы, было названо «секретин» (Bayliss and Starling, 1903), но более поздние исследования показали наличие более чем одного гормона стимуляции поджелудочной железы. Так, у млекопитающих секретин вызывает выделение разжиженной водянистой панкреатической жидкости, богатой бикарбонатами, в то время как холецистокинин (ХЦК) стимулирует выделение жидкости с высоким содержанием гормонов. Другие гормоны, например гастрин (регулирует желудочную секрецию) и холинергические агенты (ацетилхолин, карбахол, мехолил), также стимулируют поджелудочную железу млекопитающих.

Бабкину (Babkin, 1929, 1933) удалось стимулировать секрецию поджелудочной железы ската (Kaia) введением соляной кислоты в переднюю часть кишечника. Представляется вероятным, что у пластиножаберных рыб, как и у млекопитающих, поступление в кишечник содержащего кислоту содержимого желудка вызывает выделение гуморальных веществ, стимулирующих секрецию поджелудочной железы.

### 4. Секрция и выделение желчи

Выведение желчи в кишечник происходит в результате сокращения гладкой мускулатуры мышечного слоя желчного пузыря. У круглоротых (*Muxine glutinosa*) это сжатие стенок пузыря, по-видимому, осуществляется холинергическим воздействием блуждающего нерва (Fänge and Johnels, 1958). Холецистокинин-панкреозимин (ХЦК-ПЗ), который вызывает сжатие желчного пузыря у млекопитающих, по всей вероятности, содержится у некоторых видов рыб (см. табл. I). У ската *Kaia eginasea* желчь вырабатывается печенью, по-видимому, непрерывно, но в прямой зависимости от давления в воротной вене. Изолированная перфузируемая печень продолжает продуцировать желчь (Boyer et al., 1974).

### Е. МИКРООРГАНИЗМЫ КИШЕЧНИКА

Предполагается, что у некоторых видов рыб разложение компонентов пищи микроорганизмами имеет важное значение для ее переваривания. Наличие азотметаболизирующих бактерий может объяснить способность кефали (*Mugil cephalus*) утилизировать мочевины, содержащуюся в пище (Albertini-Berhaut and Vallet, 1971). Окутани (Okutani, 1966) обнаружил присутствие хитинолитических бактерий в кишечнике морской костистой рыбы *Latjolarbax*. Эти бактерии — грамтрицательные подвижные палочки с полярными жгутиками (*Vibrio*). Оптимальный рН бактериальной хитиназы составляет примерно 7,0, в то время как хитиназа, продуцируемая сизистой оболочкой желудка, имеет оптимальную активность при значительно более низком рН. Возможно, у рыб хитинолитические бактерии играют незначительную роль в перевари-

вании хитина по сравнению с хитиназами, продуцируемыми слизистой кишкой или поджелудочной железой. Микроорганизмы, продуцирующие целлюлазу, были обнаружены в кишечниках некоторых эстуарных видов рыб (Stickney and Shumway, 1974). Из того немногого, что известно о кишечных микроорганизмах у рыб, можно было бы сделать вывод о менее важной роли микроорганизмов в разложении пищевых компонентов у рыб по сравнению со многими млекопитающими, особенно жвачными животными. Вместе с тем бактерии и другие микроорганизмы в количественном отношении являются важным компонентом пищи у таких рыб-детритофагов, как кефаль *Mugil cephalus* (Moriarty, 1976).

## V. ПЕРЕВАРИВАНИЕ И АБСОРБЦИЯ

### A. ПЕРЕВАРИВАНИЕ

Под действием ферментов пищеварительных жидкостей и эпителиальных клеток кишечника белки, полисахариды, липиды и нуклеиновые кислоты расщепляются до более мелких молекул, которые могут быть абсорбированы и ассимилированы. Однако некоторые белки и полисахариды устойчивы к разложению.

**Белки.** Переваривание белков начинается в желудке (если он есть). Эндопептидазная активность желудочного сока делает белки растворимыми и легче перевариваемыми для протеаз поджелудочной железы и кишечника. Наиболее важную роль в переваривании белков в кишечнике играют трипсин и химотрипсин. Образующиеся благодаря им полипептиды далее расщепляются карбоксипептидазами поджелудочной железы и пептидазами кишечника. Такие ферменты, как эластаза и коллагеназа, могут расщеплять специализированные белки. В результате переваривания белков в полости кишечника образуется смесь низкомолекулярных пептидов и аминокислот. Ван Слайк и Уайт (Van Slyke and White, 1911) обнаружили, что у акулы *Squalus acanthias* при переваривании белков в кишечнике появляются ди- и трипептиды.

**Жиры.** Триацилглицерины, которые представляют собой высококонцентрированные запасные источники энергии, — важные компоненты пищи многих рыб. Однако помимо нейтральных жиров важным компонентом липидов таких морских организмов, как некоторые ракообразные и рыбы, являются эфиры восков (Patton et al., 1975). Липазы гидролизуют нейтральный жир (триацилглицерины) до диацилглицеринов, моноглицеринов, глицерина и свободных жирных кислот. Брокерхофф (1966) обнаружил, что у трески (*Gadus morhua*) переваренные триацилглицерины через двое суток трансформировались в перечисленные выше соединения. Липазы расщепляют даже фосфолипиды и эфиры восков, но у рыб, которые получают эфиры восков с кормовыми морскими организмами, они гидролизуются в 4 раза медленнее, чем триацилглицерины. Ран с сотрудниками (Kahn et al., 1973) показал, что у пресноводных гуррами (*Trichogaster cosby*) вслед за гидролизом эфиров восков в кишечнике происходит окисление образующихся в процессе гидролиза спиртов до жирных кислот. В кишечниках позвоночных продукты липо-

лиза растворяются желчными солями, которые образуют с этим продуктами мицеллы. Холестерин и высоконеполярные липиды (углеводы, стеролы, жирорастворимые витамины) особенно зависят от присутствия желчных солей для мицеллярного растворения и последующей абсорбции (Borgström, 1974).

**У г л е в о д ы.** Ферменты поджелудочной железы и эпителия кишечника, участвующие в переваривании углеводов, трансформируют олиго- и полисахариды в гексозы и пентозы. Целлюлоза, вероятно, утилизируется лишь незначительно, и у ограниченного числа видов рыб имеются разлагающие целлюлозу кишечные бактерии (Stickney and Shumway, 1974), но высокая активность хитиназы в пищеварительной системе многих рыб указывает на то, что некоторые формы хитина пищи растворяются до *N*-ацетиламиносахара. Мурамовая кислота — полисахарид стенок бактериальных клеток — расщепляется лизоцимом. Этот фермент широко распространен, но неизвестно, принимает ли он участие в переваривании у рыб. Несомненно, фермент, растворяющий стенки бактериальных клеток, был бы полезен рыбам-детритофагам. Например, у детритофага кефали-лобана (*Mugil cephalus*) на долю бактерий приходится до 10—30% органического материала перевариваемой пищи (Moriarty, 1976).

## **Б. АБСОРБЦИЯ**

Кишечная абсорбция рассматривалась Давсоном (Davson, 1970), а с точки зрения сравнительной физиологии — Проссером (Prosser, 1973). Общие механизмы кишечной абсорбции у рыб и у млекопитающих, по-видимому, сходны. Абсорбция продуктов пищеварения происходит путем диффузии и активного транспорта. Изучение транспорта различных веществ через эпителий кишечника рыб производится *in vivo* или с помощью вывернутых и невывернутых сегментов кишечника (Farmanfarmaian et al., 1972).

**Б е л к и.** Продукты расщепления белка абсорбируются из содержимого кишечника в виде аминокислот и пептидов (Mathews, 1975). Свободные аминокислоты легко абсорбируются против градиента концентрации, и их абсорбция, по всей вероятности, происходит одновременно с транспортом неорганических ионов (Smith and Lane, 1971; Farmanfarmaian et al., 1972). Белки и пептиды содержимого кишечника, вероятно, в какой-то степени усваиваются без предварительного расщепления с помощью пиноцитоза или аналогичных процессов. Так, было обнаружено, что введенный в кишечник золотой рыбки белок (пероксидаза хрена) абсорбируется в дистальной части кишечника, эпителиальные клетки которого, по-видимому, специализированы для усвоения крупных молекул.

**Ж и р.** У рыб липиды, по-видимому, абсорбируются в основном эпителиальными клетками в передней части кишечника (Gauthier and Landis, 1972). Янссон и Олссон (Jansson and Olsson, 1960) нашли, что у окуня (*Perca fluviatilis*) абсорбция жира является функцией клеток эпителия слизистого слоя пилорических придатков, поскольку они интенсивно окрашиваются суданом. У млекопитающих абсорбированный жир транспортируется из кишечника главным образом лимфой по хилезным (млечным)

сосудам. В крови липиды образуют хиломикроны (т. е. специфические комплексы белков, триацилглицеринов, фосфолипидов и холестерина) или встречаются в виде связанных с альбумином свободных жирных кислот (СЖК). Лимфатические сосуды, сходные с хилезными сосудами млекопитающих, были обнаружены и в кишечнике полосатой зубатки (*Anarrhichas lupus*) (Glaser, 1933), но хиломикронов не оказалось в плазме крови рыб (Bilinski, 1974). Малинс и Уэжелл (Malins and Weckell, 1970) предположили, что у колючей акулы (*Squalus acanthias*) абсорбированный жир, возможно, транспортируется по кровеносной сосудистой системе. У круглоротых (*Muxine glutinosa*) и некоторых пластиножаберных рыб в плазме крови содержатся воски (Benson, Lee, 1975).

**У г л е в о д ы.** Абсорбция глюкозы кишечным эпителием происходит с помощью активного механизма и может осуществляться против значительного градиента концентрации. При низкой температуре транспорт глюкозы замедляется. Транспорт глюкозы связан с электрическими потенциалами. Так, у золотой рыбки (*Carassius auratus*) серозная сторона слизистой оболочки кишечника положительно заряжена по отношению к слизистой стороне. Введение в кишечник глюкозы повышает потенциал, который снижается флоридзином (Smith, 1966). Фарманфармаян с сотрудниками (1972) исследовал *in vivo* абсорбцию сахаров у рыбы-жабы (*Opsanus tau*) и показал, что абсорбция глюкозы, происходящая главным образом в передней части кишечника, непосредственно зависит от времени и блокируется флоридзином.

**С о л и и в о д а.** В то время как пресноводные костистые рыбы потребляют мало воды, морские рыбы постоянно поглощают воду. Впервые это было продемонстрировано Смитом (Smith, 1930), который добавлял фенол красный в аквариумную воду. Количество заглатываемой морскими костистыми рыбами за сутки воды колеблется от 5 до 12% веса их тела (речная камбала *Platichthys flesus*, каменный окунь *Serranus scriba*; Motais et al., 1969). Абсорбция воды кишечником рыб тесно связана с активным транспортом натрия (House and Green, 1963). Транспорт воды и солей у угря (*Anguilla*) был исследован с использованием изолированных участков кишечника (Sharratt et al., 1964).

**К а л ь ц и й.** У млекопитающих и, вероятно, других позвоночных стимулятором активного поглощения кальция в кишечнике является гормоноподобное вещество 1,25-дигидроксикальциферол — продукт трансформации витамина D. Однако физиологическая роль витамина D у рыб мало изучена (Hay and Watson, 1976).

**Ж е л е з о.** У млекопитающих абсорбции железа способствуют низкий pH и присутствие восстановительного агента — аскорбиновой кислоты. Было высказано предположение, что абсорбции железа в кишечнике позвоночных способствует деятельность желудочных желез, которые секретируют соляную кислоту (Granick, 1953). Абсорбция железа является энергоемким процессом, в него вовлечен акцептор железа в щеточной кайме эпителиальных клеток кишечника (Linder et al., 1975).

**О б щ а я а с с и м и л я ц и я.** Эффективность ассимиляции различных компонентов пищи является одним из основных показателей питания. Эффективность усвоения можно изучать с помощью включения в рацион инертных веществ, содержание которых легко поддается опреде-

лению в выводимых из организма фекалиях. Так, для расчета эффективности ассимиляции используется следующее соотношение содержания исследуемого питательного вещества и окиси хрома в пище и фекалиях: эффективность ассимиляции (%) =

$$= 100 - \frac{(\text{Cr}_2\text{O}_3 : \text{питательное вещество}) \text{ в пище}}{(\text{Cr}_2\text{O}_3 : \text{питательное вещество}) \text{ в фекалиях}}$$

Этот метод успешно применялся при изучении эффективности ассимиляции пищи у радужной форели (Nose and Mamiya, 1963; Nose and Toyama, 1966; Singh and Nose, 1967) и других водных животных (Nose, 1967).

## VI. ПРОХОЖДЕНИЕ ПИЩИ ПО ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОМУ ТРАКТУ

### А. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ОПОРОЖНЕНИЯ ЖЕЛУДКА

Последовательные фазы опорожнения желудка изучались различными исследователями разными методами. Рыбам давали пищу, а затем умерщвляли для определения степени опорожнения желудков. Построение кривых, отражающих зависимость степени опорожнения желудка от времени требует большого числа рыб, но этот метод тем не менее часто используется (метод 1 в табл. II). Степень переваривания пищи может быть определена визуально (Фортунатова, 1955; Darnell and Mietto, 1962), по объему (Hunt, 1960), по сырому или сухому весу (Daan, 1973), по сухому весу содержимого за вычетом веса золы и хитина (Windell, 1966; Windell and Norris, 1969 a, b) или по калорийности и биохимическому составу остатков пищи в желудке (Beamish, 1972; Gerald, 1973). Некоторые исследователи, чтобы не умерщвлять рыб, вызывают у них рвоту (Markus, 1932) или применяют отсасывание пищи из желудка (Seaburg, 1956) (метод 2). Молнар и Толг (Molnár and Tölg, 1962 a, b), Молнар с сотрудниками (Molnár et al., 1967) и Эдвардс (Edwards, 1971, 1973) с успехом применили рентгенографию рыб в процессе желудочной фазы пищеварения (метод 3). Хирао с сотрудниками (Hirao et al., 1960) вводил в рацион угля и форели фосфомолибдат аммония, содержащий  $\text{P}^{32}$ ; Кеверн (Kevern, 1966) использовал изотоп цезия, в то время как Петерс и Хосс (Peters and Hoss, 1974) предпочитали использовать плохо усвояемый  $\text{Ce}^{144}$  для прослеживания перемещения пищи в пищеварительном тракте (метод 4). Другие методы изучения скорости переваривания включают введение в пищу красителя (Laugence, 1971), слежение за прохождением неперевариваемых компонентов (Blaxter, 1963) и даже прямые наблюдения за перемещением пищи в кишечниках прозрачных личинок (Rosenthal and Hempel, 1970). Разные исследователи оценивали скорости переваривания пищи у рыб, отмечая время между кормлением и выведением фекалий. Этот метод применим для рыб родов *Rutilus* и *Misgurnus*, у которых мелкие пищевые объекты после переваривания выводятся в виде отдельных комочков фекалий (Scheuring, 1928; Vokova, 1938). Однако большинство личинок рыб и взрослых рыб-

микрофагов питаются непрерывно, в этом случае можно метить «порции» пищи с тем, чтобы затем эту порцию обнаружить в фекалиях. Многочисленные исследования на личинках и молоди рыб выполнены с помощью именно этого метода (Lane and Jackson, 1969; Blaxter, 1963; Laurence, 1971). Хищные рыбы, потребляющие в пищу крупные пищевые объекты, постепенно разрушают тело жертвы и постоянно пропускают пищу в кишечник для дальнейшего переваривания и ассимиляции. Фекалии у этих рыб начинают появляться в то время, когда часть потребленной пищи все еще находится в процессе желудочного переваривания. Магнусон (Magnuson, 1969) показал, что у полосатого тунца фекалии начинают выводиться из кишечника спустя 1—2 ч после потребления пищи. Розин и Майер (Rozin and Mayer, 1961) наблюдали, что первые фекалии, содержащие кармин, появляются у золотой рыбки приблизительно через 7 ч после заглатывания пищи, но основная часть фекалий выводилась спустя 8—24 ч после потребления пищи. Де Грут (De Groot, 1971) показал, что у тюрбо окончательное опорожнение желудка почти совпадает по времени с полным опорожением от пищи кишечника. Мориарти и Мориарти (Mogiarty and Mogiarty, 1973 a, b) исследовали прохождение пищи по пищеварительному тракту у *Tilapia* и *Haplochromis*, которые на протяжении большей части суток непрерывно потребляют фитопланктон. Только часть проглоченной растительной пищи у этих рыб задерживается в желудках, а большая часть пищи, особенно той, которая бывает съедена рано утром, поступает прямо в кишечник и в незначительных количествах ассимилируется. Поскольку кишечника этих рыб почти полностью освобождаются от потребленной накануне пищи, исследователям удалось проследить передвижение пищи в желудочно-кишечном тракте по изменению веса пищи в различных участках кишечника в серийных пробах рыб, взятых в течение дня.

В результате таких исследований были получены подробные данные по продолжительности опорожнения желудков. После потребления пищи может наблюдаться различная по времени задержка, прежде чем вес содержимого желудка начинает уменьшаться. Продолжительность этой задержки обычно зависит от температуры. Джоунс (Jones, 1974) нашел, что мелкие куски *Pollachius*, скормливаемые тресковым рыбам, остаются без изменения в течение 3 ч при 6°C, но только в течение 1,5 ч при 12°C. Продолжительность задержки пищи в желудке также зависит от удобоваримости пищевого объекта. Джоунс также выявил, что вес мяса мидий (*Mytilus*) начинает уменьшаться с того момента, как оно попадает в желудок рыб, в то время как целые *Centronotus* или ракообразные, такие, как *Crangon*, *Nephrops* или *Sarcinus*, находятся в желудке рыб почти сутки, пока начнется их переваривание. Сходным образом перед окончательным опорожением желудка наименее удобоваримые остатки пищи, такие, как хитин, могут группироваться в комки (Karpevitch and Bokova, 1963; Kionka and Windell, 1972).

После начала переваривания отдельные части пищи начинают проходить по кишечнику. Вес остаточной пищи уменьшается со временем, но форма кривой этой зависимости варьирует. У трески *Gadus* и родственных видов (Jones, 1974; Daan, 1973), *Lepisosteus* (Hunt, 1960), *Stizostedion* (Swenson and Smith, 1973), *Katsuwonus* (Magnuson, 1969), *Megalops*

Таблица II. Скорость опорожнения желудка или расширения кишечника у рыб

Рыба	Температура, °С	Продолжительность 100%-ного опорожнения, ч	Длина или вес рыбы
Elasmobranchii			
<i>Squalus acantias</i>	15	Свыше 48	
Holostei			
<i>Lepisosteus osseus</i>	23—26	25	70—132 г
<i>Lepisosteus platyrhynchus</i>	23—26	42	70—132 г
	26	24	
<i>Chaenobrytus gulosus</i>	23—26	26	93 г
<i>Amia calva</i>	3	100—190	—
	21	32	11—33 г
Teleostei			
Clupeiformes	7	27	
<i>Clupea harengus</i>	20	10	
<i>Engraulis encrasicolus</i>	18	26	
<i>Clupeonella delicatula</i>	9	4	
<i>Engraulis mordax</i>	16—19	1—4	2,7—18,5 г
<i>Megalops cyprinoides</i>	28	14—18	52 г
<i>Esox lucius</i>	18—23	50	40 см
<i>Salmo trutta</i>	0	35	
	2—4	12—18	7—15 см
	6—8	10	
	12—15	3	
	5,2	49	
	7,6	37	
	9,8	29	90 г
	12	22	
	15	16	
<i>Salmo gairdneri</i>	8	27	
	11	24	30 г
	15	22	
	8,5	26,5	
	13,5	18,2	75—85 г
	18	15	
	0,5	43	
	2	26	60—80 г
	7	18	
	10	13	
<i>Salvelinus malma</i>	12	30	30 г
	15	36	90 г
	13	24	95—213 г
<i>Salvelinus fontinalis</i>	5	20—24	
	7,5	30	9—11 см
	11,5	95	

Тип пищи	Метод*	Источник	Естественный рацион**
Рубленая говядина	1в	van Slyke and White, 1911	CP/P
0,5—1,3 г <i>Gambusia</i> или <i>Mollinesia</i>		Hunt, 1960	P
2,5 г <i>Gambusia</i> , <i>Mollinesia</i>	2а	Hunt, 1960	
6,7% веса тела <i>Gambusia</i> , <i>Mollinesia</i>	2а	Netsch and Witt, 1962	
2,7% <i>Gambusia</i> , <i>Mollinesia</i>	1а	Hunt, 1960	CP/P
		Riddle, 1909	CP/P
4,9% <i>Gambusia</i> , <i>Mollinesia</i>	1а	Herting and Witt, 1968	
		Blaxter and Holliday, 1963	MP
	1а	Okul, 1941	MP/MB
<i>Artemia nauplii</i>	1а	Leong and O'Connell, 1969	MP/MB
2% <i>Gambusia</i> , <i>Metapenaeus</i>	1б	Pandian, 1967	CP/P
	5	Seaburg and Moyle, 1964.	P/ДП
<i>Gammarus pulex</i>	1б	Otto, 1967	
1% <i>Gammarus</i>	2в	Elliot 1972***	H/CP/M/ЛР
1% <i>Lumbricus</i>	3а	Grove et al., 1976	H/CP/M/P
1% форелевой пасты	3а, б	Grove et al., 1978	
0,5 г <i>Gammarus</i>	1а	Reimers, 1957	
1,7% — гранулы корма	1в	Windell et al., 1969, 1972	
0,7—1% — капсулы			
молодь нерки в количестве 2% веса тела	1а	Armstrong and Blackett, 1966	H/CP/M/P
<i>Chaoborus</i> , <i>Chironomidae</i> <i>Hydropsyche</i> или <i>Acroneuria</i> (включая экзоскелет)	1а	Hess and Rainwater, 1939	H/CP/M/ЛР

Рыба	Температура, °С	Продолжительность 100%-ного опорожнения, ч	Длина или вес рыбы
<i>Oncorhynchus nerka</i>	3,1	147	30—40 г
	5,5	79	
	9,9	38	
	14,9	23	
	20,1	18	
Cypriniformes			
<i>Barbus liberiensis</i>	22—25	3—5	3—10 см
<i>Ptychocheilus oregonensis</i>	6	111	230 г
	10	38	
	15	14	
	20	10	
	24	8	
<i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	20—27	20—24	
<i>Silurus glanis</i>	5	206	
	10	87	
	15	49	
	20	28	
	25	20	
<i>Ictalurus melas</i>	24	6	4—6 см
<i>Ictalurus punctatus</i>	10	24	380 г
	16	24	
	22	7—10	
	27	3—4	
Anguilliformes			
<i>Anguilla japonica</i>	20	9,5	
Mugiliformes			
<i>Crenimugil labrosus</i>	8—15	4—8	30—150 г
<i>Atherina pontica</i>	26	4	
Gadiformes			
<i>Gadus morhua</i>	2	72	150—375 г
	5	58	
	10	25	
	15	20	
	19	20	
	12	72	
8—10	48—130	1240 г 50—55 см	
<i>Gadus morhua</i>	6	12—45	18—527 г
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	10	12—26	
<i>Merlangus merlangus</i>	12	11—16	
<i>Lota lota</i>	1	288	
	10	168	
Pleuronectiformes			
<i>Pleuronectes platessa</i>	1	36	280—320 г
	5	25	
	9	16	
	14	12	
	20	10	

Тип пищи	Метод*	Источник	Естественный рацион**
Гранулы из консервированного лосося в количестве 1,5—2,7% веса тела	16	Brett and Higgs, 1970	Н/СР/Р
Зеленые водоросли	16	Payne, 1975	Н/Д
3,19 г молоди радужной форели	2а	Steigenberger and Larkin, 1974	Н/ЛР
Viviparus или Penaeopsis Один экземпляр ерша Acerina	16	Tanaka, 1955	СР/М/Н
	3а	Fabian et al., 1963	Р/ДП
1% Nyalella	16	Darnell and Meirootoo, 1962	СР/М/Н
3 г гранулированного корма	1а	Shrable et al., 1969	СР/М/Н
Рубленая сардина	4	Hirao et al., 1960	Н/М/ЛР
2—3% кормовой пасты	3б	Grove et al., 1976 Okul, 1941	Д/МВ МР/МВ
0,45—0,64 г хвостов Pandalus	16	Tyler, 1970	СР/М/Р
46 г Clupea	16	Daan, 1973	
11—25% Gammarus или Clupea	16	Karpevitch and Bokova, 1936, 1937	
0,5—2,5 г Crangon, рыба, мясо полихеты	16	Jones, 1974	СР/М/А/Р
	16	Gomazkov, 1959	СР/Р
1,3—1,5 г Arenicola	3а	Edwards, 1971	М/А/СР

Рыба	Температура, °С	Продолжительность 100%-ного опорожнения, ч	Длина или вес рыбы
<i>Platichthys flesus</i>	10	24	100 г
	17—18	16	
<i>Solea solea</i>	10	24	
	14—17	6	
<i>Limanda limanda</i>	8,5	18	
	16,5	12	
<i>Scophthalmus maximus</i>	10	96—100	
Cyprinodontiformes			
<i>Fundulus heteroclitus</i>	6	27	7—10 см
	10	12	
	15	9	
	20	7	
	25	5	
	30	3	
<i>Gambusia affinis</i>	20	5—6	
Perciformes			
<i>Perca fluviatilis</i>	30	3—4	
	5	115	
	10	63	
	15	49	
	20	27	
	25	21	
	21	20	
	24	15	
<i>Perca flavescens</i>	15	6—12	6 см 3—4 см
	22	1,5—6,5	
<i>Stizostedion lucioperca</i>	5	257	
	10	157	
	15	83	
	20	45	
	25	28	
<i>Stizostedion vitreum</i>	14,5	16—25	18—38 см
<i>Stizostedion canadense</i>	20	12—15	
<i>Sebastes inermis</i>	10	125	
	15	75	
	11	71	
	19	23	
	20	13—22	
	24	16—20	

Тип пищи	Метод*	Источник	Естественный рацион**
5% Arenicola	16 16	de Groot, 1971 de Groot, 1971	M/A/CP A/CP
1% веса кормовой пасты	3a	Jobling et al., 1977	M/A/CP/ИК
5% Sprattus	16	de Groot, 1971	P
0,14 г моллюсков	26	Nicholls, 1931	MP
5—10 личинок Anopheles, Daphnia	16	Sokolov et al., 1936	H/MP
Один экземпляр верховки (Alburnus	3a	Fábián et al., 1963	H/CP/P
Молодь Perca Daphnia	16	Manteifel et al., 1965 Nobel, 1973***	
Одна особь Alburnus	3a	Fabian et al., 1963	H/CP/P
0,1—2,2% Pimephales	26	Swenson and Smith, 1973	H/CP/P
7% веса тела		Kariya, 1969 Fortunatova, 1955 Manteifel et al., 1965	CP/P

Рыба	Температура, °С	Продолжительность 100%-ного опорожнения, ч	Длина или вес рыбы			
<i>Scorpaena porcus</i>	7—13 14—20 20—23 22—25	96—144 68—96 68—96 40—48	}			
<i>Lutianus apodus</i>		5—10				
<i>Lutianus cyanopterus</i>						
<i>Lutianus jocu</i>	28—30					
<i>Lutianus griseus</i>		20—27	}			
<i>Lutianus synagris</i>						
<i>Tilapia nilotica</i>			}			
<i>Haplochromis nigripennis</i>	25	4—10				
<i>Brachyistius frenatus</i>	}	}	}			
<i>Phanerodon furcatus</i>				23—27	5—8	4—23 см
<i>Oxyjulis californica</i>						
<i>Cobius minutus</i>	5 10 15	18—20 16—18 14	}			
<i>Mullus barbatus</i>	15 20 25	25 14 8				
<i>Dicentrarchus (Morone) labrax</i>	15,5 19 24	18—28 10—17 6—11		}		
<i>Lepomis macrochirus</i>	17—21	18—21	34—64 г			
<i>Lepomis gibbosus</i>	22 19—22	20 14	12—16 см 21 г			
<i>Lepomis macrochirus</i>	22	19—28	10—20 см			
<i>Pomoxis nigromaculatus</i>	22	19	15—27 см			
<i>Scomber japonicus</i>	20	8—21	15 см			
<i>Katsuwonus pelamis</i>	23—26	12	1600 г			
<i>Trachurus japonicus</i>	22—24 22—25	25 22—26	99—146 г 8—42 г			
<i>Cottus scorpius</i>	9	До 168				
<i>Cottus gobio</i>	10	72	5—6 см			
<i>Enophrys bubalis</i>	10	68—100	5—6 см			
<i>Ophiocephalus punctatus</i>	20 28 33	48 24 20	}			
<i>Haemulon plumieri</i>	24	25		19—20 см		
<i>Ocyurus chrysurus</i>	24	30		19—20 см		
<i>Micropterus salmoides</i>	5 10 15 20 25	110 50 37 24 19	}			

Тип пищи	Метод*	Источник	Естественный рацион**
Рыба	16	Fortunatova, 1950	CP/P
6% Jenkinsia	1a	Reshetnikov et al., 1972	CP/P
6% Harengula	16	Moriarty, 1973	MB
Зеленые водоросли	5	Bray and Ebeling, 1975	MP/Д
6 мг Corophium	16	Healey, 1971	MP
Полихеты	1a	Lipskaya, 1959	M/A/CP/ЛР
0,2 г Arenicola, Carcinus	36	Grove et al., 1976	A/CP/P
0,6—1,8% смеси беспозвоночных 250 мг насекомых	5	Windell, 1966	H/CP
	1в	Seaburg and Moyle, 1964	H/CP/M
	5	Kitchell and Windell, 1968	H/CP
	5	Seaburg and Moyle, 1964	H/CP
	5	Seaburg and Moyle, 1964	H/CP/ЛР
	16	Kariya, 1956	CP/M/P
32—295 г корюшковых рыб 5 г — » —	16	Magnuson, 1969	CP/P
1,8—4,7 г рубленой рыбы	16	Aoyama, 1958	CP/P
50% беспозвоночных	16	Hotta and Nakashima, 1968	CP/P
	16	Karpevitch and Bokova, 1936,	CP/P
	16	1937	CP/P
12% Tubifex	16	Western, 1971	H/CP
32% Tubifex, личинки насекомых	16	Western, 1971	CP/P
8% Lepidocephalichthys	1в	Gerald, 1973	CP/P
3,9 г Anchoviella	16	Pierce, 1936	P
6,5 г Anchoviella	16	Pierce, 1936	P
Одна особь Alburnus	3a	Molnar and Tölg, 1962 a, b	CP/P

Рыба	Температура, °С	Продолжительность 100%-ного опорожнения, ч	Длина или вес рыбы
Prosopium williamsoni	20	12—27	91 г
	22	14—16	176 г
Pungitius pungitius	24—25	17—18	89 г
	6—11	8—10	22—28 см
	5	20	0,3—0,6 г
	15	7	

\* Методы: (1) рыбу умерщвляли и содержимое желудка извлекали после вскрытия для взвешивания или других жание радиоизотопов; (5) несколько рыб отлавливали в водоеме, а затем умерщвляли через определенные ние пищи; (в) определяли усвоение органических веществ, биохимические показатели и калорийность.

\*\* Сокращенные обозначения предпочитаемых взрослыми рыбами рационов: Д — детрит; МВ — микриво средних размеров; М — моллюски; А — кольчатые черви; ИК — иглокожие; Р — рыбы; ДП — другие позво

\*\*\* Работы, в которых приведены более обширные сведения о влиянии размеров рыб и объема пищи на про

(Pandian, 1967) и других рыб эта зависимость выражается прямой линией. Вместе с тем многие исследователи обнаружили, что уменьшение содержимого кишечника лучше всего описывается экспоненциальной кривой. Зависимость такого рода предполагает, что скорость опорожнения (в г/ч) пропорциональна мгновенному весу пищевого комка в желудке:

$$w_t = w_0 e^{-b(t-a)},$$

где  $w_t$  — содержимое желудка спустя время  $t$  после потребления пищи;  $w_0$  — объем пищи;  $a$  — задержка в начале переваривания пищи;  $b$  — мгновенная скорость переваривания.

Необходимо помнить, что  $a$  и  $b$  могут варьировать, как будет показано ниже, в зависимости от температуры, размеров и вида пищи, способа и характера питания рыбы. Экспоненциальный характер изменения скорости опорожнения был отмечен для *Oncorhynchus* (Brett and Higgs, 1970), молоди трески *Gadus morhua* (Tyler, 1970), *Salmo trutta* (Elliott, 1972), *Ptychocheilus* (Steigenberger and Larkin, 1974) и для некоторых других рыб. В работе по опорожнению желудка *Micropterus* Бимиш (Beamish, 1972) выявил, что опорожнение на ранней и поздних фазах желудочного переваривания происходит быстрее, чем это следует из экспоненциального уравнения. Хант и Нокс (Hunt and Knox, 1968) показали, что наблюдающаяся у млекопитающих прямая зависимость между корнем квадратным из объема содержимого желудка и продолжительностью переваривания связана теоретически с радиальным расширением желудка как цилиндра с изменяющимся объемом. Кария с сотрудниками (Kariya et al., 1969) показал, что диаметр желудка увеличивается прямо пропорционально корню квадратному из объема пищевого комка у скумбрии, в то время как Джоблин отметил, что у камбал зависимость скорости опорожнения желудка от массы пищевого комка выражается прямой линией, когда по одной оси откладывается корень квадратный из массы остающейся в желудке пищи (сухая масса), а по другой — время.

Тип пищи	Метод*	Источник	Естественный рацион**
2—8% Notropis	1в	Beamish, 1972	
3% Hyporhynchus	2	Marcus, 1932	
2,7% Gambusia, Mollinesia	2а	Hunt, 1960	
0,4—1,3 г O.nerka (личинки)	1а	McKone, 1971	Н/ЛР
2% Daphnia	1б	Cameron et al., 1973	Н/ЛР

измерений; (2) Скорость опорожнения желудка определяли без умерщвления рыб; (3) рентгенография; (4) удерживания (как в методе 1). Буквы при цифре: (а) принудительное кормление; (б) добровольное потребление; (в) принудительное кормление; (г) добровольное потребление. МР — мелкие ракообразные; Н — насекомые; ЛР — личинки и мальки рыб; СР — ракообразные почные животные. \* — длительность опорожнения желудка.

## Б. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

Скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту рыб изучалась многими исследователями (табл. II, III и IV). Температура среды оказывает значительное влияние на скорость прохождения пищи (см. табл. II). На рис. 4 время опорожнения желудка или передней части кишечника выражено как функция температуры. Джоунс (Jones, 1974) обнаружил, что скорость опорожнения желудка изменяется пропорционально  $10^{0,035(\Delta t)}$  ( $\Delta t$  — изменение температуры, °C). Поскольку для многих видов рыб зависимость времени опорожнения желудков от температуры выражается не прямой линией, когда  $\log$  времени рассматривается как функция температуры, влияние температуры на скорость опорожнения желудков можно представить в форме кривых Крота с  $Q_{10}$ , равным приблизительно 2,6 (Backiel, 1971). Фабиан с сотрудниками (Fábian et al., 1963) откладывал по одной оси  $\log$  времени опорожнения желудка, по другой — температуру и показал, что полученные им данные по хищным рыбам описываются уравнением Аррениуса. При температурах, близких к верхнему физиологическому пределу для исследованного вида, прямолинейная зависимость может отсутствовать или меняться на обратную.

## В. ПИЩЕВЫЕ НИШИ

Данные, представленные в табл. II, получены в экспериментах, в которых несколько переменных величин, воздействующих на скорость прохождения пищи по желудочно-кишечному тракту, варьировали. Однако из таблицы видно, что рыбы, питающиеся в природных условиях различными кормовыми объектами, имеют разные скорости пищеварения. Например, *Prosopium* в природе питается насекомыми и личинками рыб. При кормлении *Prosopium* молодью лососевых рыб в количестве 1% веса его тела (температура 8—10°C) опорожнение желудка происходит через 6—11 ч. У камбалы *Limanda*, которая обычно потребляет морских

Таблица III. Общее время прохождения пищи по пищеварительному тракту рыб

Вид	Температура, °C	Продолжительность 100%-ного опорожнения, ч	Источник
Clupeidae			
<i>Sardinops caerulea</i>	18	12	Lasker, 1970
Salmonidae			
<i>Salmo gairdneri</i>	8	49—51	Grove et al., 1978
	11	46	
	13,5	35	
	15	40	
	18	30,5	
<i>Salvelinus namaycush</i>	12	60—108	Lane and Jackson, 1969*
Esocidae			
<i>Esox lucius</i>	12	72	Lane and Jackson, 1969
Cyprinidae			
<i>Ctenopharyngodon</i> sp.	9	7	Hickling, 1966
<i>Barbus liberiensis</i>	22—25	6—8	Payne, 1975
<i>Rutilus rutilus</i>	3	30	Karzinkin, 1932 Bokowa, 1938
	6	31	
	10	21—22	
	14	22	
	17	12	
	20	9—10	
	25	6—8	
<i>Pimephales promelas</i>	12	36	Lane and Jackson, 1969
	20	12—24	
<i>Carassius auratus</i>	12	36—48	Lane and Jackson, 1969
	20	60—72	
	25	60	
	25	8—24	Rozin and Mayer, 1964
<i>Cyprinus carpio</i>	12	60	Lane and Jackson, 1969
	23	48	
	12,5	22—50	Kevern, 1966
	25	16—25	
	10	18	Maltzan (цит по Hickling, 1970)
	26	4—5	
• <i>Leuciscus baicalensis</i>	0,5	130	Pegel and Popov, 1937
	15	40	
	25	15	
<i>Notemigonus chrysoleucas</i>	20	36	Lane and Jackson, 1969
<i>Catla catla</i>	28—30	18—54	Renade and Kewalramani, 1967
<i>Cirrhina mrigala</i>	28—30	18—60	Renade and Kewalramani, 1967
Catostomidae			
<i>Ictiobus cyprinellus</i>	20	24	Lane and Jackson, 1969
<i>Catostomus commersoni</i>	12	60	Lane and Jackson, 1969
Ameiuridae			
<i>Ictalurus melas</i>	12	84	Lane and Jackson, 1969
<i>Ictalurus punctatus</i>	12	24—36	Lane and Jackson, 1969
<i>Ictalurus catus</i>	20	48	Lane and Jackson, 1969
<i>Ictalurus nebulosus</i>	20	60	Lane and Jackson, 1969
<i>Ictalurus natalis</i>	24	72	Lane and Jackson, 1969
Cobitidae			
<i>Misgurnus fossilis</i>	10	40	Scheuring, 1928
	15	14	
	20	10	

Вид	Температура, °С	Продолжительность 100%-ного опорожнения, ч	Источник
<b>Embiotocidae</b>			
<i>Brachyistius frenatus</i>	23—26	10—12	Bray and Ebeling, 1975
<i>Phanerodon furcatus</i>	23—26	10—12	Bray and Ebeling, 1975
<b>Coridae</b>			
<i>Oxyjulis californica</i>	23—26	10—12	Bary and Ebeling, 1975
<b>Sparidae</b>			
<i>Labeo rohita</i>	28—30	24—54	Renade and Kewalramani, 1967
<b>Percidae</b>			
<i>Perca flavescens</i>	12	36—60	Lane and Jackson, 1969
<i>Stizostedion vitreum</i>	12	60	Lane and Jackson, 1969
<b>Centrarchidae</b>			
<i>Micropterus salmoides</i>	12	48—84	Lane and Jackson, 1969
	20	36—48	Beamish, 1972
	20	60	Lane and Jackson, 1969
<i>Micropterus dolomieu</i>	12	48—72	Lane and Jackson, 1969
<i>Pomoxis annularis</i>	20	60	Lane and Jackson, 1969
<i>Lepomis cyanellus</i>	12	60	Lane and Jackson, 1969
	20	48	Lane and Jackson, 1969
<i>Lepomis gibbosus</i>	12	84	Lane and Jackson, 1969
<i>Lepomis megalotis</i>	12	72	Lane and Jackson, 1969
<i>Lepomis macrochirus</i>	12	36—84	Lane and Jackson, 1969
	17	48	
	20	36—60	
	22	36	
	25	36	
<b>Cottidae</b>			
<i>Cottus gobio</i>	10	100	Western, 1971
<i>Enophrys bubalis</i>	10	100	Western, 1971
<b>Moronidae</b>			
<i>Dicentrarchus (Morone) labrax</i>	16	36—74	Grove et al., 1976
	19	20	
	24	16	
<b>Mugilidae</b>			
<i>Crenimugil labrosus</i>	8	6—10	Grove et al., 1976
	18—19	17—18	
<i>Mugil cephalus</i>	20—26	4—5	Odum, 1970
<b>Labridae</b>			
<i>Tautoglabrus adspersus</i>	10—15	10—14	Chao, 1973
<b>Cichlidae</b>			
<i>Tilapia nilotica</i>	25	7—15	Moriarty, 1973
	27	15—27	
<b>Blenniidae</b>			
<i>Blennius pholis</i>	8	49	Grove et al., 1976
	11	45	
	16	21	
	19	17,5	
<b>Pleuronectidae</b>			
<i>Pleuronectes platessa</i>	1	158	Edwards, 1971
	5	53	
	9	37	
	14	24	
	20	20	
	10	72	de Groot, 1971

Вид	Температура, °С	Продолжительность 100%-ного опорожнения, ч	Источник
<i>Platichthys flesus</i>	10 17,4	72 } 54 }	de Groot, 1971
<i>Limanda limanda</i>	17	19—24	Jobling et al., 1977
<b>Soleidae</b>			
<i>Solea solea</i>	10	72	de Groot, 1971

\* Лейн и Джексон (1969) исследовали только молодь (2,5—9 см) рыб (*Salvelinus namaycush*, *Esox lucius*, *Pimephales promelas*, *Carassius auratus*, *Notemigonus chrysoleucas*, *Ictiobus cyprinellus*, *Catostomus commersoni* и др.), которая свободно питалась в течение длительного времени до начала экспериментов; фекалии собирались через 12-часовые интервалы. Танака (Tanaka, 1955) отметил, что время опорожнения желудка у рыб приблизительно составляет 50% времени, необходимого для полного опорожнения пищеварительного тракта.

Таблица IV. Время прохождения пищи по пищеварительному каналу личинок рыб

Вид	Температура, °С	Время, ч	Примечания	Источник
<b>Clupeidae</b>				
<i>Clupea harengus</i>	7	6—9	Мелкие личинки	Разные авторы, процитированные в работе Блекстера (Blaxter, 1963)
	9	5—7,5	То же	
	11	4—5	То же	
	15	4	То же	
	12	24—30	Более крупные личинки	
<i>Clupea pallasii</i>	9	12—19	Время прохождения возрастает с увеличением размера кормового объекта	Kurata, 1959
<i>Brevoortia tyrannus</i>	16	5	Рацион состоит из Copepoda, Artemia	Kjeldson et al., 1975
<i>Sardinops caerulea</i>	15	5,1—7,4	Время прохождения возрастает с увеличением размеров рыб	Arthur, 1956
<b>Coregonidae</b>				
<i>Coregonus clupeaformis</i>	14,4	24—48	Время прохождения возрастает с увеличением размеров кормовых объектов или рыб	Noagman, 1974
<b>Cyprinidae</b>				
<i>Abramis brama</i>	14	3,5	Непрерывное кормление Одноразовое кормление	Popov and Sorokin, 1962
	20	1,75		
<i>Cyprinus carpio</i>	18—29	1—8 20		Chiba, 1961
<b>Belonidae</b>				
<i>Belone belone</i>	22	2,7—4,8	Личинки длиной 38—45 мм	Rosenthal and Paffenhöfer, 1972
		2,9—5,3	Личинки длиной 50—55 мм	
<b>Sparidae</b>				
<i>Lagodon rhomboides</i>	16—17	4,7—6,4	Copepoda, Artemia	Kjeldson et al., 1975
	16	5,15		
<b>Sciaenidae</b>				
<i>Leiostomus xanthurus</i>	17	6,1	То же	Kjeldson et al., 1975
	16	9,6—10		
<b>Centrarchidae</b>				

Вид	Температура, °С	Время, ч	Примечания	Источник
Micropterus salmoides	17	3	Непрерывное кормление	Laurence, 1971
		5,5	Одноразовое кормление	
	23	2	Непрерывное кормление	
		3,7	Одноразовое кормление	
	20	8	В темноте	
Percidae				
Perca flavescens	21	2,1—2,9	Для молоди длиной 17—19,5 мм — полное опорожнение	Nobel, 1973
Pleuronectidae				
Pleuronectes platessa	10	6		Ryland, 1964

двустворчатых моллюсков, ракообразных и других беспозвоночных, полное опорожнение желудка происходит через 18 ч при том же количестве корма (1% веса тела) и той же температуре. Рыбойядной рыбе *Lepisosteus* требуется более 24 ч для переваривания пищи (1% веса тела), причем опыт проводился при повышенной температуре (23—26° С). Авторы предполагают, что врожденная скорость прохождения и переваривания пищи в желудочно-кишечном тракте эволюционировала соответственно естественным рационам (см. табл. II и III). С учетом этого при построении кривых на рис. 4 данные табл. II сгруппированы с разделением рыб на микрофагов (потребляющих планктон, насекомых и другой мелкий корм), мезофагов (потребляющих более крупных беспозвоночных животных, таких, как моллюски, кольчатые черви, креветки) и макрофагов (поедающих крабов, рыб и других позвоночных). Во многих случаях рыб относили к соответствующей группе основываясь на их естественных рационах, даже если в опытах они использовали кормовые объекты, не свойственные им в природе. Интересный пример такой пре-

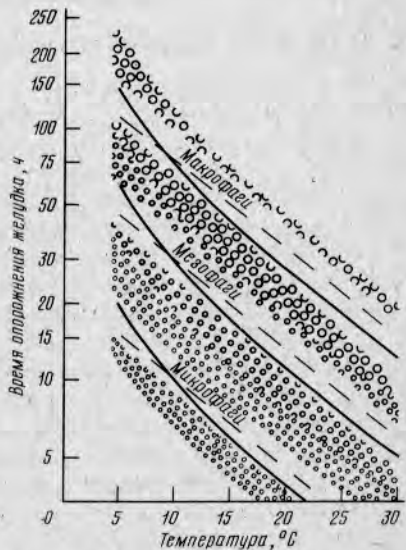


Рис. 4. Зависимость между временем опорожнения желудка и переднего отдела кишечника рыб и температурой. Данные для рисунка взяты из табл. II и сгруппированы отдельно для рыбомикрофагов (Д, МВ, МР, Н, ЛР), мезофагов (М, А, ИК, СР) и макрофагов (СР, Р, ДП) на основании состава их естественных рационов. По оси ординат отложен логарифм времени. Влияние температуры на скорость пищеварения в каждой группе рыб рассчитано по  $Q_{10}=2,6$  (Backiel, 1971; сплошная линия) или пропорционально  $10^{0,035t}$  (Jones, 1974; пунктирная линия)

адаптации в характере потребляемой пищи был получен в ходе исследований, проводимых авторами. Кефаль *Stenimugil labrosus* и морскую собачку *Vlennius pholis* кормили одним и тем же искусственным кормом из рыбьего мяса с добавками, применяемыми при выращивании камбаловых рыб в Абердине. Кефаль имеет длинный, свернутый петлями кишечник и в естественных условиях потребляет частицы детрита, в то время как литоральная морская собачка поедает усоногих раков и других беспозвоночных и имеет относительно короткий кишечник без настоящего желудка. При кормлении одноразмерных особей этих двух видов рыб кормом одинакового размера при одинаковой температуре было показано, что у кефали желудочно-кишечный тракт полностью опорожняется в 3—4 раза быстрее, чем у морской собачки. Наиболее заметным исключением из закономерной зависимости, представленной на рис. 4, являются, по данным Мура и Бимиша (Moore and Beamish, 1973), пескоройки *Petromyzon marinus*, которые питаются одноклеточными водорослями, используя имеющиеся в их глотке реснички, и переваривают пищу медленнее, чем костистые рыбы-фитопланктофаги.

#### Г. ДРУГИЕ ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ПРОХОЖДЕНИЕ ПИЩИ В ЖЕЛУДКЕ

При обсуждении скорости освобождения желудков от пищи у рыб необходимо отметить, что многие исследователи употребляют в своих работах термины «скорость переваривания» («digestion rate»), «скорость эвакуации» («evacuation rate»), «элиминация» («elimination»), «скорость очищения» («clearance rate») для характеристики общего времени, необходимого рыбе для полного освобождения желудков от съеденной пищи. Другие исследователи используют эти же термины для характеристики скорости эвакуации пищи (измеряемой в граммах за час или в процентах за час) из желудка. Баррингтон (Barrington, 1957) в своем обзоре отметил, что «более мелкая пища, по-видимому, будет переварена быстрее, чем крупная». Этот вывод основан на относительно большей площади поверхности доступной для пищеварительных ферментов у более мелких кормовых объектов. В противоположность этому Уинделл (Windell, 1966) сообщил, что в его опытах скорость переваривания более крупной пищи (измеренная как количество эвакуируемого из желудка корма за единицу времени) выше, чем мелкой.

Соответствующий анализ процесса опорожнения желудка показывает, что оба вывода верны. Поскольку ферменты обычно действуют на пищевой комок с поверхности, скорость переваривания будет, очевидно, пропорциональна площади поверхности пищевого комка:

$$dV/dt = -aV^{2/3}, \quad (1)$$

где  $v$  — объем (или вес) пищи в желудке;  $a$  — константа, которая зависит от таких факторов, как видовая принадлежность рыб, индивидуальные размеры, температура, тип пищи.

Исходя из этого, можно ожидать, как это показано Уинделлом, что более крупная пища будет перевариваться с большей скоростью (в г/ч) и график зависимости  $\log$  скорости переваривания (в г/ч) от  $\log$  размеров пищи даст наклон прямой в 0,67 (для данной размерной группы рыб, при определенной температуре и при использовании стандартного кор-

ма). Если дифференциальное уравнение (1) проинтегрировать и условиться, что объем пищи ( $V_s$ ) уменьшается до  $V=0$ , то оказывается, что время, необходимое для опорожнения желудка ( $t_2$ ), определяется как

$$t_2 = aV_s^{1/3}. \quad (2)$$

Тогда и утверждение Баррингтона (1957) остается правильным: мелкая пища будет перевариваться быстрее. Отсюда следует, что нанесение на график зависимости  $\log t_2$  от  $\log V_s$  даст прямую линию с наклоном 0,33 при условии проведения экспериментов на рыбах одинакового размера, при одинаковой температуре и использовании стандартного корма.

Эта зависимость может сохраниться и для разноразмерных рыб одного и того же вида. Если таким рыбам давать корм в определенной пропорции от веса их тела, то пищевой комок у более крупных рыб будет больше и площадь поверхности для обработки пищеварительными жидкостями у такого пищевого комка будет относительно меньше. Более крупные рыбы будут переваривать пищу, составляющую по количеству, например, 1% веса тела, с большей скоростью (в г/ч), чем более мелкие рыбы, но для полного переваривания потребуется больше времени.

## 1. Объем пищи

В опубликованных работах отмечалось, что скармливание большого количества пищи рыбам определенного размера приводит к увеличению продолжительности ее переваривания (Hunt, 1960; Beamish, 1972; Elliott, 1972; Swenson and Smith, 1973; Jobling et al., 1977). Бимиш (1972) обнаружил, что четырехкратное увеличение количества скармливаемой пищи только вдвое удлиняет время, требуемое для опорожнения желудка окуней (*Micropterus*). Используя рентгенографию, Джоблинг с сотрудниками (Jobling et al., 1977) показал, что увеличение рациона с 1 до 5% веса тела рыбы (*Limanda* массой 100 г при 16°C) приводит только к четырехкратному возрастанию продолжительности полного опорожнения желудка. Ясно, что и время опорожнения желудка, и скорость переваривания пищи возрастают так, как это следует из уравнения (2). Анализ опубликованного фактического материала для различных видов рыб показывает, что скорость переваривания (в г/ч) варьирует как следующие показатели степени сырого веса пищи: 0,46 (тресковые рыбы; Jones, 1974), 0,5 (*Limanda*; Jobling et al., 1977), 0,6 (*Prosopium*; McKone, 1971; *Megalops*; Pandian 1967), 0,7 (*Micropterus*; Beamish, 1972) и 0,75 (*Salmo gairdneri*; Windell et al., 1969). Для некоторых видов рыб скорость переваривания пищи возрастает как (объем пищи)<sup>1,0</sup> и, таким образом, время полного опорожнения желудка одной рыбы одинаково при различных объемах потребленной пищи (*Lepomis*; Windell, 1966; *Oncorhynchus*; Brett and Higgs, 1970; *Blennius*; Crawford and Grove, неопубликованные данные). Поступление большого количества пищи в желудок или передний отдел кишечника рыб вызывает начало или усиление перистальтики (см. раздел VII), что увеличивает скорость опорожнения желудка по сравнению

со скоростью, предсказываемой упрощенной моделью. Только Стейгенбергер и Ларкин (Steigenberger and Larkin, 1974) при тщательном исследовании переваривания пищи у *Ptychocheilus* обнаружили, что скорость переваривания уменьшалась с увеличением объема потребленной пищи. Несомненно, необходимо исследовать большее число рыб, прежде чем эти результаты можно будет отнести к аномальным. Эллиот (Elliott, 1972) установил, что мгновенная скорость опорожнения желудка у *Salmo trutta* не зависит от увеличения объема съеденной пищи; но поскольку кривая опорожнения желудка носит экспоненциальный характер, начальная скорость переваривания (в г/ч) возрастает с увеличением объема поглощенного рыбой корма. То же самое относится и к результатам, полученным для нерки *Oncorhynchus nerka* (Brett and Higgs, 1970).

## 2. Размер рыб

Некоторые исследователи представили свои данные о скорости переваривания пищи у разноразмерных рыб в такой форме, которая позволяет провести сравнение с предсказанным моделью временем опорожнения желудка ( $t_d$ ). Джоблинг с сотрудниками (1977) кормил камбал *Limanda* разного веса специальной кормовой пастой (в одинаковых количествах) (рис. 5 и 6). Время, необходимое для полного опорожнения желудка, изменялось как (вес рыбы)<sup>0,386</sup>. Поскольку вместимость желудков у рыб этого вида пропорциональна весу тела ( $V = 0,081 W - 0,39$ ; вместимость выражена в мл, вес в г), пищевой комок соответствующего относительного веса (в % общего веса тела) будет одинаково заполнять желудок разноразмерных рыб. Сходный анализ данных Пандиана (1967) для *Megalops*, питавшихся креветками, показывает, что  $t_d$  изменяется как (вес рыбы)<sup>0,41</sup>.

Приведенные выше результаты не только определенным образом подтверждают зависимости, отраженные в уравнениях (1) и (2), но и дают физиологические объяснения особенностям питания рыб в естественных условиях. Было высказано предположение (Kariya, 1969; Kariya and Takahashi, 1969; Brett, 1971; Ware, 1972; Elliott, 1972, 1975), что потребность в пище у рыб возникает по мере опорожнения желудка. Естественно предположить, что для определенного вида рыб разноразмерные особи, которые питаются с одинаковой периодичностью, должны свободно регулировать объем потребляемой ими пищи, с тем чтобы переваривание заканчивалось к моменту очередного пика активности питания (см. рис. 6). Среди только что отловленных рыб в желудках более крупных особей содержалось относительно меньше пищи (Daan, 1973; Steigenberger and Larkin, 1974), и, как показано многими исследователями, свободное потребление пищи уменьшается соответственно весу рыб (табл. V). При постановке экспериментов необходимо учитывать, что количество потребляемой за один прием пищи будет зависеть от предшествующего режима питания (Kariya and Takahashi, 1969; Ishiwata, 1969; Brett, 1971). Например, молодые особи *Scomber japonicus* после нескольких дней голодания поедают анчоуса в количестве, достигающем 23% веса тела, а при регулярном режиме питания — всего 16% веса тела.

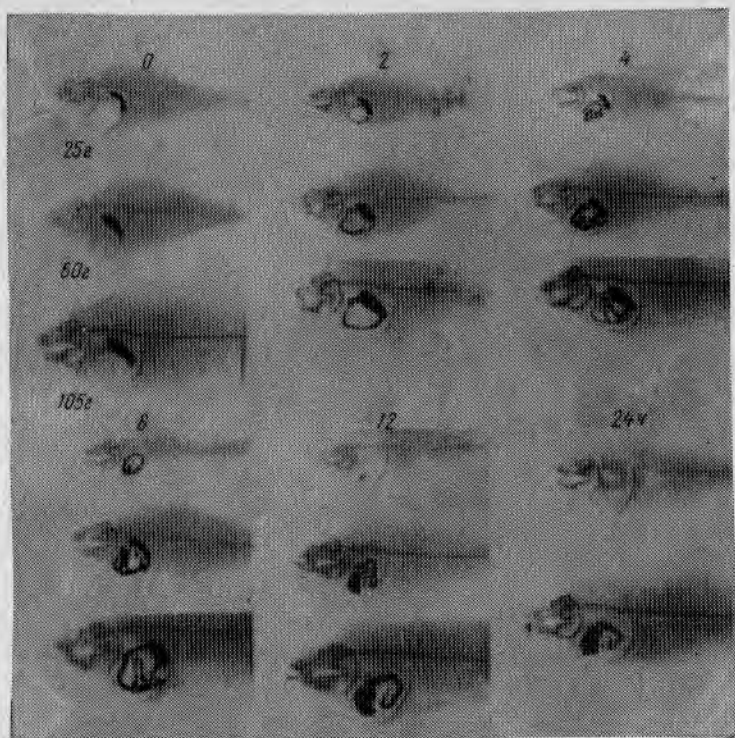


Рис. 5. Рентгенограммы *Limanda limanda*, рацион которой составлял 1% веса тела при температуре 16°C. Вес рыб составлял 25, 60 и 105 г. Рентгенограммы сделаны спустя 0, 2, 4, 6, 12 и 24 ч после потребления пищи. Отчетливо видна задержка опорожнения желудка и кишечника с увеличением размеров рыб (Jobling et al., 1977)

Рис. 6. Зависимость между весом рыб, объемом потребляемой пищи (в % веса тела) и временем опорожнения желудка у *Limanda limanda* при 16°C. Снижение относительной скорости пищеварения с увеличением размеров показывает, что при питании с определенными интервалами (например, ежедневно) более крупные рыбы должны потреблять относительно меньше пищи. Добровольное потребление пищи (в г) будет пропорционально весу тела в степени 0,5 (Jobling et al., 1977)

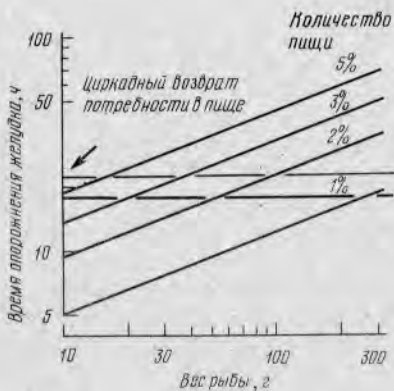


Таблица V. Значения экспоненты в зависимости от объема потребленной пищи, равного произведению  $a$  на вес рыбы в степени  $b$  для свободно питающихся рыб

Вид	$b$	Источник
Petromyzon marinus (пескоройки)	0,72 (лето) 0,84 (зима)	Moore and Beamish, 1973 То же
Salvelinus fontinalis	0,91	Baldwin, 1956
Salmo trutta	0,75	Elliott, 1975
Oncorhynchus nerka	0,75 (одноразовое питание)	Brett, 1971
То же	0,65 (многоразовое питание)	
Megalops cyprinoides	0,71	Pandian, 1967
Micropterus salmoides	0,47	Niimi and Beamish, 1975
Navodon modestus	0,52	Suzuki, 1976
Ophiocephalus punctatus	0,76	Gerald, 1973
Blennius pholis	0,38	Wallace, 1973
То же	1,00	Grawford and Grove (неопубликованные данные)
Trachurus japonicus	0,56	Hotta and Nakashima, 1968

### 3. Тип и характер пищи

Следующей переменной величиной, в значительной степени определяющей скорость опорожнения желудка, является тип заглатываемой рыбой пищи. Джоунс (1974) установил, что тресковые рыбы переваривают различные пищевые объекты (после соответствующей задержки) при температуре 12°C со следующей скоростью: Nereis/Nephtys — 0,31 г/ч, мышцы Pollachius — 0,26 г/ч, Crangon — 0,19 г/ч. Эллиот (1972) обнаружил, что пресноводная кумжа на 90% завершает переваривание гаммарид или олигохет при температуре 12°C за 22 ч, в то время как переваривание Protonemura, Hydropsyche и Tenebrio происходит дольше (соответственно 26, 30 и 49,5 ч). Сходные наблюдения были проведены на радужной форели Реймерсом (Reimers, 1957), который обнаружил, что Helodrilus переваривается быстрее, чем Gammarus или Arctopsyche (12, 13 и 16 ч соответственно), при 10°C и при скормливания рыбам размером 12,4—20,0 см дозами по 0,5 г. Уменьшение скорости опорожнения желудка при потреблении менее удобоваримых пищевых объектов отмечали Пандиан (1967) у Megalops, потреблявшего Gambusia и Metapenaeus; А. Ф. Карпевич и Е. Н. Бокова (1936, 1937) у трески, потреблявшей сельдь и Gammarus; Вестерн (Western, 1971) у Cottus и Enophrus, потреблявших Tubifex, Calliphora или полужидкую пищу; Ю. С. Решетников с коллегами (1972) у Lutianus, потреблявших Jenkinsia или Harengula; Ренад и Кевалрамани (Renade and Kewalramani, 1967) у Labeo, Cirrhina, Catla, потреблявших различные водоросли, растительный детрит и зоопланктон; Кионка и Уинделл (Kionka and Windell, 1972) у Salmo, содержащихся на разных рационах. Удобоваримость пищи влияет не только на скорость ее переваривания в желудке (в г/ч), но и может определять время после заглатывания, спустя которое начнется уменьшение веса пищи в желудке. Джоунс (1974) обнаружил, что Merlangus или

*Melanogrammus* начинают переваривать *Mytilus* без раковин почти немедленно, но для переваривания такой пищи, как *Ophiopholis*, крупных ракообразных или *Centropotus*, требуется до 10, 20 и 25 ч соответственно до того как начнется уменьшение веса этих организмов. Хотя во многих случаях замедление переваривания кормовых объектов может быть связано с их толстой или плохо переваримой оболочкой (например, у личинок веснянок), Уинделл (1967) предположил, что присутствие в пище жира может замедлять опорожнение желудка, возможно, в результате высвобождения из кишечных стенок гормона, подобного энтерогаstrону, который у млекопитающих ингибирует движения желудка (Hunt and Knox, 1968). Рационы с повышенным содержанием жира явно замедляют опорожнение желудка у радужной форели (Windell et al., 1969). Наконец, Свенсон и Смит (Swenson and Smith, 1973) обнаружили, что при скормливании судаку *Stizostedion* одинаковых по объему, но состоящих из более мелких или более крупных кормовых объектов рационов при одинаковой температуре скорость опорожнения желудка была большей в первом случае (использовали *Pimephalis*).

Проблема измерения скоростей опорожнения желудков у рыб осложнилась в связи с наблюдениями Уинделла (1966), Свенсона и Смита (1973), которые показали, что у подопытных рыб, которых кормили принудительно, скорость эвакуации пищи из желудка была ниже, чем у рыб, питавшихся добровольно. Гораздо более важными, однако, представляются сведения о том, что у рыб, голодавших некоторое время перед экспериментальным кормлением, наблюдалось более медленное опорожнение желудка по сравнению с теми особями, которые питались постоянно (Kariya and Takahashi, 1969; Ishiwata, 1969; Tyler, 1970; Brett, 1971; Jones, 1974); такие же данные получены и для личинок рыб (Laurence, 1971; Blaxter and Holliday, 1963; Rosenthal and Paffenhöfer, 1972; Nobel, 1973). Скорость переваривания у предварительно голодавших рыб составляет обычно 50—68% той, которая наблюдается у активно питавшихся особей. В ходе исследований по изучению интенсивности питания тилапии, потреблявшей сине-зеленые водоросли, Мориарти и Мориарти (1973 а) нашли, что скорость опорожнения желудков во время питания была выше наблюдавшейся после его окончания. Эти данные показывают трудности использования данных лабораторных опытов по перевариванию для оценки скорости питания рыб в природных условиях (Healey, 1971).

#### Д. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При проведении экспериментов по изучению скорости переваривания пищи у рыб (для расчислений суточных потребностей в пище в естественных условиях, определения зависимости между скоростью опорожнения желудка и появлением потребности в пище у культивируемых видов или для изучения физиологического контроля за сокращениями желудков *in vivo*) необходимо учитывать также некоторые сопутствующие факторы и регистрировать их наряду с результатами опытов.

1. Температура, при которой проводятся наблюдения, и предшествующие опыту условия содержания рыб.

2. Частота питания или продолжительность содержания рыб без корма до начала экспериментов, так как от этого зависит объем потребляемой при свободном питании пищи.

3. Объем потребляемой рыбами пищи в виде абсолютных значений сырого и сухого веса и в виде отношения его к весу тела (в%).

4. Биохимический состав пищи, включая калорийность единицы сухого веса перевариваемой пищи как на стадии ее потребления, так и на последующих стадиях процесса переваривания.

5. Характер питания — принудительное или добровольное; необходимо также упоминать, подвергаются ли рыбы стрессовым воздействиям со стороны человека в период проведения эксперимента (например, если несколько раз проводится рентгенография).

6. Длина и вес исследуемых рыб.

Возможно, что и другие факторы, упомянутые в настоящем обзоре, могут влиять на процесс опорожнения желудка. Стадия половой зрелости, продолжительность светлого времени суток, наличие паразитов, плотность посадки рыб — все эти факторы могут изменять характер сокращения желудка. Многие результаты, представленные в упрощенной форме в табл. II, взяты из работ, в которых факторы 1—6 не контролировались в полной мере. В более поздних работах (например, Elliott, 1972; Steigenberger and Larkin, 1974) используется факторный анализ для выявления факторов, влияющих на скорость опорожнения желудка.

Часто утверждается, что появление потребности в пище тесно связано с временем, необходимым для опорожнения желудка. Уор (Ware, 1972), например, определял степень сытости у только что выловленных рыб по относительной степени заполненности их желудков. Магнусон (Magnuson, 1969), Бретт (Brett, 1971) и Эллиот (Elliott, 1975) в своих работах отмечали, что потребность в пище у рыб возникает до того, как желудок полностью опорожнится. Однако наблюдения Тюгендхета (Tugendhat, 1960) и Бьюкема (Beukema, 1968) наводят на мысль, что степень опорожнения желудка сама по себе не влияет на количество заглатываемой пищи. Колюшки *Gasterosteus* с пустыми желудками потребляют больше пищи и с большей скоростью, если перед этим они длительное время оставались без пищи. Эллиот (1975) обнаружил, что форель определенного размера потребляет больше корма при повышенной температуре. Розин и Майер (Rozin and Mayer, 1961, 1964) нашли, что золотые рыбки (*Carassius*) питаются постоянно, но потребляют больше пищи за сутки, если она смешана с каолином. К аналогичному выводу пришли Ли и Патнем (Lee and Putnam 1973), проводя исследования на радужной форели. Гроув с сотрудниками (Grove et al., 1978) в опытах на *Salmo gairdneri* попытался объяснить этот феномен. Как показано на рис. 7, радужная форель при круглосуточном освещении питалась с регулярной периодичностью, аналогичной той, которую описал Адрон с сотрудниками (Adron et al., 1973). Данные о потреблении пищи рыбами были представлены в виде периодограмм и подвергнуты анализу, который показал, что при смешивании пищи с каолином периоды между потреблением пищи у рыб последовательно сокращаются, в результате чего общее количество потребляемой за сутки пищи увеличивается. Адрон с сотрудниками (1973) предположил, что периодичность питания

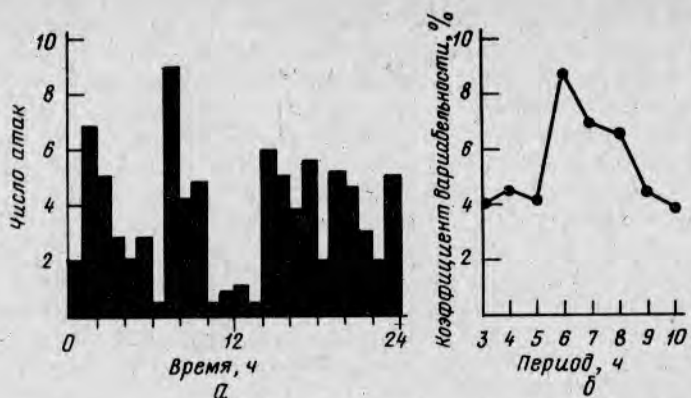


Рис. 7. (а) Включение кормушек группой особей *Salmo gairdneri* весом по 60 г на протяжении 24-часового периода в условиях постоянного освещения при 18°С. (б) Периодограммный анализ результатов, представленных на а (Williams and Naylor, 1967), показывает, что потребность в пище у форели возникает с шестичасовыми интервалами (Grove et al., 1978)

определяется скоростью опорожнения желудка. Было предпринято рентгенографическое исследование, чтобы выяснить, сокращает ли разбавление пищи каолином время, требуемое для опорожнения желудка. Данные о времени опорожнения желудка, представленные в табл. VI, явно показывают, что дело обстоит именно так. Механизм, обуславливающий увеличение подвижности желудка, неизвестен, но может быть связан либо с пониженной выработкой интерогастрона кишечником, либо с изменением возбудимости наружных нервов, подходящих к желудку.

Таблица VI. Калорийность пищи радужной форели (контроль за потребностью в пище по изменениям подвижности желудка)\*

Экспериментальный корм	Калорийность пищи, кал/г	Среднесуточное потребление пищи, кал/100 г	Средний интервал между потреблением пищи, ч	Среднее время опорожнения желудка, ч
Гранулированный форелевый корм (100%)	4,78	11,3	6	15
75% корма + 25% каолина	4,20	15,9	5	14,5
67% корма + 33% каолина	3,23	15,0	5	11,8
50% корма + 50% каолина	2,18	13,1	4	10

\* Рыбы получали корм из автоматических кормушек в условиях круглосуточного освещения при 18°С. Каждую неделю контрольный гранулированный корм заменяли тем же кормом с добавками каолина и данные по активности питания подвергали периодограммному анализу для определения времени появления потребности в пище в последующие семь дней. Отдельные группы рыб содержали на тех же рационах и обследовали с помощью рентгенографии для определения времени полного опорожнения желудков. Следует отметить, что желудок опорожнялся быстрее, когда рыбы получали корм с каолином и потребность в пище появлялась раньше, причем, если кривая опорожнения желудка экспоненциальна, потребность в пище возникала тогда, когда желудок был уже на 70—90% свободен от предыдущей порции пищи (Grove et al., 1978).

Эффективность пищеварения. Паппас с сотрудниками (Pappas et al., 1973) добавлял 0,37% окиси хрома в рационы, скармливаемые канальным сомиком, и наблюдали резорбцию компонентов пищи (жира, белка и углеводов) относительно инертного маркера в процессе нахождения пищи в желудке. Около 50% этих компонентов резорбируется до того, как пища поступает в кишечник, хотя осталось неясным, подвергаются ли эти компоненты абсорбции в желудке или они поступают в растворенном виде в кишечник для ассимиляции. Бимиш (1972) показал, что белок в желудке *Micropterus* переводится в растворимое состояние в относительно больших количествах, чем жиры, которые перевариваются в кишечнике до того, как они ассимилируются. Степень переваривания белка у рыб очень высокая; более 85% белка, как правило, ассимилируется, пока в потребленной пище не начнется окисление жиров (Nose and Toyama, 1966). Смит и Лейн (Smith and Lane, 1971) сообщили, что ассимиляция белка у лососевых рыб замедляется, если в пищу вводится  $\alpha$ -целлюлоза. Увеличение относительного содержания углеводов или уменьшение абсолютного содержания белка в рационах, как отмечалось, замедляет ассимиляцию белка, но механизмы этого явления не объяснены (Nose, 1967). Ноус (1967) показал, что это замедление ассимиляции связано с тем, что в предшествующих работах не учитывалось выведение с фекалиями метаболического азота, уровень которого при биохимических определениях становится существенным лишь при низком содержании белка в рационах. Действительное снижение ассимиляции белка было выявлено Ноусом в случае скармливания радужной форели яичного альбумина, который содержал трипсин — ингибитор. В работе Инабы с сотрудниками (Inaba et al., 1962) убедительно показано, что белок китовых мышц или соевые белки хуже перевариваются рыбами, чем белки белых мышц рыб, но для выяснения основных причин этих различий необходимы дальнейшие исследования.

## VII. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОДВИЖНОСТИ ЖЕЛУДОЧНО-КИШЕЧНОГО ТРАКТА РЫБ

### А. ВВЕДЕНИЕ

#### 1. Возбуждение гладких мышц желудочно-кишечного тракта

Наше понимание мышечной активности желудочно-кишечного тракта различных видов рыб основано на сравнениях с высшими позвоночными. Основными сократительными элементами мышечной оболочки являются гексагонально расположенные гладкие мышечные клетки (Bennett and Burnstock, 1968). Клетки взаимодействуют друг с другом с помощью электронов таким образом, что координированные сокращения миогенов, не зависящие от нервной системы, могут возникать в ответ на растяжение как результат потока ионов  $\text{Ca}^{2+}$  через их мембрану. В самом кишечнике ритмические миогенные сокращения кольцевых мышц временно разделяют его на ряд сегментов для облегчения перемешивания содержимого в полости. На эту активность накладываются

перистальтические процессы, зависящие от ганглиозных клеток нервных сплетений в кишечных стенках и обычно проявляющиеся в виде волнообразных расслаблений и сжатий вдоль кишечника в направлении анального отверстия. Комбинация этих двух процессов (сегментации и перистальтики) может вызывать медленное перемещение сегментов кишечника из стороны в сторону (маятникообразные движения).

## 2. Участки действия фармакологических препаратов

Из-за трудностей разделения роли мышечных и нервных клеток в подвижности желудочно-кишечного тракта большинство исследователей при изучении нейрогенных компонентов используют фармакологические препараты, воздействующие, как считается, на рецепторные участки в тканях, с которыми, как известно, взаимодействуют нейромедиаторы. Этот подход имеет свои трудности, так как лишь немногие препараты являются специфическими и могут считаться селективными только в определенных дозах (Daniel, 1968), которые необходимо определять для каждой отдельной ткани. Принято называть нервные клетки, регулярно выделяющие медиаторы (например, ацетилхолин, норадреналин), холинэргическими и адренэргическими, а рецепторы, на которые они действуют, — холиноцепторами и адреноцепторами. Когда медиатор или сходные с ним молекулы (агонисты) занимают рецепторы тканей, возникает пропорциональная концентрации агониста реакция. Можно построить кривую зависимости реакции от дозы; доза, вызывающая 50% максимальной реакции, является мерой средства агониста на данном участке (Ariens and Van Rossum, 1957). Сходные молекулы, занимающие рецепторные участки и не вызывающие реакции, могут связываться с агонистами обратимо или необратимо путем химического взаимодействия с рецептором. Блокирующее действие обратимых антагонистов может быть преодолено увеличением концентрации агонистов и представлено в виде параллельного сдвига кривой зависимости доза — реакция вправо. Мерой средства антагониста является наблюдаемый

Рис. 8. Анализ действия фармакологических веществ *in vitro* на продольные мышцы желудка морской камбалы на препаратах Магнуса. (а) Зависимые от дозы сокращения вызваны только ацетилхолином. Контроль ЭД<sub>50</sub> =  $2 \cdot 10^{-8}$  М ( $pD_2 = 7,7$ ). Добавление в ванночку с препаратом атропина в количестве  $3,5 \cdot 10^{-x}$  М вызывает параллельный сдвиг кривой зависимости от дозы, пропорциональный дозе атропина: на кривой  $1x = 9$ , на кривой  $2x = 8$ , на кривой  $3x = 7$ . Концентрация атропина, для которой контрольная доза ацетилхолина должна быть удвоена в целях получения контрольной реакции, составляет  $1,6 \cdot 10^{-9}$  М ( $pA_2 = 8,8$ ). (б) Сходное исследование с использованием 5-гидроксиทริปтамина в качестве стимулятора, который дает контрольную ЭД<sub>50</sub> =  $4 \times 10^{-9}$  М (откуда  $pD_2 = 7,4$ ). Атропин при использованных в данном случае дозах действует конкурентно. Концентрация атропина, необходимая для снижения контрольного эффекта в 2 раза, равна  $1,2 \times 10^{-9}$  М (откуда  $pD_2 = 7,9$ ) (Edwards, 1972b, *Comp. Gen. Pharmacol.* 3, 345—358)



**Таблица VII.** Участки действия и названия фармакологических веществ, применяемых для анализа подвижности желудочно-кишечного тракта рыб

Рецептор (действие)	Агонист	Антагонист
1. Мускариновый; холино-рецептор на гладких мышцах	Ацетилхолин Пилокарпин Карбахол Метакол	Атропин Гиосцин
2. «Никотиновый»; холино-рецептор на нейронах	Ацетилхолин Карбахол 1,1-диметил-4-фенилпиперазольный Ацетилхолин	Никотин d-тубокурарин Гексаметоний Мекамиламин d-тубокурарин
3. «Никотиновый»; холино-рецептор на поперечно-полосатых мышцах	Ацетилхолин	
4. Адреноцепторы		
α	Фенилэфрин Адреналин Норадреналин	Феноксibenзамин Фентоламин Дигидроэрготамин Пипероксан Иохимбин Пропранолол Бутоксамин
β	Изопреналин Адреналин Норадреналин	
5. Триптаминоцепторы «дибенаминового типа» D	5-гидрокситриптамин	Метилсергид Дизитиламид-2-бромолизергиновой кислоты Феноксibenзамин Эрготамин
6. Пуриноцептор	Аденозинтрифосфат	
7. Гистамин-рецептор (H <sub>1</sub> )	Гистамин	Мепирамин
8. Ингибитор холинэстеразы	Эзерин	
9. Блокирование нейронов всех нервов холинэргических нервов адренэргических нервов	Тетродотоксин, прокаин Морфин, гемихолиний Резерпин, бретилий, гуанэтидин	

сдвиг кривой зависимости доза — реакция при определенной концентрации антагониста. Неконкурентный и необратимый антагонизм обычно выявляется как непреодолимое блокирование, сопровождаемое уменьшением наклона кривой зависимости доза — реакция (см., например, Guimaraes, 1969). Примеры таких зависимостей приведены на рис. 8. В табл. VII представлены обычно используемые в исследованиях двигательной активности желудочно-кишечного тракта фармакологические препараты и рецепторы, на которые они действуют.

### 3. Интрамуральные нейроны

Для активации нейронов в стенках кишечника обычно применяют два основных метода. Многие исследователи использовали в своих экспериментах метод Тренделенберга (1917), в соответствии с которым

растяжение стенки кишечника *in vitro* стимулирует активность. Для изучения стимулирующего влияния на неактивных препаратах сегмент кишечника просто подвешивают в ванночке при минимальном растяжении (препарат Магнуса). Второй метод, который можно использовать при работе с препаратами Тренделенберга или Магнуса, — это стимуляция внутренних нейронов с помощью электродов, помещаемых в ванночку вблизи (стимуляция электрическим полем) или на каждой стороне (трансмуральная стимуляция) кишечной стенки. Для предотвращения прямой активации мышечных клеток частота электростимуляции должна составлять от 1 до 50 Гц, а продолжительность импульса — на более 1 мс. Помимо регистрации механических мышечных реакций (рычаги, измерение натяжения, датчики давления) можно проследить за изменениями мышечного мембранного потенциала, используя метод сахарозного мостика (Campbell and Burnstock, 1968; Ito and Kuriyama, 1971). Использование последнего метода показывает, что в препаратах с низким тонусом непосредственная электростимуляция может вызвать возбуждение в стенках кишечника тормозных нейронов, которые гиперполяризуют мембраны мышечных клеток без явной релаксации. После прекращения действия стимула клетки реполяризуются и в них может быть превышен потенциал покоя, что приводит к спонтанной электрической активности и к «возвратным сокращениям». Это явление привело к новой интерпретации (Burnstock, 1969; Campbell and Burnstock, 1968) результатов, полученных в более ранних исследованиях подвижности желудочно-кишечного тракта рыб. Ранее считалось, что блуждающий нерв стимулирует подвижность желудка, в то время как в настоящее время полагают, что у большинства рыб этот нерв оказывает ингибирующее действие. Было высказано предположение, что интрамуральные нейроны, которые возбуждают или ингибируют гладкие мышцы, выделяя пуриnergический медиатор, возможно, аденозинтрифосфат имеются во внутренних органах позвоночных (Burnstock, 1972; Burnstock et al., 1970, 1972).

#### 4. Экстрамуральные нейроны

Экстрамуральные нервы кишечника рыб относятся к вегетативной нервной системе. В соответствии с упрощенной характеристикой этой системы у млекопитающих, данной Ленгли (Langley, 1921) «парасимпатически» нервные тракты от краниосокральной области иннервируют интрамуральные нейроны кишечной стенки через блуждающий и тазовый нервы. «Симпатическое» ответвление в торако-люмбарной области иннервирует ганглиозные клетки в симпатической цепи. И в симпатической, и в парасимпатической системах преганглионарные мягкотные холинэргические нервы отходят от центральной нервной системы. Постганглионарные парасимпатические нейроны являются холинэргическими. Активность парасимпатической нервной системы усиливает подвижность желудочно-кишечного тракта, в то время как раздражение симпатической системы оказывает ингибирующее воздействие.

В настоящее время очевидно, что предложенная выше модель влияния парасимпатических и симпатических нервов на подвижность желудочно-кишечного тракта не всегда подтверждается. Волокна блуждающего нерва могут активировать и холинэргические, и пуринаэргические интрамуральные нейроны. Блуждающий нерв может объединяться с постганглионарными аксонами (адренэргическими или холинэргическими) симпатической системы или непосредственно иметь преганглионарные холинэргические волокна, идущие вдоль близлежащего подходящего «симпатического» тракта. Постганглионарные адренэргические нервы «симпатической» системы могут осуществлять не прямую иннервацию мышц кишечника, а обвивать ганглиозные клетки, расположенные в его стенках (Campbell, 1970 a, b). Эти выводы, полученные для высших позвоночных, вероятно, осложняют и исследования на рыбах.

## Б. КРУГЛОРОТЫЕ

Сведения о подвижности кишечника миксин и миног относительно малочисленны. Мышцы кишечника обеих групп круглоротых развиты слабо, и пища может продвигаться только путем сжатия мускулатуры тела. Фандж (Fänge, 1962) и Барнсток (Burnstock, 1969) установили, что кишечник миксин сжимается под воздействием ацетилхолина (концентрация  $10^{-8}$ — $10^{-5}$  г/мл) и расслабляется под воздействием адреналина (концентрация  $10^{-7}$ — $10^{-5}$  г/мл) и атропина. У миног перистальтика прямой кишки вызывается 5-гидрокситриптамином в концентрации  $10^{-4}$  г/мл.

У миксины *Muxine glutinosa* две кишечные ветви блуждающего нерва объединяются дорзально по отношению к кишечнику с образованием непарной сходящей с нервом структуры (*gamus impar*), в которой содержатся многочисленные ганглиозные клетки. Здесь же присутствуют холинэргические и адренэргические нейроны (Fänge and Johnels, 1958; Hallbäck, 1973; Fänge et al., 1963). Патерсон и Феир (Patterson and Fair, 1933) обнаружили, что раздражение блуждающего нерва вызывает некоторое расслабление кишечника. Эйлер и Фандж (von Euler and Fänge, 1961) выявили наличие в кишечнике миксины катехоламинов, а Хонма (Honma, 1970), используя флуоресцентный гистологический метод Фалька и Оумана (Falck and Owman, 1965), показал, что в кишечном сплетении у *Lampetra japonica* и *L. planeri* присутствуют адренэргические нейроны и нервные окончания, которые предположительно являются посредниками ингибирования. В стенках кишечника миксин и миног помимо адренэргических, по-видимому, присутствуют и пуринаэргические нервы, которые участвуют в координации перистальтики и, как полагают, иннервируются нервными волокнами, принадлежащими блуждающему нерву.

Сравнительно недавно Баумгартен с сотрудниками (Baumgarten et al., 1973) провел широкое изучение моноаминэргических нейронов кишечной стенки миноги *Lampetra fluviatilis* с использованием методов флуоресцентной гистохимии, микроспектрофлуориметрии, хроматографии и электронной микроскопии. В подслизистой оболочке в передней и средней частях кишечника были выявлены флуоресцирующие зеленым светом нервные клетки, оказывающие ингибирующее воздействие на

движения кишечника и содержащие такие основные катехоламины, как допамин или норадреналин. В подслизистой оболочке было обнаружено обширное сплетение триптаминэргических аксонов и клеточных тел, которые связаны с подсерозным сплетением, содержащим нервные окончания.

Высказано предположение, что высвобождаемый этими нервными окончаниями медиатор 5-гидрокситриптамин вызывает перистальтику кишечника. Вместе с тем указывается, что подобные интрамуральные нейроны не обнаружены в кишечных стенках у более высокоорганизованных позвоночных.

## В. ПЛАСТИНОЖАБЕРНЫЕ РЫБЫ

Подвижность желудочно-кишечного тракта пластиножаберных рыб изучена относительно мало по сравнению с лучеперыми рыбами. В ранних работах Лутца (Lutz, 1931), Николса (Nicholls, 1933) и Дрейера (Dreyer, 1949) утверждалось, что все части кишечника пластиножаберных рыб сокращаются под действием ацетилхолина и пилокарпина. Иногда сокращение кишечника вызывается адреналином (Babkin et al., 1935 a, b; Dreyer, 1949; Young, 1933), но, как считает Николс (Nicholls, 1933), лишь при низких дозах этого медиатора. Ингибирующее действие адреналина было отмечено также для прямой кишки акулы (Lutz, 1931) и кишечника ската (von Euler and Östlund, 1957). Для окончательного заключения о действии адреналина на отдельные участки кишечника различных видов пластиножаберных рыб необходимы более детальные исследования. Мур и Хиатт (Moore and Hyatt, 1967) проверили действие адреналина на пластиножаберных рыб. В качестве объекта исследования они выбрали колючую акулу *Squalus acanthias*, особям которой вводили *in vivo* специальные внутрикишечные капсулы для регистрации сокращений. Инъекции адреналина вызывали явные сокращения, которые, по мнению исследователей, возникают при действии медиатора на  $\alpha$ - или  $\beta$ -адреноцепторы. Однако было обнаружено, что введение блокирующих агентов  $\alpha$ -(феноксibenзамин) и  $\beta$ -адреноцепторов (пропранолол) не снимает воздействие адреналина. В ходе дальнейших исследований было проверено действие других симпатомиметических аминов на  $\alpha$ - и  $\beta$ -рецепторы других позвоночных. Как ни странно изопреналин, допамин или норадреналин не оказывали влияния на сокращения желудка у контрольных рыб. Фенилэфрин оказался в этом смысле более эффективным, но при использовании феноксibenзамина, который у большинства позвоночных является сильнодействующим антагонистом фенилэфрина, на  $\alpha$ -адреноцепторах не удалось получить антагонистической реакции. Далее обнаружилось, что аминофиллин устраняет вызванные адреналином сокращения и влияние адреналина после введения аминофиллина снимается очень быстро. Был сделан вывод, что адреналин не оказывает ингибирующего действия на гладкие мышцы желудочно-кишечного тракта колючей акулы. Стимулирующее действие первой опытной дозы зависит не от обычных адреноцепторов клеточной мембраны, а от увеличения скорости гликогенолиза, связанного, по-видимому, с возрастанием темпов образования внутриклеточного циклического

аденозинмонофосфата (АМФ). Однако возникающая в ответ на первое введение адреналина внутриклеточная активность гиперполяризует мышечные мембраны, подавляя таким образом реакции при последующих введениях адреналина. Несомненно, что это аномальное воздействие адреналина должно быть исследовано на других видах рыб. Из изложенного выше не следует, что адrenoцепторы пластиножаберных рыб непременно отличаются от адrenoцепторов других позвоночных, так как Нилссон с сотрудниками (Nilsson et al., 1975) показал, что  $\alpha$ -адrenoцепторы в препаратах селезенки и артериальных сосудов акул *Squalus* и *Scyliorhinus* имеют свойства, сходные со свойствами этих рецепторов у рыб и других более высокоорганизованных животных.

Д. М. Гзгзян и М. М. Кузина (Gzgzayan and Kuzina, 1973) исследовали спонтанные перистальтические сокращения желудка ската *Dasyatis pastinaca*. У этого вида не выявлено чередования периодов активности и покоя желудка, свойственного пустым желудкам млекопитающих. Сокращения желудка ската усиливаются при инъекции холиномиметиков (карбахол, пилокарпин), но атропин не оказывал сильного ингибирующего воздействия на спонтанные сокращения. Это свидетельствует о том, что холинэргические нервы могут выполнять координирующие функции в желудочно-кишечной перистальтике, но, как у костистых рыб (см. ниже), миогенные сокращения могут иметь важное значение в ритмических сокращениях стенок кишечника пластиножаберных рыб. В желудке и кишечнике пластиножаберных рыб имеются нервные сплетения в мышечных и подслизистых слоях (Nicol, 1952).

Пищеварительный канал акул и скатов иннервируется блуждающим и чревным нервами. Считается, что волокна блуждающего нерва являются адренэргическими (Fänge and Hanson, 1973). Кемпбелл и Барнсток (Campbell and Burnstock, 1968), изучая опубликованные данные о влиянии раздражения блуждающего нерва на желудочно-кишечную активность, пришли к выводу, что блуждающий нерв оказывает влияние лишь на желудок и проксимальный отдел кишечника и влияние этого нерва ингибирующее. Ранее сделанные выводы о том, что блуждающий нерв возбуждает сокращения, объяснялись наличием продолжительного латентного периода сокращения, напоминающего «возвратные сокращения», описанные выше. Кемпбелл (Campbell, 1975) обнаружил, что постоянная спонтанная активность у *Scyliorhinus canicula*, регистрируемая путем введения внутрь желудка капсулы, исчезает при электрическом раздражении внутричерепных корешков блуждающего нерва. Он наблюдал также стимулирующее воздействие блуждающего нерва на поперечнополосатые мышцы пищевода. По аналогии с другими позвоночными Барнсток (Burnstock, 1969) предположил, что, по крайней мере, часть реакций торможения в ответ на раздражение блуждающего нерва зависит от наличия в стенках желудка ингибирующих неадренэргических нейронов. Влияние симпатических нервов на подвижность желудочно-кишечного тракта пластиножаберных рыб также до сих пор неясно.

Барнсток (1969) на основании анализа ранее опубликованных работ пришел к выводу, что к желудку и кишечнику пластиножаберных рыб подходят как холинэргические возбуждающие, так и адренэргические ингибирующие нервные волокна.

## Г. КОСТИСТЫЕ РЫБЫ

Наиболее широко исследования подвижности желудочно-кишечного тракта проводились на костистых рыбах. Симпатическая система у костистых рыб, как у более высокоорганизованных позвоночных, состоит из двух ганглионарных цепочек, которые идут вдоль тела рыб и входят в голову, достигая тройничного нерва (V пара). Пищевод и желудок иннервируются многочисленными волокнами блуждающего нерва, в то время как у многих безжелудочных рыб, включая карповых, влияние блуждающего нерва распространяется на кишечник. Однако у безжелудочных камбаловых (*Rhombosolea* и *Ammotretis*) нервные волокна блуждающего нерва не распространяются дальше пищевода (Grove and Campbell, неопубликованные данные). Желудок и кишечник костистых рыб иннервируется волокнами чревного нерва, которые отходят от симпатического ганглия нескольких первых спинальных сегментов. В кишечнике линия (Tinsa) находятся поперечнополосатые и гладкие мышцы, иннервируемые блуждающим нервом (Ohnesorge and Rehberg, 1963). Только гладкая мускулатура участвует в перистальтике кишечника. Результаты фармакологических исследований показали, что перистальтика происходит благодаря рефлекторному вовлечению интрамуральных нейронов (Ohnesorge and Rauch, 1968). Симпатические нервы, идущие к прямой кишке, были описаны для кумжи (*Salmo trutta*) (Burnstock, 1958 a, b). Кишечная ветвь блуждающего нерва, вероятно, включает симпатические волокна из ганглионарных цепочек, и поэтому правильнее называть ее вагосимпатическим нервным стволом (Young, 1931).

### 1. Анализ рецепторов желудочно-кишечного тракта

Пока проведено лишь очень мало исследований с применением анализа кривых зависимости доза — реакция для оценки средств специфических рецепторов, расположенных на мышечных и нервных клетках желудочно-кишечного тракта, молекулам антагонистов. В табл. VII приведена большая часть опубликованных в настоящее время для костистых рыб данных. Как правило, холиновые эфиры и 5-гидрокситриптамин вызывают сокращения мышечных слоев, в то время как симпатомиметические амины приводят к расслаблению пищеварительного тракта или ингибируют спонтанную активность. Проблемы, возникающие при определении участков действия фармакологических веществ, которые как предполагается, у рыб действуют, как и у млекопитающих, и их особенности, связаны со сложным строением кишечной стенки.

Ацетилхолин, по-видимому, является непосредственным стимулятором мускариновых рецепторов большей части мускулатуры кишечника, в то время как атропин является наиболее сильнодействующим ингибитором его активности (*Salmo trutta*; Burnstock, 1958 a, b; *Gadus morhua*; Nilsson and Fänge, 1969; *Carassius auratus*; Ito and Kuriyama, 1971; Saito, 1973; *Pleuronectes platessa*; Edwards 1972 b; Goddard, 1975; *Blennius*, *Muoxocephalus*; Grove et al., 1974). Ацетилхолин влияет и на никотиновые рецепторы различных нейронов в кишечных сплетениях, а высокие дозы атропина, использованные при исследованиях на треске и карасе, могут с тем же успехом блокировать это влияние ацетил-

холина. В тех случаях, когда анализировалась зависимость доза — реакция, было выявлено, что  $pA_2$  атропина находится в диапазоне от 8,2 до 9,4. Концентрация атропина  $10^{-7}$  г/мл или ниже достаточна для снятия мускаринового эффекта ацетилхолина без заметного побочного действия (Edwards, 1972 b; Goddard, 1975; Grove et al., 1974). Нет никакого сомнения в том, что создаваемый ацетилхолином эффект у карася вовлечены и интрамуральные ганглионарные клетки. Сайто (Saito, 1973) предположил, что весь механический эффект, вызываемый ацетилхолином в кишечнике (концентрация  $10^{-6}$  г/мл), не является следствием непосредственного влияния этого фармакологического вещества. Он связывал это с тем, что тетродотоксин ( $10^{-8}$  г/мл), который нарушает проводимость аксонов, блокируя натриевые каналы в мембране нейронов, снимает все влияние ацетилхолина. Сайто выявил наличие периода кратковременного сокращения волокон поперечнополосатых мышц с последующим более продолжительным сокращением гладких мышц в ответ на введение фармакологического вещества. После введения атропина ( $10^{-6}$  г/мл) для ослабления реакции холинэргических возбудительных клеток наблюдалась релаксация кишечного препарата. Чувствительность этого препарата к тетродотоксину свидетельствует о наличии в кишечнике тормозящих нейронов, активируемых преганглионарными холинэргическими волокнами. Диметилфенилпиперазиний (ДМФП) ( $10^{-6}$  г/мл), который также вызывает кратковременное возбуждение ганглионарных клеток у млекопитающих, оказывает сходное с ацетилхолином воздействие. В противоположность данным Сайто, более ранние исследования, проведенные Ито и Куриямой (Ito and Kuriyama, 1971) на серебряном карасе, показали, что возбуждение, вызванное введением ацетилхолина, остается и после введения тетродотоксина. Они предположили, что ацетилхолин, по крайней мере, частично участвует в стимуляции активности мышечных клеток. *d*-Тубокурарин ( $10^{-6}$  г/мл) снимает влияние ацетилхолина на поперечнополосатые мышцы карася (Saito, 1973) и линя (Mahn, 1898). Гексаметоний, который у млекопитающих является относительно сильнодействующим «никотиновым» блокирующим агентом, широко используется при работах с рыбами, хотя и обладает меньшей специфичностью действия у этих позвоночных. Эдвардс (Edwards, 1972 b) нашел, что это вещество является неконкурентным антагонистом стимуляции ацетилхолином и другими холиновыми эфирами ( $pD'_2 = 3,1 \div 4,4$ ), а также 5-гидрокситриптамином ( $pD_2 = 3,9$ ) подвижности желудка камбалы. Позднее Стивенсон и Гроув (Stevenson and Grove, 1977) обнаружили, что помимо тетродотоксина ( $10^{-7}$  г/мл) прямое мускариновое действие холиновых эфиров блокируется гексаметонием ( $10^{-4} - 10^{-3}$  г/мл), но не мекамиламином ( $10^{-3}$  г/мл). К сожалению, гексаметоний использовали многие исследователи при анализе функций желудочно-кишечного тракта костистых рыб. В некоторых случаях при изучении перистальтики и экстрамуральных нервов у рыб (эти работы будут рассмотрены ниже) часто в качестве «избирательных» никотиновых антагонистов использовались концентрации гексаметония до  $10^{-3}$  г/мл. Современный уровень знаний предполагает, что экзогенный ацетилхолин действует на мускариновые участки гладких мышц рыб (*Salmo*, *Gadus*, *Pleuronectes*, *Blennius*, *Myoxocephalus*),

в то время как у безжелудочных рыб (линия и карася) воздействие осуществляется путем вовлечения ганглиозных нервных клеток кишечного сплетения.

Действие адреноцепторных стимуляторов в такой же степени сложно. Наличие  $\alpha$ -рецепторов, медирующих снижение подвижности желудочно-кишечного тракта адреналином и норадреналином, было постулировано для кишечника карася (Saito, 1973) и кумжи (Burnstock, 1958 a, b). Антагонистами ингибирования являются фентоламин, феноксибензамин или дигидроэрготамин в относительно высоких концентрациях (приблизительно  $10^{-5}$  г/мл). В сердечно-сосудистых системах костистых и пластиножаберных рыб (Nilsson and Grove, 1974; Nilsson et al., 1975)  $\alpha_2$  этих веществ составляет примерно 6,5—7,5. На этом основании предполагается, что дозы, более низкие, чем те, которые использовали Сайто и Барнсток, достаточны для блокирования  $\alpha$ -рецепторов без возникновения побочных эффектов. Янг (Young, 1931) обнаружил, что концентрация эрготоксина  $10^{-6}$  г/мл достаточна для блокирования влияния адреналина. Посредническая роль  $\beta$ -адреноцепторов в ингибировании подвижности желудочно-кишечного тракта была продемонстрирована на карасе и камбале (*Pleuronectes*) (Goddard, 1975; Stevenson and Grove, неопубликованные данные). Отмечен ряд аномальных эффектов адренэргических антагонистов. Обработка слепого выроста желудка угря (Nilsson and Fänge, 1967), желудка трески (Nilsson and Fänge, 1969), желудка кумжи (Burnstock, 1958b; Campbell and Gannon, 197 b), желудка и кишечника камбалы *Pleuronectes* (Edwards, 1972b) и кишечника *Blennius* (Grove et al., 1976) катехоламинами (помимо изопrenalина) возбуждает их активность. У трески это возбуждение снималось высокими концентрациями ( $10^{-5}$  г/мл)  $\alpha$ -адреноцепторных антагонистов, а у *Pleuronectes* было устойчивым и после блокирования  $\alpha$ - и  $\beta$ -рецепторов. Эти эффекты напоминают отмеченные на желудках пластиножаберных рыб (раздел VII, В) и также пока не имеют объяснения.

5-гидрокситриптамин — мощный стимулятор двигательной активности желудочно-кишечного тракта различных видов костистых рыб (табл. VIII) (Fänge, 1962). Однако исследований для определения участков действия этого амина проведено мало. Эдвардс (Edwards, 1972b) показал, что атропин ( $pD'_2 = 7,5$ ) и гексаметоний ( $pD'_2 = 3,9$ ) являются неконкурентными антагонистами 5-гидрокситриптамина, и предположил, что они действуют у рыб, как и у млекопитающих (Gershon, 1967), на холинэргические нейроны кишечника. Гроув с сотрудниками (Grove et al., 1974) обнаружил, что возбуждательная активность сохраняется при введении тетродотоксина, морфина, эрготамин, метисергида и диэтиламида-2-бромолизергиновой кислоты (при концентрациях каждого  $10^{-6}$  и  $10^{-5}$  г/мл). Поскольку гемихолиний непосредственно снижает эффект, был сделан вывод, что 5-гидрокситриптамин действует в основном опосредованно, замещая ацетилхолин на холинэргических нервных окончаниях вокруг участков, заблокированных тетродотоксином и морфином. В расслабленном кишечнике *Pleuronectes* 5-гидрокситриптамин стимулирует работу продольного, но не кольцевого мышечного слоя ( $pD'_2 = 5,2$ ), причем попытка заблокировать эту стимуляцию морфином или диэтиламидом-2-бромолизергиновой кислоты была

Таблица VIII. Влияние агонистических веществ на находящиеся в покое препараты мышц желудочно-кишечного тракта костистых рыб

Вид рыбы и орган	Холинэргические стимуляторы	5-гидрокситриптамин	Симпатомиметические амины	Пурины
<i>Salmo trutta</i> а. Желудок б. Кишечник в. Прямая кишка	а, б, в. АХ + $10^{-8}$ — $10^{-4}$ ПК + $10^{-5}$	(1) а, б, в. + $10^{-9}$ (1)	(1) а. НА + $10^{-6}$ А + $10^{-6}$ ИПА + $2 \times 10^{-5}$ б, в. А — $10^{-8}$ — $10^{-5}$	(1,2) (1,2) (1,2) (1)
<i>Carassius auratus</i> Кишечник (холиновые эфиры вызывают множе- ственные сокраще- ния)	АХ (1-я доза) + $10^{-6}$ АХ (2-я доза) + $10^{-6}$ АХ (3-я доза) — $10^{-6}$ ДМПП (1-я доза) + $10^{-5}$ ДМПП (2-я доза) + $10^{-5}$	(3,4) (3,4) (3,4) (3) (3)	НА — $10^{-6}$ — $10^{-5}$ А — $10^{-6}$ ИПА — $10^{-6}$	(3,5) АТФ + $10^{-5}$ М (3) (3)
<i>Tinca tinca</i> Кишечник (холиновые эфиры вызывают множе- жественные сокра- щения)	АХ (1-я доза) + $5 \cdot 10^{-8}$ — $10^{-5}$ АХ (2-я доза) + $5 \cdot 10^{-8}$ — $10^{-5}$ ДМПП + $10^{-8}$ — $10^{-6}$	(6,7) + $10^{-8}$ (6,7) (7)	А — $10^{-8}$ — $10^{-7}$ НА — $10^{-8}$ — $10^{-7}$	(7) (7)
<i>Anguilla anguilla</i> а. Пищевод б. Желудок в. Кишечник	а, б, в. АХ + $10^{-5}$	(9)	а, в. А — $10^{-5}$ б. А + затем — $10^{-5}$ ТА + затем — $10^{-5}$ ИПА + затем — $10^{-5}$	(9) (9) (9) (9)
<i>Gadus morhua</i> Желудок	АХ + $10^{-8}$ — $10^{-5}$ КХ + $10^{-7}$ — $10^{-5}$ ПК + $10^{-7}$ — $10^{-5}$	(10) (10) (10)	НА + $10^{-7}$ — $10^{-5}$ А + $10^{-7}$ — $10^{-5}$ ФЭ + $10^{-7}$ — $10^{-5}$ ИПА — $10^{-6}$ — $10^{-5}$	(10) (10) (10) (10)
<i>Pleuronectes platessa</i> а. Желудок б. Кишечник	а. АХ + $3 \times 10^{-8}$ М МХ + $10^{-8}$ М КХ + $2 \times 10^{-8}$ М б. АХ + $3 \times 10^{-7}$ М	(11, 14) (11, 14) (11, 14) (13) б. — $10^6$ — $10^5$ М	а. НА + $10^{-7}$ — $10^{-5}$ М АО $10^{-8}$ — $10^{-3}$ М б. А — $10^{-10}$ — $10^{-5}$	(11) а. АТФ + $10^{-5}$ М (11) (13) б. АТФ — $10^{-6}$

Blennius pholis Кислечник	МХ + *5 × 10 <sup>-5</sup> М	(13)	ДА — 10 <sup>-6</sup>	(13)
	КХ + *7 × 10 <sup>-6</sup> М	(13)	ИПА — 10 <sup>-7</sup>	(13)
Muohocerphalus scorpius Желудок	АХ + *8 × 10 <sup>-7</sup> М	(16)	НА — *3 × 10 <sup>-6</sup> М	(16)
	МХ + *5 × 10 <sup>-8</sup> М	(16)		
	АХ + *5 × 10 <sup>-7</sup> М	(16)		

а) Дозы веществ выражены в г/мл, за исключением случаев, когда использовались молярные концентрации (М); когда это известно, приведены дозы 50%-ной эффективности (\*). Условия обозначения: + возбуждающие, — расслабляющие, О — эффект отсутствует.

б) Сокращения: А — адреналин, АХ — ацетилхолин, АТФ — аденозинтрифосфат, ВС — вагостигмин, СГТА — 5-гидроксиทริปтамин, ДА — допамин, ДМПП — диметилфосфинераланин, ИПА — изопропилолораланин, КХ — карбахол, МХ — метакхол, НА — норадrenalин, ПК — пилокарпин, ТА — тирамин, dTK — d-тубокурарин, фЭЗ — фенилэфрин.

в) Цифры в скобках — ссылки на литературные источники: (1) Burnstock, 1958a; (2) Campbell and Cannon, 1976; (3) Saito, 1973; (4) Ito and Kuriyama, 1971; (5) Burnstock et al., 1972; (6) Mada, 1958; (7) Ohnesorge and Rauch, 1968; (8) Baumgarten, 1967; (9) Nilsson and Fänge, 1967; (10) Nilsson and Fänge, 1969; (11) Edwards, 1972b; (12) Grove et al., 1974; (13) Goddard, 1975; (14) Stevenson and Grove, неопубликованные данные; (15) Gzgyan et al., 1973; (16) Grove et al., 1976.

безуспешной, тем не менее в активных изолированных препаратах амины, попадающие на серозную (но не на слизистую) оболочку, ингибируют перистальтику кишечника (Goddard, 1975).

Барнсток с сотрудниками (Burnstock et al., 1970, 1972) предположил, что у позвоночных существует особый класс нейронов, выделяющих в качестве нейромедиаторов пурины. Выявлено, что аденозинтрифосфат стимулирует подвижность кишечника золотых рыбок (Burnstock et al., 1972) и желудка Pleuronectes (Stevenson and Grove, неопубликованные данные), но вызывает расслабление кишечника Pleuronectes (Goddard, 1975).

## 2. Влияние фармакологических веществ на активные препараты кишечника костистых рыб

Несмотря на недостаточное количество данных об участках действия агонистических и антагонистических веществ, перечисленных выше, многие исследователи используют их при анализе роли кишечного нервного сплетения (Kirtisinghe, 1940) в координации перистальтики изолированного кишечника. Кроме того, стало ясно, что растягивание изолированных сегментов кишечника может вызывать сокращение миогенов, а также нейрогенную перистальтику. Барнсток (1958 a, b) описал истинную перистальтику при растягивании изолированного кишечника кумжи. При 8–14° С сильное продольное сжатие предшествует каждой перистальтической волне, которая затем перемещается от передней части к задней со скоростью около 2 см/мин. Перистальтическая волна возникает в кардиальной, пилорической частях желудка или в первой трети кишечника. Сходные наблюдения были проведены in vitro на кишечнике лия (Ohnesorge and Rauch, 1968), желудка (Stevenson and Grove, неопубликованные данные) и кишечнике Pleuronectes (Goddard, 1975) и in vivo с использованием внутрикишечных капсул на Scorpaena

Таблица IX. Влияние фармакологических веществ на активные препараты желудочно-кишечных мышц костистых рыб\*

Вещество	Доза, г/мл	Источник	Salmo trutta желудок (а) и кишечник (б)	Carassius auratus кишечник	Gadus morhua желудок	Tinca tinca кишечник	Pleurocetes platessa желудок (а) и кишечник (б)	Scorpaena porcus желудок
АХ	$10^{-8}$ — $10^{-4}$	(1, 3, 4, 6, 7, 10, 13, 14, 15)	+(М)	+	+	+	+	+
КХ	$10^{-8}$ — $10^{-5}$	(10, 13, 14)						
Эзерин или вагостигмин	$10^{-6}$ — $10^{-5}$	(1, 7)	+			+	+	
Атропин	$10^{-7}$ — $10^{-5}$	(1, 3, 4, 7, 10, 13, 14, 15)	-(М)	-(М)			0/(-)	-
dTK	$10^{-7}$ — $10^{-4}$	(7, 14)						
ДМПП	$10^{-8}$ — $10^{-6}$	(7)						
Никотин	$10^{-7}$ — $10^{-4}$	(7)	+			+/-(М) +/(М)		
Мекамиламин	$10^{-6}$ — $10^{-4}$	(13, 14)						
Гексаметоний	$10^{-7}$ — $10^{-3}$	(1, 7, 13, 14)	-(М)			0(М)	а. 0 б.— а. 0 б. 0/—	
НА	$10^{-7}$ — $10^{-5}$	(3, 4, 7, 10, 13, 14)					а. +/—б.—	
А	$10^{-10}$ — $10^{-5}$	(1, 3, 4, 7, 10, 13, 14)	а. +/—б.—		+			
ФЭ	$10^{-7}$ — $10^{-5}$	(10, 13, 14)			+			
ИПА	$10^{-8}$ — $10^{-5}$	(3, 10, 13, 14)			+			
5-ГТА	$10^{-9}$ — $10^{-5}$	(13, 14)	+					
АТФ	$10^{-6}$ — $10^{-3}$	(5, 13, 14)						
Тетродотоксин	$10^{-7}$ — $10^{-6}$	(3, 4, 13, 14)		+			а. +б.— а. +б.—	
Прокаин	$10^{-6}$ — $10^{-4}$	(7, 13, 14)		-(М)			-(М) -(М)	

\* Расшифровка сокращений и литературные источники (цифры в круглых скобках) даны в ссылке к табл. VIII. Условные обозначения: + усиление перистальтики, 0 — нет эффекта, — ингибирование перистальтики, (М) мюлевые ритмы, / следует за (например, +/— за возбуждением следует торможение).

(Gzgzyan et al., 1973), *Salmo* и *Conger* (Campbell, 1975). Обычно повышенные давления в полости кишечника на 3—5 см вод. ст. вызывает ритмические сокращения препаратов кишечника. Влияние фармакологических веществ и их дозы, необходимые для стимуляции этих сокращений у разных видов рыб, представлены в табл. IX.

По общему мнению, холиновые эфиры стимулируют спонтанные сокращения в растянутом кишечном препарате, в то время как атропин их ингибирует. Выявлено, что эзерин увеличивает скорость перистальтики у *Salmo* и *Tinca*. Исходя из предположения, что эти эффекты зависят от активности ганглиозных клеток кишечного нервного сплетения, были испытаны вещества, которые блокируют воздействие ацетилхолина на ганглиозные клетки (никотин, диметилфенилпиперазиний, мекамилламин и гексаметоний) или нарушают аксонную проводимость (тетродотоксин, прокаин). Оказалось, что эти вещества действительно прекращают или ослабляют перистальтику. Часто в работах отмечалось, что после введения веществ, блокирующих никотиновые и мускариновые нейроны, или тетродотоксина ритмичность сокращений изменяется, но они не ослабляются. Ито и Курияма (Ito and Kuriyama, 1971) зарегистрировали подвижность кишечника карася, измеряя его растяжение и одновременно электрическую активность с помощью метода сахарозного мостика. Они отметили наличие сокращений после блокирования нейронов, которые прекращались при воздействии ионов магния, и сделали вывод, что эти мышечные сокращения происходят под влиянием кальциевых потоков через мышечную мембрану. Подобная же активность, не зависящая от нервной системы, была обнаружена на кишечнике *Salmo* (Burnstock, 1958a, b), кишечнике лия (Ohnesorge and Rauch, 1968), желудке и кишечнике *Pleuronectes* (Goddard, 1975; Stevenson and Grove, 1977). Возникает вопрос о роли мышечных сокращений в «перистальтике» костистых рыб. Имеется существенное различие в характере возникновения ритмической активности в изолированных растянутых препаратах кишечных сегментов рыб и млекопитающих. У *Pleuronectes* наблюдается задержка на несколько минут между моментом растяжения кишечника и началом перистальтики, когда кольца сжатий начинают продвигаться к задней части кишечника (рис. 9, а). У лия и *Pleuronectes* продольный и кольцевой мышечный слой сокращаются синхронно, «подготовительная» и «сократительная» фазы, типичные для млекопитающих, отсутствуют (Ohnesorge and Rauch, 1968; Goddard, 1975). По-видимому, кишечные нервные клетки необходимы для возникновения перистальтики, так как предварительная обработка желудка и кишечника *Pleuronectes* тетродотоксином ( $10^{-7}$  г/мл) нарушает их двигательную активность. Атропин даже в высоких концентрациях (до  $10^5$  г/мл) не способен предотвратить возникновение перистальтики. Это свидетельствует о том, что холинергические возбуждающие нейроны не причастны к возникновению перистальтики. Вместе с тем если подвижность уже возникла, то попытки ослабить нейрогенный контроль за этой подвижностью выявляют миогенный ритм во многих препаратах рыб (рис. 9, б и табл. IX). С увеличением степени растяжения желудка возрастает амплитуда, но не частота его миогенной активности у камбал *Pleuronectes* и *Limanda* (Grove et al., 1976), что предполагает наличие механизма, по-

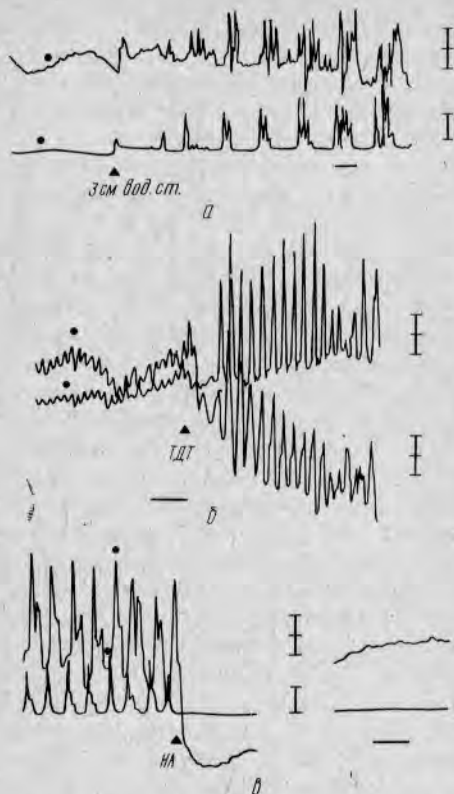


Рис. 9. Тренделенберговские препараты кишечника *Pleuronectes platessa*. (а) Перистальтика, вызванная растяжением стенок кишечника при повышении давления внутри кишечника на 3 см вод. ст. (б) Смена перистальтической активности на миогенную после введения  $7 \cdot 10^{-7}$  г/мл тетродотоксина (ТДТ). (в) Ингибирование миогенной активности в присутствии ТДТ норадреналином (НА) ( $10^{-5}$  г/мл). Верхняя кривая на каждом рисунке — напряжение продольных мышц (масштаб = 1 г), нижняя кривая — интрамуральное давление (масштаб = 5 см вод. ст.). Масштаб времени = 1 мин (Goddard, 1975)

средством которого скорость переваривания более крупной пищи (раздел VI) может быть выше скорости, предсказанной по размеру пищи. Онезорге и Рауш (Ohnesorge und Rauch, 1968) обсудили возможность того, что миогенная активность контролируется ацетилхолином, выделяемым непосредственно самими мышечными клетками при их растягивании, как это описано у млекопитающих (Ikeda et al., 1958). На основании этого для поддержания перистальтики у рыб достаточно стимулирования ее холиновыми эфирами или эзеринем, а для подавления перистальтики — выделения атропина и нет необходимости использовать в этих препаратах холинэргические нейроны.

Известно, что подвижность кишечника и обычно желудка рыб ингибируется симпатомиметическими аминами (рис. 9, в), хотя у лосося и трески эти вещества стимулируют желудочную активность. У трески эта активность прекращается введением высоких доз ( $10^{-5}$  г/мл) веществ, блокирующих  $\alpha$ -адренорецепторы (Nilsson and Fänge, 1969). Стивенсон и Гроув (неопубликованные данные) изучали ингибирование перистальтики желудка симпатомиметическими аминами на препаратах Тренделенберга. Представляется, что в ингибировании перистальтики желудка участвуют рецепторы  $\beta$ -типа, так как агонисты в

порядке уменьшения силы их воздействия расположились в следующем порядке: изопrenalин, адреналин и фенилэфрин ( $pD'_2 = 7,8; 7,3$  и  $5,0$  соответственно). Из большого числа испытанных антагонистов  $\alpha$ - и  $\beta$ -адренорецепторов один только бутоксамин ( $10^{-5}$  г/мл), блокирующий  $\beta$ -адренорецепторы, явно сопротивляется ингибированию этими аминами. Вероятно,  $\beta$ -рецепторы находятся скорее на клетках гладких мышц, чем на кишечных нейронах, поскольку миогенная активность обработанных тетродотоксином желудков подавляется адреналином.

К числу других эффективных веществ, влияющих на активность кишечных препаратов, относятся 5-гидрокситриптамин и аденозинтрифосфат. Первый стимулирует гладкую мускулатуру желудка и продольный мышечный слой кишечника *Pleuronectes*. Стимуляция неактивного желудка 5-гидрокситриптамином как до, так и после обработки тетродоксином приводит к возникновению подвижности желудка в результате непосредственного воздействия на мышечные клетки. Этот амин усиливает также существующую перистальтику желудка, но ингибирует перистальтику кишечника при воздействии со стороны серозной оболочки (Goddard, 1975). Аденозинтрифосфат возбуждает перистальтику желудка *Pleuronectes* (Stevenson and Grove, неопубликованные данные) и кишечника *Carassius* (Burnstock et al., 1972), но в то же время ингибирует перистальтику кишечника у *Pleuronectes* (Goddard, 1975).

### 3. Исследования интрамурального и экстрамурального нервного контроля подвижности кишечника костистых рыб

Некоторые исследователи при изучении роли кишечных нейронов у рыб применяли электростимуляцию кишечных стенок. Сайто (1973) и Ито и Курияма (1971) описали полифазную реакцию на трансмуральную стимуляцию у карася. Сайто наблюдал предварительные судорожные подергивания (блокируемые тубокурарином или атропином), последующее расслабление (нечувствительное к адренэргическим и холинэргическим блокирующим агентам) и, наконец, медленное сокращение (частично блокируемое атропином, но, возможно, связанное с «возвратным сокращением»). Все фазы реакции, по-видимому, связаны с активностью различных типов нервных клеток, и их возникновение предотвращается тетродоксином ( $10^{-8}$  г/мл). Ито и Курияма (1971) обнаружили, что электростимуляция стенок кишечника вызывает следующие фазы:

1. Быстрое судорожное сокращение с высокой частотой ( $\sim 30$  Гц), блокируемое тетродоксином или *d*-тубокурарином, вызванное, по-видимому, волокнами поперечнополосатых мышц.

2. Последующее расслабление (частота 3 Гц и выше), которое блокируется тетродоксином ( $10^{-6}$  г/мл); вещества, блокирующие  $\alpha$ - и  $\beta$ -адренорецепторы, — фентоламин и пропранолол (каждый в концентрации  $10^{-5}$  г/мл).

3. Медленное фазовое сокращение, следующее за фазой 2.

4. Замедленные сокращения, следующие за фазой 3 и часто продолжающиеся несколько минут.

Фазы 3 и 4 предотвращались предварительной обработкой тетродоксином ( $10^{-6}$  г/мл) или атропином ( $10^{-6}$  г/мл). На этом основании было высказано предположение, что эти фазы обусловлены действием холинэргических нейронов, а не являются следствием «возвратных сокращений», вызванных активностью неадренэргических тормозящих волокон, действующих в период фазы 2.

Эдвардс (1972) и Гроув с сотрудниками (1974) выявили, что трансмуральное возбуждение желудка *Pleuronectes* при частоте 20—30 Гц вызывает сильное сокращение через несколько секунд после стимуляции,

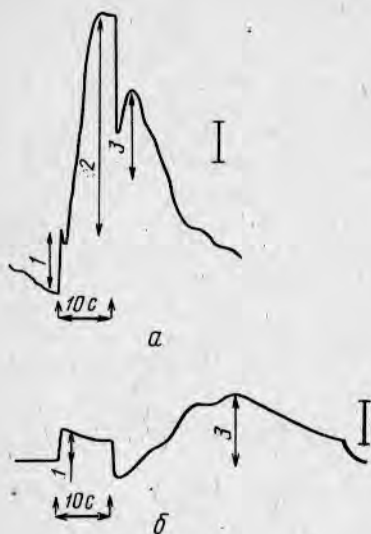


Рис. 10. Тренделенберговские препараты желудка *Pleuronectes platessa*. Рыбам инъецировали резерпин ( $2 \cdot 3$  мг/кг за 72 ч и 24 ч соответственно) для прекращения функционирования адренэргических нервов. (а) Стимуляция блуждающего нерва током (6В, 50 Гц, длительность импульса 1 мс) в течение 10 с. (б) То же самое после добавления в ванночку  $10^{-5}$  М атропина (конечная концентрация). Мускариновая блокада уничтожает «первичные» холинэргические сокращения (2), но оставляет неизменными одиночные вздрагивания поперечнополосатых мышц (I) и возвратные сокращения (3). Вертикальная шкала: давление, равное 2 см вод. ст.; температура  $8^{\circ}\text{C}$  (Stevenson and Grove, 1977, *Comp. Biochem. Physiol.* C 58, 143—151)

которое легко блокируется низкими дозами атропина ( $10^{-8}$  г/мл). Обработка тетродотоксином ( $10^{-7}$  г/мл) предотвращает это сокращение, которое, как предполагается, является результатом влияния холинэргических двигательных нервов на продольные мышцы. В противоположность этому при использовании препарата желудка для регистрации двигательной активности и со стороны кольцевого мышечного слоя (препарат Тренделенберга) выявляется трехфазовая механическая активность (рис. 10, а). За кратковременным судорожным сокращением (I), вызванным элементами поперечнополосатой мускулатуры, следует чувствительное к атропину первичное сокращение (II) (сравните с рис. 10, б) и последующее «возвратное сокращение» (III). «Возвратное сокращение» тесно связано с прекращением стимуляции, когда период возбуждения колеблется от 5 до 60 с. Эти сокращения предотвращаются тетродотоксином, но на них не оказывают влияния вещества, блокирующие  $\alpha$ - и  $\beta$ -адренорецепторы, или атропин. Раздражение блуждающего нерва морской камбалы (Edwards, 1972a) приводит к сильным сокращениям продольных мышц в процессе стимуляции. Антагонистами этого эффекта являются атропин ( $10^{-9}$  г/мл) и в меньшей степени гексаметоний, который оказывает мускариноблокирующее действие на этот орган. За первичным сокращением следует кратковременное расслабление: При регистрации реакции непосредственно в желудке с использованием внутрижелудочной капсулы отмечены двухфазовые сокращения гладкого мышечного слоя (рис. 11, а) в ответ на раздражение внутричерепных корешков блуждающего нерва. Повреждение спинного мозга и спинномозговых корешков показывает, что эта смешанная иннервация связана с продолговатым мозгом, а не со спинально-симпатическим нервным путем. Введение рыбам атропина (1 мг/кг) (см. рис. 11, а) или обработка ваго-симпатического ганглия мекамиламином или гексаметонием ( $10^{-4}$  г/мл) предотвращает нервные сокращения, выявляя часто



Рис. 11. Влияние раздражения экстрамуральных нервов *Pleuronectes platessa* на желудочную активность, регистрируемую с помощью внутрижелудочной капсулы. (а) Двухфазное сокращение после раздражения блуждающего нерва. Видны и первичное, и вторичное («возвратное») сокращения. После введения атропина возбуждение снимается и раздражение блуждающего нерва вызывает уже торможение. (б) Двухфазная реакция на раздражение чревного нерва, в который входят как холинэргические возбуждающие, так и адренэргические тормозящие волокна (Stevenson and Grove, 1977, 1978)

фазу подавления. Блуждающий нерв морской камбалы имеет как возбуждающие, так и тормозящие тракты, идущие непосредственно из продолговатого мозга. У интактных рыб нерв оказывает некоторое тормозящее действие, так как Эдвардс (Edwards, 1973) обнаружил ускорение опорожнения желудка после перерезания блуждающего нерва. Снижение тонуса блуждающего нерва может быть причиной изменения скорости опорожнения желудка при питании рыб низкокалорийными кормами (раздел VI).

Выявлено, что контроль за перистальтикой желудка у морской камбалы осуществляется с помощью внешней иннервации (Stevenson and Grove, 1978). Стимуляция чревного нерва на препаратах Тренделенберга током частотой 15—30 Гц вызывает двухфазный ответ (рис. 11, б). Фаза возбуждения предотвращается атропином ( $10^{-7}$  г/мл), а фаза торможения — предварительной обработкой резерпином (5 мг/кг) или присутствием бутоксамина ( $3 \times 10^{-5}$  г/мл). Окончания адренэргических нервов присутствуют в кишечном сплетении и в кольцевой мышечной оболочке (рис. 12), а в экстрактах желудков морской камбалы, по данным, полученным с помощью метода Хаггендала (Haggendal, 1963), содержится 0,05 мкг/г адреналина и 0,04 мкг/г норадреналина (Grove and Nilsson, неопубликованные данные). Ответвления чревного нерва иннервируют кишечник морской камбалы и участвуют в торможении его подвижности (Goddard, 1975). Этот эффект имитируется адреналином

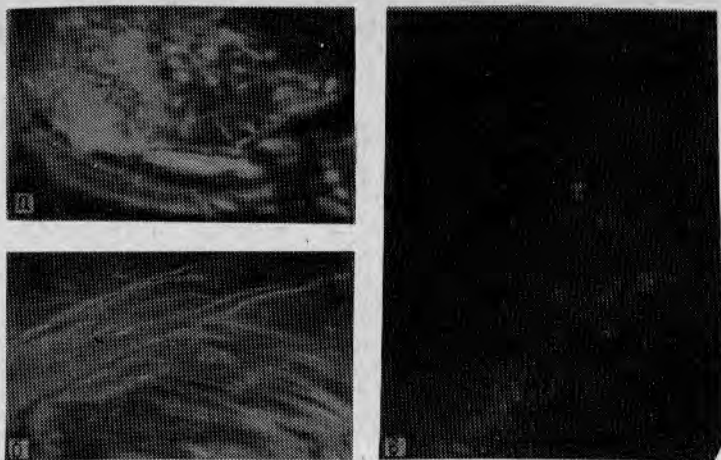


Рис. 12. Адренэргическая иннервация пищеварительного тракта камбалы. Микрофотографии срезов тканей, приготовленных по флуоресцентному гистохимическому методу Фалька и Оумена (Falck and Owman, 1965). (а) Чревный ганглий Ammotretis, содержащий флуоресцирующие (адренэргические) ганглиозные клетки. (б) Кишечник Ammotretis с адренэргическими волокнами, расположенными в кольцевом мышечном слое. (в) Желудок Platichthys, в котором адренэргические окончания располагаются вокруг нефлуоресцирующих ганглиозных клеток в сплетении Ауэрбаха (неопубликованные данные Нильссона и Гроува)

( $10^{-10}$  г/мл) и другими катехоламинами. В кишечнике камбалы содержится 0,06 мкг/г адреналина и 0,02 мкг/г норадреналина. Однако Годдар (1975) выявил наличие и другой (неадренэргической) тормозной системы в стенках кишечника камбалы. Трансмуральная стимуляция расслабляет кишечник (рис. 13), а атропин, ганглиоблокаторы и  $\alpha$ - и  $\beta$ -блокаторы не оказывают влияния на характер реакции. Аденозинтрифосфат

( $10^{-6}$  г/мл) одновременно и расслабляет кишечник, и делает рецепторы невосприимчивыми к трансмуральной стимуляции. Ответная реакция блокируется также тетродотоксином, а пред-

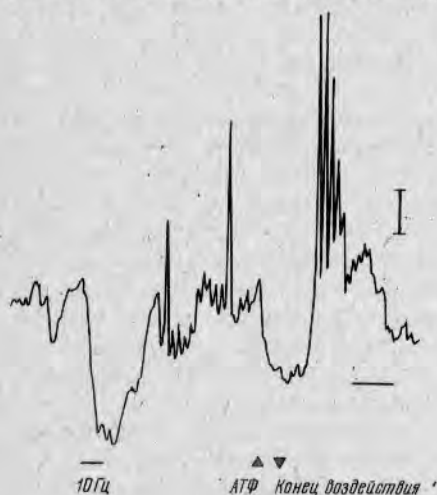


Рис. 13. Препарат кишечника Pleuronectes platessa по Магнусу. Сравнение тормозящих эффектов трансмуральной стимуляции (10 В, 10 Гц, импульсы по 1 мс в течение 60 с) с реакциями на  $10^{-6}$  г/мл аденозинтрифосфата. Время каждой релаксации примерно одинаково и за каждой релаксацией следуют спонтанные «возвратные» сокращения. Вертикальная шкала — 2 г, горизонтальная шкала — 120 с (Goddard, 1975)

варительная обработка резерпином не блокирует реакцию. Это предполагает, что в реакцию вовлечены интрамуральные тормозные нейроны.

Чтобы показать степень сложности нервной координации желудочно-кишечной активности у костистых рыб, сравним камбалу с кумжей (*Salmo trutta*) и радужной форелью (*S. gairdneri*). Взглянув по-новому на результаты своих ранних работ по стимуляции блуждающего нерва у этих более примитивных костистых рыб, Барнсток (1969) сделал вывод, что блуждающий нерв у них дает холинэргические возбуждающие нервные ответвления к поперечнополосатым мышцам пищевода, но ингибирует активность желудка. Последняя реакция часто сопровождается возникновением «возвратных сокращений», на которые не влияет атропин даже при больших дозах ( $10^{-3}$  г/мл), а большие дозы никотина ( $10^{-4}$  г/мл) и гексаметония ( $5 \times 10^{-3}$  г/мл), являющиеся, по-видимому, неселективными, только ослабляют их. Утверждение Барнстока, что реакция зависит от преганглионарных холинэргических волокон, основано на специфичности приведенных концентраций ганглиоблокаторов. Кемпбелл (1975) показал, что спонтанные сокращения желудка у радужной форели ингибируются внутрочерепной стимуляцией корешков блуждающего нерва (0,5—8 Гц) и часто сопровождаются сильными «возвратными сокращениями» при прекращении стимуляции. Позднее Кемпбелл и Ганнон (Campbell and Gannon, 1976) показали, что стимуляция чревного нерва с частотой 5—10 Гц приводит к сокращению желудка у *Salmo*, что подтверждает данные Барнстока (Burnstock, 1958a). На реакцию не оказывал влияния гиосцин ( $10^{-7}$  г/мл), но она снималась бретелием ( $1—3 \cdot 10^{-6}$  г/мл), и сила ответной реакции уменьшалась *d*-тубокурарином ( $3 \cdot 10^{-5}$  г/мл). В чревном нерве, который образует сплетение в стенке желудка, с помощью гистохимических методов были выделены адренэргические волокна. Принимая во внимание описанное выше возбуждающее действие катехоламинов, можно предположить, что эти волокна участвуют в стимуляции желудка. Раздражение чревного нерва (Burnstock, 1958a) ингибирует или возбуждает сокращение прямой кишки в зависимости от частоты раздражения. Барнсток предположил, что в этих реакциях участвуют и холинэргические, и адренэргические волокна. Это предположение позднее было доказано гистохимически (Read and Burnstock, 1958 a, b, 1969).

Ясно, что роль внешних нервов желудка и кишечника у *Pleuronectes* и *Salmo* весьма различна. Пока еще невозможно охарактеризовать роль интрамуральных нейронов, которые могут быть связаны с внешними нервными трактами или быть независимыми от них. Контроль за перистальтикой у линя (*Tinca tinca*) также специфичен тем, что блуждающий нерв у этой безжелудочной рыбы распространяет свое влияние на кишечник (Mahn, 1898), а стенка кишечника состоит из обычного слоя гладких мышц и двух слоев поперечнополосатых мышц (кольцевого и продольного) с отдельными сплетениями нервных клеток (Baumgarten, 1965, 1967). В дополнение к левой и правой ветвям *n. vagi intestinalis*, которые оказывают холинэргическое возбуждающее влияние на все мышечные слои, кишечник иннервируется также чревным нервом, отходящим от правой симпатической цепи. Баумгартен (1967) показал, что в симпатической иннервации участвуют также флуоресцентные нервы,

которые иннервируют мышечные слои. Эти нервы явно содержат допамин, если судить по тионилхлоридной реакции Корроди и Джонсона (Corrodi and Jonsson, 1967), и оказывают ингибирующее влияние на кишечник. С помощью флуоресцентного гистохимического метода Баумгартен получил также данные о присутствии 5-гидроксиทริปтамина в некоторых нервах и указал, что этот амин вызывает сокращение гладких мышц кишечника лягушки. Сайто (Saito, 1973), используя флуоресцентный метод, также обнаружил адренэргические нервы, которые, по его мнению, ингибируют спонтанную активность.

#### 4. Исследования *in vivo*

Попытки изучения перистальтики у живых питающихся рыб пока немногочисленны. Барнсток (Burnstock, 1957) наблюдал *in situ* перистальтику у кумжи (*Salmo trutta*) через имплантированное в брюшную часть рыбы «окно». Эдвардс (1973) наблюдал, что карбахол значительно ускорял опорожнение желудка морской камбалы (рацион состоял из *Aegiscola* в количестве 1% веса тела), в то время как атропин замедлял этот процесс. Годдар (Goddard, 1974) обнаружил, что время прохождения пищи через кишечник также сокращается под влиянием карбахола и увеличивается под влиянием атропина, когда эти вещества вводили в соответствующее время. Однако кишечник менее чувствителен к этим фармакологическим веществам, чем желудок. В другой работе Годдар (1973) показал сходное влияние карбахола и атропина на безжелудочную рыбу *Blennius pholis*. Спустя семь суток после начала голодания скорость прохождения пищи по желудочно-кишечному тракту морской камбалы весом 300 г (при 15°C) не изменялась, но в течение последующих недель по мере проявления у рыб физиологических признаков голодания скорость медленно снижалась. Гзгзян с сотрудниками (Gzgzian et al., 1973) с помощью внутрижелудочной капсулы исследовал *in vivo* сокращения желудка у *Scograena roscus*. Он пришел к выводу, что двигательная активность желудка находится под возбуждающим холинэргическим контролем. Он также показал, что экстракты гипофиза скорпены содержат сильный ингибитор желудочной активности, влияние которого сходно с влиянием, оказываемым окситоцином млекопитающих. В опытах на собаках показано, что инъекции инсулина первоначально угнетают активность желудка, но затем по мере развития гипогликемии центры блуждающего нерва в продолговатом мозгу активируют желудочную активность. У скорпены инсулиновые инъекции угнетают желудочную активность, но не приводят к компенсаторному возрастанию активности при последующем развитии гипогликемии.

#### Д. РЕЗЮМЕ

На рис. 14 представлена обобщающая схема механизмов контроля подвижности желудочно-кишечного тракта у костистых рыб. Продольные и кольцевые слои гладких мышечных волокон создают спонтанную миогенную активность при растяжении пищеварительного тракта. У *Pleuronectes* для индуцирования этой реакции необходимо участие холинэргических возбуждающих нервов. Перистальтика регулирует-

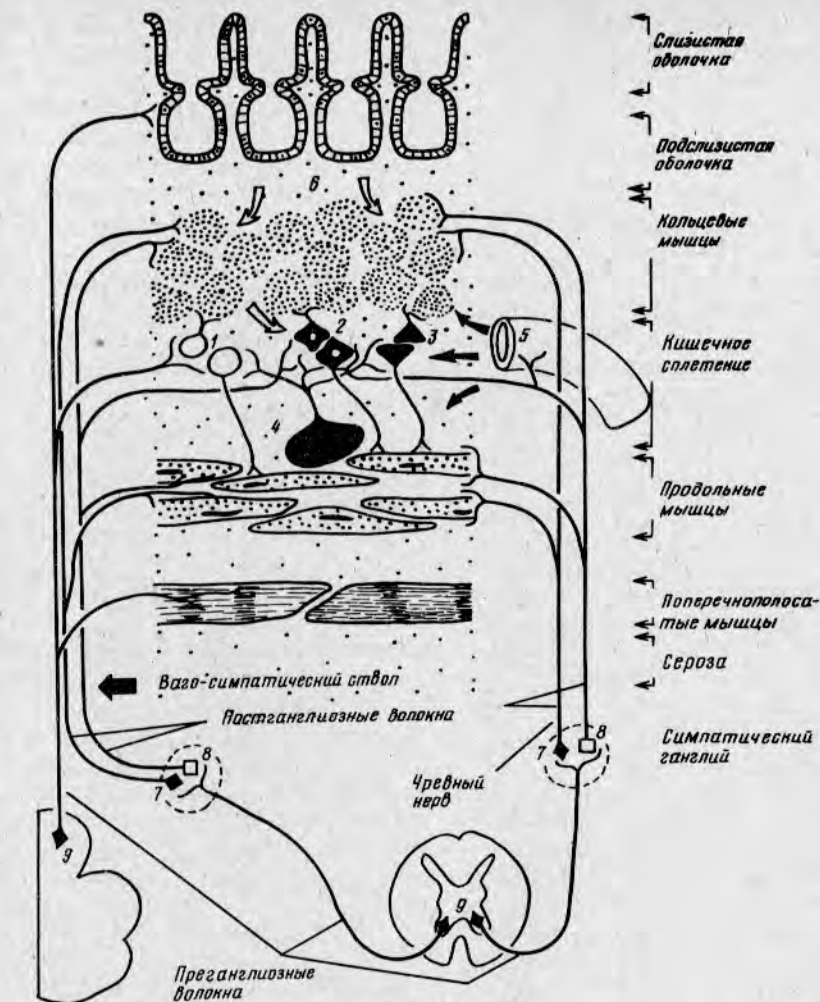


Рис. 14. Схема интрамуральных и экстрамуральных нервных волокон, которые, как предполагается, осуществляют контроль за работой мышечного слоя желудка костистых рыб, а также места действия циркулирующих в крови ацетилхолинов. (1) Неадренэргические, нехолинэргические тормозящие нейроны; (2) холинэргические возбуждающие нейроны; (3) неадренэргические, нехолинэргические возбуждающие нейроны; (4) рецепторы растяжения; (5) циркулирующий адреналин; (6) эндогенный 5-гидрокситриптамин; (7) холинэргические возбуждающие нейроны постганглиозного, симпатического происхождения; (8) адренэргические тормозящие нейроны постганглиозного, симпатического происхождения; (9) преганглиозные холинэргические нейроны из центральной нервной системы. Примечания: (а) поперечнополосатые мышцы не всегда присутствуют в стенках желудка и кишечника; (б) у *Salmo* элемент 8, идущий к желудку, является возбуждающим; (в) у *Pleuronectes* имеется дополнительный элемент 9 в синапсах блуждающего нерва с возбуждающими холинэргическими нейронами в яремном ганглии; (г) предполагается наличие вагусного элемента, который контролирует секрецию желудочных желез. Работа мышечного слоя кишечника контролируется элементами 1—8, но у безжелудочных рыб блуждающий нерв может влиять на работу и этого отдела пищеварительного тракта

ся интрамуральными нейронами (холинэргическими и нехолинэргическими возбуждающими; нехолинэргическими и неадренэргическими тормозящими) в синаптическом контакте с сенсорными и другими нейронами сплетения Ауэрбаха. У камбалы и в меньшей степени у лососевых и карповых рыб перистальтика в изолированных препаратах главным образом миогенная, сходная с перистальтикой у черепахи *Amyda japonica* (Yung et al., 1965). Локализованное высвобождение 5-гидрокси-триптамина, как правило, стимулирует перистальтику. Черепные волокна блуждающего нерва активируют в первую очередь нехолинэргические интрамуральные тормозящие волокна. Постганглионарные холинэргические возбуждающие волокна подходят к желудку в составе чревного нерва, а у некоторых колочеперых рыб в блуждающем нерве для непосредственной иннервации мышечных клеток. Адренэргические нейроны подходят к желудку и кишечнику в чревном нерве и окружают ганглиозные клетки сплетения Ауэрбаха, а также проникают в мышечную оболочку. Катехоламины из головной почки (см., например, Grove et al., 1972; Nilsson et al., 1976) обычно ингибируют активность даже в деиннервированных препаратах, но явное возбуждение желудочной активности, наблюдаемое у пластиножаберных и некоторых костистых рыб, требует дальнейшего анализа.

Из всего изложенного очевидно, что современные знания о подвижности желудочно-кишечного тракта и ее контроле у рыб весьма фрагментарны. Для выяснения этой сложной системы ученым, работающим в области сравнительной физиологии, необходимо проводить целенаправленные исследования. Авторы главы считают, что изучение на разных видах рыб детальных особенностей действия тканевых рецепторов и родства агонистов и антагонистов значительно запоздало. Необходимо определять селективные дозы антагонистов по отношению к предполагаемым нейротрансмиттерам. Только в этом случае можно использовать эти фармакологические вещества при исследовании координированной перистальтики. Ученые должны осознать, что как нейрогенные, так и миогенные ритмические сокращения могут участвовать в перемещении перевариваемой пищи по желудочно-кишечному тракту. Механическая регистрация активности различных элементов в кишечной стенке должна сопровождаться электрическими измерениями. Необходимо детально исследовать ганглионарные клетки кишечного сплетения, в том числе нейротрансмиттеры, а также происхождение и распространение нервов, подходящих снаружи к желудочно-кишечному тракту. В данном обзоре не упоминались сенсорные связи пищеварительного тракта с центральной нервной системой, хотя из раздела VI следует, что такие нервные связи играют важную роль в возникновении потребности рыб в пище. Уинделл и Норрис (Windell and Norris, 1969a, b) высказали предположение, что продуцирование энтерогастрина при питании высококалорийной пищей может замедлять фазу опорожнения желудка, но до сих пор надежных данных о действии этого и других локальных желудочно-кишечных гормонов нет. Хотя на работу желудочно-кишечного тракта, несомненно, оказывают влияние двигательные нервы различного происхождения и, по всей вероятности, гормоны мозгового вещества надпочечников, гипофиза и других эндокринных

желез, пока предпринято очень мало попыток выяснить их значение у рыб в экспериментах *in vivo*. Керкут (Kerkut, 1976) отметил важный вклад в физиологию, который вносят некоторые исследования по сравнительной фармакологии; более детальное понимание процессов перемещения пищи в желудочно-кишечном тракте, вероятно, будет способствовать и развитию рыбоводства.

## VIII. ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Как было показано в разделе VI, скорость переваривания пищи зависит от характера потребляемого рыбами естественного корма. Время возникновения потребности в пище контролируется у рыб в основном скоростью опорожнения желудка и кишечника (см. табл. V). Физиологические данные, представленные в разделе VII, предполагают, что у культивируемых рыб, потребляющих искусственные корма, подвижность желудочно-кишечного тракта можно контролировать путем включения в рационы веществ, стимулирующих или тормозящих эту подвижность. Таким образом, эффективность утилизации кормов может быть увеличена, кроме того, могут быть внесены добавки (например, стероиды), ускоряющие анаболизм. Соответствующий баланс питательных веществ, таких, как аминокислоты и олигосахариды, которые конкурируют в процессах активного транспорта в желудочно-кишечном эпителии, может повысить эффективность ассимиляции. Внесение в искусственные рационы экзогенных ферментов, которые активируются, когда желудочно-кишечные соки абсорбируются пищей, может позволить рыбе преодолеть ограничения скорости переваривания, накладываемые «площадью поверхности». Такие условия внешней среды, которые снижают уровень циркулирующего адреналина или «выключают» адренэргические нервы (стресс), позволяют достигнуть максимальных величин скоростей перистальтики и тока крови во внутренних органах. Это тот случай, когда введение в рационы антиадреналиновых агентов или успокаивающих веществ во время пересадок рыб в выростные пруды рыбоводных хозяйств позволит им быстрее приспособиться к новым условиям среды и раньше возобновить питание. Это последнее предположение может в большей степени касаться культивируемых морских рыб, которые хуже, чем пресноводные, переносят высокие плотности посадки. Учет и профилактика этих и подобных ситуаций, которые могут возникать в рыбоводстве, будут способствовать повышению рыбопродуктивности наряду с генетическими и селекционными работами, профилактикой болезней, составлением оптимальных рационов и контролем за такими изменяющимися факторами среды, как температура и фотопериод.

### Список использованной литературы

- Adam, H. (1960). Über das Vorkommen einer peritrophischen Membran im Darm von *Myxine glutinosa* L. (Cyclostomata). *Naturwissenschaften* 14, 333—334.
- Adron, J. W., Grant, P. T., and Cowey, C. B. (1973). A system for the quantitative study of the learning capacity of rainbow trout and its application to the study of food preferences and behaviour. *J. Fish Biol.* 5, 625—636.

- Albertini-Berhaut, J., and Vallet, F. (1971). Utilization alimentaire de l'urée chez les muges. *Tethys* 3, 677—680.
- Alexander, R. McN. (1970). Mechanics of the feeding action of various teleost fishes. *J. Zool.* 162, 145—156.
- Al-Hussaini, A. H. (1947). The feeding habits and the morphology of the alimentary tract of some teleosts living in the neighbourhood of the Marine Biological Station, Ghardaqa, Red Sea. *Publ. Mar. Biol. St., Ghardaqa, Red Sea* 5, 4—61.
- Al-Hussaini, A. H. (1949a). On the functional morphology of the alimentary tract of some fish in relation to differences in their feeding habits: Anatomy and histology. *Q. J. Microsc. Sci.* 90, 109—139.
- Al-Hussaini, A. H. (1949b). On the functional morphology of the alimentary tract of some fish in relation to differences in their feeding habits: Cytology and physiology. *Q. J. Microsc. Sci.* 90, 323—354.
- Al-Hussaini, A. H., and Kholy, A. A. (1953). On the functional morphology of the alimentary tract of some omnivorous teleost fish. *Proc. Egypt. Acad. Sci.* 4, 17—39.
- Alliot, E. (1967). Absorption intestinale de l'*N*-acetyl-glucosamine chez la petite Rousette. *C. R. Soc. Biol. (Paris)* 161, 2544—2546.
- Alliot, E., Febvre, A., and Métailler, R. (1974). Les protéases digestives chez un téléostéen carnivore *Dicentrus labrax*. *Ann. Biol. Anim., Biochim., Biophys.* 14, 229—237.
- Angelescu, V., and Gneri, F. S. (1949). Adaptaciones del aparato digestivo al regimen alimenticio en algunos peces del Rio Uruguay y del Rio de la Plata. *Rev. Inst. Nac. Invest. Cienc. Nat. (Buenos Aires)* 1, 161—272.
- Aoyama, T. (1958). On the discharge of stomach contents concerning jack mackerel (*Trachurus japonicus*). *Bull. Seikai Reg. Fish Res. Lab. (Seikai-Ku Suisan Kenkyusho Kenkyu Hokoku)* 15, 29—32.
- Arcangeli, A. (1908). Contributo alla conoscenza della struttura minuta dello stomaco del *Box salpa* L. secondo la stato funzionale. *Arch. Zool. Ital.* 3, 261—346.
- Ariens, E. J., and Van Rossum, J. M. (1957).  $pD_x$ ,  $pA_x$  and  $pD'_x$  values in the analysis of pharmacodynamics. *Arch. Intern. Pharmacodyn. Ther.* 110, 275—299.
- Armstrong, R. H., and Blackett, R. F. (1966). Digestion rate of the Dolly Varden. *Trans. Am. Fish. Soc.* 95, 429—430.
- Arthur, D. K. (1956). Cited in Blaxter (1963).
- Babkin, B. P. (1929). Studies on the pancreatic secretion in skates. *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)* 57, 272—291.
- Babkin, B. P. (1933). Further studies on the pancreatic secretion in the skate. *Contrib. Can. Biol. Fish.* 7, 1—9.
- Babkin, B. P., and Bowie, D. (1928). The digestive system and its function in *Fundulus heteroclitus*. *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)* 54, 254—277.
- Babkin, B. P., Friedman, M. H. F., and MacKay-Sawyer, M. E. (1935a). Vagal and sympathetic innervation of the skate. *J. Biol. Board Can.* 1, 239—250.
- Babkin, B. P., Chaisson, A. F., and Friedman, M. H. F. (1935b). Factors determining the course of the gastric secretion in elasmobranchs. *J. Biol. Board Can.* 1, 251—259.
- Backiel, T. (1971). Production and food consumption of predatory fish in the Vistula River. *J. Fish Biol.* 3, 369—405.
- Baldwin, N. S. (1956). Food consumption and growth of brook trout at different temperatures. *Trans. Am. Fish. Soc.* 86, 323—328.
- Ballentijn, C. M., van den Burg, A., and Egberink, B. P. (1972). An electromyographic study of the adductor mandibulae complex of a free-swimming carp (*Cyprinus carpio*) during feeding. *J. Exp. Biol.* 57 (1), 261—283.
- Barnard, E. A. (1973). Comparative biochemistry and physiology of the digestion. In "Comparative Animal Physiology" (C. L. Prosser, ed.), 3th Ed., pp. 133—152. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania.
- Barrington, E. J. W. (1957). The alimentary canal and digestion. In "The Physiology of Fishes" (M. E. Brown, ed.), Vol. 1, pp. 109—161. Academic Press, New York.
- Barrington, E. J. W. (1962). Digestive enzymes. *Adv. Comp. Physiol. Biochem.* 1, 1—65.
- Barrington, E. J. W. (1972). The pancreas and intestine. In "The Biology of Lampreys" (M. W. Hardisty and I. Potter, eds.), Vol. 2, pp. 135—169. Academic Press, New York.
- Barrington, E. J. W., and Dockray, G. J. (1972). Cholecystokinin-pancreozymlike activity in the eel (*Anguilla anguilla* L.). *Gen. Comp. Endocrinol.* 19, 80—87.
- Battle, H. I. (1935). Digestion and digestive enzymes in the herring (*Clupea harengus* L.) *J. Biol. Board Can.* 1, 145—157.

- Baumgarten, H. G. (1965). Über die Muskulatur und die Nerven in der Darmwand der Schleie (*Tinca vulgaris* Cuv.). *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* **68**, 116—137.
- Baumgarten, H. G. (1967). Vorkommen und Verteilung adrenerger Nervenfasern in Darm der Schleie (*Tinca vulgaris* Cuv.). *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* **76**, 248—259.
- Baumgarten, H. G., Björkland, A., Lachenmayer, L., Nobin, A., and Rosengren, E. (1973). Evidence for the existence of serotonin-, dopamine- and noradrenaline-containing neurons in the gut of *Lampetra fluviatilis*. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* **141**, 33—54.
- Bayliss, W. M., and Starling, E. H. (1903). On the uniformity of the pancreatic mechanism in vertebrata. *J. Physiol. (London)* **29**, 174—180.
- Beamish, F. W. H. (1972). Ration size and digestion in largemouth bass, *Micropterus salmoides* Lacépède. *Can. J. Zool.* **50**, 153—164.
- Bengelsdorf, H., and Elias, H. (1950). The structure of the liver of cyclostomata. *Chicago Med. Sch. Q.* **12**, 7—12.
- Bennett, M. R., and Burnstock, G. (1968). Electrophysiology of the innervation of intestinal smooth muscle. In "Handbook of Physiology" (C. F. Code, ed.), Vol. IV, Sect. 6, Alimentary Canal, pp. 1709—1732. Am. Physiol. Soc., Washington, D.C.
- Benson, A. A., and Lee, R. F. (1975). The role of wax in oceanic food chains. *Sci. Am.* **232**, 76—86.
- Bernard, F. (1952). La digestion chez les poissons. *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscicult. Univ. Grenoble* **44**, 61—95.
- Bertin, L. (1958). Appareil digestif. In "Traité de Zoologie" (P. Grassé, ed.), Tome XIII, Fascicule 2, pp. 1248—1302. Masson, Paris.
- Beukema, J. J. (1968). Predation by the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): The influence of hunger and experience. *Behaviour* **31**, 1—126.
- Biedermann, W. (1911). Die Ernährung der Fische. In "Handbuch der Vergleichenden Physiologie" (H. Winterstein, ed.), Vol. 2, Part 1, pp. 1049—1115. Fisher, Jena.
- Bilinski, E. (1974). Biochemical aspects of fish swimming. In "Biochemical and Biophysical perspectives in Marine Biology" (D. C. Malins and J. R. Sargent, eds.), Vol. 1, pp. 239—288. Academic Press, New York.
- Bishop, C., and Odense, P. H. (1966). Morphology of the digestive tract of the cod, *Gadus morhua*. *J. Fish. Res. Board Can.* **23**, 1607—1615.
- Blake, I. H. (1930). Studies on the comparative histology of the digestive tube of certain fishes. I. A predacious fish, the sea bass *Centropristes striatus*. *J. Morphol.* **50**, 39—70.
- Blaxter, J. H. S. (1963). The feeding of herring larvae and their ecology in relation to feeding. *Calif. Coop. Oceanogr. Fish Invest. Rep.* **10**, 79—88.
- Blaxter, J. H. S., and Holliday, F. G. T. (1963). The behaviour and physiology of herring and other clupeoids. *Adv. Mar. Biol.* **1**, 261—393.
- Bodola, A. (1966). Life history of the gizzard shad, *Dorosoma cepedianum* (Le Sueur), in western Lake Erie. *U. S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* **65**, 391—425. Cited in Schmitz and Baker (1969).
- Bokova, E. (1938). Daily food consumption and digestive rate in *Rutilus rutilus*. *Rybn. Khoz. (Moscow)* No. 6.
- Borgström, B. (1974). Bile salts—their physiological function in the gastrointestinal tract. *Acta Med. Scand.* **196**, 1—10.
- Boyer, J. L., Schwarz, J., and Smith, N. (1974). Preliminary studies of bile secretion in the isolated perfused liver of the small skate, *Raja erinacea*. *Bull. Mt. Desert Isl. Biol. Lab.* **14**, 12—13.
- Bray, R. N., and Ebeling, A. W. (1975). Food, activity and habitat of three "picker" type micro-carnivorous fishes in the kelp forests of Santa Barbara, California. *U. S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* **73**(4), 815—829.
- Brett, J. R. (1971). Starvation time, appetite and maximum food intake of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *J. Fish. Res. Board Can.* **28**, 409—415.
- Brett, J. R., and Higgs, D. A. (1970). Effect of temperature on the rate of gastric digestion in fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *J. Fish. Res. Board Can.* **27**, 1767—1779.
- Brinn, J. E., Jr. (1973). The pancreatic islets of bony fishes. *Am. Zool.* **13**, 653—665.
- Brockerhoff, H. (1966). Digestion of fat by cod. *J. Fish. Res. Board Can.* **23**, 1835—1839.
- Bryan, P. G. (1975). Food habits, functional digestive morphology, and assimilation efficiency of the rabbitfish *Siganus spinus* (Pisces, Siganidae) on Guam. *Pac. Sci.* **29**, 269—277.
- Bucke, D. (1971). The anatomy and histology of the alimentary tract of the carnivorous fish the pike *Esox lucius* L. *J. Fish Biol.* **3**, 421—431.
- Bullock, W. L. (1963). Intestinal histology of some salmonid fishes with particular reference to the histopathology of acanthocephalan infections. *J. Morphol.* **112**, 23—44.
- Bullock, W. L. (1967). The intestinal histology of the mosquito fish *Gambusia affinis* (Baird and Girard). *Acta Zool. (Stockholm)* **48**, 1—17.

- Burnstock, G. (1957). A "window" technique for observing fish viscera *in vivo*. *Nature (London)* **180**, 1491—1492.
- Burnstock, G. (1958a). The effects of drugs on spontaneous motility and on response to stimulation of the extrinsic nerves of the gut of a teleostean fish. *Br. J. Pharmacol.* **13**, 216—226.
- Burnstock, G. (1958b). Reversible inactivation of nervous activity of fish. *J. Physiol. (London)* **141**, 35—45.
- Burnstock, G. (1959a). The morphology of the gut of the brown trout (*Salmo trutta*). *Q.J. Microsc. Sci.* **100**, 183—198.
- Burnstock, G. (1959b). The innervation of the gut of the brown trout (*Salmo trutta*). *Q.J. Microsc. Sci.* **100**, 199—220.
- Burnstock, G. (1969). Evolution of the autonomic innervation of visceral and cardiovascular systems in vertebrates. *Pharmacol. Rev.* **21**, 247—324.
- Burnstock, G. (1972). Purinergic nerves. *Pharmacol. Rev.* **24**, 509—581.
- Burnstock, G., Campbell, G., Satchell, D., and Smythe, A. (1970). Evidence that adenosine triphosphate or a related nucleotide is the transmitter substance released by nonadrenergic inhibitory nerves in the gut. *Br. J. Pharmacol.* **40**, 668—689.
- Burnstock, G., Satchell, D., and Smythe, A. (1972). A comparison of the excitatory and inhibitory effects on nonadrenergic, noncholinergic nerve stimulation and exogenously-applied ATP on a variety of smooth muscle preparations from different vertebrate species. *Br. J. Pharmacol.* **46**, 234—242.
- Cameron, J. N., Kostoris, J., and Penhale, P. A. (1973). Preliminary energy budget of the nine-spine stickleback (*Pungitius pungitius*) in an Arctic lake. *J. Fish. Res. Board Can.* **30**, 1179—1189.
- Campbell, G. (1970a). Autonomic nervous systems. In "Fish Physiology" (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), Vol. 4, pp. 109—132. Academic Press, New York.
- Campbell, G. (1970b). Autonomic nervous supply to effector tissues. In "Smooth Muscle" (E. Bülbring, A. Brading, A. Jones, and T. Tomita, eds.), pp. 109—132. Arnold, London.
- Campbell, G. (1975). Inhibitory vagal innervation of the stomach in fish. *Comp. Biochem. Physiol. C* **50**, 169—170.
- Campbell, G., and Burnstock, G. (1968). Comparative physiology of gastrointestinal motility. In "Handbook of Physiology." Sect. 6: "Alimentary Canal" (C. F. Code, ed.), Vol. IV, pp. 2213—2266. Am. Physiol. Soc., Washington, D.C.
- Campbell, G., and Gannon, B. J. (1976). The splanchnic nerve supply to the stomach of the trout, *Salmo trutta* and *S. gairdneri*. *Comp. Biochem. Physiol. C* **55**, 51—53.
- Cartier, M., and Buclon, M. (1973). Ultrastructure comparée de la bordure en brosse de l'entérocyte en fonction de l'état nutritionnel, chez trois cyprinides: La tanche (*Tinca tinca* L.), la carpe (*Cyprinus carpio* L.) et le poisson rouge (*Carassius auratus* L.). *Ann. Nutr. Aliment.* **27**, 181—189.
- Chaichara, A., and Bullock, W. L. (1967). The histopathology of acanthocephalan infections in suckers with observations on the intestinal histology of two species of catostomid fishes. *Acta Zool. (Stockholm)* **48**, 19—42.
- Chakrabarte, J., Saharya, R., and Belsare, D. K. (1973). Structure of the gallbladder in some freshwater teleosts. *Z. Mikrosk.-Anat. Forsch.* **87**(1), 23—32.
- Chao, L. N. (1973). Digestive system and feeding habits of the cunner, *Tautoglabrus adspersus*, a stomachless fish. *U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* **71**, 565—586.
- Chesley, L. C. (1934). The concentration of proteases, amylase, and lipase in certain marine fishes. *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)* **60**, 133—144.
- Chiba, K. (1961). The basic study on the production of fish seedling under possible control. I. The effect of food in quality and quantity on the survival and growth of common carp fry. *Tansuiku Suisan Kenkyusho Kenkyu Hokoku* **11**, 105—132.
- Chujyo, N. (1953). Site of acetylcholine production in the wall of intestine. *Am. J. Physiol.* **174**, 196—198.
- Corner, E. D. S., Denton, E. J., and Forster, G. R. (1969). On the buoyancy of some deep sea sharks. *Proc. R. Soc., Ser. B* **171**, 415—429.
- Corrodi, H., and Jonsson, G. (1967). Formaldehyde fluorescence method for the histochemical demonstration of biogenic monoamines. A review on the methodology. *J. Histochem. Cytochem.* **15**, 65—78.
- Creac'h, P. V. (1963). Les enzymes protéolytiques des poissons. *Ann. Nutr. Aliment.* **17**, A375—A471.
- Croston, C. B. (1960). Tryptic enzymes of chinook salmon. *Arch. Biochem. Biophys.* **89**, 202—206.
- Croston, C. B. (1965). Endopeptidases of salmon ceca: Chromatographic separation and some properties. *Arch. Biochem. Biophys.* **112**, 218—223.

- Daan, N. (1973). A quantitative analysis of the food intake of North Sea cod, *Gadus morhua*. *Neth. J. Sea Res.* **6**, 479—517.
- Dahlstedt, E., von Euler, U. S., Lishajko, F., and Östlund, E. (1959). Observations on the distribution and action of substance P in marine animals. *Acta Physiol. Scand.* **47**, 124—130.
- Dandriofosse, G. (1975). Purification of chitinase contained in pancreas of gastric mucosa of frog. *Biochimie* **57**, 829—831.
- Daniel, E. E. (1968). Pharmacology of the gastrointestinal tract. In "Handbook of Physiology" (C. F. Code, ed.), Part 6, Vol. 4, pp. 2267—2324. Am. Physiol. Soc., Washington, D.C.
- Darnell, R. M., and Meierotto, R. R. (1962). Determination of feeding chronology in fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.* **91**, 313—320.
- David, H. (1961). Zur submikroskopischen Morphologie intrazellulärer Gallenkapillaren. *Acta Anat.* **47**, 216—224.
- Davson, H. (197). "A Textbook of General Physiology." Churchill, London.
- Dawson, I. (1970). The endocrine cells of the gastrointestinal tract. *Histochem. J.* **2**, 527—549.
- De Groot, S. J. (1971). On the interrelationship between morphology of the alimentary tract, food and feeding behavior in flatfishes (Pisces, Pleuronectidae). *Neth. J. Sea Res.* **5**, 121—196.
- De Haën, C., and Gertler, A. (1974). Isolation and amino-terminal sequence analysis of two dissimilar pancreatic proelastases from the African lungfish. *Biochemistry* **13**, 2673—2677.
- Dockray, G. J. (1975). Comparative studies on secretin. *Gen. Comp. Endocrinol.* **25**, 203—210.
- Dreyer, N. B. (1949). The action of autonomic drugs on elasmobranch and teleost involuntary muscle. *Arch. Int. Pharmacodyn. Ther.* **78**, 63—66.
- Edwards, D. J. (1971). Effect of temperature on rate of passage of food through the alimentary canal of the plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J. Fish Biol.* **3**, 433—439.
- Edwards, D. J. (1972a). Electrical stimulation of isolated vagus nerve-muscle preparations of the stomach of the plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Comp. Gen. Pharmacol.* **2**, 235—242.
- Edwards, D. J. (1972b). Reactions of the isolated plaice stomach to applied drugs. *Comp. Gen. Pharmacol.* **3**, 345—358.
- Edwards, D. J. (1973). The effects of drugs and nerve section on the rate of passage of food through the gut of the plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J. Fish Biol.* **5**, 441—446.
- Elias, H., and Sherrick, J. C. (1969). "Morphology of the Liver." Academic Press, New York.
- Elliott, J. M. (1972). Rates of gastric evacuation in brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshwater Biol.* **2**, 1—18.
- Elliott, J. M. (1975). Weight of food and time required to satiate brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshwater Biol.* **5**(1), 51—64.
- Epplé, A. (1969). The endocrine pancreas. In "Fish Physiology" (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), Vol. 2, pp. 275—319. Academic Press, New York.
- Eriksen, N. (1945). Purification and properties of halibut pepsin. M.S. Thesis, Univ. of Washington, Seattle. Cited in Jany (1976).
- Fábián, G., Molnár, G., and Tölg, I. (1963). Comparative data and enzyme kinetic calculations on changes caused by temperature in the duration of gastric digestion of some predatory fishes. *Acta Biol. Acad. Sci. Hung.* **14**, 123—129.
- Falck, B., and Owman, C. H. (1965). Detailed methodological description of the fluorescence method for the cellular demonstration of biogenic monoamines. *Acta Univ. Lund. Sect. II*, No. 7, pp. 1—23.
- Falkmer, S., and Olsson, R. (1962). Ultrastructure of the pancreatic islet tissue of normal and alloxan-treated *Cottus scorpius*. *Acta Endocrinol. (Copenhagen)* **39**, 32—46.
- Falkmer, S., Hellman, B., and Voigt, G. E. (1964). On the agranular cells in the pancreatic islet tissue of the marine teleost *Cottus scorpius*. *Acta Pathol. Microbiol. Scand.* **60**(1), 47—54.
- Falkmer, S., Östberg, Y., and Van Noorden, S. (1978). Entero-insular endocrine systems of cyclostomes. In "Gut Hormones" (S. R. Bloom, ed.), pp. 57—63. Churchill Livingstone, New York.
- Fänge, R. (1962). Pharmacology of poikilothermic vertebrates and invertebrates. *Pharmacol. Rev.* **14**, 281—316.
- Fänge, R. (1968). The formation of eosinophilic granulocytes in the oesophageal lymphomyeloid tissue of elasmobranchs. *Acta Zool. (Stockholm)* **49**, 155—161.
- Fänge, R. (1973). The lymphatic system of *Myxine*. *Acta Regiae Soc. Sci. Litt. Gothob. Zool.* **8**, 57—64.
- Fänge, R., and Hanson, A. (1973). Comparative pharmacology of catecholamines. In "International Encyclopaedia of Pharmacology" (M. J. Michelson, ed.), Pergamon, New York.
- Fänge, R., and Johnels, A. G. (1958). An autonomic nerve plexus control of the gall bladder in *Myxine*. *Acta Zool. (Stockholm)*, **39**, 1—8.

- Fänge, R., Johnels, A. G., and Eñger, P. S. (1963). The autonomic nervous system. In "The Biology of *Myxine*" (A. Brodal and R. Fänge, eds.), pp. 124—136. Universitetsforlaget, Oslo.
- Fänge, R., Lundblad, G., and Lind, J. (1976). Lysozyme and chitinase in blood and lymphomyeloid tissues of marine fish. *Mar. Biol.* **36**, 277—282.
- Fänge, R., Lundblad, G., Lind, J., and Wikberg, K. (1978). Chitinolytic enzymes in the digestive system of marine fish. (Submitted for publication).
- Farmanfarman, A., Ross, A., and Mazal, D. (1972). *In vivo* intestinal absorption of the sugar in the toadfish (marine teleost *Opsanus tau*). *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)* **142**, 427—445.
- Fish, G. R. (1960). The comparative activity of some digestive enzymes in the alimentary canal of *Tilapia* and perch. *Hydrobiologia* **15**, 161—179.
- Fortunatova, K. R. (1950). Biology of feeding of *Scorpaena porcus* L. *Tr. Sevastop. Biol. Stn., Akad. Nauk Ukr. SSR* **7**, 193—235.
- Fortunatova, K. R. (1955). Methods of studying the feeding of predatory fishes. *Tr. Sov. Ikhtiol. Kom. Akad. Nauk SSR* **6**, 62—84. (In Russ.)
- Frantsusova, G. P. (1971). Afferent innervation of the digestive tract in *Stenodus leucichthys*. *Arkh. Anat., Gist. Embriol.* **60**, 39—41. (In Russ.)
- Fujita, T. (1962). Über das Inselssystem des Pankreas von *Chimaera monstrosa*. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* **57**, 2272—2277.
- Fujita, T. (1974). New aspects on the pancreatic islets. In "Recherches Biologiques Contemporaines" (L. Arvy, ed.), pp. 437—440. Imprimerie Wagner, Nancy, France.
- Gabe, M., and Martoja, M. (1971). Données histologiques sur les cellules endocrines, gastriques et pancréatiques de *Mugil-auratus* (Téléostéen, Mugiliformes). *Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp.* **60**, 219—234.
- Gammon, R. L., Tiemeier, O. W., and Gier, H. T. (1972). The gross and microanatomy of the digestive tract and pancreas of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Trans. Kans. Acad. Sci.* **75**, 141—155.
- Gauthier, G. F., and Landis, S. C. (1972). The relationship of ultrastructural and cytochemical features to absorptive activity in the goldfish intestine. *Anat. Rec.* **172**, 675—702.
- Gerald, V. M. (1973). Rate of digestion in *Ophiocephalus punctatus*, Bloch. *Comp. Biochem. Physiol. A* **46**, 195—205.
- Gershon, M. D. (1967). Inhibition of gastrointestinal movement by sympathetic nerve stimulation: The site of action. *J. Physiol. (London)* **189**, 317—328.
- Chazzawi, F. M. (1935). The pharynx and intestinal tract of the Egyptian mullets *Mugil cephalus* and *Mugil capito*. II. On the morphology and histology of the alimentary canal in *Mugil capito*. *Coastal Fish. Serv., Fish. Res. Dir., Notes Mem. (Cairo)* No. 6, pp. 1—31.
- Girgis, S. (1952). On the anatomy and histology of the alimentary tract of an herbivorous bottom-feeding cyprinoid fish, *Labeo horie* (Cuv). *J. Morphol.* **90**, 317—362.
- Glaser, G. (1933). Beiträge zur Kenntnis des Lymphgefäßsystems der Fische. *Z. Gesamte Anat., Abt. I* **100**, 433—511.
- Goddard, J. S. (1973). The effects of cholinergic drugs on the motility of the alimentary canal of *Blennius pholis*. *L. Experientia* **29**, 974—975.
- Goddard, J. S. (1974). An X-ray investigation of the effects of starvation and drugs on intestinal motility in the plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Ichthyologia (Sarajevo)* **6**(1), 49—58.
- Goddard, J. S. (1975). Studies on intestinal control of the plaice, *Pleuronectes platessa* L. Ph.D. Thesis, Univ. of Wales, Cardiff.
- Gomazkov, O. A. (1959). Effect of temperature on digestion of the turbot, *Lota Lota*. *Bull. Inst. Biol. Vodokhran., Akad. Nauk SSSR* **5**, 26—28. (In Russ.)
- Granick, S. (1953). Investigations in iron metabolism. *Am. Nat.* **87**, 65—75.
- Greene, C. W. (1914). The fat-absorbing function of the alimentary tract of the king salmon. *Bull. U.S. Fish. Bur.* **33**, 149—175. Cited in Schmitz and Baker (1969).
- Grodzinski, Z. (1938). Das Blutgefäßsystem. In "Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs." Bd. 6, Abt. 1, Buch 2: "Echte Fische," pp. 1—77. Akad. Verlagsges., Leipzig.
- Grove, D. J., Starr, C. R., Allard, D. R., and Davies, W. (1972). Adrenaline storage in the pro-nephros of the plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Comp. Gen. Pharmacol.* **3**, 205—212.
- Grove, D. J., O'Neill, J. G., and Spillet, P. B. (1974). The action of 5-hydroxytryptamine on longitudinal gastric smooth muscle of the plaice *Pleuronectes platessa*. *Comp. Gen. Pharmacol.* **5**, 229—238.
- Grove, D. J., Goddard, J. S., Tan, S. P., and Wirtz, P. (1976). Unpublished observations from M.Sc. and Ph.D. theses, Univ. of Wales, Cardiff.
- Grove, D. J., Lozoides, L., and Nott, J. (1978). Satiation amount, frequency of feeding and gastric emptying rate in *Salmo gairdneri*. *J. Fish Biol.* **12**, 507—516.

- Guimaraes, S. (1969). Reversal by pronethalol of dibenamine blockade: A study on the seminal vesicle of the guinea pig. *Br. J. Pharmacol.* **36**, 594—601.
- Gzgzzyan, D. M., and Kuzina, M. M. (1973). Stomach motor activity in the Black Sea ray, *Dasyatis pastinaca*. *J. Evol. Biochem. Physiol. (USSR)* **9**(5), 536—538. (In Russ.)
- Gzgzzyan, D. M., Zaks, M. G., and Tanasiychuk, O. F. (1968). Effect of histamine, substance "P" and pituitrin on the gastric secretion of the common European catfish (*Silurus glanis* L.). *Probl. Ichthyol. (USSR)* **8**, 97—100. (Transl. from *Vopr. Ikhtiol.* 1968, **8**, 126—130).
- Gzgzzyan, D. M., Kuzina, M. M., and Tanasiichuk, O. F. (1973). The effects of hypophyseal hormones and insulin on motor activity of the stomach in the scorpion fish *Scorpaena porcus*. *J. Evol. Biochem. Physiol. (USSR)* **9**(3), 301—302. (In Russ.)
- Häggendal, J. (1963). An improved method for fluorimetric determination of small amounts of adrenaline and noradrenaline in plasma and tissues. *Acta Physiol. Scand.* **59**, 242—254.
- Hale, P. (1965). The morphology and histology of the digestive systems of two freshwater teleosts, *Poecilia reticulata* and *Gasterosteus aculeatus*. *J. Zool.* **146**, 132—149.
- Hallböck, D. A. (1973). Acetylcholinesterase-containing structures in the intestine of *Myxine glutinosa*. *Acta Regiae Soc. Sci. Litt. Gothob. Zool.* **8**, 24—25.
- Hansen, D. (1975). Evidence of a gastrin-like substance in *Rhinobatus productus*. *Comp. Biochem. Physiol. C* **52**, 61—64.
- Haslewood, G. A. D. (1968). Evolution and bile salts. In "Handbook of Physiology" (C. F. Code, ed.), Sect. 6, Vol. 5, pp. 2375—2390. Am. Physiol. Soc., Washington, D.C.
- Hatanaka, M., Kosaka, M., Sato, Y., Yamati, K., and Fukui, K. (1954). Interspecific relations concerning the predaceous habits among the benthic fish. *Tohoku J. Agric. Res.* **5**, 177—189.
- Hay, A. W. M., and Watson, G. (1976). The plasma transport of 25-hydroxycalciferol in fish, amphibians, reptiles, and birds. *Comp. Biochem. Physiol. B* **53**, 167—172.
- Healey, M. C. (1971). The distribution and abundance of sand gobies, *Gobius minutus* in the Ythan Estuary. *J. Zool.* **163**, 177—229.
- Herting, G. E., and Witt, A. (1968). Rate of digestion in the bowfin. *Prog. Fish. Cult.* **30**(1), 26—28.
- Hess, A. D., and Rainwater, J. H. (1939). A method for measuring food preference of trout. *Copeia* No. 3, pp. 154—157.
- Hickling, C. F. (1966). On the feeding process in the white amur, *Ctenopharyngodon idella*. *J. Zool.* **148**, 408—418.
- Hickling, C. F. (1970). A contribution to the natural history of the English grey mullets (Pisces, Mugilidae). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **50**, 609—633.
- Hill, W. C. (1926). A comparative study of the pancreas. *Proc. Zool. Soc. London* Part 2, pp. 581—631.
- Hinton, D. E., and Pool, C. R. (1976). Ultrastructure of the liver in channel catfish *Ictalurus punctatus* (Rafinesque). *J. Fish Biol.* **8**, 209—219.
- Hinton, D. E., Snipes, R. L., and Kendall, M. W. (1972). Morphology and enzyme histochemistry in liver of largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *J. Fish. Res. Board Can.* **29**, 531—534.
- Hirao, S., Yamada, J., and Kikuchi, R. (1960). On improving the efficiency of feed for fish culture. Transit and digestibility of diet in eel and rainbow trout, observed by the use of <sup>32</sup>P. *Tokaiku Suisan Kenkyusho Kenkyu Hokoku* **27**, 67—72.
- Hirschowitz, B. I. (1975). Regulation of gastric secretion. In "Functions of the Stomach and Intestine" (M. H. F. Friedmann, ed.), pp. 145—165. Univ. Park Press, Baltimore, Maryland.
- Hoagman, W. J. (1974). Vital activity parameters as related to the early life history of larval and postlarval lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). In "The Early Life History of Fish" (J. H. Baxter, ed.), pp. 547—558. Springer-Verlag, Berlin and New York.
- Hobson, E. S. (1974). Feeding relationships of teleostean fishes on coral reefs in Kona, Hawaii. *U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* **72**(4), 915—1031.
- Hogben, C. A. M. (1967a). Response of the isolated dogfish gastric mucosa to histamine. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* **124**, 890—893.
- Hogben, C. A. M. (1967b). Secretion of acid by the dogfish, *Squalus acanthias*. In "Sharks, Skates and Rays" (P. W. Gilbert, R. F. Mathewson, and D. P. Rall, eds.), pp. 299—315. Johns Hopkins Press, Baltimore, Maryland.
- Holstein, B. (1975a). Intestinal diamine oxidase of some teleostean fishes. *Comp. Biochem. Physiol. B* **50**, 291—297.
- Holstein, B. (1975b). Gastric secretion in a teleostean fish: A method for the continuous collection of gastric effluence from a swimming fish its response to histamine and pentagastrin. *Acta Physiol. Scand.* **95**, 417—423.
- Holstein, B. (1976). Effect of the H<sub>2</sub> receptor antagonist metiamide on carbachol- and histamine-induced gastric acid secretion in the Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Acta Physiol. Scand.* **97**, 189—195.

- Holstein, B. (1977). Effect of atropine and SC-15396 on stimulated gastric acid secretion in the Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Acta Physiol. Scand.* **101**, 185—193.
- Honma, S. (1970). Presence of monaminergic neurones in the spinal cord and intestine of the lamprey *Lampetra japonica*. *Arch. Histol. Jpn. (Niigata, Jpn.)* **32**, 383—393.
- Hotta, H., and Nakashima, J. (1968). Experimental study on the feeding activity of jack mackerel *Trachurus japonicus*. *Bull. Sekai Reg. Fish. Res. Lab. (Seikai-Ku Suisan Kenkyusho Kenkyu Hokoku)* **36**, 75—83.
- House, C. R., and Green, K. (1963). Sodium and water transport across isolated intestine of a marine teleost. *Nature (London)* **199**, 1293—1294.
- Hunn, J. B. (1972). Concentrations of some inorganic constituents in gallbladder bile from some freshwater fishes. *Copeia* No. 4, pp. 860—861.
- Hunt, B. P. (1960). Digestion rate and food consumption of Florida gar, warmouth and largemouth bass. *Trans. Am. Fish. Soc.* **89**(2), 206—210.
- Hunt, J. N., and Knox, M. T. (1968). Regulation of gastric emptying. In «Handbook of Physiology» (C. F. Code, ed.), Sect. 6, Vol. 4, pp. 1917—1935. Am. Physiol. Soc. Washington, D.C.
- Ikeda, M., Hayama, T., Chujuo, N., and Hoshi, A. (1958). Acetylcholine content in the stretched wall of intestine. *Am. J. Physiol.* **192**, 27—29.
- Imura, K. (1974a). On the alkaline RNase isolated from the pyloric caeca of rainbow trout. *Nippon Suisan Gakkaishi* **40**, 399—408.
- Imura, K. (1974b). Purification and properties of the phosphodiesterase in the pyloric caeca of rainbow trout. *Nippon Suisan Gakkaishi* **40**, 807—814.
- Inaba, D., Ogino, C., Takamatsu, C., Sugano, S., and Hata, H. (1962). Digestibility of dietary components in fishes. I. Digestibility of dietary proteins in rainbow trout. *Nippon Suisan Gakkaishi* **28**, 367—371.
- Iro, S. (1967). Anatomic structure of the gastric mucosa. In «Handbook of Physiology» (C. F. Code, ed.), Sect. 6, Vol. 2, pp. 705—741. Am. Physiol. Soc., Washington, D.C.
- Ishida, J. (1935). Ciliated intestinal epithelium in a teleost. *Annot. Zool. Jpn.* **15**, 158—160.
- Ishiwata, N. (1969). Ecological studies on the feeding of fishes. VII. Frequency of feeding and satiation amount. *Nippon Suisan Gakkaishi* **35**, 979—984.
- Isokawa, S., Kubota, K., Kosakai, T., et al. (1965). Some contributions to study of esophageal sacs and teeth of fishes. *J. Nihon Univ. Sch. Dent.* **7**, 103—111.
- Ito, T., Watanabe, A., and Takahashi, Y. (1962). Histologische und cytologische Untersuchungen der Leber bei Fisch und Cyclostomata nebst Bemerkungen über die Fettspeicherzellen. *Arch. Histol. Jpn. (Niigata, Jpn.)* **22**, 429—463.
- Ito, Y., and Kuriyama, H. (1971). Nervous control of the motility of the alimentary canal of the silver carp. *J. Exp. Biol.* **55**, 469—487.
- Jacobshagen, E. (1915). Ueber die Appendices pyloricae, nebst Bemerkungen zur Anatomie und Morphologie des Rumpfdarmes. *Jena Z. Naturwiss.* **53**, 445—556.
- Jacobshagen, E. (1937). Darmsystem. IV. Mittel und Enddarm. Rumpfdarm. In «Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere» (L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, and W. Lubosch, eds.), Vol. 3, pp. 563—724. Urban Schwarzenberg, Berlin.
- Jansson, B.-O., and Olsson, R. (1960). The cytology of the caecal epithelial cells of *Perca*. *Acta Zool. (Stockholm)* **41**, 267—276.
- Jany, K.-D. (1976). Studies on the digestive enzymes of the stomachless bonefish *Carassius auratus gibelio* (Bloch); endopeptidases. *Comp. Biochem. Physiol. B* **53**, 31—38.
- Jobling, M., Gwyther, D., and Grove, D. J. (1977). Some effects of temperature, meal size and body weight on gastric evacuation time in the dab, *Limanda limanda* (L.). *J. Fish Biol.* **10**, 291—298.
- Jones, R. (1974). The rate of elimination of food from the stomachs of haddock, *Melanogrammus aeglefinus*, cod, *Gadus morhua* and whiting, *Merlangus merlangus*. *J. Cons., Cons. Int. Explor. Mer.* **35**(3), 225—243.
- Kapoor, B. G., Evans, H. E., and Pevzner, R. A. (1975a). The gustatory system in fish. *Adv. Mar. Biol.* **13**, 53—108.
- Kapoor, B. G., Smit, H., and Verighina I. A. (1975b). The alimentary canal and digestion in teleosts. *Adv. Mar. Biol.* **13**, 109—239.
- Kariya, T. (1956). Cited in Kariya (1969).
- Kariya, T. (1969). The relationship of food intake to amount of stomach contents in mebaru *Sebastes inermis*. *Nippon Suisan Gakkaishi* **35**, 533—536. (Engl. summ.)
- Kariya, T., and Takahashi, M. (1969). The relationship of food intake to the stomach contents in the mackerel, *Scomber japonicus*. *Nippon Suisan Gakkaishi* **35**, 386—390.
- Kariya, T., Hotta, H., and Takahashi, M. (1969). Relation between condition of the stomach

- mucous folds and the stomach content in the mackerel. *Nippon Suisan Gakkaishi* **35**, 441—445.
- Karpevitch, A. F. (1936). On changes of the digestive juice reaction in marine fishes. *Fiziol. Z.* **30**, 100—123.
- Karpevitch, A. F., and Bokova, E. N. (1936). The rate of digestion in marine fishes. Part 1. *Zool. Z.* **15**, 143—148.
- Karpevitch, A. F., and Bokova, E. N. (1937). The rate of digestion in marine fishes. Part 2. *Zool. Z.* **16**, 21—44.
- Karzinkin, G. S. (1932). K izuxheniiu fiziologii pischevarenia. (Ein Betrag zum studium der Physiologie der Verdauung bei den Fischen.) *Tr. Limnol. St. Kosina* **15**, 85—123.
- Kayanja, F. I. B., Maloiti, G. M. O., and Reite, O. B. (1975). The fine structure of the intestinal epithelium of *Tilapia grahami*. *Anat. Anz.* **138**, 451—462.
- Keast, A., and Webb, D. (1966). Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. *J. Fish. Res. Board Can.* **23**, 1845—1874.
- Kerkut, G. A. (1976). A commentary on comparative pharmacology. *Comp. Biochem. Physiol. C* **55**, 1—3.
- Kevern, N. R. (1966). Feeding rate of carp estimated by a radioisotopic method. *Trans. Am. Fish. Soc.* **95**, 363—371.
- Khanna, S. S., and Mehrotra, B. K. (1970). Histomorphology of the buccopharynx in relation to feeding habits in teleosts. *Proc. Natl. Acad. Sci., India, Sect. B* **40**, 61—80.
- Kilarski, W., and Bigai, J. (1971). The fine structure of striated muscle fibres of tunica muscularis of the intestine in some teleosts. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* **113**, 472—489.
- Kionka, B. C., and Windell, J. T. (1972). Differential movement of digestible and undigestible food fractions in rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Trans. Am. Fish. Soc.* **101**(1), 112—115.
- Kirtsinghe, P. (1940). The myenteric nerve plexus in some lower chordates. *Q. J. Microsc. Sci.* **81**, 521—529.
- Kitamikado, M., and Tachino, S. (1960). Studies on the digestive enzymes of rainbow trout. II. Proteases. *Nippon Suisan Gakkaishi* **26**, 685—690.
- Kitchell, J. F., and Windell, J. T. (1968). Rate of gastric digestion in pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*. *Trans. Am. Fish. Soc.* **97**, 489—492.
- Kjeldson, M. A., Peters, D. S., Thayer, G. W., and Johnson, G. N. (1975). The general feeding ecology of postlarval fishes in the Newport River estuary. *U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* **73**, 137—144.
- Krementsz, A. B., and Chapman, G. B. (1975). Ultrastructure of the posterior half of the intestine of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *J. Morphol.* **145**, 441—482.
- Kukla, M. (1954). The arrangement of blood vessels on the surface and in the wall of the alimentary canal of the eel (*Anguilla anguilla* L.). *Folia Morphol. (Warsaw)* **5**(13), 27—38.
- Kukla, M. (1958). The structure and vascularisation of the pancreas of the eel (*Anguilla anguilla* L.). *Acta Biol. Cracov., Ser. Zool.* **1**, 99—111.
- Kurata, K. (1959). Preliminary report on the rearing of the herring larvae. *Suisan-Cho Hokkaido-Ku Suisan Kenkyusho Kenkyu Hokoku* **20**, 117—138.
- Lane, T. H., and Jackson, H. M. (1969). Voidance time for 23 species of fish. *Invest. Fish Control* No. 33.
- Lange, N. O. (1962). Development of the intestine in *Rutilus rutilus* (L.). *Vopr. Ikhtiol.* **2**, 336—349. (In Russ.)
- Langley, J. N. (1921). "The Autonomic Nervous System," Part 1. W. Heffer & Sons, Cambridge.
- Lansing, A. I., Rosenthal, T. B., and Alex, M. (1953). Presence of elastase in teleost islet tissue. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* **84**, 689—691.
- Larsson, L.-I., and Rehfeld, J. F. (1978). Evolution of CCK-like hormones. In "Gut Hormones" (S. R. Bloom, ed.), pp. 68—73. Churchill Livingstone, New York.
- Lasker, R. (1970). Utilization of zooplankton energy by a Pacific sardine population in the Californian current. In "Marine Food Chains" (J. H. Steele, ed.), pp. 265—284. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Laurence, G. C. (1971). Digestion rate of larval largemouth bass. *N.Y. Fish. Game J.* **18**, 52—56.
- Lee, D. J., and Putnam, G. B. (1973). The response of rainbow trout to varying protein/energy ratios in a test diet. *J. Nutr.* **103**, 916—922.
- Lehninger, A. L. (1971). "Biochemistry." Worth, New York.
- Leong, R. J. H., and O'Connell, C. P. (1969). A laboratory study of particulate and filter feeding of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). *J. Fish. Res. Board Can.* **26**, 557—582.
- Linder, M. C., Dunn, V., Isaacs, E., Jones, D., Lim, S., Van Volkom, M., and Munro, H. N. (1975). Ferritin and intestinal iron absorption: Pancreatic enzymes and free iron. *Am. J. Physiol.* **228**, 196—204.

- Ling, E. A., and Tan, C. K. (1975). Fine structure of the gastric epithelium of the coral fish, *Chelmon rostratus* Cuvier. *Okajimas Fol. Anat. Jpn.* **51**, 285—310.
- Lipskaya, N. Y. (1959). Duration of digestion in the Black Sea surmullet (*Mullus barbatus ponticus*). (In Russ.) *Biol. Abstr.* **48**(1967), 26852.
- Lorentz, W., Matejka, E., Schmal, A., Reimann, H. J., Uhlig, R., and Mann, G. (1973). A phylogenetic study on the occurrence and distribution of histamine in the gastrointestinal tract and other tissues of man and various animals. *Comp. Gen. Pharmacol.* **4**, 229—250.
- Luppa, H. (1966). Ein Beitrag zur Funktion der Appendices pyloricae der Fische. Morphologische, histochemische und elektronenoptische Untersuchungen. *Gagensaurs Morphol. Jahrb.* **109**, 315—339.
- Lutz, B. R. (1931). The innervation of the stomach and the action of adrenaline in elasmobranch fishes. *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)* **61**, 93—100.
- MacKay, M. E. (1929). The digestive system of eel-pout (*Zoarces anguillaris*). *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)* **56**, 8—23.
- McKone, D. (1971). Rate at which Sockeye Salmon alevins are evacuated from the stomach of mountain whitefish (*Prosopium williamsoni*). *J. Fish. Res. Board Can.* **28**(1), 110—111.
- Magid, A. M. A. (1975). The epithelium of the gastrointestinal tract of *Polypterus senegalus* (Pisces: Brachiopterygii). *J. Morphol.* **146**, 447—456.
- Magnuson, J. J. (1969). Digestion and food consumption by skipjack tuna *Katsuwonus pelamis*. *Trans. Am. Fish. Soc.* **98**, 379—392.
- Mahn, R. (1898). Untersuchungen über das physiologische Verhalten des Schleiendarms. *Arch. Gesamte Physiol. Menschen Tiere* **72**, 273—307.
- Manteifel, B. P., Girs, I. I., Lesheva, T. S., and Pavlov, D. S. (1965). Diurnal rhythms of feeding and locomotory activity of some freshwater predacious fishes. *Akad. Nauk SSSR Moscow* pp. 3—81. (In Russ.)
- Markus, H. C. (1932). The extent to which temperature changes influence food consumption in largemouth bass (*Huro floridana*). *Trans. Am. Fish. Soc.* **62**, 202—210.
- Matthews, D. M. (1975). Intestinal absorption of peptides. *Physiol. Rev.* **55**, 537—608.
- Merret, T. G., Bar-Eli, E., and Van Vunakis, H. (1969). Pepsinogens A, C, and D from the smooth dogfish. *Biochemistry* **8**, 3696—3702.
- Mícha, J. C., Dandriósse, G., and Jeuniaux, C. (1973). Distribution et localisation tissulaire de la synthèse des chitinases chez les vertébrés inférieurs. *Arch. Int. Physiol. Biochim.* **81**, 439—451.
- Mohsin, S. N. (1962). Comparative morphology and histology of the alimentary canals in certain groups of Indian teleosts. *Acta Zool. (Stockholm)* **43**, 79—133.
- Molnár, G., and Tölg, I. (1962a). Experiments concerning gastric digestion of Pike perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in relation to water temperature. *Acta Biol. Acad. Sci. Hung.* **13**, 231—239.
- Molnár, G., and Tölg, I. (1962b). Relation between water temperature and gastric digestion of largemouth bass (*Micropterus salmoides* Lacepede). *J. Fish. Res. Board Can.* **19**, 1005—1012.
- Molnár, G., Tamássy, E., and Tölg, I. (1967). The gastric digestion of living predatory fish. In "The Biological Basis of Freshwater Fish Production" (S. D. Gerking, ed.), pp. 135—149. Blackwell, Oxford.
- Moore, A., and Hiatt, R. B. (1967). The action of epinephrine on gastrointestinal motility in the spiny dogfish. *Bull. Mt. Desert Isl. Biol. Lab.* **7**, 32—33.
- Moore, J. W., and Beamish, F. W. H. (1973). Food of larval sea lamprey (*Petromyzon marinus*) and American brook lamprey (*Lampetra lamottei*). *J. Fish. Res. Board Can.* **30**, 7—15.
- Moriarty, C. M., and Moriarty, D. J. W. (1973a). Quantitative estimation of the daily ingestion of phytoplankton by *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripennis* in Lake George, Uganda. *J. Zool.* **171**, 15—23.
- Moriarty, C. M., and Moriarty, D. J. W. (1973b). The assimilation of carbon from phytoplankton by two herbivorous fishes *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripennis*. *J. Zool.* **171**, 41—55.
- Moriarty, D. J. W. (1973). The physiology of digestion of blue-green algae in the cichlid fish *Tilapia nilotica*. *J. Zool.* **171**, 25—39.
- Moriarty, D. J. W. (1976). Quantitative studies on bacteria and algae in the food of the mullet *Mugil cephalus* L. and the prawn *Metapenaeus bennettiae* (Racek and Dall). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **22**, 131—143.
- Motais, R., Rankin, I., and Maetz, J. (1969). Water fluxes in marine fishes. *J. Exp. Biol.* **51**, 529—546.
- Nagase, G. (1964). Contribution to the physiology of digestion in *Tilapia mossambica* Peters:

- Digestive enzymes and the effect of diets on their activity. *Z. Vgl. Physiol.* **49**, 270—284.
- Negri, L., and Erspamer, V. (1973). Action of caerulein and caerulein-like peptides on short-circuit current and acid secretion in the isolated gastric mucosa of amphibians. *Naunyn-Schmiedeberg's Arch. Pharmacol.* **277**, 401—412.
- Nelson, G. J. (1967). Epibranchial organs in lower teleostean fishes. *J. Zool.* **153**, 71—89.
- Netsch, M., and Witt, A. (1962). Cited in Herting and Witt (1968).
- Nicholls, J. V. V. (1931). The influence of temperature on digestion in *Fundulus heteroclitus*. *Contrib. Can. Biol. Fish.* **7**, 45—55.
- Nicholls, J. V. V. (1933). The effect of temperature variation and certain drugs on gastric motility of elasmobranch fishes. *Contrib. Can. Biol. Fish.* **7**, 449—463.
- Nicol, J. A. C. (1952). Autonomic nervous system in lower chordates. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* **27**, 1—49.
- Niimi, A. J., and Beamish, F. W. H. (1975). Bioenergetic and growth of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in relation to body weight and temperature. *Can. J. Zool.* **52**, 447—456.
- Nilsson, A. (1970). Gastrointestinal hormones in the holocephalian fish *Chimaera monstrosa* (L.). *Comp. Biochem. Physiol.* **32**, 387—390.
- Nilsson, A. (1973). Secretin-like and cholecystokinin-like activity in *Myxine glutinosa* L. *Acta Regiae Soc. Sci. Litt. Gothob. Zool.* **8**, 30—32.
- Nilsson, A., and Fänge, R. (1969). Digestive proteases in the holocephalian fish *Chimaera monstrosa* (L.). *Comp. Biochem. Physiol.* **31**, 147—165.
- Nilsson, A., and Fänge, R. (1970). Digestive proteases in the cyclostome *Myxine glutinosa* (L.). *Comp. Biochem. Physiol.* **32**, 237—250.
- Nilsson, S. (1971). Adrenergic innervation and drug responses of the oval sphincter in the swimbladder of the cod (*Gadus morhua*). *Acta Physiol. Scand.* **83**, 446—453.
- Nilsson, S., and Fänge, R. (1967). Adrenergic receptors in the swimbladder and gut of a teleost (*Anguilla anguilla*). *Comp. Biochem. Physiol.* **23**, 661—664.
- Nilsson, S., and Fänge, R. (1969). Adrenergic and cholinergic vagal effects on the stomach of a teleost (*Gadus morhua*). *Comp. Biochem. Physiol.* **30**, 691—694.
- Nilsson, S., and Grove, D. J. (1974). Adrenergic and cholinergic innervation of the spleen of the cod, *Gadus morhua*. *Eur. J. Pharmacol.* **28**, 135—143.
- Nilsson, S., Holmgren, S., and Grove, D. J. (1975). Effects of drugs and nerve stimulation on the spleen and arteries of two species of dogfish, *Scyliorhinus canicula* and *Squalus acanthias*. *Acta Physiol. Scand.* **95**, 219—230.
- Nilsson, S., Abrahamsson, T., and Grove, D. J. (1976). Sympathetic release of adrenaline from the head kidney of the cod, *Gadus morhua*. *Comp. Biochem. Physiol. C* **55**, 123—127.
- Noaillac-Depeyre, J., and Gas, N. (1978). Ultrastructural and cytochemical study of the gastric epithelium in a fresh water teleostean fish (*Perca fluviatilis*). *Tissue Cell* **10**, 23—37.
- Nobel, R. L. (1973). Evacuation rates of young yellow perch, *Perca flavescens* (Mitchell). *Trans. Am. Fish. Soc.* **102**(4), 759—763.
- Norris, E. R., and Elam, D. (1940). Preparation and properties and crystallization of tuna pepsin. *J. Biol. Chem.* **134**, 443—454.
- Norris, E. R., and Mathies, J. C. (1953). Preparation and properties of tuna pepsin. *J. Biol. Chem.* **204**, 673—686.
- Norris, J. S., Norris, D. O., and Windell, J. T. (1973). Effect of simulated meal size on gastric acid and pepsin secretory rates in bluegill (*Lepomis macrochirus*). *J. Fish. Res. Board Can.* **30**(2), 210—204.
- Nose, T. (1967). Recent advance in the study of fish digestion. *Tech. Pap. Eur. Inland Fish. Adv. Comm.* **3**, 83—94.
- Nose, T., and Mamiya, H. (1963). Protein digestibility of flatfish meal in rainbow trout. *Tansuiku Suisan Kenkyusho Kenkyu Hokoku* **12**, 1—4.
- Nose, T., and Toyama, K. (1966). Protein digestibility of brown fish meal in rainbow trout. *Tansuiki Suisan Kenkyusho Kenkyu Hokoku* **15**, 213—224.
- Odense, P. H., and Bishop, C. M. (1966). The ultrastructure of the epithelial border of the ileum, pyloric caeca and rectum of the cod, *Gadus morhua*. *J. Fish. Res. Board Can.* **23**(12), 1841—1843.
- Odum, W. E. (1970). Utilization of the direct grazing and detritus food chains by the striped mullet, *Mugil cephalus*. In "Marine Food Chains" (J. Steele, ed.), pp. 222—240. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Östberg, Y. (1976). The entero-insular endocrine organ in a cyclostome, *Myxine glutinosa*. *Umea Univ. Med. Diss.* No. 15, pp. 1—41.
- Östberg, Y., Van Noorden, S., Everson Pearse, A. G., and Thomas, N. W. (1976). Cytochemical.

- immunofluorescence, and ultrastructural investigations on popyptide hormone containing cells in the intestinal mucosa of a cyclostome, *Myxine glutinosa*. *Gen. Comp. Endocrinol.* **28**, 213—227.
- Ohnesorge, F. K., and Rauch, R. (1968). Untersuchungen über Peristaltik am Darm der Schleie (*Tinca vulgaris*). *Z. Vgl. Physiol.* **58**, 153—170.
- Ohnesorge, F. K., and Rehberg, M. (1963). Der Darm der Schleie (*Tinca vulgaris*) als pharmakologisches Versuchsobject. *Naunyn-Schmiedebergs Arch. Exp. Pathol. Pharmacol.* **246**, 81—82.
- Okul, A. V. (1941). The feeding of pelagic fishes in the Azov Sea. *Zool. Zh.* **20**, 587—603. (In Russ.)
- Okutani, K. (1966). Studies of chitinolytic systems in the digestive tract of *Lateolabrax japonicus*. *Bull. Misaki Mar. Biol. Inst., Kyoto Univ.* No. 10, pp. 1—47.
- Ooshiro, Z. (1962). Biochemical studies on carboxypeptidase contained in the pyloric caeca of mackerel, *Scomber japonicus*. *Kagoshima Univ. Fish. Dep. Bull.* **11**, Suppl., 111—151.
- Ooshiro, Z. (1968). Biochemical studies on carboxypeptidase contained in the pyloric caeca of mackerel, *Scomber japonicus*. *Nippon Suisan Gakkaishi* **11**, 111—151.
- Ooshiro, Z. (1971). Studies on proteinase in the pyloric caeca of fishes. II. Some properties of proteinases purified from the pyloric caeca of mackerel. *Nippon Suisan Gakkaishi* **37**, 145—158.
- Oppel, A. (1896—1900). "Lehrbuch der Vergleichenden Mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere." Vols. 1—3. Fischer, Jena.
- Osse, J. W. M. (1969). Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): An electromyographic study. *Neth. J. Zool.* **19**, 289—392.
- Otto, C. (1976). Size, growth, population density and food of brown trout *Salmo trutta* L. in two sections of a south Swedish stream. *J. Fish Biol.* **8**, 477—488.
- Overnell, J. (1973). Digestive enzymes of the pyloric caeca and of their associated mesentery in the cod (*Gadus morhua*). *Comp. Biochem. Physiol. B* **46**, 519—531.
- Pandian, T. J. (1967). Intake, digestion, absorption and conversion of food in the fishes *Megalops cyprinoides* and *Ophiocephalus striatus*. *Mar. Biol.* **1**, 16—32.
- Panov, D. A., and Sorokin, Y. I. (1962). Speed of digestion in bream larvae. *Byull. Inst. Biol. Vodokhran., Akad. Nauk SSSR* **13**, 24—26. (In Russ.) [Isr. Program Sci. Transl. TT-68-50387 (1968).]
- Pappas, C. J., Tiemeier, O. W., and Deyoe, C. W. (1973). Chromic sesquioxide as an indicator in digestion studies in fish. *Progr. Fish Cultunist* **35**, 97—98.
- Patterson, T. L., and Fair, E. (1933). The action of the vagus on the stomach-intestine of the hagfish. Comparative studies. VIII. *J. Cell. Comp. Physiol.* **3**, 113—119.
- Patton, J. S., Nevenzel, J. C., and Benson, A. A. (1975). Specificity of digestive lipases in hydrolysis of wax esters and triglycerides studied in anchovy and other selected fish. *Lipids* **10**, 575—583.
- Payne, A. I. (1975). The reproductive cycle, condition and feeding in *Barbus liberiensis*, a tropical stream-dwelling cyprinid. *J. Zool.* **176**, 247—269.
- Pearse, A. G. E. (1977). The diffuse neuroendocrine system and the APUD concept: Related peptides in brain, intestine, pituitary, placenta and anuran cutaneous glands. *Med. Biol.* **55**, 115—125.
- Pegel, W. A., and Popov, F. G. (1937). The influence of temperature on digestion of cold-blooded animals. *Tomsk. Univ. Biol. Inst., Tr.* **4**, 59—79. (In Russ.)
- Pernkopf, E., and Lehner, J. (1937). Vergleichende Beschreibung des Vorderdarmes bei den einzelnen Klassen der Kranioten. In "Handbuch der Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere" (L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, and W. Lubosch, eds.), Vol. 3, pp. 349—398. Urban Schwarzenberg, Berlin.
- Peters, D. S., and Hoss, D. E. (1974). A radioisotopic method of measuring food evacuation time in fish. *Trans. Am. Fish. Soc.* **103**, 626—629.
- Petersen, H. (1908—1909). Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Selachierdarmes. *Jena Z. Naturwiss.* **43**, 619—652; **44**, 123—148.
- Phillips, A. M., Jr. (1969). Nutrition, digestion and energy. In "Fish Physiology" (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), Vol. 1, pp. 391—432. Academic Press, New York.
- Piavaux, A. (1973). Origine non bactérienne de la laminarinase intestinale de *Tilapia macrochir*. *Boulenger. Arch. Int. Physiol. Biochim.* **81**, 737—743.
- Pierce, E. L. (1936). Rates of digestion in the yellowtail (*Ocyurus chrysurus*) and the white grunt (*Haemulon plumieri*). *Copeia* No. 2, pp. 123—124.
- Prahl, J. W., and Neurath, H. (1966a). Pancreatic enzymes of the spiny pacific dogfish. I. Cationic chymotrypsinogen and chymotrypsin. *Biochemistry* **5**, 2131—2146.

- Prahl, J. W., and Neurath, H. (1966b). Pancreatic enzymes of the spiny pacific dogfish. II. Procarboxypeptidases B and carboxypeptidase B. *Biochemistry* **5**, 4137—4145.
- Prosser, C. L. (1973). "Comparative Animal Physiology," 3rd ed. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania.
- Rahn, C. H., Sand, D. M., and Schlenk, H. (1973). Wax esters in fish. Metabolism of dietary palmityl palmitate in the gourami (*Trichogaster cosby*). *J. Nutr.* **103**, 1441—1447.
- Rauther, M. (1940). Der Intestinaltraktus. In "Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreich." Teil 1: "Echte Fische," pp. 657—1050. Akad. Verlagsges., Leipzig.
- Read, J. B., and Burnstock, G. (1968a). Fluorescent histochemical studies on the mucosa of the vertebrate gastrointestinal tract. *Histochemie* **16**, 324—332.
- Read, J. B., and Burnstock, G. (1968b). Comparative histochemical studies of adrenergic nerves in the enteric plexus of vertebrate large intestine. *Comp. Biochem. Physiol.* **27**, 505—517.
- Read, J. B., and Burnstock, G. (1969). Adrenergic innervation of gut musculature in vertebrates. *Histochemie* **17**, 263—272.
- Reeck, G. R., and Neurath, H. (1972). Pancreatic trypsinogen from the African lungfish. *Biochemistry* **11**, 503—510.
- Reeck, G. R., Winter, W. P., and Neurath, H. (1970). Pancreatic enzymes from the African lungfish, *Protopterus aethiopicus*. *Biochemistry* **9**, 1398—1403.
- Reichenbach-Klinke, H.-H., and Reichenbach-Klinke, K.-E. (1970). Enzymuntersuchungen an Fischen. II. Trypsin- und Amylase-Inhibitoren. *Arch. Fischereiwiss.* **21**, 67—72.
- Reif, W. E. (1976). Morphogenesis, pattern formation and function of the dentition of *Heterodontus* (Selachii). *Zoomorphologie* **83**(1), 1—47.
- Reimers, N. (1957). Some aspects of the relation between stream foods and trout survival. *Galif. Fish Game* **43**, 43—69.
- Reite, O. B. (1965). A phylogenetical approach to the functional significance of tissue mast cell histamine. *Nature (London)* **206**, 1334—1336.
- Reite, O. B. (1969). Phylogenetical persistence of the nonmast cell histamine stores of the digestive tract: A comparison with mast cell histamine. *Experientia* **25**, 276—277.
- Renade, S. S., and Kewalramani, H. G. (1967). Studies on the rate of food passage in fish intestines. *F.A.O. Fish. Rep.* **44**, 349—358.
- Reshetnikov, Y. S., Claro, R., and Silva, A. (1972). The pattern of feeding and the rate of digestion in some tropical predatory fish. *J. Ichthyol. (USSR)* **12**(5), 818—824.
- Riddle, O. (1909). The rate of digestion in cold-blooded vertebrates. The influence of season and temperature. *Am. J. Physiol.* **24**, 447—458.
- Rosenthal, H., and Hempel, G. (1970). Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus* L.). In "Marine Food Chains" (J. H. Steele, ed.), pp. 344—364. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Rosenthal, H., and Paffenhöfer, G. A. (1972). On the digestion rate and calorific content of food and faeces in young gar fish. *Naturwissenschaften* **6**, 274—275.
- Rozin, P., and Mayer, J. (1961). Regulation of food intake in the goldfish. *Am. J. Physiol.* **201**, 968—974.
- Rozin, P., and Mayer, J. (1964). Some factors affecting short-term food intake in the goldfish. *Am. J. Physiol.* **206**, 1430—1436.
- Ryland, J. S. (1964). The feeding of plaice and sandeel larvae in the southern North Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **44**, 343—364.
- Saito, K. (1973). Nervous control of intestinal motility in goldfish. *Jpn. J. Smooth Muscle Res.* **9**, 79—86.
- Sarbahi, D. S. (1951). Studies on the digestive tracts and digestive enzymes of the goldfish *Carassius auratus* L. and the largemouth black bass. *Micropterus salmoides* (Lacépède). *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)* **100**, 244—257.
- Scarpelli, D. G., Greider, M. H., and Frajola, W. J. (1963). Observations on hepatic cell hyperplasia, adenoma and hepatoma of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Cancer Res.* **23**, 848—857.
- Scheuring, L. (1928). Beziehungen zwischen Temperatur und Verdauungsgeschwindigkeit bei Fischen. *Z. Fisch. Deren Hilfswiss.* **26**, 231—235.
- Schmitz, E. H., and Baker, C. D. (1969). Digestive anatomy of the gizzard shad *Dorosoma cepedianum* and the threadfin shad *Dorosoma petenense*. *Trans. Am. Microsc. Soc.* **88**(4), 525—546.
- Seaburg, K. G. (1956). A stomach sampler for live fish. *Prog. Fish Cult.* **19**, 137—139.
- Seaburg, K. G., and Moyle, J. B. (1964). Feeding habits, digestion rates and growth of some Minnesota warm water fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.* **93**, 269—285.
- Sharratt, B. M., Bellamy, D., and Chester Jones, I. (1964). Adaptation of the silver eel (*Anguilla anguilla* L.) to sea water and to artificial media together with observations on the role of the gut. *J. Physiol. (London)* **204**, 135—158.

- Shrable, J. B., Tiemeier, O. W., and Deyoe, C. W. (1969). Effects of temperature on rate of digestion by channel catfish. *Prog. Fish. Cult.* **31**, 131—138.
- Singh, R. P., and Nose, T. (1967). Digestibility of carbohydrates in young rainbow trout. *Tan-sui-ku Suisan Kenkyusho Kenkyu Hokoku* **17**, 21—25.
- Smit, H. (1968). Gastric secretion in the lower vertebrates and birds. In "Handbook of Physiology." Sect. 6: Alimentary Canal (C. F. Code, ed.), Vol. V, pp. 2791—2805. Am. Physiol. Soc., Washington, D.C.
- Smith, H. W. (1930). The absorption and secretion of water and salts by marine teleosts. *Am. J. Physiol.* **93**, 480—505.
- Smith, M. W. (1966). Sodium-glucose interactions in the goldfish intestine. *J. Physiol. (London)* **182**, 559—572.
- Smith, R. L. (1975). Carbonic anhydrase in some coral reef fishes: Adaption to carbonate ingestion? *Comp. Biochem. Physiol. A* **50**, 131—134.
- Smith, R. L., and Lane, C. E. (1971). Amino acid transport by the fish intestine. *Comp. Biochem. Physiol.* **4**, 93—103.
- Solcia, E., and Members of the International Committee on Classification of Gut Endocrine Cells (1978). Lausanne 1977 classification of gastroenteropancreatic endocrine cells. In "Gut Hormones" (S. R. Bloom, ed.), pp. 40—48. Churchill Livingstone, New York.
- Steigenberger, L. W., and Larkin, P. A. (1974). Feeding activity and rates of digestion of northern squawfish (*Ptychocheilus oregonensis*). *J. Fish. Res. Board Can.* **31**(4), 411—420.
- Stevenson, S. V., and Grove, D. J. (1977). The extrinsic innervation of the stomach of the plaice, *Pleuronectes platessa* L. 1. The vagal nerve supply. *Comp. Biochem. Physiol. C* **58**, 143—151.
- Stevenson, S. V., and Grove, D. J. (1978). The extrinsic innervation of the stomach of the plaice, *Pleuronectes platessa* L. 2. The splanchnic nerve supply. *Comp. Biochem. Physiol. C* **60**, 45—50.
- Stickney, R. R., and Shumway, S. (1974). Occurrence of cellulase activity in the stomach of fishes. *J. Fish Biol.* **6**, 779—790.
- Stryer, L. (1974). "Biochemistry." Freeman, San Francisco, California.
- Sumner, J. B., and Somers, G. F. (1947). "Chemistry and Methods of Enzymes," 2nd Ed. Academic Press, New York.
- Suyehiro, Y. (1942). A study on the digestive system and feeding habits of fish. *Jpn. J. Zool.* **10**, 1—303.
- Suzuki, T. (1976). Relations between feeding rates and growth rates of filefish *Navodon modestus* (Günther). *Bull. Jpn. Sea Reg. Fish. Res. Lab. (Nihonkai-Ku Suisan Kenkyusho Kenkyu)* **27**, 51—57.
- Swenson, W. A., and Smith, L. L. (1973). Gastric digestion, food consumption, feeding periodicity and food conversion efficiency in walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *J. Fish. Res. Board Can.* **30**(9), 1327—1336.
- Tan, C. K., and Teh, S. (1974). The structure of the gut of a coral fish, *Chelmon rostratus* Cuvier. *Okajimos Folia Anat. Jpn.* **51**, 63—79.
- Tanaka, K. (1955). Observation of the length of the digestive time of feed by the mud loach *Misgurnus anguillicaudatus*. *Gyorvigaku Zasshi* **4**, 34—39.
- Tanaka, M. (1969). Studies on the structure and function of the digestive system in teleost larvae. II. Characteristics of the digestive system of larvae at the stage of first feeding. *Gyorvigaku Zasshi* **16**(2), 41—49.
- Tanaka, M. (1973). Studies on the structure and function of the digestive system of teleost larvae. Ph. D. Thesis, Fac. Agric., Kyoto Univ., Kyoto.
- Tomonaga, S., Hirokane, T., Shinohara, H., and Awaya, K. (1973). The primitive spleen of the hagfish. *Dobutsugaku Zasshi* **82**, 215—217.
- Track, N. S. (1973). Evolutionary aspects of the gastrointestinal hormones. *Comp. Biochem. Physiol. B* **45**, 291—301.
- Trendelenburg, U. (1917). Physiologische und pharmakologische Versuche über die Dünndarm-peristaltik. *Arch. Exp. Pathol. Pharmacol.* **81**, 55—129.
- Tue, V. T. (1975). Contribution a l'étude histologique des cellules épithéliales glandulaires et endocrines du tube digestif de *Chimaera monstrosa* L. (Pisces, Holocephali). *Vie Milieu, Ser. A* **25**, 41—58.
- Tugendhat, B. (1960). The normal feeding behaviour of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Behaviour* **15**, 284—318.
- Tyler, A. V. (1970). Rates of gastric emptying in young cod. *J. Fish. Res. Board Can.* **27**, 1177—1189.
- Uggeri, B. (1938). Ricerche sulle cellule enterchromaffini e sulle cellule argentofile dei Pesci. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* **28**, 648.

- Ugolev, A. M., and Kooshuck, R. I. (1966). Hydrolysis of dipeptides in cells of the small intestine. *Nature (London)* **212**, 859—860.
- Ungar, C. (1935). Perfusion de l'estomac des Sélaciens; étude pharmacodynamique de la sécrétion gastrique. *C. R. Soc. Biol.* **119**, 172—173.
- Unger, R. H., Dobbs, R. E., and Orci, L. (1978). Insulin, glucagon, and somatostatin secretion in the regulation of metabolism. *Annu. Rev. Physiol.* **40**, 307—343.
- Vallee, B. L. (1955). Zinc and metalloenzymes. *Adv. Protein Chem.* **10**, 317—384.
- van Herwerden, M., and Ringer, W. E. (1911). Die Acidität des Magensaftes von *Scyllium stellare*. *Hoppe-Seyler's Z. Physiol. Chem.* **75**, 290.
- Van Noorden, S., and Pearse, A. G. E. (1976). The localization of immunoreactivity to insulin, glucagon and gastrin in the gut of *Amphioxus (Branchiostoma lanceolatus)*. In "The Evolution of Pancreatic Islets" (T. A. I. Grillo, L. Leibson, and A. Epple, eds.), pp. 163—178. Pergamon, Oxford.
- Van Slyke, D. D., and White, G. F. (1911). Digestion of protein in the stomach and in intestine of the dogfish. *J. Biol. Chem.* **9**, 209—217.
- Vegas-Velaz, M. (1972). La structure histologique due tube digestif des poissons téléostéens. *Tethys* **4**, 163—174.
- von Euler, U. S., and Fänge, R. (1961). Catecholamines in nerves and organs of *Myxine glutinosa*, *Squalus acanthias*, and *Gadus callarias*. *Gen. Comp. Endocrinol.* **1**, 191—194.
- von Euler, U. S., and Östlund, E. (1957). Effects of certain biologically occurring substances in the isolated intestine of fish. *Acta Physiol. Scand.* **38**, 364—372.
- Wallace, J. C. (1973). Observations on the relationship between food consumption and metabolic rate of *Blennius pholis*. *L. Comp. Biochem. Physiol. A* **45**, 293—305.
- Walsh, K. A. (1970). 4. Trypsinogens and trypsins in various species. 5. Chymotrypsinogens—chymotrypsins. In "Proteolytic Enzymes" (G. E. Perlmann and L. Lorand, eds.), Vol. 19, pp. 41—63, 64—108. Academic Press, New York.
- Ware, D. M. (1972). Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*): the influence of hunger, prey density and prey size. *J. Fish. Res. Board Can.* **29**, 1193—1201.
- Weinland, E. (1901). Zur Magenverdauung der Haifische. *Z. Biol.* **1**, 35—68; 275—294.
- Weinreb, E. L., and Bilstad, N. M. (1955). Histology of the digestive tract and adjacent structures of the rainbow trout, *Salmo gairdneri irideus*. *Copeia* **3**, 194—204.
- Weisel, G. F. (1962). Comparative study of the digestive tract of a sucker *Catostomus catostomus* and a predaceous minnow, *Ptychocheilus oregonense*. *Am. Midl. Nat.* **68**, 334—346.
- Weisel, G. F. (1973). Anatomy and histology of the digestive system of the paddlefish (*Polyodon spathula*). *J. Morphol.* **140**, 243—256.
- Welsch, U. N., and Storch, V. N. (1973). Enzyme histochemical and ultrastructural observations on the liver of teleost fishes. *Arch. Histol. Jpn. (Niigata, Jpn.)* **36**, 21—37.
- Western, J. R. H. (1969). Studies on the diet, feeding mechanism and alimentary tract in two closely related teleosts, the freshwater *Cottus gobio* and the marine *Paranophrys bubalis* (Euphrasen). *Acta Zool. (Stockholm)* **50**, 185—205.
- Western, J. R. H. (1971). Feeding and digestion in two cottid fishes, the freshwater *Cottus gobio* and the marine *Enophrys bubalis*. *J. Fish Biol.* **3**, 225—246.
- Western, J. R. H., and Jennings, J. B. (1970). Histochemical demonstration of hydrochloric acid in gastric tubules of teleosts using an *in vivo* Prussian blue technique. *Comp. Biochem. Physiol.* **35**, 879—884.
- Williams, B. G., and Naylor, E. (1967). Spontaneously induced rhythm of tidal periodicity in laboratory-reared *Carcinus*. *J. Exp. Biol.* **47**, 229—234.
- Windell, J. T. (1966). Rate of digestion in the bluegill sunfish. *Invest. Indiana Lakes Streams* **7**, 185—214.
- Windell, J. T. (1967). Rates of digestion in fishes. In "The Biological Basis of Freshwater Fish Production" (S. D. Gerking, ed.), pp. 151—173. Blackwell, Oxford.
- Windell, J. T., and Norris, D. O. (1969a). Gastric digestion and evacuation in rainbow trout. *Prog. Fish. Cult.* **31**, 20—26.
- Windell, J. T., and Norris, D. O. (1969b). Dynamics of gastric evacuation in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Am. Zool.* **9**, 584.
- Windell, J. T., Norris, D. O., Kirchell, J. F., and Norris, J. S. (1969). Digestive response of rainbow trout, *Salmo gairdneri* to pellet diets. *J. Fish. Res. Board Can.* **26**, 1801—1812.
- Windell, J. T., Hubbard, J. D., and Horak, D. C. (1972). Rate of gastric digestion in rainbow trout, *Salmo gairdneri*, fed three pelleted diets. *Prog. Fish. Cult.* **34**(3), 156—159.
- Yamamoto, H., and Kitamikado, M. (1971). Purification of fish gastric hyaluronidase. *Nippon Suisan Gakkaishi* **37**, 621—630.

- Yamamoto, T. (1965a). Some observations on the fine structure of the intrahepatic biliary passages in goldfish (*Carassius auratus*). *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* **65**, 319—330.
- Yamamoto, T. (1965b). Some observations on the fine structure of the epithelium in the intestine of the lamprey (*Lampetra japonica*). *Okajimas Folia. Anat. Jpn.* **40**, 691—713.
- Yamamoto, T. (1966). An electron microscope study of the columnar epithelial cell in the intestine of freshwater teleosts: Goldfish (*Carassius auratus*) and rainbow trout (*Salmo irideus*). *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* **72**, 66—87.
- Yoshida, Y., and Sera, H. (1970). On chitinolytic activities in the digestive tract of several species of fishes and the mastication and digestion of foods by them. *Bull. Nankai Reg. Fish. Res. Lab.* **36**, 751—754. (In Jpn.) Cited in Tanaka (1973).
- Young, J. Z. (1931). On the autonomic nervous system of the teleostean fish *Uranoscopus scaber*. *Q. J. Microsc. Sci.* **74**, 492—535.
- Young, J. Z. (1933). The autonomic nervous system of selachians. *Q. J. Microsc. Sci.* **75**, 571—624.
- Yung, E. (1899). Recherches sur la digestion des poissons. *Arch. Zool. Exp. Gen.* **7**, 121—201.
- Yung, I. K., Woo, K. C., and Doo, W. K. (1965). Peristaltic movement of the tortoise intestine. *Experientia* **21**, 540—541.
- Zendzian, E., and Barnard, E. A. (1967). Distribution of pancreatic ribonuclease, chymotrypsin, and trypsin in vertebrates. *Arch. Biochem. Biophys.* **122**, 699—713.

## Глава 4

# ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА

ДЖ. Р. БРЕТТ И Т. Д. Д. ГРОУВС

I. Введение	203
II. Энергия (соотношения и измерения)	204
А. Термодинамика и биологический поток энергии	204
Б. Калориметрия (продукция метаболической теплоты)	206
В. Источники энергии	208
Г. Доступная энергия	209
Д. Энергетическая ценность пищи	210
Е. Отложение веществ	211
Ж. Заключительные замечания	211
III. Обмен (скорости расходования энергии)	212
А. Стандартный обмен	214
Б. Активный обмен	217
В. Пищевой обмен	221
Г. Приращение теплоты	227
Д. Остальные метаболические затраты	230
Е. Заключение	233
IV. Экскреция (скорости потерь энергии)	234
А. Состав фекалий и связанные с ними энергопотери	234
Б. Метаболизируемая энергия и скорости выведения азота	242
В. Заключение	248
V. Рост (скорости получения энергии и конвертирования пищи)	248
А. Зависимость между рационом и размерами тела рыбы	249
Б. Валовая и чистая эффективности конвертирования	251
В. Накопление азота	252
Г. Факторы среды	253
Д. Заключительные замечания	255
VI. Энергетические бюджеты	257
А. Балансовые уравнения	257
Б. Плотоядные рыбы	258
В. Растительноядные рыбы	264
VII. Заключительный комментарий	265
VIII. Словарь терминов	266
Список использованной литературы	268

## I. ВВЕДЕНИЕ

В физиологической энергетике, или биоэнергетике животных, скорости расходования, притока, потери и эффективности преобразования энергии рассматриваются как функциональные свойства всего организма. В этом заключается смысловое отличие термина «физиологическая энергетика» от термина «биоэнергетика», применяемого для характеристики энергетического обмена, протекающего внутри клетки, хотя в обоих случаях действуют одни и те же физические и химические законы (Lehninger, 1965). Существует еще экологическая энергетика, которая занимается изучением перехода энергии от одного трофического уровня

на другой (Odum, 1971; Winberg, 1970). Все три понятия тесно связаны между собой.

Обычно изложение данной темы начинается с рассмотрения диаграммы, иллюстрирующей основные этапы превращения энергии потребленной пищи в организме и пути ее распределения (Davies, 1964; Beamish et al., 1975). Параметры, характеризующие каждый из этих этапов, подвержены количественным изменениям, зависящим от многих биотических и абиотических факторов. Поскольку принципы этих энергетических переходов нуждаются в подробном рассмотрении, авторы сочли более уместным поместить количественную диаграмму энергетических потоков в конце главы (см. рис. 18). Тем не менее, по ходу изложения необходимо мысленно представлять себе эту схему и читателям, прежде с ней незнакомым, рекомендуется периодически обращаться к рис. 18.

Кляйбер (Kleiber, 1961) удачно сформулировал сущность биологической энергетики в заглавии своей книги «Огонь жизни». Действительно, с появлением паровых машин начали проводиться обширные исследования по изучению сравнительного «потребления топлива» домашними животными и их КПД. Исследования энергетических эффективностей процессов сельскохозяйственного производства, включая получение таких продуктов, как мясо, молоко и яйца (Brody, 1945) заложили фундамент для последующего зарождения и развития науки о биоэнергетике рыб. Физические, химические и биологические концепции, лежащие в основе энергетики, а также используемые эквиваленты изложены в начале настоящей главы. Приведены некоторые различия между физиологическими системами млекопитающих и других животных. Рационы принимаются полноценными; основным и единственным источником энергии для поддержания «огня жизни» является пища.

Поскольку уже в первых разделах употребляются различные энергетические термины, значение которых при дальнейшем изложении может стать понятнее, в конце главы приведен краткий словарь терминов (раздел VIII).

## **II. ЭНЕРГИЯ (СООТНОШЕНИЯ И ИЗМЕРЕНИЯ)**

### **A. ТЕРМОДИНАМИКА И БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОТОК ЭНЕРГИИ**

Рыбы, подобно другим живым системам, должны подчиняться законам термодинамики. Вещество и энергия подвержены превращениям, но никогда не исчезают. Рыбы получают вещество и энергию с пищей, а теряют усвоенные вещества и энергию в результате катаболизма, обеспечивающего энергией поддержание жизнедеятельности, активность и продуцирование половых продуктов. Катаболизм субстратов приводит к образованию двуокиси углерода и воды, выделяемых во внешнюю среду, теплоты, а в некоторых случаях — промежуточных частично окисленных продуктов, которые также могут выводиться из организма.

При аэробном обмене 40—50% свободной химической энергии субстрата временно удерживается аденозинтрифосфатом и родственными ему нестабильными соединениями. Эти так называемые «макроэргические» соединения являются непосредственными источниками энергии,

необходимой для протекания таких эндоэргических процессов как биосинтез и мембранный транспорт, и представляют собой именно то «топливо», которое в мышечной ткани превращается в механическую работу. Свободная химическая энергия превращается в теплоту. У гомойотермных животных при температурах ниже термонеutralной эта метаболическая теплота вносит свой вклад в поддержание температуры тела. У рыб, за возможным исключением некоторых «тепловых» акул и тунцов (Carey et al., 1971), метаболическая теплота безвозвратно утрачивается.

Чтобы масса тела оставалась неизменной, величина усвоенной энергии пищи (из внешних источников) должна быть равна величине энергетических затрат на поддержание жизнедеятельности и активность. Когда поступления энергии из внешних источников превышают эти потребности, может происходить рост организма в результате отложения запасных веществ; у рыб значительную их часть составляет белок. В процессе роста энергия запасается в виде химической энергии ковалентных связей в молекулах белков, жиров и углеводов. Если энергии пищи недостаточно для обеспечения катаболизма, рост некоторых органов или частей тела может происходить за счет внутренних (эндогенных) источников, образованных путем запасаания при предшествовавшем росте. Когда энергия с пищей не поступает, вся энергия, необходимая для поддержания жизнедеятельности и активности, должна поступать из внутренних источников.

Наглядный пример того, какие метаболические и ростовые альтернативы доступны для рыб в соответствии с законами термодинамики и сохранения вещества, содержится в сравнительных данных по системам инкубирования икры и выращивания личинок лососевых рыб. Поскольку первоначальные запасы желтка и, следовательно, вещества и энергии фиксированы, то в системах, стимулирующих активность эмбрионов и личинок, получается мелкая молодь, обладающая ограниченными энергетическими резервами. В случаях, когда такая двигательная активность ограничена и, следовательно, катаболизм меньше, получается более крупная молодь (Magg, 1966; Vams, 1970).

В живых системах дальнейшая судьба усвоенной пищи не сводится к простому метаболическому окислению для получения энергии или отложению вещества при росте. Одна из важнейших причин этого заключается в том, что факторы среды оказывают значительное влияние на биохимическое состояние рыбы (см. главы 1 и 5). Вторая причина обуславливает метаболические превращения белков. Полное количество теплоты, производимой биоэнергетическим путем при катаболизме, отличается от количества теплоты, получаемого путем прямого окисления пищи в связи с тем, что азот белка окисляется не полностью. По этой причине в результате катаболизма белков получается меньше «чистой энергии», чем можно было ожидать по теплоте сгорания, определенной с помощью калориметрической бомбы. В процессе роста могут быть использованы только белки соответствующего аминокислотного состава. Избыточная энергия пищи, поглощенная в виде белков, должна быть запасена в виде жира, однако для эффективного использования жиров в дальнейшем необходимо расщепление углеводов и белков.

## Б. КАЛОРИМЕТРИЯ (ПРОДУКЦИЯ МЕТАБОЛИЧЕСКОЙ ТЕПЛОТЫ)

### 1. Прямая калориметрия

Принципы калориметрии были заложены еще в опытах Лавуазье и Лапласа в 1780 г. и подытожены Броди (Brody, 1945), Кляйбером (Kleiber, 1961) и Блекстером (Blaxter, 1965). При прямой калориметрии измеряется потеря теплоты. Лавуазье и Лаплас определили количество льда, таявшего в камере, окружавшей морскую свинку. Принцип позднейших прямых калориметров состоял в измерении приращения теплосодержания воды, циркулировавшей в стенках калориметра, или воздуха, проходившего через камеру. Еще один метод прямой калориметрии заключается в измерении количества теплоты, выделяемой откалиброванным электронагревательным прибором и предназначенной для поддержания постоянной температуры в пустой камере или в камере с сидящим в ней животным. Опыты с использованием массивных, обладающих большой теплоемкостью калориметрических камер требовали больших затрат времени. Для ускорения получения результатов были созданы калориметры с градиентными слоями, в которых измеряется разность температур между внутренней и внешней поверхностями тонкой стенки, теплопроводность которой заранее известна. Калориметры такого типа описаны Бенцингером с соавторами (Benzinger et al., 1958), Пулларом (Pullar, 1958) и Маунтом (Mount, 1963).

Некоторые исследователи считают прямые калориметры неудобными при работе с рыбами из-за их низкой теплопродукции и высокой теплоемкости заключенной в системе воды. Однако Смит (Smith, 1967) отстаивает противоположную точку зрения, указывая, что трудностей, связанных с отдачей тепла путем испарения и излучения и осложняющих прямую калориметрию наземных животных, при изучении рыб не возникает. Применяв модифицированный адиабатический калориметр, Смит (1976) определил теплопродукцию четырех видов лососевых, однако из-за высокой буферной теплоемкости использованного Смитом прямого калориметра в приводимых им данных (впрочем, как и в данных, получаемых с помощью методов, основанных на измерении потребления кислорода) не удается выявить чувствительности метаболических реакций.

### 2. Непрямая калориметрия

Непрямая калориметрия, которую впервые применил также Лавуазье, заключается в измерении газового обмена. Значения оксикалорических эквивалентов и выделение  $\text{CO}_2$  определяются путем измерений теплоты сгорания различных энергетических субстратов в прямом бомбовом калориметре. Характер подвергаемого окислению физиологического топлива может быть установлен путем нахождения  $RQ$  (дыхательного коэффициента, определяемого как молярное отношение выделенного  $\text{CO}_2$  к потребленному  $\text{O}_2$ ) и нефекального выделения азота (с мочой). В полностью аэробных условиях значения  $RQ$  варьируют от 0,7 для жиров до 1,0 для углеводов. Приводимое в классической литературе по респирометрии наземных уреотелических животных значение

$RQ$  для катаболизма белков составляет приблизительно 0,82. У аммонотелических рыб  $RQ$  для белков равен приблизительно 0,9. В обоих случаях измерение нефекального выделения азота (с мочой) позволяет оценить теплопродукцию расщепления белков или аминокислот. Знание этой величины в свою очередь позволяет с учетом соответствующих поправок на значения объемов кислорода и  $CO_2$  оценить теплопродукцию небелковых энергетических субстратов. Значения  $RQ$ , большие единицы, были отмечены в тех случаях, когда в организме происходил активный синтез жиров. Кроме того, в результате анаэробного обмена значения  $RQ$  у рыб могут колебаться от 1 до 2 (Kutty, 1972). Таким образом, калорический эквивалент потребления кислорода  $Q_{ox}$ \* зависит от физиологического состояния организма и характера утилизируемых веществ.

У млекопитающих оксикалорический эквивалент катаболизма белков ( $RQ=0,81$ ) составляет при стандартных температуре и давлении 4,82 ккал/л  $O_2$  (Brody, 1945). Оксикалорические эквиваленты при аэробном катаболизме углеводов ( $RQ=1,0$ ) и жиров ( $RQ=0,71$ ) равны соответственно 5,04 и 4,69 ккал/л  $O_2$ . При среднем значении  $RQ$  для небелковых веществ, равном 0,85, эквивалент составляет 4,86 ккал/л  $O_2$ . Таким образом, для изучения обмена млекопитающих, у которых основными энергетическими субстратами являются углеводы и жиры, в качестве среднего значения оксикалорического эквивалента можно принять 4,86 ккал/л  $O_2$ .

У рыб  $Q_{ox}$  для углеводов принимается равным 5,04 ккал/л  $O_2$ . Значения оксикалорического эквивалента для жиров, равные 4,66 и 4,69, определены по литературным данным соответственно Брейфилдом и Соломоном (Brafeld and Solomon, 1972) и Эллиотом и Девисоном (Elliot and Davison, 1975). Те же исследователи приводят  $Q_{ox}=4,58$  ккал/л  $O_2$  для аммонотелического катаболизма белков. Поскольку основными источниками энергии у плотоядных рыб, по-видимому, являются скорее липиды и белки, чем липиды и углеводы, при изучении стационарного аэробного обмена среднее значение  $Q_{ox}=4,63$  ккал/л  $O_2$  может оказаться более правильным, чем часто применяемые значения 4,8—5,0 ккал/л  $O_2$ .

Применявшиеся для изучения обмена животных непрямые калориметры работали как по незамкнутой схеме (объем постоянен; определяется разница в составе воздуха, входящего и выходящего из камеры), так и по замкнутой (после поглощения выделенной углекислоты определяется изменение концентрации кислорода в камере). В опытах на рыбах применялись респирометры туннельного типа, работавшие по замкнутой схеме (Blazka et al., 1960; Brett, 1964; Beamish, 1970). Энергетические траты рыб при различных температурах и уровнях активности могут быть определены по скорости снижения концентрации растворенного кислорода в камере. Поскольку концентрацию растворенного кислорода измерить проще, чем концентрацию растворенной углекислоты,

\* Термин калорический эквивалент потребления кислорода или просто оксикалорический эквивалент (Oxycaloric equivalent) соответствует применяемому в отечественной научной литературе термину оксикалорийный эквивалент. — Прим. ред.

*RQ* рыб определяется не всегда. Туннельные респирометры того типа, который описал Бретт (Brett, 1964), измеряют энергетический обмен плывущей рыбы, поскольку для поддержания температурного режима и получения репрезентативных кислородных проб необходим проток воды через аппарат.

Крюгер с соавторами (Kueger et al., 1968) высказал сомнение относительно значения оксикалорического эквивалента, соответствующего дыханию рыб, поэтому Бретт (Brett, 1973) прибег к проверке основных исходных данных методом, впервые примененным на рыбах Б. П. Пентеговым с сотрудниками (Pentegov et al., 1928) и впоследствии разработанным Айдлером и Клеменсом (Idler and Clemens, 1959). Эти исследователи определяли затраты энергии по изменениям состава тела мигрирующих лососей, которые голодают в естественных условиях по пути из моря к отдаленным нерестилищам. Так, в результате непосредственного определения (в калориметрической бомбе) изменения энергосодержания тушки и внутренностей рыбы при физической нагрузке в потоке воды, и сопоставления этой величины с результатом измерения потребления кислорода было показано, что приемлемым значением оксикалорического эквивалента для рыб является 4,8 ккал/л  $O_2^*$ . Доступность рыб в больших количествах, позволяющая пожертвовать частью выборки ради определения энергосодержания, предоставляет такие возможности для исследования, которые нереальны при работе со многими другими позвоночными.

## В. ИСТОЧНИКИ ЭНЕРГИИ

У рыб и наземных млекопитающих наблюдаются значительные количественные различия в источниках энергии, поступающих с пищей. Рыбы в противоположность наземным животным плохо утилизируют углеводы — это одинаково относится к перевариванию и всасыванию и к включению усвоенных углеводов в обмен. Сырой крахмал усваивается лососевыми лишь на 30—40%, а когда содержание углеводов в рационе превышает 25%, усвояемость значительно снижается. Более всеядные или растительноядные виды, например сомик-кошка и карп, лучше утилизируют углеводы. У некоторых видов обнаружена способность поддерживать целлюлолитическую кишечную микрофлору (Stickney, 1974). Даже у таких растительноядных рыб, как белый амур, основная часть усваиваемой энергии поступает из пищи в виде белков и простых углеводов (например, дисахаридов, олигосахаридов и гемицеллюлоз).

Белок — важнейший источник энергии для всех рыб; представляется, что глюкоза крови, по-видимому, образуется путем глюконеогенеза, а не непосредственно из углеводов пищи. Этим, по-видимому, объясняется тот факт, что оптимальное белково-калорийное соотношение в стандартных рационах лососевых составляет примерно 120 мг белка на одну усваиваемую килокалорию, тогда как это же соотношение в рационах млекопитающих приблизительно равно 70 мг/ккал.

\* Точность метода не позволила получить точной оценки, какой является рекомендуемая в настоящее время величина 4,63 ккал/л  $O_2$ .

В естественных рационах и плотоядных, и всеядных рыб основным небелковым источником энергии являются липиды. При условии, что при температуре окружающей среды жиры пищи находятся в жидком состоянии, они хорошо усваиваются и легко включаются в обмен.

#### Г. ДОСТУПНАЯ ЭНЕРГИЯ

Филлипс (Phillips, 1969) определил величины калорийности пищевых белков, углеводов и жиров, которые позволяют на основании знания общего состава корма оценить доступную энергию рациона форели. Найденные калорийности учитывают средние усвояемости компонентов, а также потери энергии с нефекальными выделениями, но не учитывают приращения теплоты, так что они характеризуют скорее метаболизируемую, чем «чистую» энергию (см. рис. 18). Приводимые для пищевых жиров и углеводов значения — это валовые калорийности (9,45 ккал/г для жира и 4,0 ккал/г для сырого крахмала) с поправкой только на средние усвояемости (0,85 для жира и 0,40 для углеводов). Итоговое удельное содержание метаболизируемой энергии составляют 8,0 ккал/г для пищевого жира и 1,6 ккал/г для пищевых углеводов. Последнее значение не распространяется на крахмал, подвергшийся термической обработке, который, как было показано, усваивается форелью приблизительно на 80% (Nose, 1967), в результате чего удельное содержание метаболизируемой энергии составляет около 3,3 ккал/г. Полученное Филлипсом значение «доступной» энергии, равное 3,9 ккал на 1 г белка, было вычислено путем умножения валового удельного энерго-содержания усвояемого белка (5,66 ккал/г) на среднюю усвояемость, равную 0,9, с последующим вычитанием из произведения 1,3 ккал/г.

Броди (Brody, 1945) указывает на потерю с мочой около 1,3 ккал/г катаболизируемого белка в форме азотистых продуктов выделения, главным образом мочевины. Это приблизительно соответствует сумме теплоты сгорания мочевины (151,6 ккал/моль — Kleiber, 1961), эквивалентной 0,86 ккал/г белка, и удельных затрат энергии на биосинтез мочевины, составляющих примерно 0,35 ккал/г белка (итого 1,21 ккал/г белка). Различия между величинами 1,21 и 1,30 ккал/г белка объясняются наличием других азотистых шлаков (мочевой кислоты и креатинина), обладающих более высокой по сравнению с мочевиной теплотой сгорания, но на долю которых у млекопитающих приходится лишь около 10% всего выводимого с мочой азота. Потери теплоты в результате синтеза мочевины правильнее было бы включить в приращение теплоты пищевого белка. Как бы то ни было, у уреотелических животных эти 0,35 ккал/г белка представляют именно ту часть энергии, которая служит исключительно для выведения из организма азота, образующегося при катаболизме белка.

Поскольку в пресной воде костистые рыбы выделяют в основном аммиак, то неметаболизируемая часть энергии усвоенного пищевого белка должна соответствовать теплотворной способности аммиака — 5,94 ккал/г выделенного аммонийного азота или 0,95 ккал/г белка (Elliott and Davison, 1975). Следовательно, у пресноводных костистых рыб величина удельного содержания метаболизируемой энергии в

усвоенном белке близка к 4,70 ккал/г катаболизируемого белка. Принимая, что средняя усвояемость белка составляет 0,9, удельное содержание доступной для рыб энергии в пищевом белке можно считать приблизительно равным 4,23 ккал/г, а не 3,9, как у Филлипса.

Несмотря на то что, как было показано, до 75—90% выделяемого морскими костистыми рыбами азота входит в состав аммиака (Wood, 1958; табл. V), определенная часть азота выводится ими в форме триметиламиноксида, частично, возможно, поступающего с пищей. Выделение эндогенного триметиламиноксида, синтезированного в организме рыбы в результате катаболизма белка, должно приводить к значительному снижению содержания метаболизируемой энергии в белке. Выделение в составе триметиламиноксида углерода и водорода метильных групп ведет к потере около 42,7 ккал/г азота триметиламина.

Таким образом, удельные содержания физиологически доступной для рыб энергии в синтезированных углеводах, жирах и белках тела, по-видимому, составляют примерно 4,10; 9,45 и 4,80 ккал/г соответственно. Для морских видов, выделяющих значительные количества триметиламиноксида, доступная энергия, заключенная в белке, должна быть меньше. Для лососевых рыб в пресной воде соответствующие средние удельные содержания метаболизируемой энергии в поступающих с пищей сыром крахмале, жире и белке соответственно равны 1,6; 8,0 и 4,2 ккал/г\*. Соответствующее значение для потребляемого лососями крахмала, подвергшегося тепловой обработке, или для сырого крахмала, потребляемого растительноядными рыбами, составляет приблизительно 3,3 ккал/г. Остальные потери энергии рассмотрены в разделе III, Г.

#### Д. ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ ПИЩИ

Рыбы, как и другие животные, должны питаться, чтобы удовлетворять свои энергетические потребности (Rozin and Mayer, 1961). Если в состав пищи входят необходимые питательные вещества, рыбы могут возмещать ее низкую энергетическую ценность (в кал/г), увеличивая количество потребляемой пищи. Такая компенсация может происходить в пределах физических возможностей пищеварительного тракта. В этих пределах достигнутые приросты веса у рыб, принадлежащих к различным группам по характеру питания, могут быть одинаковыми, но рыбам, потребляющим высококалорийную пищу, требуется ее меньше на единицу привеса. Однако поскольку рыбы, рацион которых обладает высокой энергетической ценностью, могут потреблять больше питательных веществ и усваивать их эффективнее, они способны расти быстрее. Эти принципы иллюстрируются данными по форели, приводимыми Филлипсом и Броквеем (Phillips and Brockway, 1959) и Рингроузом (Ringrose, 1971). Бретт (Brett, 1976a, b) показал, что при изокалорийном кормлении нерки скорость обмена и максимальное количество потребляемой пищи возрастают с повышением температуры окружающей среды (сравните рис. 7 и 13). Отсюда следует, что при высоких температурах высококалорийные рационы необходимы для поддержания актив-

\* Значения получены путем введения поправок на средние усвояемости по Филлипсу (1969).

ности и высокой скорости роста. Этот вывод подтверждается опытом выращивания молоди чавычи при высоких температурах воды (лососевый завод «Робертсон Крик», Порт-Олберни, Британская Колумбия). Наиболее эффективными были высококалорийные рационы с высоким содержанием жиров.

#### Е. ОТЛОЖЕНИЕ ВЕЩЕСТВ

Содержание метаболизируемой энергии (см. раздел Г) — это количество физиологически полезной энергии, получаемой организмом рыбы при катаболизме белков, жиров и углеводов. Однако в процессе роста общее энергосодержание тела возрастает в соответствии с полной теплотой сгорания вновь образуемых тканевых компонентов. Минимальные энергетические затраты на рост могут быть оценены по числу грамм-молекул АТФ, необходимых для включения одной грамм-молекулы какой-либо субъединицы в состав полимера (белка, жира или углевода) с учетом полных затрат метаболической энергии на формирование и разрыв непрочных фосфорных связей. Если источником энергии является глюкоза, то на формирование и гидролиз 1 грамм-молекулы АТФ приходится приблизительно 18,7 ккал метаболических теплотопотерь. При таком подходе энергетические затраты на рост составляют примерно 0,23; 1,24 и 0,56 ккал/г синтезируемого гликогена, жира и белка соответственно. Соответствующие «чистые» химико-энергетические КПД равны приблизительно 95, 87 и 90%. «Чистые» биологические КПД несколько ниже из-за энергопотерь на транспорт и метаболические превращения исходных продуктов синтеза. По данным Броди (1945), «чистые» энергетические КПД продуцирования яиц домашней птицы, молока и пренатального роста животных составляют 77, 61 и 60% соответственно. Валовой энергетический КПД молоди кижуча, равный 55% (Averett, 1969), указывает на то, что «чистый» КПД должен быть примерно равен 70% (считая, что энергозатраты на поддержание жизнедеятельности и двигательной активности составляют около 30% общего количества энергии, поступающей с пищей). Для практических целей полезно иметь в виду, что энергетические затраты на синтез тканей составляют 15—30% метаболизируемой энергии запасаемых веществ тела. Валовой и «чистый» КПД роста рассматриваются также в разделе V.

#### Ж. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В литературе по биоэнергетике рыб существует некоторая путаница и непоследовательность относительно значения используемых калорических эквивалентов\* (для млекопитающих или рыб), абсолютной калорийности (теплота сгорания), содержания метаболизируемой энергии в пище (физиологическая ценность)\*\* и включаемой в обмен (метаболизируемой) энергии запасных веществ тела. Весьма распространенной

\* Часто термин «калорический эквивалент» применяется и в смысле «оксикалорический эквивалент», и для обозначения калорийности, определенной методами калориметрии. — Прим. ред.

\*\* Или физиологическая калорийность. — Прим. ред.

ошибкой является использование относительно высоких величин калорийностей для насыщенных животных жиров, а не более низких калорийностей высоконенасыщенных жиров, содержащихся в пище рыб. Различные эквиваленты из уже упомянутых литературных источников сведены в табл. 1.

Таблица 1. Энергетические эквиваленты млекопитающих и рыб\*\*

Вещество	Животные	Содержание энергии			Оксикалорические эквиваленты		Дыхательный коэффициент CO <sub>2</sub> /O <sub>2</sub>
		в пище		в организме	Q <sub>ох</sub> , ккал/л O <sub>2</sub>	Q <sub>ох</sub> , ккал/мг O <sub>2</sub>	
		теплота сгорания, ккал/г	физиологическая ценность, ккал/г	метаболизруемая энергия, ккал/г			
Углеводы	Млекопитающие	4,10	4,0— 3,2	4,10	5,04	3,53	1,0
	Рыбы	4,10	3,3— 1,6	4,10	5,04	3,53	1,0
Жиры	Млекопитающие	9,45	9,0	9,45	4,69	3,28	0,71
	Рыбы	8,66	8,0	9,45— 8,66*	4,69	3,28	0,70
Белки	Млекопитающие	5,65	4,2— 3,9	4,70	4,82	3,37	0,81
	Рыбы	5,65	4,5— 3,9	4,80	4,58	3,20	0,9
Смесь веществ	Млекопитающие	5,95	—	—	4,86	3,40	0,83
	Рыбы	5,89	—	—	4,63	3,25	0,90

\* На ширину интервала значений физиологической ценности большое влияние оказывает усвояемость.

\*\* Beamish et al. (1975).

### III. ОБМЕН (СКОРОСТИ РАСХОДОВАНИЯ ЭНЕРГИИ)

Питание должно прежде всего удовлетворять потребности, связанные с поддержанием жизнедеятельности, а также обеспечивать запасание энергии и соматический рост. Наиболее насыщенной из этих потребностей является основной обмен — минимальная скорость расходования энергии, необходимая для поддержания жизни. Среди различных потребностей обмена определению этого физиологического минимума было уделено наибольшее внимание (Winberg, 1956); в этом, несомненно, нашла отражение хорошая изученность основного обмена у гомойотермных животных (Brody, 1945; Kleiber, 1961). Аналогичные данные для холоднокровных позвоночных вряд ли столь информативны, поскольку в состоянии покоя скорости обмена у них в 10—30 раз ниже, чем у млекопитающих, и в 100 раз ниже, чем у мелких птиц сравнимого веса (Brett, 1972). У рыб именно движение связано со значительными метаболическими затратами. Из-за сравнительно низких потребностей в энергии для поддержания жизнедеятельности рыбы могут выдерживать долгие периоды голодания. Часто в результате резкого изменения условий

существования (вертикальные и горизонтальные миграции) или при отсутствии пищи они вообще прекращают питаться на много суток, что подтверждается нередкими случаями поимки рыб без каких-либо следов переваренной пищи по всей длине пищеварительного тракта.

В связи с тем что скорости обмена у рыб могут быстро возрастать и из-за сопутствующих этому обстоятельству технических сложностей измерения в состоянии покоя уже довольно давно для обозначения минимальных скоростей обмена был введен термин «стандартный обмен» (Krogh, 1914). Обмен, сопровождающийся нормальной самопроизвольной активностью, был назван рутинным обменом (Fry, 1957; Beamish, 1964a). Появление приборов для измерения активности и туннельных респирометров, позволяющих сравнивать величину выполняемой при плавании рыб работы (мощность) со скоростью потока, сделало возможным оценку минимальных скоростей обмена рыб в состоянии полного покоя путем экстраполяции получаемых значений до точки, соответствующей нулевой активности; получаемая таким образом оценка и есть истинная скорость основного обмена. Необходимость функционального различения основного обмена (для теплокровных) и стандартного обмена (для холоднокровных) отпала. Однако по традиции применительно к рыбам всюду в дальнейшем используется термин «стандартный обмен». Величина стандартного обмена в значительной степени зависит от изменения факторов внешней среды; вместе с тем животному необходимо кормиться и усваивать пищу, и Г. Г. Винберг (1956), сознавая это, призвал исследователей обратить внимание на более высокие уровни обмена, с тем чтобы осветить проблемы биоэнергетики кормящегося, переваривающего пищу, растущего и конкурирующего с себе подобными животного.

Измерив активный обмен, можно опытным путем установить верхний предел скорости расходования энергии при максимальной выдерживаемой организмом активности. Но сведений о среднесуточных затратах энергии у рыб в естественных условиях, не говоря уже о верхних пределах и о том, как активный обмен изменяется в ситуациях погони и избегания, в литературе, за немногочисленными исключениями, нет. Это подсказало Палохеймо и Дикки (Paloheimo and Dickie, 1966) идею связать величины рационов с «кажушимися» скоростями обмена, которые можно вычислить с помощью энергетических уравнений по скоростям потребления пищи и роста. Введя определенные поправки для учета величины включаемой в обмен части пищи, эти ученые на основании анализа литературных данных пришли к заключению, что максимальная скорость потребления пищи должна сопровождаться максимальной скоростью обмена (т. е. активным обменом). Однако результаты лабораторных опытов по изучению обмена питающихся рыб (Waggen, 1971) пока не подтвердили это заключение. Необходимы дистанционные средства измерения фактических скоростей расходования энергии рыбами в полевых условиях. Наиболее обнадеживающий экспериментальный подход заключается в том, чтобы определить энергозатраты на повседневные физиологические процессы и активность, связанные с нормальной жизнедеятельностью, а затем суммировать эти затраты в соответствии с точными данными о поведении рыб в при-

роде. Содержание рыб на рыбоводном заводе или в какой-либо системе аквакультуры (таких рыб обычно кормят почти до насыщения) предоставляет возможности для прямого измерения параметров обмена.

Сначала рассмотрим скорости стандартного обмена, соответствующие минимальным энергозатратам, а также максимальные скорости расходования энергии (см. также Fry, 1971); затем сопоставим стандартный и активный обмены с менее изученными составляющими энергозатрат, связанными с питанием и суточной динамикой скоростей расходования энергии.

## А. СТАНДАРТНЫЙ ОБМЕН

### 1. Средний уровень и метаболическая компенсация

Несмотря на зависимость скорости обмена от многих факторов (особенно от степени возбуждения рыб, размеров тела и температуры воды), некоторое представление о характерном для рыб общем уровне обмена можно получить из «Биологического справочника» (Altman and Dittmer, 1974). Из 365 данных измерений по 34 видам рыб 57 относятся к должным образом определенному стандартному обмену (т. е. с поправкой на активность и с полной акклимацией рыб к опытным температурам). Среднее из этих данных составляет  $89 \pm 34$  (SD)\* мг  $O_2$ /(кг·ч) [ $0,29 \pm 0,11$  ккал/(кг·ч)], а диапазон от 26 до 229 мг  $O_2$ /(кг·ч) [ $0,08 - 0,74$  ккал/(кг·ч)]. За немногочисленными исключениями, все данные относятся к обычным рыбам умеренных широт. В сравнительном аспекте изучалось, особенно Шоландером с сотрудниками (Scholander et al., 1953) и Уолшлагом (Wohlschlag, 1960, 1964), влияние температуры на величины стандартного обмена рыб из разных климатических зон. Несмотря на то, что некоторые значения, по-видимому, завышены и соответствуют скорее величинам рутинного обмена, по всей вероятности, из-за не контролировавшейся в опыте или не учитывавшейся активности в целом они все же наглядно демонстрируют компенсаторную, адаптивную реакцию полярных видов, направленную на поддержание при низких температурах более высоких уровней обмена, чем у видов из умеренных широт (рис. 1). У тропических видов, наоборот, обнаруживается лишь ограниченная метаболическая компенсация; величина их стандартного обмена снижается главным образом в левой части диапазона температурной толерантности. Следовательно, для тропических рыб в соответствии с более высокими температурами окружающей среды характерен и более высокий уровень поддерживающего обмена. При температуре  $26^\circ C$  в центре своего температурного диапазона тропические рыбы должны расходовать энергию с минимальной скоростью, равной приблизительно  $0,5$  ккал/(кг·ч) (с учетом полученного для рыб умеренных вод поправочного множителя  $0,56$ ), что на  $70\%$  превышает среднюю скорость для рыб умеренных широт.

Хоултон (Holeton, 1973, 1974) не без оснований подверг сомнению выводы предшествовавших работ по метаболической адаптации полярных видов к низким температурам, указав на возможность ошибок из-за

\* SD (Standard Deviation) — стандартное отклонение. — Прим. ред.

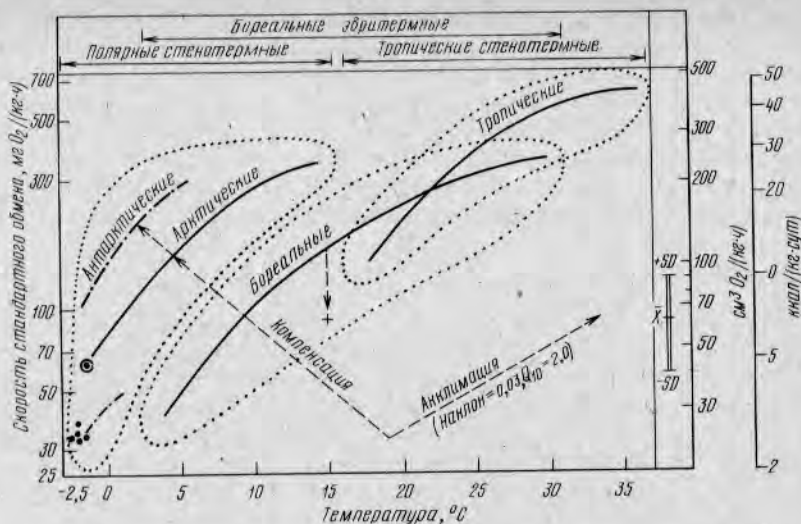


Рис. 1. Схема зависимости между температурой и уровнями стандартного обмена (логарифмический масштаб) у рыб из различных климатических зон. Приводится по работе Уоллшлага (Wohlschlag, 1964) с включением данных из работы Хоултона (Holeton, 1974 — точки, соответствующие полярным видам). Точечными линиями показан общий диапазон изменчивости в пределах каждой зоны. В направлении, указанном пунктирной линией, прослеживается эффект адаптивной метаболической компенсации у полярных видов. Влияние температуры акклимации показано пунктирной линией, построенной с наклоном 0,03, что соответствует увеличению скорости стандартного обмена примерно в 2 раза при возрастании температуры на 10°C ( $Q_{10}=2,0$ ). Положение среднего  $\pm 1SD$  значения скоростей стандартного обмена (правая шкала) по Альтману и Диттмеру (Altman and Dittmer, 1974) свидетельствует о том, что кривые лежат несколько выше истинных средних значений; центральная точка кривой, соответствующей видам умеренных широт, находится приблизительно в 1,8 раза выше среднего для рыб, весящих в среднем 50—100 г (обратите внимание на стрелку, указывающую на отметку +) (Brett, 1970 b, с изменениями, воспроизводится с разрешения Wiley — Interscience)

длительного периода повышенных уровней обмена в результате вылова и пересадок рыб, а также из-за недостаточной продолжительности акклимации в некоторых опытах. Впрочем, приводимые им же (Holeton, 1974) обширнейшие данные по сайке *Vorogadus saida* согласуются с ранее опубликованными для арктических рыб значениями. По Хоултону, средняя величина стандартного обмена сайки при  $-1,5^{\circ}\text{C}$  (такая температура оказалась бы летальной для большинства рыб умеренных широт) составила 70 мг  $\text{O}_2/(\text{кг}\cdot\text{ч})$ . При той же температуре величины стандартных обменов пяти видов арктических керчаковых составляли примерно 38 мг  $\text{O}_2/(\text{кг}\cdot\text{ч})$  (см. рис. 1), тогда как у трех видов бельдюговых и двух видов липарисовых обнаружены более низкие, «нескомпенсированные» уровни стандартного обмена (на рисунке не показаны). Судя по всему, нет оснований объяснять положение верхней кривой (штрих-пунктирная линия на рис. 1), соответствующей антарктическим рыбам, метаболической компенсацией. Она, по-видимому, отражает правые части диапазонов скоростей рутинного обмена. Как бы в про-

тивовес полярным видам, изученным Хоултоном (1974), имеются, конечно, и виды, представляющие собой явные исключения: при низких температурах у них не обнаруживается сколько-нибудь заметной метаболической компенсации. Ни в одном из опытов скорость стандартного обмена не составляла менее 20 мг  $O_2$ /(кг·ч), и эта величина [приблизительно 0,07 ккал/(кг·ч)] может быть принята в качестве минимальной скорости обмена, необходимой в естественных условиях для поддержания жизнедеятельности рыбы весом 10—100 г.

## 2. Влияние температуры

Изложенное выше дает некоторое представление об общем диапазоне значений стандартного обмена, обусловленного видовой принадлежностью и климатическими факторами. Влияние температуры на величину стандартного обмена в пределах одного вида рассмотрено Фраем (Fry, 1971) в шестом томе «Физиологии рыб». Несколько примеров приведены и в настоящей книге, начиная с рис. 1; все изображенные на нем кривые имеют общую форму. Впервые такая кривая была получена для золотой рыбки *Carassius auratus* (Ege and Krogh, 1914) и названа «стандартной кривой Крога». Эту криволинейную зависимость впоследствии подробно изучал Г. Г. Винберг (1956). Простого математического выражения для описания зависимости найти не удалось, поэтому для видов умеренных широт Г. Г. Винберг предложил ряд эмпирических множителей, основанных на значениях  $Q_{10}$ \*. Кривая зависимости логарифма стандартного обмена от температуры имеет выпуклость вверх (см. рис. 1). Различия между не подвергнутыми логарифмической трансформации кривыми по высоте (точка пересечения с осью ординат) и форме видны из рис. 2, 10 и 13. Хоултон (1974), изучавший стандартную кривую Крога, отметил, что эмпирические точки располагаются значительно выше точек, полученных для тех же видов Бимишем и Мухерджи (Beamish and Mookherji, 1964). Он также указал, что значение  $Q_{10}$  для низких температур (0—5°C) не может служить характеристикой стандартного обмена. В целом представляется, что простая логарифмическая трансформация  $\log M_s = a + bT$  ( $M_s$  — стандартный обмен;  $T$  — температура) довольно хорошо линейно аппроксимирует данные, полученные для золотой рыбки в температурном диапазоне 10—30°C; при этом среднее значение  $Q_{10} = 2,3$ .

Если для какого-либо вида уровень стандартного обмена определен в середине характерного для местообитаний этого вида диапазоне температур, то использование множителя 2,3 должно приводить к хорошей аппроксимации влияния температуры в интервале  $\pm 10^\circ\text{C}$  от центральной точки. Это относится к ручьевой форели, сомику-кошке, карпу (Beamish, 1964b) и нерке (Brett, 1964); возникающая при расчетах ошибка не превышает 20% наблюдаемого значения. Тем не менее, если не считать утверждения о некотором экспоненциальном возрастании, как пишет Фрай (Fry, 1971), «трудно пока делать какие-либо общие выводы отно-

\*  $Q_{10}$  — увеличение скорости обмена при возрастании температуры на  $10^\circ\text{C}$ .

сительно зависимости стандартного обмена от температуры, за исключением того, что различные виды приспособлены к разным температурным диапазонам».

### 3. Влияние размеров тела

Влияние размеров тела на величину стандартного обмена животных было предметом многочисленных исследований (Zeuthen, 1953; 1970; Kleiber, 1961; Gordon, 1972). В общем виде зависимость описывается аллометрическим уравнением  $Y = aX^b$  ( $Y$  — скорость потребления кислорода;  $X$  — вес тела,  $a$  и  $b$  — константы, характерные для данного вида). Скорость обмена на единицу веса  $Y/X$  обычно уменьшается с увеличением размеров как в пределах одного вида, так и для разных видов. Например, интенсивность обмена взрослого лосося весом 3000 г составляет примерно  $1/5$  интенсивности обмена малька весом 1 г, а в популярном примере слон/мышь отношение соответствующих величин равно  $1/15$ . Поскольку показатель степени  $b$  у многих теплокровных животных примерно равен 0,67 (т. е.  $2/3$ ), предполагалось, что он отражает простую физическую закономерность — закон отношения поверхности к объему. У рыб, однако, такое низкое значение этого показателя для отдельных видов отмечалось редко; в общем случае его лучше считать приблизительно равным  $0,86 \pm 0,03$  (SE)\* (Glass, 1969). Это подтверждается также данными Кауша (Kausch, 1972), в соответствии с которыми среднее значение  $b$  также составляет  $0,86 \pm 0,04$  (SE),  $n=25$ ). Кайзер и Хойзнер (Kayser and Heusner, 1964) приводят значение показателя степени  $b$ , равное  $0,70 \pm 0,02$ , для четырех видов по единой выборке; однако рыбы различных видов, входящие в эту выборку, очень неравномерно распределены по весам и наклон линии регрессии оказывается меньше, чем в том случае, если бы аппроксимация производилась для каждого вида в отдельности. Этот видоспецифичный параметр (показатель степени  $b$ ) настолько характерен, что его определение для каждого данного вида вполне оправдано (Glass, 1969).

### Б. АКТИВНЫЙ ОБМЕН

Помимо энергетических потребностей на поддерживающий обмен основные энергетические затраты у большинства животных связаны с такими видами активности, которые требуют движения (преследование, миграции, избегание, резкие броски). При плавании рыб резкое возрастание потребностей в кислороде обусловлено сокращением мощной латеральной мускулатуры. При скоростных бросках возможностей дыхательной системы и системы кровообращения недостаточно для обеспечения организма требуемым количеством кислорода. В результате возникает утомление. Несколько меньшие, «марафонские» скорости соответствуют максимальным скоростям потребления кислорода, определяющим верхние пределы скоростей активного обмена (то же самое, что и «аэробная работа» у млекопитающих).

\* Пересчитано по данным Гласса (Glass, 1969) с использованием оценки скорости обмена у фундулюса. SE (Standard Error) — стандартная ошибка.

## 1. Влияние температуры на обмен

Обзор данных по влиянию температуры на активный обмен сделал Фрай (Fry, 1957, 1971). Обнаруженные температурные зависимости имеют совсем иной вид, чем полученные при изучении стандартного обмена. Данные по четырем хорошо изученным видам представлены на рис. 2; там же для иллюстрации диапазона скоростей обмена приведены кривые температурных зависимостей стандартного обмена. Для трех из этих четырех видов характерно наличие температурного оптимума, при превышении которого величина активного обмена снижается. Это явление не объяснено, хотя Джоунс (Jones, 1971) выдвинул гипотезу о том, что при температурах, превышающих критическую (например, 15°C для нерки), потребности в энергии для вентиляции жабр и связанного с вентиляцией кровообращения резко возрастают, что ограничивает поступление кислорода в ткани. Имеются также предварительные указания на то, что при высоких температурах кислород становится фактором, лимитирующим дыхание некоторых лососевых, так как содержание кислорода в аэрируемой воде снижается с повышением температуры (Brett, 1964; Fry, 1971). Как видно из рис. 2, максимальные величины активного обмена приближаются к  $1000 \text{ мг} \cdot \text{O}_2 / (\text{кг} \cdot \text{ч})$

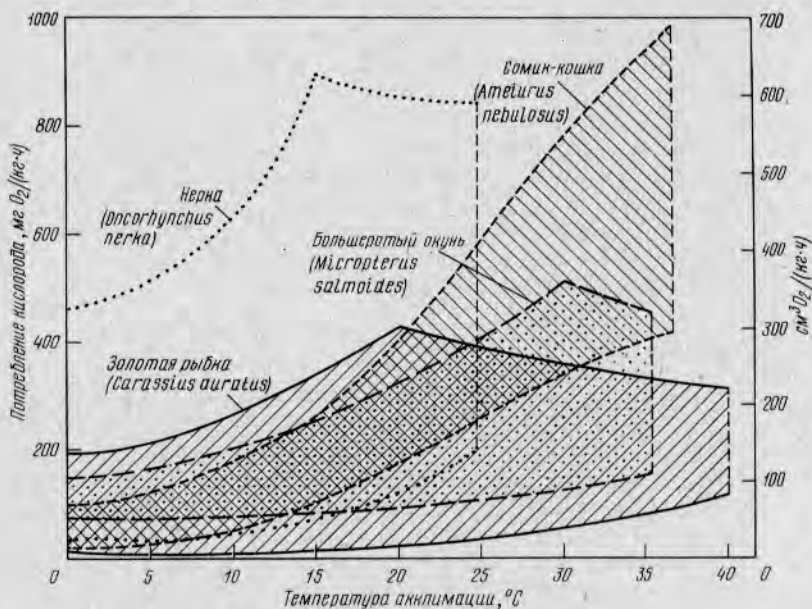


Рис. 2. Зависимость скорости потребления кислорода от температуры для четырех видов рыб. Для каждого из видов температурные зависимости скоростей активного и стандартного обменов характеризуются соответственно верхним и нижним графиками, пересекаемыми вертикальной линией, положение которой соответствует значению верхней летальной температуры. Данные по нерке (Brett, 1964); по сомику-кошке (Fry, 1947); по большеротому окуню (Beamish, 1970); по карасю (Fry and Hochachka, 1970; с разрешения North—Holland Publ. Co)

[3,3 ккал/(кг·ч)]. Скорость обмена у быстро плавающих рыб с обтекаемой формой тела может в 8–10 раз превышать величину стандартного обмена.

Было бы интересно сравнить наблюдения по активному обмену малоподвижных рыб с данными для более активных видов. Таких наблюдений пока что нет. Уолшлаг (Wohlschlag, 1960) определил скорость обмена у *Trematomus bernacchii* — придонной рыбы, обитающей под мощными антарктическими льдами. Несмотря на то что эту рыбу невозможно было заставить плавать непрерывно, возбуждение в ряде случаев явно увеличивало скорость обмена до 140–180 мг  $O_2$ /(кг·ч) [0,46–0,58 ккал/(кг·ч)], что составляет около  $\frac{1}{5}$  величины активного обмена нерки. Если не считать рыб, лишенных гемоглобина (Holeton, 1970), то приведенные выше данные дают примерное представление о всем диапазоне скоростей расходования энергии у рыб, судя по максимальным скоростям потребления кислорода [0,5–3,3 ккал/(кг·ч)]. Величины энергозатрат при скоростных бросках находятся, разумеется, за пределами этого диапазона; такие броски практически анаэробны, а возникающая при них кислородная задолженность компенсируется путем последующей гипервентиляции. Экстраполяция кривых зависимости

мощности от активности показывает, что энергия, высвобождаемая в единицу времени при наиболее резких бросках, может в 100 раз превышать скорость стандартного обмена и в 10 раз — активного (Brett, 1972). Это можно продемонстрировать путем построения «изоэргической» кривой (рис. 3). Эта кривая не отражает того факта, что у рыб в отличие от млекопитающих и птиц всего несколько бросков (нападение или избегание) в день могут быть равнозначны удвоенному количеству суточных энергозатрат по сравнению с затратами, соответствующими стандартному обмену. Количественные различия между скоростями обмена у холоднокровных позвоночных (эктотермов) и теплокровных позвоночных (эндотермов) настолько велики, что можно привести следующий пример: при одинаковом весе (около 2 кг) максимальный уровень обмена лосося всего лишь равен уровню основного обмена кролика.

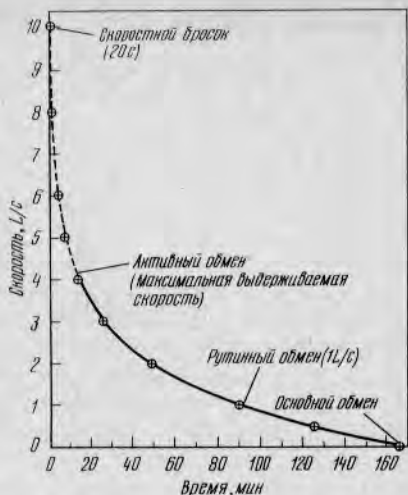


Рис. 3. Зависимость затрат энергии неркой (50 г, 18 см, при температуре 15°C) от времени и скорости плавания. Расчетные точки соответствуют промежуткам времени, необходимым для потребления 10 мг  $O_2$  (около 35 кал) при различных состояниях — от состояния покоя до плавания со скоростью 10 длин тела в секунду (L/c). Скорость рутинного обмена принята равной скорости плавания (1 L/c), точки, лежащие на пунктирной части кривой, получены путем экстраполяции (Brett, 1964)

## 2. Влияние размеров тела

Систематические исследования влияния размеров тела на активный обмен рыб немногочисленны. Этот вопрос очень важен, поскольку общей ошибкой большинства биологических продукционных моделей, учитывающих энергетические потребности, является использование для описания размерной зависимости общего обмена того же поправочного множителя, что и для стандартного обмена, а это для растущих, активных рыб, разумеется, неверно. При изучении влияния размеров тела на обмен нерки (Brett, 1965) установлено, что показатель степени при значении веса ( $W^b$ ) изменяется непрерывно от 0,78 до 0,97 с возрастанием уровня активности (при 15°C). Среднее значение  $b$  для активного обмена рыб этого вида при всех температурах (5—20°C) составило 0,98, что указывает на практически несущественное влияние веса на интенсивность обмена при большинстве температур (Brett and Glass, 1973). Из-за высокого процентного содержания мышечной ткани в теле крупных рыб (у лосося оно возрастает от примерно 35% при весе 10 г до 65% при весе 1000 г) ожидаемое снижение тканевого дыхания с увеличением размеров в значительной мере компенсируется относительным увеличением массы «работающей» ткани.

## 3. Совместное влияние температуры и размеров тела

Бретт и Гласс (1973) построили двумерную диаграмму совместного влияния веса тела и температуры на скорость расходования энергии неркой. Она позволяет графически (по построенным на ней изолиниям) определять приближенные значения интенсивностей стандартного и активного обмена (рис. 4). Наклоны изолиний показывают, что при всех значениях температур в пределах термотолерантного диапазона вес оказывает существенное влияние на интенсивность стандартного

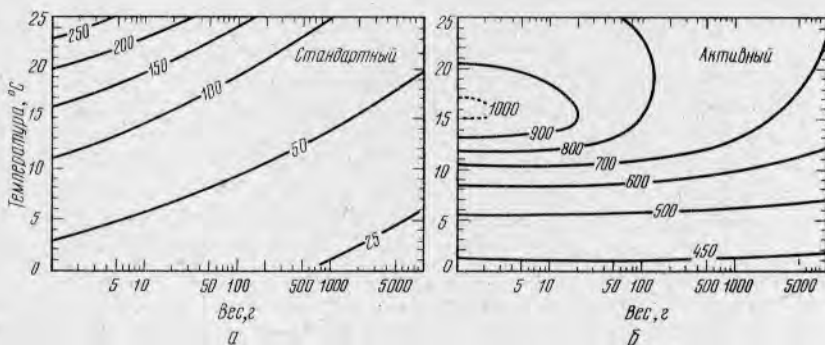


Рис. 4. Зависимость скоростей стандартного (а) и активного (б) обмена нерки от веса (в логарифмическом масштабе) и температуры. Скорость обмена выражена в мг  $O_2$ /(кг·ч). Пунктирная изолиния для значения 1000 мг  $O_2$ /(кг·ч) получена путем экстраполяции. Эквиваленты: 100 мг  $O_2$  = 70 см<sup>3</sup>  $O_2$  = 325 кал (Brett and Glass, 1973)

обмена, которая снижается с увеличением размера при любой температуре (см. рис. 4, а). Активный обмен (рис. 4, б), наоборот, почти не зависит от веса при температурах ниже 10°C (изолинии почти горизонтальны); однако с увеличением температуры и размера зависимость становится очевидной.

## В. ПИЩЕВОЙ ОБМЕН

Необходимость более глубокого изучения обменных потребностей питающихся рыб признавалась многими исследователями. Уоррен с сотрудниками (Warren and Davis, 1967; Warren, 1971) неоднократно пытались получить полную картину энергетических бюджетов растущих рыб с учетом не только потребностей на стандартный обмен и активность, сопровождающую питание (передвижение и возбуждение), но и суточных затрат энергии на ассимиляцию пищи. Такое разделение связано с рядом трудностей, поскольку выделить составные части из суммы метаболических потребностей животного не удается. Некоторые метаболические пути могут быть идентифицированы при условии сопутствующего измерения выделения  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NH}_3$  и мочевины. Не проводя пока такого разделения, рассмотрим возрастание потребления кислорода, связанное с величиной рациона и температурой.

Используя «массовый респирометр», Саундерс (Saunders, 1963) одним из первых изучал влияние питания на скорость обмена атлантической трески *Gadus morhua* при 10°C. После кормления рутинный обмен голодавшей рыбы весом 1 кг возрос с 75 до 112 мг  $\text{O}_2/(\text{кг} \cdot \text{ч})$  и оставался на этом высоком уровне в течение одного-двух дней; затем, постепенно снижаясь, он достигал к седьмому дню уровня рутинного обмена при голодании. Эдвардс с сотрудниками (Edwards et al., 1972) выполнил более обширные исследования по этому виду. Отдельным особям трески ежедневно скармливали определенное количество филе камбалы, и в респирометре с замкнутым током воды измеряли потребление кислорода при 12°C. Чтобы проследить за температурной зависимостью, величину «основного обмена», определенную при 12°C, у рыбы, подвергнутой воздействию слабого анестезирующего средства, пересчитывали применительно к различным значениям сезонных температур; при пересчете использовали значение  $Q_{10} = 2,5$ . Максимальное возрастание обмена (в 4,7 раза по сравнению с «основным») наблюдалось при 15°C и обильном кормлении.

Довольно длительная метаболическая реакция на кормление, обнаруженная у трески, отмечена Муиром и Ниими (Muir and Niimi, 1972) и для субтропической рифовой рыбы кулии *Kuhlia sandvicensis*. После однократного приема пищи в количестве 4,5% веса тела скорость обмена с рутинного уровня 76 мг  $\text{O}_2/(\text{кг} \cdot \text{ч})$  (23°C) возросла к четырнадцатому часу до 182 мг  $\text{O}_2/(\text{кг} \cdot \text{ч})$ , а затем постепенно снижалась и достигла исходного уровня по истечении примерно 50 ч (рис. 5, а). Такая замедленная реакция резко отличается от возбужденной, ускоренной метаболической реакции нерки, которая в ходе своего суточного цикла предвосхищает наступление обычного времени кормления: уровень обмена увеличивается с утреннего (03 ч 00 мин) минимума 170 мг  $\text{O}_2/(\text{кг} \cdot \text{ч})$  до 370 мг

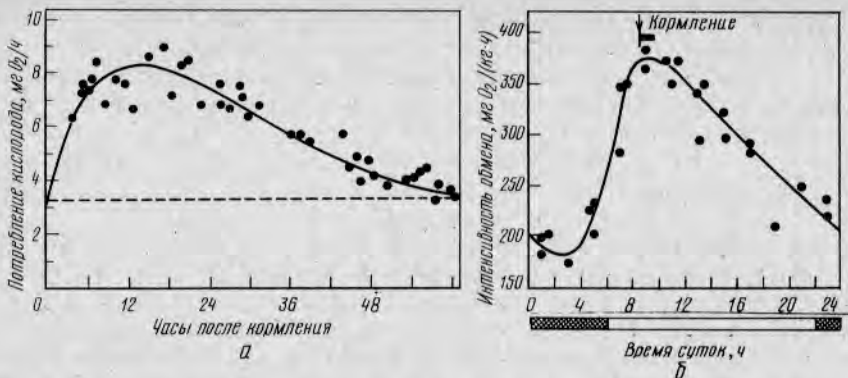


Рис. 5. Изменение потребления кислорода после однократного кормления (а) 44-граммовой кулии (*Kuhlia sandvicensis*). Рацион составлял 4,7% веса тела, температура 23°C (Muir and Niimi, 1972); (б) группы особей нерки средним весом 29 г. Рацион составлял 3% веса тела при 15°C (Brett and Zala, 1975). Заштрихованные участки на рис. б — темное время суток

$O_2/(кг \cdot ч)^*$  при кормлении (08 ч 00 мин; рис. 5, б). После достижения этого пикового значения скорость обмена снижается по мере усвоения пищи, достигая минимума спустя 19 ч (при 15°C).

Приведенные примеры иллюстрируют различия между реакциями разных видов, а также разнообразие подходов исследователей к измерению скоростей обмена. Для подсчета ежедневных затрат энергии требуется полная информация о часовых скоростях обмена в течение полных суток. В табл. II приведены суточные затраты для 11 видов с указанием температур и рационов. В некоторых случаях в таблицу включены данные, полученные только при максимальном или, наоборот, минимальном кормлении; величины стандартного обмена не во всех случаях определены правильно, а значения рутинного обмена, естественно, значительно варьируют. Тем не менее на основании приведенных данных можно сделать некоторые полезные общие выводы. Увеличение рациона влечет за собой почти прямо пропорциональное увеличение среднесуточной скорости обмена. Повышение температуры также увеличивает скорость обмена питающихся рыб в результате интенсификации возрастания потребления пищи. Отношение скорости пищевого обмена ( $F$ ) к скорости стандартного обмена ( $S$ ) варьирует от значений, меньших 1,0 (при величине рациона ниже поддерживающей) до 5,8 (для мелких рыб при обильном кормлении). Отношение  $F/S$  для всех случаев обильного кормления ( $n=8$ ) в среднем составило  $3,7 \pm 1,2$  (SD). Эту величину можно сравнить со средним отношением пищевого обмена к рутинному ( $F/R$ ), равным  $1,7 \pm 0,4$  (SD).

В обзоре Г. Г. Винберга (1956) для получения хорошей аппроксимации метаболического эффекта питания рекомендуется умножить величину

\* Это довольно высокое «минимальное» значение частично обусловлено высокой проточностью воды в рыбоводных бассейнах, которая составляла 10—14 см/с (1—1,2 длины тела рыбы в секунду).

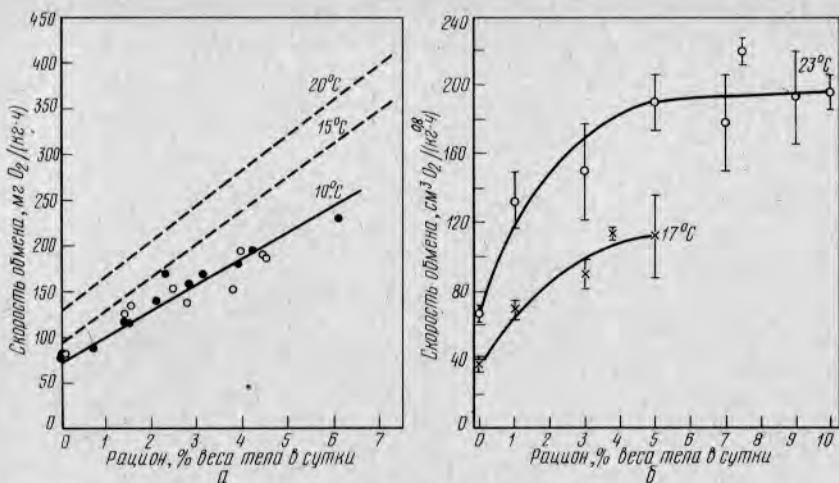


Рис. 6. Зависимость скоростей обмена у трех видов рыб от величин суточного рациона при различных температурах. (а) Нерка при 10°C (светлые кружки) и кулия *Kuhlia sandvicensis* при 23°C (черные кружки) (Muir and Niimi, 1972). Дополнительные линии — для нерки при 15 и 20°C (Brett, 1976b). (б) Карп *Cyprinus carpio* при 17 и 23°C; дисперсия показана как  $\pm 1SD$  (Huisman, 1974). Обратите внимание на то, что на рис. 6 скорость обмена выражена в  $cm^3 O_2 / (kg^{0.8} \cdot ч)$

стандартного обмена на 2. В настоящее время такая оценка представляется заниженной для тех случаев, когда стандартный обмен точно известен и точнее характеризует отношение пищевого обмена к рутинному. Как бы то ни было, сделанные ранее обобщения такого рода не учитывают обнаруженного недавно существенного обстоятельства, а именно: суточные затраты энергии на обмен, как видно из табл. II, в значительной степени зависят от рациона. Зависимость скорости обмена от величины рациона выражается либо возрастающей линейной функцией во всем диапазоне значений рационов вплоть до максимального, например у камбал, кулии и нерки (рис. 6), либо возрастающей функцией, близкой к линейной при низких рационах, но затем приближающейся к постоянному значению, например у карпа (Huisman, 1974).

На основе обобщения имеющихся данных по скоростям пищевого обмена сеголетков нерки Бретт (Brett, 1976) построил «прогностическую модель»\* в виде изоплетной диаграммы среднесуточной скорости потребления кислорода в зависимости от температуры и рациона. График ответной реакции организма на изменение условий (см. рис. 7), построенный с помощью линий регрессии (некоторые из них показаны на рис. 6, а), имеет вид поверхности. По всей поверхности — от низких значений температур и рационов до высоких — скорость обмена варьирует от 50 до 400  $mg O_2 / (kg \cdot ч)$ , т. е. в 8 раз.

\* Для температур 5°C и ниже данных было очень немного, а для температур выше 20°C они вовсе отсутствовали. Вся поверхность ответной реакции организма на изменение условий была рассчитана путем экстраполяции температурной зависимости отношения скорости обмена от величины рациона (Brett, 1976b).

Таблица II. Среднесуточные скорости обмена питающихся рыб по сравнению со

Вид	Вес, г	Температура, °С	Рацион, % веса тела	Скорость обмена,		
				стандартного	рутинного	предельного
<i>Gadus morhua</i> Атлантическая треска	1000	10	Накормленная	—	75	—
	1000	15	Накормленная	—	75	—
<i>Suiprinus carpio</i> Карп	10±5	10	2	80	—	—
	10±5	15	7	136	—	—
	10±5	20	6	214	—	—
<i>Salmo gairdneri</i> Радужная форель	30	15	Высокий	—	220	290
	30	15	—	(100)	—	—
<i>Oncorhynchus kisutch</i> Кижуч	3,3	8	11,7	60	240	980
	3,9	11	5,3	120	220	415
	4,7	14	3,4	170	220	370
	2,6	20	7,7	230	540	1010
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> Чавыча	18—20	11,7	Избыточный	(75)	165	—
	18—20	12,6	»	(80)	180	—
	18—20	15,8	»	(96)	220	—
	20	12,6	»	(80)	170	366
<i>Synoglossus</i> sp. (пять видов) Морские языки	9	28	Низкий	105	—	—
	9	28	Максимальный	105	—	—
<i>Kuhlia sandvicensis</i> Кулия	71	23	1,4	57	78	118
	71	23	2,8	57	78	158
	71	23	4,2	57	78	195
	44	23	2,3	62	76	121
	44	23	4,5	62	76	182
<i>Gadus morhua</i> Атлантическая треска	500	15±2	Низкий	88	—	—
	500	15±2	Максимальный	88	—	—
<i>Perca fluviatilis</i> Речной окунь	12	14	Низкий	—	175	—
	12	14	Максимальный	—	175	350
<i>Lepomis macrochirus</i> Ушастый окунь	49	15	Избыточный	—	48	93
	92	20	»	—	45	62
	83	25	»	—	89	140
<i>Suiprinus carpio</i> Карп	31—47	17	10	48	87	—
	2—16	23	5	83	156	—
<i>Oncorhynchus nerka</i> Нерка	10—20	10	4,5	60	100	—
	10—20	15	6,0	71	125	—
	10—20	20	6,5	120	161	—

\* Данные из колонки «Скорость пищевого обмена 1» пересчитаны в среднесуточные скорости (в соответствии с пищевым обменом 2). Если в указанном источнике не содержалось более точной информации, то пересчет выполняется.  $F/S$  и  $F/R$  — отношение скорости пищевого обмена 2 к скоростям стандартного и рутинного обмена представляют собой опытные оценки или получены косвенным путем.

скоростями стандартного и рутинного обмена\*

мг O <sub>2</sub> /(кг·ч)		Время, ч	Отношения		Источники и примечания
пище- вого 1	пище- вого 2		F/S	F/R	
112	112	24—28	—	1,5	Saunders (1963); корм — свежая и мороженная сельдь
120	120	24—28	—	1,6	
120	116	24	1,5	—	Kausch (1969); стандартный обмен найден при нулевой активности; рацион определен путем кормления ad libitum
—	230	24	1,7	—	
—	240	24	1,1	—	
264	264	24	—	1,2	Mann (1968); в скобках — стандартный обмен у нерки
—	—	—	(2,6)	—	
460	350	12	5,8	0,7	Averett (1969) и Warren (1971); рацион — выраженное в % отношение веса личинок мухи к весу рыбы; скорости обмена оценены графически; время года — июль — сентябрь
320	270	12	2,2	1,2	
350	280	14	1,6	1,3	
900	750	15	3,3	1,4	
277	221	8	(2,9)	1,3	Elliot (1969); рацион был избыточным, кормление производилось дважды в сутки; скорости стандартного обмена соответствуют таковым у нерки; скорости рутинного обмена оценены путем интерполяции; см. рис. 7
286	228	8	(2,8)	1,3	
360	287	8	(3,0)	1,3	
289	230	8	(2,9)	1,4	
(105)	(105)	?	1,0	—	Edwards et al. (1971)
(390)	(390)	?	3,7	—	
118	95	72	1,7	1,2	Muir and Niimi (1972); скорость обмена возрастает пропорционально величине рациона; средняя скорость потребления пищи в течение первых 24 ч составляет примерно 80% максимальной скорости
158	126	72	2,2	1,6	
195	156	72	2,7	2,0	
121	97	72	1,6	1,3	
182	146	72	2,4	1,9	
(88)	(88)	?	1,0	—	Edwards et al. (1972); стандартный обмен равен основному обмену при действии анестезирующего вещества
(440)	(440)	?	5,0	—	
—	146	24	—	0,8	Solomon and Brafield (1972); низкий рацион, примерно равный поддерживающему
—	296	24	—	1,7	
—	62	24	—	1,3	Pierce and Wissing (1974); рацион — личинки поденок в избытке; скорость обмена ночью на 26% выше, чем днем
—	71	24	—	1,6	
—	120	24	—	1,3	
—	141	24	2,9	1,6	Huisman (1974); стандартный обмен измерен на голодающих рыбах
—	243	24	2,9	1,6	
—	190	24	3,2	1,9	Brett (1976 b); скорости пищевого обмена максимальные из наблюдаемых при максимальных из предлагавшихся рационов
—	315	24	4,4	2,5	
—	420	24	3,5	2,6	

со временем, в течение которого измерялись скорости потребления кислорода) и занесены в колонку «Скорость» подляясь исходя из предположения, что в течение остальной части суток обмен осуществлялся с «рутинной» нов соответственно. Данные расположены в порядке опубликования. Значения, заключенные в скобки, пред-

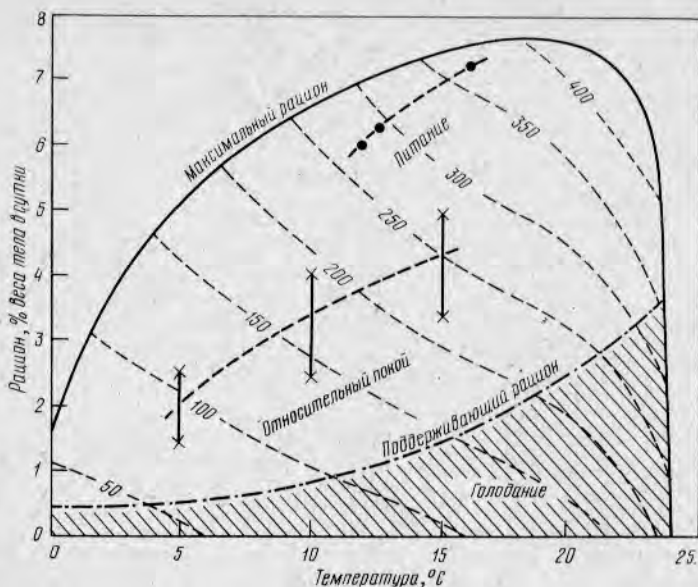


Рис. 7. Изоплетная диаграмма зависимости скорости пищевого обмена [в мг  $O_2$ /(кг·ч)] сеголетков нерки ( $20 \pm 10$  г) от величины рациона и температуры. Величина рациона выражена как отношение сухого веса пищи к сухому весу тела рыбы (в %). Линия, ограничивающая поверхность ответной реакции, определяет величины максимальных рационов; внутренняя линия, соответствующая поддерживающим рационам, разграничивает зоны положительного и отрицательного роста. Доверительные пределы для любого из значений скорости обмена — примерно  $\pm 20\%$  приведенного значения. Приведены скорости обмена у молоди чавычи в выростных лотках (Elliot, 1969). Черные кружки вверх соответствуют 20-граммовой чавыче, получающей корм дважды в сутки. Крестики вниз указывают пределы значений для 6-граммовой и 18-граммовой чавычи, не получающей корма; считается, что рыбы пребывают в состоянии относительного покоя при нормальной активности (рутинный обмен). Энергетические эквиваленты те же, что и на рис. 4 (Brett, 1976b)

Положение внешней границы поверхности ответной реакции организма определяется величинами максимальных суточных рационов (Brett et al., 1969), положение внутренней разделительной линии — величинами поддерживающих рационов; если рационы еще меньше, неизбежна потеря веса. Диаграмма относится к нерке средним весом  $20 \pm 10$  г. Очевидна тесная взаимозависимость рациона и температуры: для сохранения той же скорости обмена при изменении рациона на  $10\%$  его максимальной величины температура должна была понизиться в среднем на  $3,3^\circ C$  ( $13\%$  термотолерантного диапазона).

Эллиот (Elliot, 1969) определял скорость обмена у заводской чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* в экспериментальных лотках и желобах. Размеры сеголетков варьировали от 1 до 25 г; опыты проводились при температурах от  $6$  до  $16^\circ C$ . Были рассмотрены две ситуации: обычная биотехника заводского выращивания, предусматривающая утреннюю чистку лотков и двухразовое кормление утром и вечером и нормальная активность без кормления, определяемая как «состояние, при котором

потребление кислорода относительно постоянно, а рыбы относительно малоподвижны».

Средние за период 08 ч 00 мин — 16 ч 00 мин скорости обмена в первой ситуации составили 277 мг  $O_2$ /(кг·ч) при 11,7°C, 289 мг  $O_2$ /(кг·ч) при 12,6°C и 360 мг  $O_2$ /(кг·ч) при 15,8°C. Эти значения очень близки к среднесуточным скоростям обмена у нерки того же веса при максимальном рационе. Средние скорости обмена для малоподвижной чавычи весом 6 и 18 г (без кормления) показаны на рис. 7; их значения находятся примерно посередине диапазона, образуемого полученными для чавычи значениями скорости поддерживающего обмена и максимальной скорости обмена. Скорость обмена у рыб в желобах примерно на 16% превышала скорость обмена в лотках. При внесении этой поправки в значения скоростей пищевого обмена у чавычи среднее значение за восьмичасовой период становится почти равным среднесуточному (24 ч) для нерки.

В работе по треске (Edwards et al., 1972) обосновывается необходимость введения поправки на вес с помощью приближенной степенной функции  $W^{0,8}$ . В то время как к скоростям стандартного обмена применение этой функции до некоторой степени обоснованно, никаких убедительных доводов в пользу применения ее к скоростям обмена питающихся рыб пока нет. Такое допущение сомнительно по двум причинам. Во-первых, предположение о том, что метаболические затраты на усвоение одного и того же количества пищи крупными и мелкими рыбами должны быть различны, ничем не подтверждается. Во-вторых, максимальный рацион (выраженный в % веса тела) уменьшается с увеличением размера. Наличие этой зависимости несколько снижает приводимые Сондерсом (1963) значения показателей степени при  $W$  для накормленных рыб; они составили 0,76—0,83 и были ниже, чем у долго голодавших рыб (0,79—0,89), что могло быть результатом отмеченной выше зависимости.

## Г. ПРИРАЩЕНИЕ ТЕПЛОТЫ

В сумму энергетических затрат, связанных с питанием, составной частью входят затраты на биохимические превращения поглощенной пищи в такую форму, в которой она впоследствии может быть включена в обмен, а затем выведена из организма. Наибольший вклад в сопровождающие эти процессы теплотери вносят, очевидно, процессы дезаминирования белков, происходящие главным образом в печени (Krebs, 1964; Buttery and Annison, 1973). Рубнер (Rubner, 1902) впервые привлек внимание к этому явлению у домашних животных. Питательные качества корма оказывали влияние на величину приращения теплоты. Кляйбер (Kleiber, 1967) отмечал, что первоначальный немецкий термин был ошибочно переведен как «специфическое динамическое действие» (СДД) вместо «специфический динамический эффект» (СДЭ), что было бы правильнее. Даже представление о «специфичности», ограничивающее потерю теплоты рамками конкретного процесса дезаминирования, более не применимо, поскольку катаболизм липидов и углеводов сопровождается аналогичным высвобождением энергии (но в меньших количе-

ствах). У гомойотермных животных эти потери могут достигать 13 и 5% энергосодержания соответственно липидов и углеводов, тогда как для белков они могут составить 30% (Harper, 1971). В связи с этим предпочтение отдается термину «приращение теплоты», что совпадает с мнением Кляйбера (1967).

Первыми об экспериментальных определениях метаболических потерь, обусловленных приращением теплоты у рыб, сообщили Уоррен и Девис (Warren and Davis, 1967), которые привели в своей работе неопубликованные данные Сети по цихлидам (*Cichlasoma bimaculatum*). На основании результатов обширных исследований молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* Аверетт (Averett, 1969) более подробно описал это явление. При различных рационах и температурах были отмечены приращения теплоты, составлявшие 4—45% энергосодержания пищи, причем большая часть значений находилась в диапазоне от 9 до 15%. Уоррен и Девис (1967) и Уоррен (Warren, 1971) в своих обзорах уделяют особое внимание этой дополнительной потере теплоты. Они отметили, что верхние из полученных Авереттом (1969) значений могут отчасти объясняться метаболическим возбуждением, сопровождающим питание. Вызванные поглощением пищи траты энергии, связанные с возбудимостью и возросшей активностью, совершенно необходимо выделять, пользуясь специальной экспериментальной техникой, иначе изучение распределения энергии бесполезно. Исследования Бимиша (Beamish, 1974) по большеротому американскому окуно *Micropterus salmoides* являются в этом отношении почти образцовыми. В одном из опытов акклимированных рыб заставляли плавать в туннельном респирометре при каждой из трех скоростей течения: 1,4; 1,9 и 2,5 длины тела в секунду. По истечении 14—18 ч, когда наступало привыкание, скорости потребления кислорода, за которыми велось постоянное наблюдение, переставали колебаться. Спустя 24 ч рыбе давали корм в количестве 4% веса тела, и наблюдение продолжали до тех пор, пока не восстанавливалась та скорость обмена, которая наблюдалась до кормления. Рацион состоял из свежемороженого нотрописа. Во втором опыте рыб заставляли плыть с одной и той же скоростью, но кормили четырьмя различными рационами (2, 4, 6 и 8% веса)\*. После того как рыбу приучали брать корм с пинцета, ставили заключительный опыт с целью определения метаболических затрат, зависящих от техники кормления. После того как рыба хватала пинцет, корм убирали и определяли затраты энергии, сопутствовавшие пищевому возбуждению, затем вычитали их из общих затрат для получения неискаженной оценки приращения теплоты. Статистически значимая зависимость суточных энергетических затрат от веса рыбы не обнаружена (среднее значение 65 г, диапазон 9—190 г, температура 25°C), однако они варьировали и в процентном выражении составили в среднем  $14,2 \pm 4,2\%$  (SD) энергии поглощенной пищи, или 17,2% метаболизируемой энергии (рис. 8). Максимальные скорости потребления кислорода достигали 80—100% скорости активного обмена и сохранялись в течение 1—2 ч. При рационе, равном 8% веса тела, суммарная среднесуточная скорость обмена может быть оценена в

\* В пересчете на единицу веса тела рыбы. — *Прим. ред.*

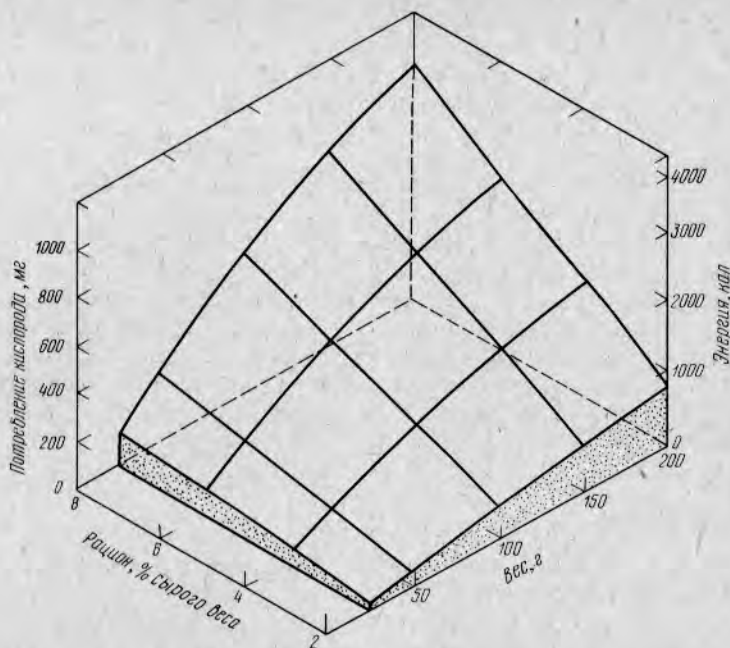


Рис. 8. Приращение теплоты или специфическое динамическое действие поглощенной пищи (мелкие карповые рыбы) в зависимости от рациона и веса тела (Beamish, 1974); зависимая переменная выражена в величинах потребления кислорода и эквивалентных энергозатратах большеротого американского окуня *Micropterus salmoides*. Приведены абсолютные значения. В относительных величинах (по отношению к энергии поглощенной пищи) примерно 14% энергии рациона теряется на приращение теплоты, причем вес тела рыбы не оказывает существенного влияния на эту величину

339 мг  $O_2$ /(кг · ч), из которых 35, 41 и 24% приходится соответственно на стандартный обмен (Beamish, 1970), возбуждение и приращение теплоты.

Еще в трех работах по приращению теплоты особое внимание было уделено увеличению активности и возбуждения. По тщательности выполнения эти исследования сравнимы с экспериментами по большеротому американскому окуню. Кулии *Kuhlia sandvicensis* скармливали рубленое мясо тунца в количестве 2,3 и 4,5% веса тела в сутки (Muir and Niimi, 1972). Скорости обмена, повышенные по сравнению с основными оценками, полученными для непитающихся плавающих рыб, показали, что 76 мг  $O_2$ /г рациона, или приблизительно 16% энергии пищи, приходится, по всей видимости, на приращение теплоты. У ушастого окуня *Lepomis macrochirus*, которого кормили до насыщения нимфами поденок, затраты энергии на усвоение пищи изменялись от 4,8 до 24,4% ( $\bar{X} = 12,7 \pm 1,5\%$ ) суммарного потребления. Пирс и Уиссинг (Pierce and Wissing, 1974) полагали, что большую часть этих затрат составляет приращение теплоты. В результате кормления малоподвижной саргассовой рыбы *Histrio histrio* до насыщения (хотя суточный

рацион значительно варьировал) был получен ряд значений приращения теплоты от 15,2% для однограммовой рыбы до 36,2% для 28-граммовой рыбы; среднее значение составило 23,7% (Smith, 1973). Это согласуется со средним значением 23,3%, полученным Миурой с сотрудниками (Miura et al., 1976) при изучении бивамасы *Oncorhynchus rhodurus*, которого кормили рубленой рыбой.

При подведении итогов наиболее тщательно выполненных экспериментов складывается впечатление, что на приращение теплоты приходится примерно 12—16% энергии поглощенной пищи. При благоприятных условиях среды это обобщение применимо и к рационам, значительно превосходящим поддерживающий. Перед тем как делать дальнейшие выводы, необходимо получить больше данных для экстремальных условий. Можно, однако, утверждать, что, за исключением тех случаев, когда целью исследования является выяснение влияния состава рациона на приращение теплоты, усилия, необходимые для корректного разделения пищевого обмена на составляющие его компоненты, вряд ли оправданы.

#### Д. ОСТАЛЬНЫЕ МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ЗАТРАТЫ

Как уже отмечалось, по мере развертывания работ, направленных на изучение энергетических затрат рыб, круг интересов исследователей, ограниченный вначале скоростями стандартного и рутинного обменов, расширился и в настоящее время включает изучение скоростей активного и пищевого обменов, в том числе выделение компонента, соответствующего приращению теплоты. Сделанный ранее вывод о том, что скорость стандартного обмена составляет примерно  $1/4$  скорости активного обмена, а также утверждение, что среднесуточные метаболические затраты, приблизительно равны удвоенному стандартному обмену, не могут более считаться обоснованными (Ware, 1975). В настоящее время наука стоит на пороге открытий, которые позволят точно установить скорости обмена у рыб, живущих в естественных условиях, при всем разнообразии их поведения и способов запасаения энергии. В отличие от лабораторных эти рыбы плохо поддаются прямым исследованиям. Единственное исключение составляют непитающиеся лососи и шэд, совершающие нерестовые миграции. В остальных случаях для изучения доступны лишь некоторые аспекты естественного поведения в экспериментальных емкостях с искусственно поддерживаемой проточностью. Несмотря на то что имеющаяся информация очень ограничена и фрагментарна, эта область исследований заслуживает пристального внимания. Ниже приведено несколько примеров.

#### 1. Агрессивное поведение

При изучении скоростей группового дыхания у солнечника *Lepomis gibbosus* оказалось возможным зарегистрировать скорость обмена при агрессивном поведении (Brett and Sutherland, 1965). Были отобраны четыре рыбы примерно одинаковых размеров. Не позднее чем через несколько часов после помещения в респирометр между ними начиналась ожесточенная борьба за определенные места в туннеле. В разгар

атаки и самозащиты энергозатраты возрастали до 180 мг  $O_2$ /(кг·ч) [0,63 ккал/(кг·ч)], что эквивалентно примерно половине скорости активного обмена у этого вида.

В других опытах, поставленных при весьма сходных условиях, в туннельном респирометре изучалась группа молодых особей нерки (Brett, 1973). Агрессивное поведение, возникшее в начале одной из серий опытов, вызвало увеличение метаболического потребления кислорода до 450 мг  $O_2$ /(кг·ч), что составляет примерно половину скорости активного обмена. Через 6 сут среднесуточная скорость обмена постепенно понизилась с 360 мг  $O_2$ /(кг·ч) [0,83 ккал/(кг·ч)] до 180 мг  $O_2$ /(кг·ч) [0,58 ккал/(кг·ч)], что ненамного больше той скорости обмена, какой можно ожидать у рыбы, которую не кормили в течение 36 ч и затем заставили плыть со скоростью 1,25 длины тела в секунду (именно такой была в данном опыте скорость течения воды в респирометре).

Эти два примера иллюстрируют значительные энергетические затраты, связанные с конкуренцией за территорию; при ожесточенной конкуренции темпы этих затрат могут составлять от  $1/3$  до  $1/2$  скорости активного обмена.

## 2. Миграции

Джонсон и Груг (Johnson and Groot, 1963), а также Груг и Уайли (Groot and Wiley, 1965) опубликовали результаты наблюдений за скоростью плавания мигрирующей молодежи нерки в озере Байбин\*. Зная температуры воды, вес рыб и скорости миграции в приповерхностных и подповерхностных слоях, можно ориентировочно рассчитать потребности в энергии. Ежедневно в течение примерно 6 ч, когда рыбы плывут, расходуется от 1,3 до 2,1 ккал/(кг·ч), т. е. средние скорости обмена составляют 380—640 мг  $O_2$ /(кг·ч), что эквивалентно 30—50 ккал/(кг·сут).

Для взрослой нерки (2—3 кг), мигрирующей вверх по реке Фрейзер (Британская Колумбия), затраты энергии определены точно (Idler and Clemens, 1959). В соответствии с описанным выше методом калорических эквивалентов изучали изменение состава тела путем отлова особей на пути от эстуария до нерестилиц и определения степени истощения ресурсов организма. Оказалось, что более 90% жиров и до 50—60% белков (у самок) могут быть израсходованы. В пересчете это составляет 2,1 ккал/(кг·ч), что эквивалентно 600 мг  $O_2$ /(кг·ч), или примерно  $3/4$  скорости активного обмена у рыб одинаковых размеров.

Менее точные оценки энергозатрат получены для американского шэда *Alosa sapidissima*, идущего весной на нерест в реку Коннектикут (Leggett, 1972). Взрослые рыбы в пресной воде обычно не питаются. Средняя потеря веса у отнерестившихся рыб составляет от 48 до 55% веса перед заходом в реку. С поправкой на вес яичников (13—15%) или семенников (8—9%) средняя потеря веса тела за 83-дневный период составила у самок и самцов соответственно 690 г (45%) и 613 г (48%), т. е. около 7,8 г/сут. Исходя из средних весов особей до и после миграции,

\* Канада, провинция Британская Колумбия — Прим. ред.

с учетом ожидаемого увеличения содержания воды в теле отнерестившихся рыб энергозатраты у рыб этого вида были оценены примерно в 10 ккал (кг·сут).

### 3. Нерест

Несмотря на то что скорость обмена у лососей измерялась в преднерестовый период (Awakura, 1963; Brett, 1965), никаких данных по энергозатратам на устройство гнезд и собственно нерест нет. Энергосодержание тела и гонад, однако, было оценено (Brett and Glass, 1973). При пересчете этих данных применительно к весам тела и яичников самок нерки на нерестилищах (раса озера Стюарт; Idler and Clemens, 1959) оказалось, что энергосодержание яичников составляет примерно 25% энергосодержания всего тела без гонад.

### 4. Суточные циклы (вертикальные миграции)

Многие рыбы, особенно такие мезопелагические обитатели океанских вод, как миктофиды (светящиеся анчоусы), вечером поднимаются из глубин на несколько сотен метров, а на рассвете снова погружаются. Ночью они кормятся у поверхности воды планктоном, а днем отдыхают на глубине. Сходные вертикальные перемещения совершают некоторые сельдеобразные. Александер (Alexander, 1972) изучал энергетику рыб, обладающих различными гидростатическими механизмами, с определением суточных затрат энергии на пребывание на глубине. Для рыб, обладающих плавательным пузырем, скорость обмена была оценена в 30 мг  $O_2$ /(кг·ч) (сверх стандартного обмена); для рыб, плавучесть которых поддерживается благодаря высокому содержанию липидов, — в 13—20 мг  $O_2$ /(кг·ч). Плавательный пузырь был признан наиболее

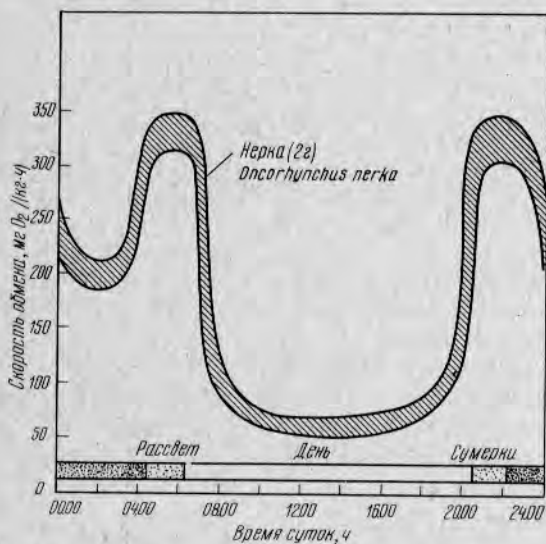


Рис. 9. Схема суточного хода скорости обмена у молодой особи нерки из озера Байбин (Британская Колумбия) в середине лета. Питание происходит почти исключительно в сумерках и на рассвете в приповерхностных слоях; днем рыба опускается из поверхностного слоя температурой 16—17°C на глубину, где температура воды составляет 5—6°C (Brett, 1971). Среднесуточная скорость обмена равна 183 мг  $O_2$ /(кг·ч), или 14,2 ккал/(кг·сут). Энергетические эквиваленты те же, что и на рис. 4

экономичным механизмом поддержания плавучести в приповерхностном слое воды; на больших глубинах это не так.

В летнее время у молоди нерки, находящейся на озерной стадии, были отмечены сходные вертикальные перемещения, в том числе погружение из поверхностных слоев температурой 17°C на глубину 30 м и более; где температура составляла примерно 5°C. Бретт (Brett, 1971) высказал предположение о возможной экономии энергии путем поведенческой терморегуляции, которая приводит к благоприятным сдвигам суточного энергетического баланса. В условиях, когда обеспеченность пищей является лимитирующим фактором, снижение скоростей обмена при низких температурах было бы для животных энергетически «выгодным». По данным о времени питания и рационах, а также исходя из наиболее вероятных скоростей обмена, соответствующих температурам окружающей среды, была рассчитана суточная динамика энергозатрат (рис. 9). Она обнаруживает исключительное сходство с суточной динамикой обмена у бурой ночницы *Myotis lucifugus*, ежедневно впадающей в оцепенение, очевидно, для экономии энергии (Gordon, 1972).

#### Е. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нетрудно видеть, что скорость, с которой рыбы расходуют энергию, в значительной степени зависит от вида, климатической зоны, температуры, размера особей и уровня их активности. Средние значения скоростей стандартного (поддерживающего) обмена у 10—100-граммовых рыб варьируют от 0,2 ккал/(кг · ч) для арктических видов (при -1,5°C) и 0,3 ккал/(кг · ч) для видов умеренных широт (при 15°C) до 0,5 ккал/(кг · ч) для тропических рыб (при 26°C). Увеличение температуры на 10°C приводит к возрастанию скорости обмена примерно в 2,3 раза; эта величина довольно значительно варьирует у разных видов и в различных участках диапазона термотолерантности.

Таблица III. Скорости обмена при различных видах активности у нерки\*

Обмен	Скорость обмена,			Отношение к стандартному обмену	% активного обмена
	мг O <sub>2</sub> /(кг · ч)	ккал/(кг · ч)	ккал/(кг × сут)		
Стандартный	75	0,24	5,8	1,0	9,6
Активный	790	2,52	60,5	10,5	100,0
Рутинный	120	0,39	9,3	1,6	15,2
Пищевой при максимальном рационе	320	1,03	24,8	4,3	40,5
Пищевой при поддерживающем рационе	140	0,45	10,8	1,9	17,7
Максимальное приращение теплоты	110	0,35	8,5	1,5	13,9
Максимальный при агрессивном поведении	310	1,00	24,0	4,1	39,2
Максимальный при возбуждении	420	1,36	32,6	5,6	53,2
При миграции	640	2,07	49,6	8,5	81,0

\* Данные получены для рыбы весом 100 г при 15°C. Пояснения смотрите в тексте.

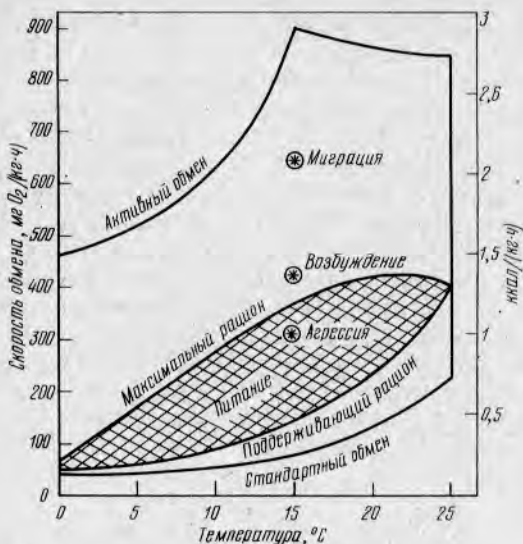


Рис. 10. Скорость расходования энергии сеголеткой нерки. Показаны зависимости скоростей стандартного и активного обмена от температуры (нижняя и верхняя линии). Площадь, соответствующая «пищевому обмену» (при рационах от поддерживающего до максимального) заштрихована. Значения максимальных скоростей потребления кислорода, наблюдаемых при агрессии и возбуждении, а также расчетная оценка скорости обмена при миграции в озере соответствуют температуре 15°C

табл. III (рис. 10). Из всех изученных видов активности наиболее значительными энергозатратами сопровождается анадромная нерестовая миграция взрослой нерки.

#### IV. ЭКСКРЕЦИЯ (СКОРОСТИ ПОТЕРЬ ЭНЕРГИИ)

##### A. СОСТАВ ФЕКАЛИЙ И СВЯЗАННЫЕ С НИМИ ЭНЕРГОПОТЕРИ

Основные компоненты фекалий — это неусвоенная часть потребленной пищи, а также отшелушившийся кишечный эпителий, слизь, катаболизированные пищеварительные ферменты и бактерий. Смит и Торп (Smith and Thorp, 1976) включают в состав фекалий и выделяемый в кишечник метаболический фекальный азот, на долю которого, по мнению Ноуза (Nose, 1967), может, вероятно, приходиться 5—17% всего фекального азота. Главная цель составления рационов заключается в использовании отборных, хорошо усвояемых компонентов пищи со сбалансированным энергосодержанием. При этом степень утилизации должна быть максимальной, а потери с фекалиями минимальными (Hastings, 1969). При составлении искусственных рационов использу-

У быстро плавающих рыб с обтекаемой формой тела в результате увеличения двигательной активности скорость обмена может многократно (до 10 раз) и надолго увеличиваться, в то время как у менее подвижных видов, приспособленных к обитанию в холодных водах, она может повыситься не более чем в 2—3 раза.

В результате затрат на метаболическую трансформацию пищи до 14% заключенной в ней энергии утрачивается. Эти затраты, а также сопровождающая питание активность увеличивают среднесуточную скорость обмена интенсивно питающихся рыб приблизительно в 4 раза по сравнению со скоростью стандартного обмена. Относительные скорости обмена нерки изображены графически и сведены в

ются многие из таких кормовых веществ, которые в природе не являются для рыб обычными. Здесь будут рассмотрены потери только естественных кормов. Для описания первой стадии включения пищи (не считая фекалий) в состав тела в литературе употребляются различные термины, близкие по смыслу: «поглощение», «ассимиляция», «усвояемость» и «доступность». Затем наступает вторая стадия — включение пищи в обмен; некоторая часть достигшей этого уровня пищи затем также выделяется (главным образом в виде растворимых азотистых шлаков).

Пластичность многих рыб в отношении питания позволяет им потреблять разнообразные кормовые организмы, выбор которых может зависеть от сезона, а также от стадии роста рыбы и влияет на величину фекальных потерь. Стадия всеядности (в раннем онтогенезе) часто сменяется стадией плотоядности (при достижении половой зрелости). Когда питавшиеся зоопланктоном молодые особи айю *Plecoglossus altivelis* уходят из моря в пресную воду, они становятся фитофагами и потребляют диатомовые и синезеленые водоросли (Kawanabe, 1969). Хитин и целлюлозные волокна в таких рационах представляют собой неусвояемую фракцию, наличие которой приводит к более обильной дефекации, чем при поедании хорошо усвояемых мягких тканей и костей, входящих в состав рыбных рационов. Следовательно, состав фекалий постоянно варьирует; он существенно отличается также и от состава пищи. Поскольку зольность фекалий часто в 2—3 раза превышает зольность пищи (Rosenthal and Paffenhöfer, 1972; Hickling, 1966; Kelso, 1972), их калорийность (по сухому весу) составляет от четверти до половины калорийности пищи (табл. IV). При измерении только сухого веса фекалий эта существенная энергетическая оценка упускается, в результате чего фекальные потери оказываются больше, чем следует из значений калорийности.

Во многих случаях точность измерения количества и калорийности фекалий оставляет желать лучшего. Взвешенные и растворимые фракции могут быть не учтены. Накопление фекалий в течение нескольких дней влечет за собой неточность измерений, связанную с жизнедеятельностью бактерий (Iwata, 1970; Smith and Thorpe, 1976); это обстоятельство, однако, не имело бы нежелательных последствий, если бы измерялось общее содержание органического вещества в воде (см., например, Davies, 1963, 1964). Установлено (Blackburn, 1968), что при осторожном перемешивании свежей фекальной массы в течение 24 ч 16,8% фекалий переходит во взвешенное состояние и теряется. Поскольку калорийность фекалий была низкой (2,7 ккал/г), эти потери составляют лишь незначительную часть (4%) общих потерь исходного энергетического эквивалента пищи. В дальнейшем было показано, что образцы фекалий одной и той же рыбы значительно различаются по калорийности. Бимиш (Beamish, 1972) определил близкие по величине (18%) потери содержавшегося в фекалиях большеротого окуня белкового азота. Как показал Эллиотт (Elliott, 1976a), на долю растворимых органических веществ приходится в зависимости от величины рациона (свежие бокоплавцы, которых скармливали кумже) лишь 1—4% общего энергосодержания фекалий.

Помимо простого отсасывания крупных частиц сифоном с последую-

Таблица IV. Данные по усвояемости различных естественных кормов, выраженные

Вид	Вес, г	Температура, °С	Пища		
			состав	калорийность, ккал/г сухого веса	рацион, % веса тела
<i>Holocanthus bermudensis</i> Рыба-ангел	200+	19—28	Водоросли (например, <i>Enteromorpha</i> sp.)	2,5	Ad libitum
<i>Epinephelus guttatus</i> Кабрилья	350	19—28	Рыба (например, <i>Sardinella</i> sp.)	—	Избыточный
<i>Chanos chanos</i> Ханос	4—80	25—30 (?)	1. Диатомеи 2. Прочие водоросли	— 1,2	20—25 20—25
<i>Cichlasoma bimaculatum</i> Цихлазома		20—32 36	Трубочник ( <i>Tubifex</i> sp.)	5,5 5,5	Ad libitum » »
<i>Orhiocephalus striatus</i> Змеголов	30	28	Креветки ( <i>Metapenaeus</i> sp.)	—	3—8
<i>Megalops cyprinoides</i> Мегалопс	2—150	28	Креветки ( <i>Metapenaeus</i> sp.)	—	До насыщения
<i>Megalops cyprinoides</i> Мегалопс	50	28	Рыба ( <i>Gambusia</i> sp.)	—	»
<i>Micropterus salmoides</i> Большеротый окунь	81	21	Гуппи ( <i>Lebistes</i> sp.)	5,3 — —	0,8 2,7 3,2
<i>Cottus perplexus</i> Сетчатый подкаменщик	1—5	10	Мотыль ( <i>Chironomus</i> sp.)	5,3	—
<i>Salmo clarkii</i> Лосось Кларка	2—8	10	Мотыль ( <i>Chironomus</i> sp.)	5,3	—
<i>Oncorhynchus kisutch</i> Кижуч	3	5—17	Личинки мух ( <i>Musca</i> sp.)	5,6	1—4
<i>Stenopharyngodon idella</i> Белый амур	20—70	23	Салат ( <i>Lactuca</i> sp.)	3,5	Ad libitum
<i>Cyprinus carpio</i> Обыкновенный карп	0,5	25?	Водоросли ( <i>Chlorophyceae</i> )	—	10

величиной потерь энергии и вещества с фекалиями (в %, единицах сухого веса или ккал)\*

Фекалии			Примечания	Источник
Калорийность, ккал/г сухого веса	% сухого веса	% ккал		
—	—	77,7	Фекалии ежедневно отсасывали сифоном и воду отфильтровывали. Пища на 50—70% состояла из углеводов	Menzel, 1958
—	—	4,7	Фекалии ежедневно удаляли с помощью сифона. Рацион включал рыб трех видов	Menzel, 1960
—	50	(42)	Фекалии выделялись в компактной форме: отсасывались сифоном без потерь на растворение или суспендирование	Tang and Hwang, 1966
—	65	(55)		
—	—	15	Использованы неопубликованные данные Х. Сети	Warren and Davis, 1967
—	—	30		
—	—	9,4	Фекалии собирали путём фильтрации по прошествии 7—10 дней. Введена поправка на содержащийся в пище и фекалиях хитин	Pandin, 1967 a, b
—	—	8,5	Влияния размеров тела на всасывание не наблюдалось	Pandian, 1967b
—	—	7,3	Рыб кормили один раз в сутки до насыщения	Pandian, 1967c
2,8	22	9,8	Использовали три различных по величине рациона. Все фекалии отфильтрованы, а потери учтены	Blackburn, 1968
—	19	9,3		
—	17	7,3		
—	—	18,1	Калорийность пищи и фекалий определена методом «мокрого сжигания»	Brocksen et al., 1968
—	—	14,5	То же	Brocksen et al., 1968
—	—	15	Количество неассимилированной пищи не зависело от сезона или температуры	Averett, 1969
—	—	13,2	Высокое содержание неусвояемой клетчатки	Fischer, 1970
—	—	15—20	Контрольных рыб кормили живым зоопланктоном, искусственный рацион почти не отличался по составу	Singh and Bhanot, 1970

Вид	Вес, г	Температура, °С	Пища		
			состав	калорийность, ккал/г сухого веса	рацион, % веса тела
<i>Cynoglossus</i> sp. Морской язык	10	28	Полихеты ( <i>Diopatra</i> sp.)	5,3	Избыточный
<i>Perca fluviatilis</i> Речной окунь	12	14	Бокоплавы ( <i>Gammarus</i> sp.)	4,3	0,3
<i>Gadus morhua</i> Треска	400	14—16	Камбала ( <i>Pleuronectes</i> sp.)	5,6	Различный
<i>Micropterus salmoides</i> Большеперотый окунь	7—91	25	Нотропис ( <i>Notropis</i> sp.)	6,5	2,8
<i>Stizostedion vitreum</i> Светлоперый судак	113—502	12 20	1. Бокоплавы 2. Десятиногие раки 3. Окуни 4. Нотропис	4,96	1—5 1—5 1—5 1—5
<i>Blennius pholis</i> Морская собачка	19	25	Головоногие моллюски	0,97 (сырой вес)	Высокий
<i>Histrio histrio</i> Саргассовая рыба	1—13 28	21—24	Креветки ( <i>Latreutes</i> sp.)	— —	До насыщения
<i>Stenopharyngodon idella</i> Белый амур	1100	23	Эгерия ( <i>Egeria</i> sp.)	—	1,2
<i>Salmo gairdneri</i> Радужная форель	15	5 17 20	Трубочник ( <i>Tubifex</i> sp.)	— — —	5 5 5
<i>Siganus spinus</i> Пестряк	5,4 (см) 12,9 (см)	— —	Водоросли ( <i>Enteromorpha</i> sp.)	— —	— —

Фекалии			Примечания	Источник
калорийность, ккал/г сухого веса	% сухого веса	% ккал		
1,4	19	5,0	Калорийность фекальных выделений составляет всего 26% калорийности пищи	Edwards et al., 1971
—	—	13	Видимо, небольшая часть ежедневно собиравшихся фекалий терялась	Solomon and Brafield, 1972
3,1	2,3	1,3	Рацион составляло филе камбалы. Некоторое количество фекалий терялось при суспендировании	Edwards et al., 1972
—	—	10,4	Фекалии собирали не позднее чем через 30 мин после их выделения	Beamish, 1972
1—3,0	—	17,9	Использованы четыре рациона. Фекалии собирали не позднее чем через 1 ч после выделения с помощью пипетки и фильтрования. Величина рациона не оказывала влияния на усвояемость; у крупных рыб она несколько снижалась	Kelso, 1973
1—3,0	—	16,5		
1—3,0	—	3,1		
1—3,0	—	2,1		
—	4	4	Опыты проводили при двух температурах. Каждое утро перед кормлением фекалии собирали пипеткой	Wallace, 1973
—	—	27	Опыты ставили на рыбах двух размерных групп. Воду ежедневно фильтровали. Самые большие фекальные потери наблюдались у мелких рыб	Smith, 1973
—	—	18		
—	50	42	Фекалии удаляли с помощью сифона, а взвешенные органические вещества отфильтровывали	Stanley, 1974 a
—	—	28,2	Опыты проводили при трех температурах. Содержание всех органических выделений определяли путем химического окисления	Brocksen and Brugge, 1974
—	—	22,1		
—	—	15,2		
—	64	(54)	Опыты ставили на рыбах двух размерных групп. Для определения валовой ассимиляции углерода применялось мечение водорослей $^{14}\text{C}$	Bryan, 1974
—	84	(70)		

Вид	Вес, г	Температура, °С	Пища		
			состав	калорийность, ккал/г сухого веса	рацион, % веса тела
Salmo trutta Кумжа	10—302	4	Бокоплавцы (Gammarus sp.)	4,4	Максимальный 0,1 максимального Максимальный 0,1 максимального
	10—302	20			

\* Данные расположены в порядке опубликования. Заключенные в круглые скобки значения относительных жённых в единицах сухого веса по формуле Стэнли (Stanley, 1974a).

щей фильтрацией через мелкопористые фильтры существует много других методов определения количества фекалий. При изучении питания в пищу часто добавляют инертное вещество — индикатор (1%-ная окись хрома; Furukawa and Tsukahara, 1966). Предположения о примерно равномерном распределении индикатора в потребляемой пище и о такой же, как и у пищи, скорости прохождения его через пищеварительный тракт представляются правдоподобными. Брайен (Bryen, 1974) со ссылкой на Бейкуса (Vacus, 1969) высказался в пользу применения пищи, меченой  $C^{14}$ , который в описываемом случае поглощался водорослями в процессе фотосинтеза. В краткосрочных опытах, на результаты которых, как предполагалось, не оказала сколько-нибудь существенного влияния потеря  $C^{14}$  при дыхании в течение 6—8 ч после скармливания меченой пищи, была определена величина общей ассимиляции углерода.

Для определения относительного энергосодержания пищи и фекалий Уоррен и Девис (Warren and Davis, 1967) вместо прямой калориметрии применили метод «мокрого сжигания» (Karzinkin and Tarkovskaya, 1964) с использованием сильных окислителей.

У плотоядных рыб, потреблявших беспозвоночных с твердым наружным скелетом (например, бокоплавцы, креветки, мотыль), энергопотери с фекалиями составили  $16,8 \pm 5,9\%$  (SD) ( $n=14$ ; см. табл. IV). В двух исследованных случаях при скармливании беспозвоночных без твердого скелета (например, полихеты, кальмары, но не трубочник) энергопотеря оказалась равной 4,5%. Трубочник, однако, усваивался довольно плохо — потери составили  $22,1 \pm 7,0\%$  (SD) ( $n=5$ ). Неассимилированная фракция рыбного рациона составляла в среднем  $6,1 \pm 3,4\%$  (SD).

У растительноядных рыб, питающихся по несколько часов в сутки, усвояемость потребляемых растений (водоросли, макрофиты) сравнительно низка. Хиклинг (Hickling, 1966) определил зольность пищи и фекалий у белых амуров *Stenopharyngodon idella*. При прохождении

Фекалии			Примечания	Источник
калорийность, ккал/г сухого веса	% сухого веса	% ккал		
—	—	15	Анализировали все оформленные фекалии и растворенное органическое вещество. Опыты ставили при шести значениях температур и пяти величинах рациона (в пределах указанных здесь диапазонов)	Elliott, 1976b
—	—	29		
—	—	11		
—	—	21		

величин фекальных потерь (в кал) у растительноядных рыб пересчитаны из соответствующих значений, выра-

пищи через пищеварительный тракт зольность возрастала с 6 до 12%. Потеря с фекалиями 30—40% (по весу съеденной пищи) считалась нормальной. Стэнли (Stanley, 1974 a, b) зарегистрировал 50%-ную (по сухому весу) потерю с фекалиями, эквивалентную для этого вида потере 42% энергии (см. табл. IV). Ханосы *Chanos chanos*, как оказалось, теряют, в зависимости от состава рациона, от 50 до 65% энергии съеденной пищи (Tang and Hwang, 1967). Тем не менее, когда три вида зеленых водорослей включали в состав экспериментального рациона обыкновенного карпа, *Mougeotia* sp. хорошо усваивалась (см. табл. IV) и давала максимальные приросты, в то время как *Sirogonium* sp. усваивалась хуже и прирост был меньше (Singh and Bhanot, 1970).

Приведенные выше соображения в какой-то мере учитывают питательную ценность пищи, а также принадлежность рыбы к той или иной экологической группе, но совершенно не принимают во внимание потенциально значимые факторы, такие, как температура, величина рациона, частота кормления, вес рыб и предшествующее голодание. Если не считать результатов, полученных Эллиоттом (Elliott, 1976a), ни один из этих факторов не оказывает существенного влияния на величину потерь с фекалиями за исключением их экстремальных значений. Броксен и Брюгге (Brocksen and Brugge, 1974) сообщили о значительном влиянии температуры: ее повышение влекло за собой увеличение эффективности усвоения трубочника радужной форелью (фекальные энергопотери снизились с 28,2% при 5°C до 15,2% при 20°C). Впрочем, при фиксированном рационе (5% веса), использованном в этих опытах, величина относительного насыщения при 5°C была, скорее всего, выше, чем при 20°C, и это, вероятно, влияло на относительную величину потерь. Блэкберн (Blackburn, 1968) обнаружил, что и без того высокая эффективность усвоения пищи у американского большеротого окуня, рацион которого составляли гуппи, еще более возрастала, если его кормили не ежеднев-

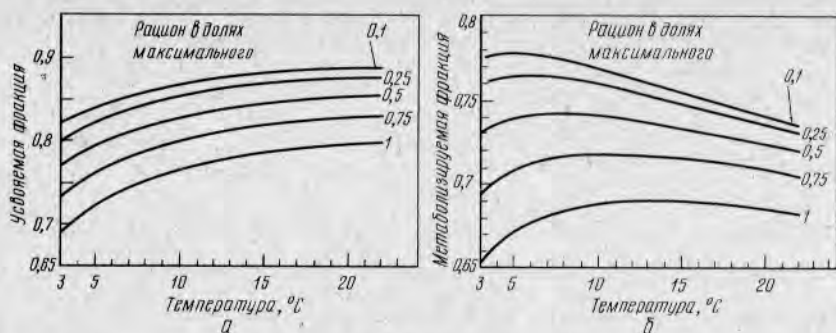


Рис. 11. Зависимость доступной для кумжи доли суточного энергопотребления от температуры при различных величинах рациона ( $R$ ). Рацион выражен в долях максимального рациона ( $R/R_{max}$ ). (а) отражает долю усвоенной пищи (т. е. за вычетом потерь с фекалиями); (б) — «доступную» долю, вычисленную путем вычитания как потерь с фекалиями, так и потерь с азотистыми шлаками, содержащими аммонийный азот и азот мочевины (Elliott, 1976a)

но, а один раз в 5 суток (потери с фекалиями снижались с 3,2 до 0,8%). Это несколько противоречит данным Пандиана (Pandian, 1967b), который утверждал, что голодание *Megalops cyprinoides* в течение 10—40 сут не оказывало существенного влияния на эффективность усвоения пищи.

Эллиотт (1976a) в ходе тщательно проведенных экспериментов определил раздельное и комбинированное влияние температуры, рациона и веса тела на потери энергии с фекалиями у кумжи, которую содержали на *Gammarus pulex*. Когда при определенной температуре (например, 10°C) рацион составлял определенную часть максимального (0,1—1,0  $R_{max}$ ), энергопотери (в %) экспоненциально возрастали с увеличением рациона от низкого среднего значения 14% (0,1  $R_{max}$ ) до 23% (1,0  $R_{max}$ ). Температура оказывала существенное влияние: при данном рационе (например,  $R_{max}$ ) потери энергии и вещества с фекалиями с повышением температуры снижались с приблизительно 29% при 4°C до 20% при 19°C (рис. 11, а). В то же время вес в пределах изученного диапазона (11—250 г) существенного влияния на потери с фекалиями не оказывал.

## Б. МЕТАБОЛИЗИРУЕМАЯ ЭНЕРГИЯ И СКОРОСТИ ВЫВЕДЕНИЯ АЗОТА

Содержащийся в естественных кормах белок (за исключением твердых кератинов, образующих кутикулу) обычно усваивается лучше, чем другие компоненты пищи при условии, что белок доступен для усвоения. Если клеточные стенки растительных тканей не разрушаются, то способность переварить целлюлозу может, очевидно, предотвратить доступ к белковому содержанию клеточек. Ушастые окуни, питавшиеся мучными червями, усваивали 96—98% белка при всех величинах рациона (Gerking, 1955).

Средняя величина усвояемости для морской камбалы, морского языка и речного окуня, питавшихся живыми беспозвоночными, составила 92,3% (Birkett, 1969). Было показано, что животные белки вообще хорошо усваиваются: говяжье сердце, например, усваивается на 96%

(Morgulis, 1918), корм из сивов — на 92%, казеин — на 99% (Nose, 1967), а концентрат рыбного белка — более чем на 90% (Cowey, Sargent, 1972). То же самое относится и к некоторым растительным белкам, но их усвояемость более изменчива [например, при скармливании водорослей белому толстолобику она составляла 73—93% (Chiang, 1971), а серебряному карасю — 54—63%] (Nose, 1960). Расщепляясь в результате ферментативного гидролиза на составляющие их аминокислоты, пищевые белки обычно легко всасываются через стенку кишечника в кровяное русло. Если, однако, содержание белка превышает потребности организма или если он обладает несбалансированным по отношению к потребностям роста аминокислотным составом, то происходит дезаминирование, сопровождающееся выделением азота главным образом в виде аммиака и мочевины через жабры (Forster and Goldstein, 1969). Этой пищевой, или экзогенной, фракции азотистых выделений соответствует некоторая потеря энергии пищи; остаток доступен для использования в обмене — либо в качестве источника энергии, либо для образования прироста. Этот остаток — метаболизируемая фракция (см. рис. 18) — характеризует физиологическую ценность пищи. Эту фракцию можно определить только экспериментальным путем. Ее не следует смешивать с нормальными энергопотерями, связанными с катаболизмом белка и происходящими при выделении энергосодержащих конечных продуктов — аммиака и мочевины (Kueger et al., 1968). Именно этим последним химически определяемым уменьшением содержания энергии главным образом и характеризуется величина остаточной физиологической ценности, которая для белка составляет около 88% валового энергосодержания (см. раздел I). Принцип физиологической ценности применим к углеводам и липидам в той же степени, что и к белкам, но усвоенные углеводы и липиды обычно утилизируются целиком, главным образом в виде сахаров и жирных кислот соответственно. Определение скоростей выделения азота для оценки количества доступного для организма метаболизируемого белка (Smith, 1971) имеет исключительно важное значение. Проблема, однако, состоит в том, чтобы отличить нормальную, связанную с поддержанием жизнедеятельности фракцию выделений (эндогенную) от подлинно «метаболизируемой» фракции (Iwata, 1970). Это можно проиллюстрировать следующим образом: потребленный азот = ассимилированный азот + фекальный азот; ассимилированный азот = метаболизируемый азот + выделенный азот (главным образом экзогенный); метаболизируемый азот = удержанный азот + выделенный азот (главным образом эндогенный). Это соответствует схеме, изображенной на рис. 18 (Birkett, 1969).

В отличие от млекопитающих, которые для получения энергии расходуют в основном углеводы и липиды (белки, если животные не голодают, запасаются), рыбы обычно используют часть своих белковых запасов в качестве источника энергии. Катти и Мохамед (Kutty and Mohamed, 1975) показали, что у кефали *Rhinomugil corsula* белок составляет до 14—15% всей израсходованной энергии (при рутинном обмене). Динамическое состояние тканевых белков, связанное с процессами катаболизма и анаболизма в открытой системе, позволило сформулировать широко признанную концепцию «метаболического пула» амино-

кислот (Coweу and Sargent, 1972). Экзогенные и эндогенные источники у этого пула общие. Для того чтобы разделить их относительные вклады, у домашних животных величина эндогенного выделения азота была определена как «самый низкий уровень выделения азота, достигаемый после того, как животное в течение определенного опытным путем интервала времени получает бедный азотом, но полноценный в остальных отношениях корм» (Brody, 1945, p. 59). Такое кормление удовлетворяет нормальные энергетические потребности животного без каких-либо серьезных нарушений из-за полного отсутствия источников азота (т. е. просто поддерживает status quo и не допускает расходования белков тела). Для возмещения энергетических затрат Савиц (Savitz, 1969, 1971), применяя метод Джеркинга (Gerking, 1955), принудительно скормливал ушастому окуню *Lepomis macrochirus* ровно столько глюкозы, чтобы обеспечить согласно имевшейся оценке поддерживающий обмен (скорости выделения смотрите в табл. V). Тем не менее, по мнению Иваты (Iwata, 1970), точно измерить эндогенное выделение азота очень трудно, поскольку скормить безбелковую пищу в количестве, эквивалентном (в кал) потребностям поддерживающего обмена рыбы, довольно сложно.

Определения выделения азота животными в условиях экспериментального голодания хорошо аппроксимируют величину эндогенной фракции, особенно для холоднокровных позвоночных, которые в естественных условиях переносят длительные периоды голодания (Stover, 1967). Ошибку можно минимизировать путем экстраполяции к начальному моменту времени (т. е. к состоянию после завершения переваривания); снижение поддерживающего обмена в начальный момент можно считать незначительным. Оптимальный метод — это, несомненно, использование меченого  $^{15}\text{N}$  белка, по которому за выделяемой фракцией следят до того момента, когда для получения энергии начинает использоваться новый пищевой белок.

Джеркинг (1955) продемонстрировал зависимость эндогенного выделения азота от веса (приблизительно  $W^{0,54}$ ), сходную с хорошо известной зависимостью снижения интенсивности обмена с увеличением размеров. Для голодающего серебряного караса отмечено значительно более высокое значение показателя степени при весе ( $W^{0,9}$ ) (Iwata, 1970). При сравнении скоростей эндогенного выделения у рыб, несомненно, важно учитывать размер тела; однако значения показателя степени вызвали некоторое сомнение (Savitz, 1969; Iwata, 1970). Этот показатель, по-видимому, видоспецифичен, и можно ожидать, что будет обнаружена значительная межвидовая изменчивость (см. табл. V). Девис (Davies, 1963) измерил величину метаболизируемой фракции рациона, состоявшего из живых горшечных червей *Enchytraeus albidus*, которыми кормил золотых рыбок *Carassius auratus*. Величина рациона варьировала. Доля метаболизируемой части корма изменялась весьма значительно — от 72%, когда рацион составлял 1,5% сухого веса тела в сутки, до 86% при величине рациона 4,5%.

Исследования на рыбах, позволяющие разделить экзогенные и эндогенные фракции азотистого обмена, немногочисленны. Слежение за почасовой динамикой выделения аммиака и мочевины сеголетками

Таблица V. Суточные скорости эндогенного выделения азота\*

Вид	Вес (средняя или диапазон), г	Темпе- ратура, °С	Соленость, %	Голода- ние, сут	Удельные скорости выделения азота, мг N/(кг·сут)			Источник
					аммиак	моче- вина	общая	
<i>Lepomis macrochirus</i>	50	26	Пресная вода	3-8	—	—	154	Gerking, 1955
<i>Lepomis macrochirus</i>	144	26	»	3-8	—	—	95	Gerking, 1955.
<i>Lepicottus armatus</i>	165-391	12	30	1	41	14	64	Wood, 1958
<i>Platichthys stellatus</i>	310-335	12	30	1	61	9	73	Wood, 1958
<i>Taeniotoxa lateralis</i>	360	12	30	1	14	13	30	Wood, 1958
<i>Salmo gairdneri</i>	129	13	Пресная вода	6-14	75	35	136	Fromm, 1963
<i>Lepomis macrochirus</i>	10-100	7	»	3	—	—	58	Savitz, 1969
<i>Lepomis macrochirus</i>	10-100	31	»	3	—	—	289	Savitz, 1969
<i>Carassius auratus</i>	1	20	»	7	105	—	135	Iwata, 1970
<i>Carassius auratus</i>	10	20	»	7	75	—	100	Iwata, 1970
<i>Lepomis macrochirus</i>	50-100	13	Пресная вода	7	—	40	160	Olson and Fromm, 1971
<i>Salmo gairdneri</i>	1-4	22	»	7	—	71	—	Olson and Fromm, 1971
<i>Carassius auratus</i>	70-90	24	»	3	—	—	114	Savitz, 1971
<i>Lepomis macrochirus</i>	70-90	24	»	7-28	—	—	74	Savitz, 1971
<i>Perca fluviatilis</i>	12	14	»	7+	170	—	—	Solomon and Brafield, 1972
<i>Salmo gairdneri</i>	900	10	»	4	31	—	—	Nightingale, 1974
<i>Salmo gairdneri</i>	900	15	»	4	55	—	—	Nightingale, 1974
<i>Salmo gairdneri</i>	900	20	»	4	85	—	—	Nightingale, 1974
<i>Oncorhynchus nerka</i>	29	15	»	1-22	175	46	221	Brett and Zala, 1975
<i>Salmo gairdneri</i>	30-40	12	» (покатник)	10	—	—	92	Smith and Thorpe, 1976
<i>Salmo gairdneri</i>	30-40	12	Пресная вода (последопокатная стадия)	10	—	—	60	Smith and Thorpe, 1976
<i>Salmo gairdneri</i>	30-40	12	Соленая вода	10	—	—	97	Smith and Thorpe, 1976
<i>Salmo gairdneri</i>	30-40	12	Соленая вода (покатник)	10	—	—	93	Smith and Thorpe, 1976
<i>Salmo gairdneri</i>	30-40	12	Соленая вода (последопокатная стадия)	10	—	—	93	Smith and Thorpe, 1976
<i>Dicentrarchus labrax</i>	5-235	16-20	Соленая вода	7-10	72	12	84	Guérin-Ancey, 1976

\* Данные расположены в порядке опубликования.

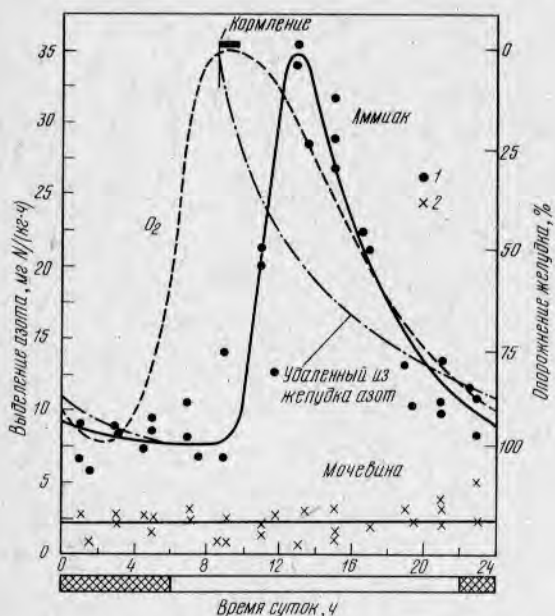


Рис. 12. Суточный ход скорости выделения аммиака (1) и мочевины (2) сеголетком нерки (*Oncorhynchus nerka*). Рацион составлял 3% веса тела в сутки; температура 15°C; фотопериод длился 16 ч, участок, соответствующий темному времени суток, заштрихован; рН пресной воды 7,0—6,7. Для сравнения приведены графики изменения сопутствующих величин: скорости потребления кислорода и предполагаемой степени опорожнения желудка; масштаб этих графиков (по вертикальной оси) подобран таким образом, чтобы их максимумы и минимумы совпадали с таковыми для скорости выделения аммиака. Примечательно, что темпы потребления кислорода, достигавшие максимального значения 370 мг O<sub>2</sub>/(кг·ч), примерно в 10 раз превосходят скорости выделения азота (Brett and Zala, 1975)

нерки после одноразового в течение суток кормления (рис. 12) показало, что выделение аммиака резко интенсифицируется, причем максимум достигается спустя 4—4,5 ч после начала кормления (Brett and Zala, 1975; Durbin, 1976). Использовался комбикорм на основе рыбной муки. Сравнение результатов опыта с эндогенным выделением голодающей «контрольной» рыбы позволило вычислить величину экзогенной фракции, которая составила приблизительно 15 мг азота/(кг·сут), или 27% потребляемого азота. С учетом того, что в кишечнике обычно всасывается 97% пищевого белка, метаболизируемая фракция должна составить 70% величины потребления, т. е. 3% теряется с фекалиями и 27% выделяется. Этот пример наглядно показывает причины и величину возможных потерь, которые для составных частей пищи рыб определяются далеко не всегда. Наряду с трудностями разделения источников выделяемых продуктов возникает еще и проблема идентификации метаболического источника приращения теплоты, которое сопутствует изучаемым процессам. Часть этого приращения теплоты у рыб, вероятно, может образовываться при катаболизме белка.

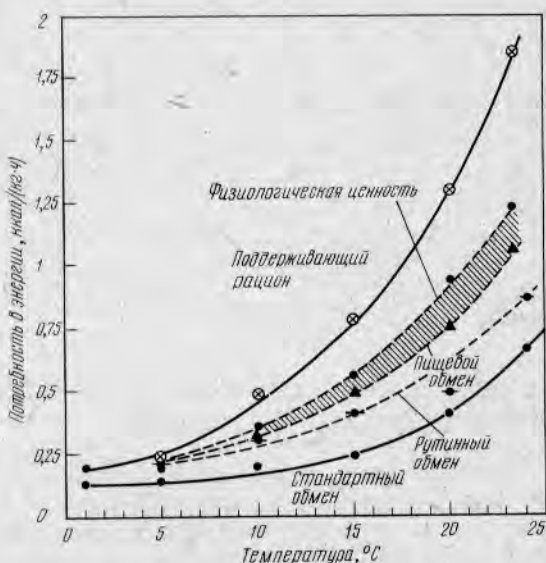
Суточные колебания выделения аммиака и мочевины интенсивно питающимися рыбами изучались на нескольких лососевых заводах. У чавычи и кижуча регулярного ритма в соотношении этих азотсодержащих продуктов выделения не обнаружено (Burrows, 1964). Вариабельность регулярного ритма в выделении этих веществ не наблюдалась. В тех же случаях, когда выделение аммиака преобладало (как это было

в опытах с неркой), он обычно выделялся в течение 14 дневных часов, причем максимальный темп выделения наблюдался около 16 ч 00 мин. В опытах Маклина и Фрейзера (McLean and Fraser, 1974) с заводским кижучем на долю аммонийного азота приходилось свыше 60% всего выделенного азота [в отдельные дни более 90% — 40 мг азота/(кг·ч)]. Рыбы весили 12—15 г и получали корм с рассвета до сумерек; обнаружен ежесуточный ритм выделения аммиака с максимумом спустя 9 ч после начала кормления.

Бретт (1976а), используя полученные Филлипсом (Phillips, 1969) величины физиологической ценности в качестве энергетических эквивалентов, предпринял дальнейшие попытки сопоставить величину потребления пищи при поддерживающем рационе с энергопотерями во всем диапазоне термотолерантности (приблизительно от 0 до 25°C) (рис. 13). Несмотря на довольно низкое значение рассчитанной по Филлипсу калорийности (3,92 ккал/г, т. е. 0,72 полного энергосодержания), соответствующие величины скорости пищевого обмена при температурах выше 10°C не достигали величин физиологической ценности. Предполагалось, что разница в 18% при 20°C объяснялась снижением эффективности пищи при повышении температуры, что указывает на то, что величины физиологической ценности в действительности ниже использованных при расчете.

В ходе определения влияния температуры, рациона и размеров тела на энергопотери с фекалиями у кумжи Эллиотт (1976а) изучил также суточные потери энергии, связанные с выделением азотсодержащих шлаков — аммиака и мочевины. В результате потери доли суточного рациона (состоявшего из гаммарид) возрастали с повышением температуры и уменьшением рациона (т. е. зависимость была обратной по

Рис. 13. Потребность годовой нерки в энергии для стандартного обмена и поддерживающий рацион в термотолерантном интервале. Скорость обмена, сопровождающего питание при поддерживающем рационе ( $F_{met}$ ), приведена вместе с количеством энергии, обычно расходуемым при спонтанной активности (рутинный обмен). Количество чистой энергии, получаемой из поддерживающего рациона, обозначено как физиологическая ценность. Заштрихованная область соответствует разности энергий, которую, вероятно, можно отнести на счет снижения эффективности конвертирования пищи (т. е. уменьшения физиологической ценности с ростом температуры) (Brett, 1976а)



сравнению с зависимостью для потерь с фекалиями). Так, при 4°C с азотсодержащими продуктами выделения терялось примерно 4—6% энергии пищи, а при 20°C — 11—15%. При каждом из значений температуры наибольшие (в %) энергопотери наблюдались при самом низком рационе (0,1 R<sub>max</sub>). Выделения из эндогенных и экзогенных источников по отдельности не определялись, но было показано, что скорости выделения азота снижались в течение четырех—шести суток. Относительная величина потерь не зависела от веса (в диапазоне 4—300 г). Суммарные энергопотери (с фекалиями и с растворимыми соединениями азота) составили 22—35% при низком рационе и 26—31% при высоком (см. рис. 11, б).

Экспериментируя с различными естественными рационами, Эллиотт (1976а) также показал, что, несмотря на значительные различия сравнительных энергопотерь на разных этапах обмена, суммарные энергопотери при всех рационах были весьма сходны. В результате часть энергии, доступная для использования на рост и обмен, оказывалась исключительно постоянной при всех температурах и величинах рационов.

## В. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из изложенного следует, что величина энергии пищи, доступная для использования на рост и обмен, изменяется в широких пределах. У некоторых растительноядных рыб на одни только энергопотери с фекалиями приходилось более 50%, из чего можно заключить, что величина метаболизируемой фракции, вероятно, вполне может составить всего 40%. У всеядных рыб, питающихся беспозвоночными (например, кумжа и окунь) при большинстве комбинаций температур и рационов потери составляют 25—30%. Что касается хищных рыб, питающихся другими рыбами, то у них, вероятно, при благоприятных внешних условиях потери достигают 20%. Таким образом, хищники — единственная группа рыб, для которых справедлив вывод Г. Г. Винберга (1956) о средней величине метаболизируемой фракции рациона. Наиболее малочисленны сведения о потерях энергии при выделении азотсодержащих веществ. Ошибочное предположение Г. Г. Винберга (1956) о том, что энергосодержание основного продукта выделения (аммиака) незначительно, в прошлом способствовало переоценке величины потенциальной чистой энергии пищи.

При тщательном разборе всех этих вариантов обращалось внимание на то, как пробелы в знаниях биоэнергетики рыб, нередко заполняемые предположениями, заимствованными из физиологии млекопитающих, могут привести к ошибкам.

## V. РОСТ (СКОРОСТИ ПОЛУЧЕНИЯ ЭНЕРГИИ И КОНВЕРТИРОВАНИЯ ПИЩИ)

Получаемая из пищи чистая энергия, т. е. метаболизируемая энергия за вычетом приращения теплоты, — это та часть энергии, которая расходуется на все остальные виды обмена и активности, основные из которых — плавание, поддержание жизнедеятельности и рост. Рост здесь

стоит на последнем месте, однако в конечном счете именно от роста и воспроизводства зависит выживание вида. В естественных условиях необходимость добыть и конвертировать пищу в количестве, достаточном для удовлетворения потребностей роста, почти всегда ощущается очень остро. Сведения о крупных рыбах дают представление о той редкостной способности поглощения пищи, которой наделены отдельные особи популяций (World Record Board, National Fresh Water Fishing Hall of Fame, Box 33, Hayward, Wisconsin, 54843).

Путем установления зависимости между экспериментально регулируемым рационом (высокой питательной ценности) и темпом роста можно определить пределы способности рыб к росту. Зависимость темпа роста от рациона ( $GR$ -кривая)\* и ее производные, т. е. зависимости эффективности конвертирования от рациона ( $KR$ -кривая), подробно рассмотрены в главе 5 (см. рис. 4 этой главы).

#### А. ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ РАЦИОНОМ И РАЗМЕРАМИ ТЕЛА РЫБЫ

Почти во всех описанных случаях темп роста был тем выше, чем больше был рацион. Только у карпа *Cyprinus carpio* рост несколько замедлялся при максимальном рационе (Huisman, 1974, 1976). Этот пример служит иллюстрацией крайнего проявления общего «эффекта переедания», обнаруживающегося при высоких рационах и заключающегося в том, что при предельных рационах эффективность утилизации пищи ниже максимальной; максимум достигается при рационах меньше максимальных, т. е. при оптимальном рационе ( $R_{opt}$ ). Положение  $R_{opt}$  на графике изменения темпа роста с возрастанием рациона колеблется в зависимости от вида рыбы и условий среды (особенно от температуры) (например, Elliott, 1976 b). Два экстремальных случая представлены на рис. 14, а. На рис. 14, б показано влияние различного рациона на эффективность конвертирования пищи. В первом случае (кривая 1) увеличение рациона сверх  $R_{opt}$  сопровождается продолжительным и явно выраженным уменьшением эффективности конвертирования, тогда как во втором случае (кривая 2) с увеличением рациона она не снижается вообще или снижается незначительно. Такая вариабельность вида кривых объясняет значительные разногласия относительно характера зависимости эффективности усвоения рациона от его величины. Так называемая «К-линия» Палохеймо и Дикки (Paloheimo and Dickie, 1966) применима к случаям, описываемым кривой типа 1 (см. рис. 14). К соответствующим использованному В. С. Ивлевым (1945) валовому показателю эффективности ( $K_1$ ), который, как было показано, с увеличением рациона экспоненциально убывает.

Относительная скорость роста\*\* максимальна при минимальных размерах (см. главу 5, рис. 22 и 29). Некоторые исключения из этого правила возможны в начальной стадии экзогенного питания личинок или мальков, только обучающихся эффективно питаться, пищеварительная система которых еще не окончательно сформирована или не

\*  $GR$  — от английского Growth — рост и Ration — рацион. — Прим. ред.

\*\* То же самое, что удельная, или мгновенная, скорость роста (См. главу 6).

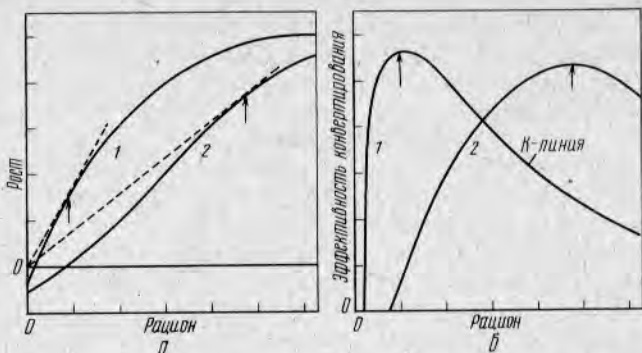
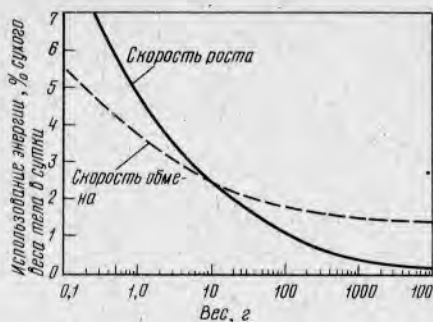


Рис. 14. (а) Зависимости темпа роста ( $G$ ) от рациона ( $R$ ); обе переменные выражены в % сухого веса тела в сутки. Стрелки указывают положение оптимального рациона, а пунктирные линии — это касательные к кривым 1 и 2 в указанных точках. (б) Соответствующие кривые для эффективностей конвертирования ( $G/R \cdot 100\%$ ) с максимумами эффективности ( $K_{max}$ ) (отмечены стрелками), также соответствующими положениям  $R_{opt}$  на рис. а. Часть кривой 1 на рис. б от оптимального до максимального рациона — это  $K$ -линия Палохеймо и Дикки (1966), которая спрямляется при полулогарифмическом преобразовании координат

вполне свободна от желтка. После установления максимального темпа потребления пищи темп роста быстро достигает 8—10% веса тела в сутки, как у молоди лосося (см. главу 5), суточная потребность которого в корме составляет 25—30% веса тела. Г. Г. Винберг (1956) составил таблицы средних суточных привесов на ранних стадиях развития рыб, приводя в качестве примера леща и карпа, суточный темп роста которых превышал 35% веса тела. Очевидно, что часть этой молоди должна была хотя бы в течение очень кратких периодов потреблять ежесуточно количество пищи, превышающее вес тела.

Скорость, с которой рыба на ранних стадиях развития может при максимальном рационе накапливать в своем теле энергию, превышает скорость, с которой она расходуется при обмене. Вначале обе скорости относительно высоки. С возрастом и увеличением размеров тела относительные значения скоростей этих процессов снижаются, но не одинаково быстро, так что в конце концов скорость расходования энергии на обмен значительно превышает скорость ее запасаения при тех же размерах тела (рис. 15). Этот основополагающий факт является основной причиной сопровождающего увеличение размеров снижения эффективности конвертирования, которая стремится к нулю по мере приближения размеров к верхнему пределу. Такая зависимость явно прослеживается на *Suprinodon macularius* (Kinne, 1960), *Histrio histrio* (Smith, 1973) и на лососевых (см. главу 5, рис. 22). Хьюсман (Huisman, 1974) показал, что с увеличением веса карпа с 35 до 210 г эффективность конвертирования экспоненциально убывает. Такое снижение эффективности с увеличением размеров несколько напоминает  $K$ -линию Палохеймо и Дикки (1966). В зависимости, которую она отражает, снижение эффективности с увеличением рациона вполне может объясняться увеличением размеров тела рыбы.

Рис. 15. Общая зависимость количества энергии, запасенной при росте, и суммарного количества энергии, израсходованной на обмен, от размеров тела нерки. Соотношение энергий, вовлекаемых в оба процесса (рост и обмен), изменяется от значений, больших 1,0 при весе до 10 г до значений меньших 1,0 при весе свыше 10 г; именно этим объясняется сопровождающее увеличение размеров снижение эффективности конвертирования пищи (Brett, 1970a). Энергетические эквиваленты: 1 кал/сут  $\approx$  1 г сырого веса в сутки  $\approx$   $\approx$  0,25 г сухого веса в сутки  $\approx$  13 мг  $O_2$ /ч



## Б. ВАЛОВАЯ И ЧИСТАЯ ЭФФЕКТИВНОСТИ КОНВЕРТИРОВАНИЯ

Простейшим и наиболее содержательным показателем адекватности состава корма, величины рациона, состояния здоровья и качества среды обитания для организма является его способность преобразовывать пищу в ткани собственного тела, т. е. валовая эффективность конвертирования

$$K_1 = (G/R) \cdot 100\%.$$

Темп роста ( $G$ ) и рацион ( $R$ ) могут быть выражены в единицах сырого или сухого веса, а также в калориях. Единицы сырого веса пригодны только в том случае, если содержание воды в пище и теле рыбы примерно одинаково. Значения валовой эффективности в единицах сухого веса обычно отличаются от значений, определенных в калориях в соответствии с тем, как получаемые на данном рационе (при условии его постоянного состава) привесы влияют на относительное содержание жира в теле рыбы — уменьшают его или увеличивают (Huisman, 1974).

Чистая эффективность конвертирования характеризует способность преобразовывать в ткани тела ту часть рациона, которая потреблена сверх количества пищи, необходимого для поддержания жизнедеятельности,

$$K_2^* = [G/(R - R_{\text{maint}}^{**})] 100\%.$$

Результаты ее измерения в значительной степени зависят от точности определения поддерживающего рациона, а желаемая точность достигается далеко не всегда. В тех случаях, когда изучаются распределение энергии или пригодность рационов и их питательная ценность, полезность  $K_2$  не вызывает сомнения. Однако в остальных случаях эта нелегко определяемая величина вряд ли добавляет многое к тому, что дает, по общему мнению, знание валовой эффективности конвертирования.

\* Коэффициент  $K_2$ , используемый авторами главы для характеристики чистой эффективности конвертирования пищи, не соответствует коэффициенту  $K_2$ , применяемому в отечественной литературе (коэффициент использования пищи на рост второго порядка В. С. Ивлева — см. примечание редакторов к первой главе). — *Прим. ред.*

\*\*  $R_{\text{maint}}$  — поддерживающая часть рациона или поддерживающий рацион, от английского maintenance — поддержание. — *Прим. ред.*

Многие исследователи определяли валовые эффективности конвертирования. У молоди рыб (вплоть до достижения половой зрелости) значения валовых эффективностей находятся в пределах 10—25% и зависят от размера, возраста, состава и величины рациона и условий среды (Pandian, 1967 a, b; Yoshida, 1970; Chesney, Estevez, 1976). Максимальные эффективности характерны для желтка в раннем онтогенезе, например 65—70% у лососевых (Marr, 1966) и 75—80% у сардины (Lasker, 1962). Ранее считалось, что у рыб на постэмбриональных стадиях развития максимальные эффективности не могут превышать 35% (Ивлев, 1945). Зарегистрированы, однако, гораздо большие значения (при измерении в калориях), например 55% у кижуча весом 1—2 г, питавшегося живыми личинками мух при 8—14°C (Averett, 1969), 52% у неполовозрелых цихлид, питавшихся олигохетами при 28°C (Warren, Davis, 1967) и 60% у скумбрии весом 3,8 г, получавшей рубленого анчоуса при 15°C (Hatanaka and Takahashi, 1956). Для растительноядных рыб характерна низкая эффективность (10—20%) из-за высокой величины неусвояемой фракции их естественных кормов (Welch, 1968). Впрочем, по данным Стенли (Stanley, 1974 a, b), у белого амура, питающегося зелеными водорослями, эффективность достигает 40% и более благодаря компенсирующему влиянию низкой скорости обмена (Stanley and Jones, 1976). С помощью радиоактивной метки (цезий-137) Киверну (Kevern, 1966) удалось определить годовую эффективность конвертирования пищи популяцией карпа *Cyprinus carpio* (150—200 г), питавшегося водорослями и детритом. При среднесуточном рационе 3,9% сырого веса тела эффективность составила всего 6,5% (привесы и рационы измеряли в калориях).

## В. НАКОПЛЕНИЕ АЗОТА

Несмотря на то что рост следует рассматривать как чистое увеличение содержания в теле любых из его компонентов, в том числе и воды, продолжительный рост и развитие тканей невозможны без полноценного снабжения их белком. На этом основании накопление именно азота (синтез белка), а не углерода или энергии рассматривалось как необходимое условие для роста (Brody, 1945; Maynard and Lousli, 1962). Оптимальное содержание азота в пище зависит в основном от возраста и температуры и составляет 35—55% (см. главу 1).

С таких позиций подходил к росту Джеркинг (Gerking, 1971) при изучении влияния потребления азота и веса тела на накопление азота ушастым окунем *Lepomis macrochirus*. Полученные им результаты согласуются с изложенными выше основными принципами роста и эффективности конвертирования. Дополнительно установлено, что с увеличением размеров и возраста потребность в белке по сравнению с потребностью в энергии должна уменьшаться до уровня, необходимого для поддержания постоянного содержания азота в организме старой рыбы, обмен которой сводится в основном не к росту, а к расходованию энергии. С увеличением потребления азота темп его накопления ушастым окунем во всем диапазоне предложенных рационов линейно возрастал вплоть до максимума, напоминая по характеру зависимость, описывае-

мую кривой эффективности конвертирования и сходную с изображенной на рис. 14, б, тип 2. Максимальная эффективность конвертирования белка снижалась с 39% у рыбы весом 14 г до 10% у рыбы весом 85 г.

Ивата (Iwata, 1970) в ходе тщательно выполненных исследований накопления азота в зависимости от его усвоения у золотой рыбки *Carassius auratus* показал, что эффективность накопления возрастала в течение второй половины двадцатисуточного опыта. Это возрастание Ивата связывал с тем, что рыба оправлялась от первоначального стресса, вызванного отловом и постановкой опыта, и от действия анестезирующего препарата. Из данных, полученных с десятых по двадцатые сутки кормления, следует, что кривая обнаруженной у караса зависимости валовой эффективности конвертирования белка от усвоения азота занимает промежуточное положение между кривыми типов 1 и 2 на рис. 14, а, б. Максимальная валовая эффективность составила приблизительно 35%. Это, по всей видимости, совпадает с данными Биркетта (Birkett, 1969) по морской камбале, морскому языку и окуню, значения «валовой эффективности»\*, которых находились в диапазоне 27,5—49,0%.

## Г. ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Показано, что путем изменения условий среды можно подобрать благоприятные комбинации факторов, существенно улучшающие как рост рыб, так и показатели эффективности конвертирования пищи. Суточный темп роста 20-граммовой нерки в пресной воде при оптимальной температуре 15°C увеличился с 1,4 до 2,4% благодаря созданию изосмотической солёности, удлинению фотопериода, укрытию от прямого света и снижению скорости течения воды (Brett and Sutherland, 1970). При этом суточное потребление пищи неркой увеличивалось, а эффективность конвертирования возрастала при любой величине рациона. Как показано в главе 5, абиотические факторы можно классифицировать по влиянию, которое они оказывают на любой вид активности; такая классификация была впервые разработана Фраем (Fry, 1947) и им же усовершенствована (Fry, 1971). Так, температура обуславливает скорости обменных реакций (контролирующий фактор), осложняет процессы внутренней регуляции (маскирующий фактор), суточные циклы освещенности влияют на функционирование эндокринной системы (направляющий фактор), а каждый из таких факторов, как содержание растворенного кислорода, масса тела и рацион, может тем или иным образом сдерживать рост (лимитирующий фактор).

## 1. Температура

У трех видов, привлекающих наибольшее внимание исследователей, — кижуча (Averett, 1969), нерки (Brett et al., 1969) и кумжи (Elliott, 1975 a, b) при температурах ниже 10°C эффективность конвертирования при увеличении рациона очень быстро возрастает от основного уровня, соответ-

\* Биркетт употребляет термин «валовая эффективность», которая согласно принятому в настоящей книге определению равнозначна чистой эффективности.

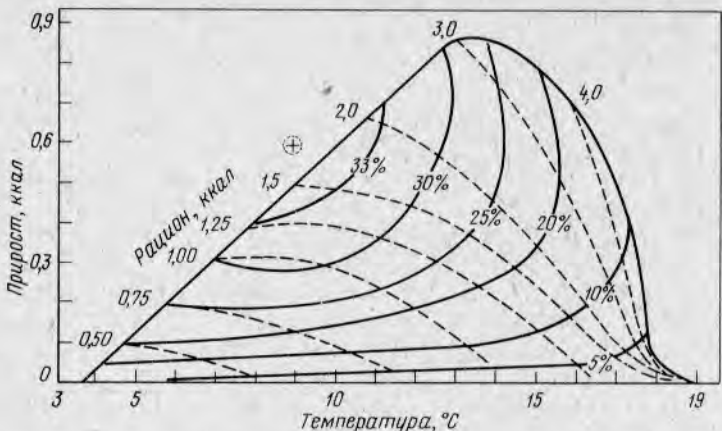


Рис. 16. Зависимость суточного прироста кумжи с начальным весом 50 г от температуры (пунктирные линии) при фиксированных рационах (величина рациона указана на кривых); приросты и рационы выражены в энергетических единицах. На кривые роста наложены изолинии валовых эффективностей конвертирования (в %; сплошные линии) (Elliott, 1976 b). Для сравнения с рис. 27, б из главы 5 добавлен предполагаемый центр изоплетной диаграммы (крестик в кружке). Ось взаимодействия диаграммы должна была бы проходить через этот центр примерно параллельно внешней диагональной пограничной линии, положение которой определено величинами максимальных рационов

ствующего поддерживающему рациону, до максимума при промежуточных значениях величины рациона (рис. 16). С повышением температуры эта зависимость все заметнее изменяется, так что уже при температуре 17°C и выше максимум эффективности достигается вблизи максимального значения рациона. Такой сдвиг зависимости эффективности конвертирования от величины рациона при повышении температуры весьма напоминает переход от изображенной на рис. 14, б кривой 1 к кривой 2. Максимальные эффективности во всем термотолерантном диапазоне достигались при 5—10°C у кижуча, 9°C у кумжи и 11°C у нерки.

В тех случаях, когда кривые зависимости темпа роста от рациона построены для широкого интервала значений температур, можно определить совместное влияние рациона и температуры на темп роста и на этом основании составить представление обо всем диапазоне значений эффективности конвертирования. Один такой пример (для кумжи) приведен на рис. 16, второй (для нерки) — в главе 5, на рис. 27, б. Центральные оси изоплетных диаграмм незначительно различаются, однако эпицентр изоплетной эффективности конвертирования у кумжи расположен за пределами фигуры, граница которой определяется величиной  $R_{\max}$ , тогда как у нерки эпицентр расположен глубоко внутри аналогичной фигуры (при 11,5°C и суточном рационе 4,0%). При низких температурах нерка потребляла сравнительно больше пищи, чем кумжа. Этим в основном и объясняются обнаруженные различия. При самых низких (3,8°C) и самых высоких (19,5°C) температурах опыта рацион кумжи лишь незначительно превышал поддерживающий уровень.

## 2. Соленость

В условиях повышенной солености способность стеногалинных пресноводных рыб поддерживать ионный баланс резко снижается по мере увеличения солености выше изоосмотического уровня крови  $10 \pm 2\%$  (см. главу 5, рис. 13). Создаваемая этим «маскирующим» фактором и возрастающая по мере увеличения солености ионная нагрузка превышает возможности организма. Это находит отражение в уменьшении эффективности конвертирования у молоди благородного лосося (пестрятки) (Shaw et al., 1975), которая снижается от максимального значения 22% в пресной воде до 7% в соленой (см. главу 5, рис. 14, б). У эвригалинной рыбы *Syrpinodon maculagius*, напротив, максимальная эффективность достигалась при 15‰; при температурах от 17 до 22°C и обильном кормлении максимальная эффективность превышала 30% (Kinpe, 1960) (см. главу 5, рис. 28, б).

## 3. Фотопериод

Влияние этого «направляющего» фактора на эффективность конвертирования сравнительно мало изучено. По всей вероятности, вслед за изменением условий среды эффективность должна в результате стимуляции выделения гормона роста повыситься (претерпевая изменения, отмеченные ранее у нерки) (Brett and Sutherland, 1970). Это предположение подтверждается данными Гроусса с сотрудниками (Gross et al., 1965), полученными для солнечника *Lepomis cyanellus*, у которого самые высокие рационы и максимальная эффективность конвертирования (48%) наблюдались после удлинения периодов освещенности с 8 до 16 ч в сутки.

## 4. Содержание растворенного кислорода

Такой фактор, как содержание растворенного кислорода, влияет на эффективность конвертирования пищи вполне определенным образом; результатом этого влияния является изменение вида *GR*-кривой (см. главу 5). У многих рыб, например у большеротого американского окуня *Micropterus salmoides* при концентрациях  $O_2$  ниже критического уровня (5 мг/л) рост начинает зависеть от концентрации кислорода (Stewart et al., 1967) (см. главу 5, рис. 16). У окуней отмечено резкое снижение эффективности конвертирования: при концентрациях  $O_2$  свыше 5 мг/л она составляла в среднем 27%, а при концентрациях около 2 мг/л — 0%.

### Д. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Описанные выше зависимости показателей роста от факторов среды в обобщенном графическом виде представлены на рис. 17; они сравнимы с *GR*-кривыми, приведенными в главе 5 на рис. 18. Максимальная эффективность ( $K_{max}$ ) обычно достигается при промежуточной величине рациона ( $R_{opt}$ ), которая меньше  $R_{max}$ , хотя и не всегда, что становится очевидным при экстремальных температурах и соленостях и лимити-

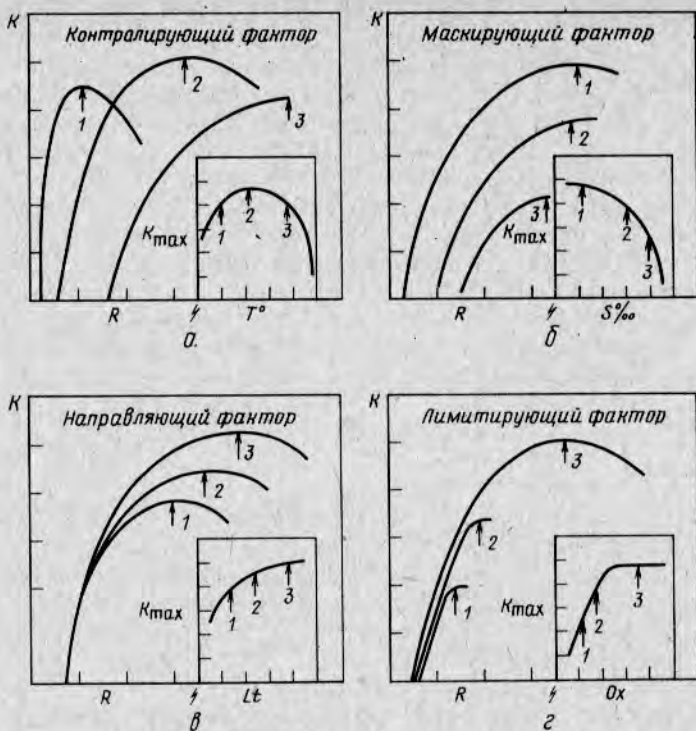


Рис. 17. Кривые изменения валовой эффективности конвертирования с увеличением рациона ( $KR$ -кривые) в зависимости от абиотических факторов среды. На характер  $KR$ -кривых влияют следующие факторы: (а) температура ( $T^\circ$ ) — Контролирующий Фактор; (б) соленость ( $S\text{‰}$ ) — Маскирующий Фактор; (в) освещенность ( $L_t$ -статический фото-период) — Направляющий фактор; (г) содержание кислорода  $O_x$  — Лимитирующий Фактор. Каждая из  $KR$ -кривых показана при трех значениях каждого из абиотических факторов; стрелкой отмечено положение максимальной эффективности ( $K_{max}$ ), соответствующей оптимальному рациону ( $R_{opt}$ ). На вставках показаны изменения  $K_{max}$  с возрастанием величин абиотических факторов в пределах толерантности. Координата пересечения графика с осью абсцисс определяется величиной  $R_{maint}$ ,  $K$  выражен в  $\%$ , а  $R$  — в  $\%$  сухого веса тела в сутки. Сравните с рис. 18 из главы 5

рующих концентрациях кислорода. Изображенная на рис. 17 зависимость эффективности конвертирования пищи от солености относится к пресноводной рыбе; для морского вида эта зависимость была бы совсем иной и максимальная эффективность наблюдалась бы при сравнительно высоких соленостях, т. е. кривая на вставке (рис. 17, б) шла бы не вниз, а вверх. О влиянии фотопериода на показатели роста сведения самые скудные. В связи с интенсификацией вентиляции жабр лимитирующее действие пониженных концентраций кислорода приводит, по-видимому, к некоторому возрастанию поддерживающего рациона; такое предположение подтверждается тем, что кривые на рис. 17, г разделены (в противном случае они были бы наложены одна на другую).

## VI. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ БЮДЖЕТЫ

### А. БАЛАНСОВЫЕ УРАВНЕНИЯ

Поскольку биологические системы подчиняются законам термодинамики, вся энергия, поглощенная рыбой с пищей ( $I$ ), должна быть преобразована в ту или иную форму и либо израсходована при обмене ( $M$ ), либо запасена в процессе роста ( $G$ ), либо выделена с продуктами выделения ( $E$ ), т. е. должно соблюдаться равенство

$$I = M + G + E^*.$$

Как было показано в разделе III, общий обмен ( $M$ ) состоит из стандартного ( $M_S$ ), рутинного ( $M_R$ ), пищевого ( $M_F$ ) и активного ( $M_A$ ). Если рассматривать величину общего обмена как результат сложения величин дополнительных энергетических потребностей (приращений), привносимых каждым из перечисленных уровней, то

$$M = M_S + aM_{R-s} + bM_{F-s} + cM_{A-s},$$

где константы  $a$ ,  $b$  и  $c$  выражают оценки тех долей времени (ежесуточно), которые приходится на рутинный, пищевой и активный обмен. Определение любой из составных частей помогает оценить  $M$ . Сходным образом рост ( $G$ , см. раздел V) может помимо соматического, или общего, роста ( $G_S$ ) включать и составную часть, связанную с продуцированием гамет ( $G_G$ ):  $G = G_G + G_S$ . Наконец, и выделение ( $E$ , см. раздел IV) можно разделить на составные части — главным образом фекалии ( $E_F$ ) и аммиак с мочевиной ( $E_U$ ), а также небольшое количество слизи и отшелушившихся от кожи клеток эпидермиса ( $E_S$ ). Окончательно получим

$$I = (M_S + aM_{R-s} + bM_{F-s} + cM_{A-s}) + (G_S + G_G) + (E_F + E_U + E_S).$$

Каждое из заключенных в скобки слагаемых (за исключением  $E_S$ ) уже рассматривалось; обсуждались диапазоны их значений и изменений, которых можно ожидать, особенно под влиянием факторов среды. Поскольку все величины связаны балансовым уравнением, то определение (или хорошо обоснованная оценка) любых трех составляющих позволяет оценить четвертую путем вычитания. Если, однако, все ошибки, возникшие при оценке каждой из трех составляющих, в силу случайных обстоятельств взаимно не сокращаются, то они складываются и становятся ошибкой четвертой.

\* В отечественной литературе раньше балансовое уравнение записывалось как:  $P = \Pi + T + H$ , где  $P$  соответствовало  $I$ ,  $\Pi$  —  $G$ ,  $T$  —  $M$  и  $H$  —  $E$ . В последнее время балансовое уравнение чаще всего записывают в следующем виде:  $C = (P + R + P_g) / a$ , где  $C$  соответствует  $I$ ,  $P$  — энергия прироста веса тела без гонад,  $R$  — соответствует  $M$ ,  $P_g$  — энергия генеративного обмена,  $a$  — коэффициент, характеризующий усвоение. — *Прим. ред.*

## Б. ПЛОТЯДНЫЕ РЫБЫ

Под влиянием основополагающих работ В. С. Ивлева (1939) в области биоэнергетики рыб и после опубликования обзора Г. Г. Винберга (1956) по обмену и росту плотоядных рыб было принято считать, что на выделение ( $E$ ) расходуется в общем около 20% энергии потребленной пищи. В связи с этим общее балансовое уравнение в его упрощенном виде  $[0,8* I = M + G]$  было признано применимым во многих случаях. В сочетании с результатами измерения роста ( $G$ ) и оценкой величины общего обмена\*\* ( $M$ ) это уравнение позволяет вычислить величину энергии потребленной пищи ( $I$ ) (Mann, 1965); или, зная  $I$  и  $G$ , можно путем вычитания получить  $M$  (Paloheimo and Dickie, 1966). Предпринимались попытки и прямого измерения большей части компонентов и их составных частей, особенно Уорреном с сотрудниками (Warren, 1971). Кроме того, можно назвать еще две очень обстоятельные работы — Соломона и Брейфилда (Solomon and Brafield, 1972) по окуно и Эллиотта (Elliott, 1976b) по кумже. Результаты, полученные этими, а также некоторыми другими исследователями, сведены в табл. VI. Несмотря на некоторую произвольность отбора данных, все они заимствованы из последних работ и могут быть проанализированы для оценки энергетических бюджетов. Необходимо отметить, что почти все приведенные в таблице данные относятся к плотоядным рыбам, питающимся главным образом водными беспозвоночными и рыбой (вероятно, следует различать насекомоядных и хищных рыб, как и млекопитающих).

Несмотря на своеобразие отдельных видов и специфичность их реакций на рационы и условия среды, можно вывести некоторые усредненные соотношения. При использовании для расчетов только тех энергетических бюджетов, которые основывались на рационах значительно выше поддерживающего при неэкстремальных температурах (т. е. в тех случаях, когда эффективность конвертирования пищи составляла не менее 20%), расчет среднего бюджета ( $n=15$ ) с 95%-ными доверительными пределами дает (если исключить данные по единственной растительноядной рыбе) следующий результат:

$$99,5I = (43,8 \pm 7,0) M + (28,9 \pm 5,7) G + (26,8 \pm 3,2) E$$

или

$$100I = (44 \pm 7) M + (29 \pm 6) G + (27 \pm 3) E.$$

Это обобщенное выражение отличается от полученного Г. Г. Винбергом (1956) (см. табл. VI): относительное значение части энергии, расходуемой при обмене, меньше (на 16%), а относительные значения частей энергии, приходящихся на рост и выделение, больше (соответственно на 9 и 7%). Это не означает, что абсолютные значения скоростей обмена

\* Здесь величина усвояемой части выражена, как и у Г. Г. Винберга (1956), в долях, а не в процентах (80%), как в приводимых ниже уравнениях.

\*\* Такая оценка часто осуществляется путем сопоставления установленных величин стандартного обмена ( $M_S$ ) с оценками пищевого ( $M_F$ ) и активного обмена ( $M_A$ ) при определенных значениях веса и температуры.

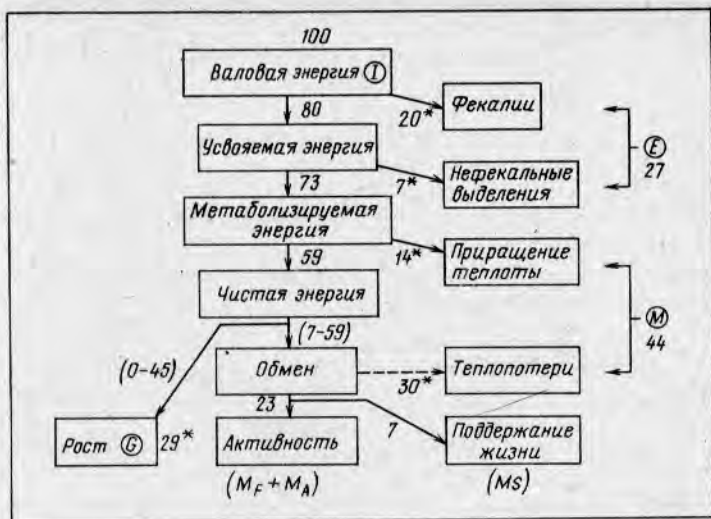


Рис. 18. Усредненное распределение энергии пищи у плотоядной рыбы. Для рыбы весом 1 кг рацион в 100 кал эквивалентен потреблению пищи в количестве примерно 2% сухого веса тела в сутки. Большая часть энергии, приходящей на нефекальные выделения, теряется с аммиаком и мочевиной. Физиологическая ценность равна метаболизируемой энергии. Буквы в кружках соответствуют обозначениям, принятым в уравнениях энергетических бюджетов (см. табл. VI):  $I = M + G + E$  ( $I$  — скорость потребления энергии с пищей;  $M$  — скорость обмена;  $G$  — скорость роста,  $E$  — скорость экскреции). Величины, отмеченные звездочками, в сумме составляют 100; цифрами в скобках обозначены возможные варианты распределения чистой энергии на потребности обмена и роста. Например, для поддержания жизнедеятельности не кормящейся рыбы (стандартный обмен) из всей чистой энергии (59 кал) необходимо по меньшей мере 7 кал; в другом крайнем случае (у высокоактивной рыбы) для обеспечения одного только обмена могут потребоваться все 59 кал. У растущей рыбы должна возникнуть потребность в некотором увеличении скорости обмена по сравнению со стандартным уровнем; на приводимой диаграмме это отражено уменьшением еще на 7 кал предельного количества энергии, доступной для использования в процессе роста [т. е.  $59 - 14 (M_f) = 45$ ]. Обратите внимание на то, что обмен приводит к теплопотерям (30 кал), которые представляют собой сумму затрат на поддержание жизнедеятельности (7 кал) и активность (23 кал); в свою очередь сумма этих затрат и приращения теплоты (14 кал) составляет величину общего обмена ( $M = 44$  кал)

были ниже; напротив, есть основания полагать, что они обычно бывают выше (Solomon and Brafield, 1972). Это, в свою очередь, должно означать, что и потребность в пище больше. Как уже отмечалось, Г. Г. Винберг (1956) считал, что нефекальные выделения вообще не обладают калорийностью; именно этим в значительной степени объясняется ошибка при оценке величины экскреторных потерь, влияющая на оценку остальных компонентов бюджетов. Безотносительно к этому следует отметить, что экскреторная фракция наименее изменчива, причем ее относительное постоянство обычно сохраняется при самых различных искусственных и естественных рационах (Elliott, 1976b). Следовательно, изменения рационов, отражающиеся на темпе роста, скорее всего окажут большее влияние на относительную величину обменной составляющей. Что касается части энергетического бюджета, идущей на рост, то зна-

Таблица VI. Энергетические бюджеты, приведенные в порядке нарастания числа или более компонентам

Вид	Начальный вес, г	Средняя температура, °C	Корм	Количество энергии, потребленной с пищей, ккал	Энергетический	
					Г = М +	
<i>Perca fluviatilis</i>	12,0	14	Gammarus	14,1	98,7*	54,4
Речной окунь	12,8	14	Gammarus	9,8	103,3*	59,0
	18,7	14	Gammarus	6,8	105,8	74,4
<i>Salmo trutta</i>	50,1	3,8	Gammarus	0,28	100	(62)
Кумжа	50,7	9,5	Gammarus	1,60	100*	(36)
	50,1	15,0	Gammarus	3,84	100*	(49)
	50,6	17,8	Gammarus	5,14	100	(66)
<i>Salmo gairdnerii</i>	3500	15	Искусственный	112	99,2*	25,9
Радужная форель	3500	15	»	102	99,9*	22,5
<i>Histrio histrio</i>	1,0	7	Креветки	1,2	100*	33,4
Саргассовая рыба	13			9,5	100*	41,9
	28			19,7	100*	55,1
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	1,2	17	Личинки мух	1,5	100	(43)
Кижуч	—	—		—	100*	(35)
<i>Stenopharyngodon idella</i>	1200	23	Egeria	96	122	8
Белый амур					100	8,3
<i>Gadus morhua</i>	223	15	Рыбный фарш	415	100	(76,5)
Атлантическая треска	—	—		—	100*	(68,5)

допущений (значения в круглых скобках), относящихся к одному

бюджет, %		Выделение, %		Примечания	Источник
G + E		фекаль- ное	нефе- кальное		
20,5	23,9	16,3	7,6	Содержание всех компонентов не- прерывно регулировалось. Избраны три величины рациона, включая близкий к максимальному и близкий к поддерживающему	Solomon and Bra- field, 1972
20,4	23,9	15,7	8,2		
6,4	25,0	14,6	10,4		
5	33	29	4	Избраны четыре значения темпера- туры; при каждом из них использо- вали разные рационы, в общем близкие к максимальному при дан- ной температуре. Скорость обмена определяли путем вычитания. В изу- ченном диапазоне (12—258 г) вес тела не оказывал на бюджет сущест- венного влияния	Elliott, 1976 b
33	31	24	7		
20	31	22	9		
3	31	21	10		
50,1	23,2	15,2	(8,0)	Опыты ставили на заводской форе- ли из одомашненного стада; использо- вали корм, содержащий 55% бел- ка и 13% жира. На долю нефекальных выделений приходилось 8%.	Cho, 1975
48,0	29,4	2,14	(8,0)		
34,8	31,8	27,7	(4,1)	Использовали данные по содержа- нию органического углерода в пище и фекалиях. Опыты ставили на рыбах трех размерных классов; обнаружено снижение эффективности конверти- рования по мере возрастания раз- меров	Smith, 1973
24,0	34,1	26,1	(4,1)		
15,8	29,1	17,7	(11,4)		
32	25	—	—	Получено путем приближенной оцен- ки по данным, приведенным на рис. 29. На долю фекальных выделе- ний приходилось 25%. При этом считаем, что на долю нефекальной составляющей приходилось 8%.	Averett, 1969; War- ren, 1971
32	(33)	25	(8)		
74	40	—	—	Использовали фиксированный ра- цион — 1 кг (по сырому весу) в сутки. (Бюджет расчислен, скорость обмена определена с минимальной точно- стью; белок не накапливался)	Stanley, 1974 a
(50)	41,7	—	—		
22,2	1,3	—	—	Скорость обмена найдена путем вы- читания. Нефекальный компонент не измеряли. (Доля нефекальной состав- ляющей принята равной 8%).	Edwards et al., 1972
22,2	(9,3)	1,3	(8)		

Вид	Начальный вес, г	Средняя температура, °C	Корм	Количество энергии, потребленной с пищей, ккал	Энергетический	
					$I = M +$	
Gasterosteus aculeatus Трехиглая колюшка	1,0	15	Трубочник	—	100	46
Esox lucius Щука	250	12	Phoxinus	—	100*	43
Lepomis macrochirus Ушастый окунь	49	15	Личинки поденок	620	100	36
	—	—		—	100*	36
	92	20		1060	100	47
	—	—		—	100*	47
	63	25		1213	100	50
	—	—		—	100*	50
Плотоядная рыба 1	—	—		—	100	60
Плотоядная рыба 2	—	—		—	100	44
Растительноядная рыба	—	—		—	100	37

\*. Значения компонентов энергетического бюджета определены в калориях и выражены в % энергии потребленной. Выделение далее подразделяется на фекальную и нефекальную фракции. Рост, выражаемый в % коли только те случаи, когда происходил положительный рост. В тех случаях, когда опыты были поставлены на рыбах татов. Если хотя бы одно из значений определялось путем вычитания, то величина потребления ( $I$ ) принималась ния  $I$  (в ккал), представляет интерес только для внутривидовых сравнений, поскольку опыты различались по лает собой общее балансовое равенство для плотоядных рыб, полученное Г. Г. Винбергом (1956). Для состав такие, для которых характерен хороший рост и (или) присутствие расчисленных величин.

чение  $29 \pm 6\%$  характерно для эффективности конвертирования пищи в прирост у молодой, быстрорастущей рыбы, получающей полноценный корм. Принимая хорошо обоснованное предположение о том, что относительная величина получаемой из пищи чистой энергии составляет  $59\%$  (рис. 18), можно считать, что эта остающаяся энергия распределяется между потребностями роста и обмена. Возрастаение уровней обмена

Бюджет, %		Выделение, %		Примечания	Источник
		фекаль- ное	нефекаль- ное		
4,5	(49,4)	20	(29,4)	Доля нефекальной составляющей приписано необычно высокое значение, равное разности между 100% и суммой всех остальных долей	Walkey and Meakins, 1969
29	(28)	—	—	Обмен эквивалентен потребностям, связанным с поддержанием жизнедеятельности, и поэтому невелик	Johnson, 1966; Welch, 1968
(44)	(20)	(17)	(3)	Принято, что на фекальные потери приходится 20%, а доля ростового компонента определена путем вычитания	Pierce and Wissing, 1974
(36)	(28)	(20)	(8)	Расчислен, исходя из предположения, что доля нефекальных потерь составляет 8%	
(33)	(20)	(17)	(3)	То же. Температура более высокая	
(25)	(28)	(20)	(8)	Расчислен	
(30)	(20)	(17)	(3)	То же. Температура самая высокая	
(22)	(28)	(20)	(8)	Расчислен	
20	20	20	—	Общий бюджет составлен по данным из источников, опубликованных до 1955 г. включительно. Энергию нефекальных выделений считали пренебрежимо малой	Winberg, 1956; Welch, 1968
29	27	20	7	Общий бюджет для хорошо питающихся молодых рыб (выборочные данные до 1976 г.)	Настоящая глава, с. 258
20	43	41	2	Общий бюджет для хорошо питающихся молодых рыб	См. текст

ной пищи (*I*). *I* — потребление пищи (в единицах энергии); *M* — полный обмен; *G* — рост; *E* — полное выделение потребляемой пищи, эквивалентен эффективности конвертирования (колонка *G*). В таблице приведены различных размеров при разных температурах и рационах, в таблицу включалась лишь часть полученных результатов за 100%; в остальных случаях *I* представляет собой сумму всех компонентов. Столбец, в котором указаны значе- продолжительности и по способу выражения количества потребленной пищи. Третья строка снизу представля- «общего бюджета» плотоядных рыб использовались бюджеты, помеченные звездочкой, в том числе

неизбежно влечет за собой относительное замедление роста, особенно в тех случаях, когда обеспеченность пищей является лимитирующим фактором или когда рыба не может восполнить возросших затрат на обмен путем увеличения потребления пищи. Кроме того, очевидно, что у некоторых видов, например у нерки (Brett, 1971), эффективное конвертирование пищи возможно только при тех температурах, при которых

эти виды обычно встречаются в природе. Таким образом, при наличии надежных оценок роста рыб в естественной популяции могут быть определены и вероятные значения других составляющих энергетического бюджета.

## В. РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫЕ РЫБЫ

Во всем мире важнейшими объектами искусственного выращивания на пищевые цели являются, безусловно, растительноядные рыбы. Тем не менее в работах по физиологии им уделялось значительно меньше внимания, чем плотоядным. Особенно велико значение рыб из семейств Cyprinidae (карпы), Cichlidae (тиляпии), Mugilidae (кефали) и Chanidae (ханосы) (Bardach et al., 1972). Как уже отмечалось, для этих рыб в общем характерна низкая усвояемость потребляемой растительной пищи (например, 60—70%) (Hickling, 1966) (см. табл. IV). Весьма обильные фекальные выделения обусловлены значительным содержанием золы и волокнистых материалов, поскольку белковые, жировые и углеводные компоненты некоторых водорослевых рационов усваиваются соответственно на 92, 97 и 80% (Singh and Bhanot, 1970). Чанг (Chiang, 1971), однако, отметил значительную вариабельность усвояемости белков, составлявшую 73—93% у белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*, питавшегося фитопланктоном, 54—63% у серебряного карася, получавшего корм из зеленых водорослей, и 23—69% у ханоса, которому скармливали смешанный растительный корм.

Стенли (Stanley, 1974a) предпринял попытку определить энергетический бюджет крупного белого амура *Stenopharyngodon idella*, питавшегося *Egeria densa* (см. табл. VI). Было показано, что содержание азота в организме рыб не увеличивалось; при этом из 96 ккал, потребленных с пищей, примерно 40 ккал было выделено, 74 ккал запасено в процессе роста и 8 ккал затрачено на обмен. Принимая во внимание общеизвестные трудности определения всех компонентов энергетического бюджета с одинаковой точностью, представляется, что наибольшие из приводящих к дисбалансу ошибок содержатся в оценке доли энергии, идущей на рост (отмечена исключительно высокая средняя эффективность конвертирования — 74%), и доли энергии, идущей на обмен компонента (всего 8%). Наибольшее доверия заслуживает оценка доли энергии, выделенной с экскретами и экскрементами (42%), весьма близкая к общей средней величине потерь энергии с фекалиями у растительноядных рыб  $[40,5 \pm 8,6\% \text{ (SE)}]$  (см. табл. IV). Если к этой величине прибавить величину нефекальных потерь (2,5%, поскольку содержание белков в растительных кормах часто в 3—4 раза ниже, чем в животных), то окончательную сумму (43%), видимо, следует считать величиной, характеризующей выделение у растительноядных рыб.

Что касается эффективности конвертирования ( $G$  в балансовом уравнении), то у растительноядных рыб она обычно ниже, чем у плотоядных, и у молодых особей вряд ли может превышать 20%. После этого на обмен остается 37%. Любое уменьшение части энергии, идущей на обмен, должно вызывать увеличение темпа роста, и наоборот. Известно, что некоторые растительноядные рыбы довольно малоподвижны (карп),

в то время как другие могут проявлять исключительно высокую активность (ханос). Таким образом, параметрам любого обобщенного балансового уравнения, относящегося к растительноядным рыбам, будут соответствовать значительно более широкие доверительные пределы, чем в уравнении для плотоядных рыб. Как видно из табл. VI, общее уравнение может быть записано в следующем виде:  $100I = 37M + 20G + 43E$ . Недостаток данных не позволяет определить доверительных пределов приведенных значений, которые, судя по тому, что известно о выделении, по-видимому, шире, чем для плотоядных рыб.

Фишер (Fischer, 1972) показала, что в тех случаях, когда белых амуров кормили только одним салатом (*Lactuca sativa*), они едва могли поддерживать постоянным вес тела. Для рыб весом 40—120 г усредненное балансовое уравнение (для 22°C) выглядит следующим образом:  $100I = 16M + 3G + 81E$ . После перехода на кормление трубочником рост значительно улучшился; этой ситуации соответствовало новое балансовое уравнение  $100I = 23M + 17G + 60E$ .

Эти виды из-за их всеядности занимают промежуточное положение между облигатно плотоядными и растительноядными формами (Fisher and Lyakhovich, 1973). Даже при кормлении трубочником выделение остается исключительно высоким (60% потребляемой с пищей энергии). Очевидно, в действительности по функциональным возможностям и пищевым предпочтениям на различных стадиях развития не существует четкого различия между хищными, насекомоядными, всеядными и растительноядными рыбами. Опыты с однокомпонентными кормами лишают рыбу преимуществ составных рационов, которые так необходимы для удовлетворения разнообразных потребностей, связанных с быстрым ростом.

## VII. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЙ КОММЕНТАРИЙ

В работах по росту рыб питательной ценности корма уделялось больше внимания, чем снабжению организма энергией и соответствию ее количества потребностям определенных стадий развития, условиям среды и нормальной активности рыб данного вида. Изучая зависимость скорости обмена питающихся рыб от величины рациона и температуры, можно с высокой степенью надежности оценить энергетические потребности, но только в лаборатории или выростном пруду рыбоводного хозяйства. Энергозатраты рыб в природе все еще не поддаются прямому измерению. Регистрация суточного хода активности в природе (например, Olla et al., 1974), возможно позволит составить почасовой график энергозатрат, рассчитанный на основании таблиц скоростей обмена, соответствующих типовым видам активности. Одна из таких таблиц — это таблица для нерки (см. табл. III), на основании которой воссозданы суточные изменения скорости обмена (см. рис. 9). Тем не менее, явление метаболической акклимации в условиях колеблющейся температуры окружающей среды должно быть изучено со всей возможной тщательностью.

Успехи в разработке и применении в опытах с рыбами методов прямой калориметрии должны в конечном итоге привести к более совер-

шенному, хотя, возможно, все же не очень точному определению калорического эквивалента потребленного кислорода. Респирометрический способ измерения количества энергии, выделяемой как плотоядными, так и растительноядными рыбами при обмене, требует более внимательного изучения. Кроме того, можно предполагать, что у представителей некоторых видов анаэробная составляющая кислородной задолженности, накопленной при активном обмене, возможно, не полностью компенсируется дыханием, что ведет к недооценке этого важного энергетического параметра.

При попытке оценить обмен рыб определенного вида любое обобщение может оказаться неточным из-за значительной видовой специфичности метаболических реакций на температуру и влияния размеров тела на скорость обмена. Средние значения показателей степени при весе и температурных коэффициентов  $Q_{10}$ , возможно, могут быть полезны для экологических исследований, в которых используются обобщенные оценки, но для физиологических экспериментов требуются более подробные данные. Допущение о том, что показатель степени, приблизительно равный 0,8 и полученный при изучении стандартного обмена («метаболический вес»), непосредственно применим для описания весовых зависимостей других уровней обмена, а также процессов усвоения, выделения и роста, нуждается в критическом подходе.

Благодаря достижениям техники и методологии экспериментальных исследований стало возможным точнее оценивать величины усвояемой, метаболизируемой и чистой энергии пищи; исследованы, однако, лишь очень немногие конкретные объекты даже среди сравнительно хорошо изученных плотоядных рыб. Настоятельно необходимы детальные сравнительные исследования на растительноядных рыбах, особенно с точки зрения того возрастающего интереса, который они представляют для аквакультуры.

Работы по биоэнергетике имеют основополагающее значение для развития аквакультуры. Управление факторами среды в сочетании с улучшенными рационами открывает возможности для достижения валовой эффективности конвертирования пищи, равной 50% (по крайней мере, у молодых рыб).

Наконец, из всех семейств рыб наибольшее внимание специалистов по биоэнергетике привлекли, судя по всему, лососевые. Было бы ошибкой слишком широко толковать полученные на них результаты. Морфологическому разнообразию рыб, несомненно, вполне соответствует их физиологическое разнообразие.

## VIII. СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

**Адиабатический калориметр** (adiabatic calorimeter) — калориметр, в котором перенос теплоты через оболочку предотвращается посредством применения водяной рубашки, с помощью которой внутри и снаружи калориметрической камеры поддерживается примерно одинаковая температура

**Активный обмен** (active metabolism) (в мг  $O_2$ /(кг · ч)) — скорость потребления кислорода при максимальной длительно поддерживаемой активности

**Аммонотеллический** (ammonotelic) организм — организм, выделяющий аммиак в качестве основного конечного продукта азотистого обмена

**Анаболизм (anabolism)** — обменные процессы, обеспечивающие накопление веществ в организме (= рост)

**Ассимиляция (assimilation)** — использование организмом усвоенной части потребленной пищи

**Валовая эффективность конвертирования (gross conversion efficiency)  $K$  или  $K_1$  (в %)** — доля общего количества потребленной пищи, преобразованная в вещество тела

**Валовая энергия (gross energy) (в ккал)** — полная энергия пищи, определенная в калориметрической бомбе

**Всасывание (absorption)** — поступление переваренных компонентов пищи через какую-либо мембрану, например через стенку кишечника

**Глюконеогенез (gluconeogenesis)** — образование глюкозы в результате распада аминокислот

**Доступность (availability) (питательных веществ)** — применительно к пище — ее часть, которая может быть абсорбирована в пищеварительном тракте

**Изокалорические (рационы) (isocaloric)** — эквивалентные по энергосодержанию и используемые в разных вариантах трофологических экспериментов

**Калория (большая) (calorie)** — количество энергии, необходимое для нагревания 1 кг воды при 15°C на 1°C (равна 1000 кал)

**Катаболизм (catabolism)** — распад метаболитов, приводящий к выделению энергии

**$K$ -линия ( $K$ -line)** — график уменьшения валовой эффективности конвертирования ( $K$ ) с увеличением рациона ( $R$ ) (т. е. прямая регрессии из уравнения  $\log K = a + bR$ )

**Мгновенная скорость роста (instantaneous growth rate)** — относительная скорость роста в выражении для удельной скорости роста (см. Удельная скорость роста)

**Метаболическая компенсация (metabolic compensation)** — сдвиг скорости стандартного обмена как приспособление к существованию в экстремальных климатических условиях

**Метаболизируемая энергия (metabolizable energy)** — энергия пищи за вычетом всей энергии, теряемой с продуктами жизнедеятельности (как фекальными, так и нефекальными)

**Непрямая калориметрия (indirect calorimetry)** — измерение дыхательного газообмена организма для оценки энергетического обмена с помощью оксикалорических эквивалентов, выражаемых в ккал/л  $O_2$

**Нефекальное выделение (nonfecal excretion)** — выделение растворимых продуктов обмена (главным образом азотсодержащих) через почки и жабры

**Оксикалорический эквивалент (oxycaloric equivalent) (в ккал/л  $O_2$ )** — количество выделяемой при окислении субстрата энергии в пересчете на литр потребленного кислорода (выражается также в мг  $O_2$ /кал)

**Основной обмен (basal metabolism) [в мг  $O_2$ /(кг · ч)]** — применительно к млекопитающим минимальная скорость обмена животного в состоянии покоя при термонейтральных условиях после завершения переваривания и всасывания пищи

**Пищевой обмен (feeding metabolism) [в мг  $O_2$ /(кг · ч)]** — скорость обмена во время питания и всасывания

**Поддерживающий обмен (maintenance metabolism)** — минимальная скорость расходования энергии, необходимая для поддержания жизнедеятельности покоящегося животного (равен стандартному обмену)

**Поддерживающий рацион (maintenance ration)** — величина потребления пищи, необходимая для поддержания постоянного веса (т. е. энергетического равновесия)

**Приращение теплоты (heat increment) [в ккал/(кг · ч)]** — метаболическая потеря теплоты в результате переваривания и трансформации пищи (равно специфическому динамическому действию, или СДД)

**Прямая калориметрия (direct calorimetry)** — определение энергетических затрат организма путем прямого измерения потери теплоты

**Рутинный обмен (routine metabolism) [в мг  $O_2$ /(кг · ч)]** — скорость обмена при нормальной самопроизвольной активности

**Специфическое динамическое действие (specific dynamic action), СДД; см. Приращение теплоты**

**Стандартный обмен (standard metabolism) [в мг  $O_2$ /(кг · ч)]** — минимальная скорость потребления кислорода организмом рыбы, прошедшей температурную акклимацию, переварившей и воссавшей пищу и находящейся в состоянии покоя

**Удельная скорость роста (specific growth rate)  $G$  (в % веса тела в сутки)** — процентное увеличение веса тела ( $W$ ) в единицу времени ( $T$ ), определяемое как  $[(\ln W_2 - \ln W_1) 100] / (T_2 - T_1)$

**Уреотелический** (ureotelic) (об организме) — выделяющий мочевину в качестве основного конечного продукта азотистого обмена

**Усвояемая энергия** (digestible energy) (в ккал) — энергия пищи за вычетом потерь с фекалиями

**Целлюлолитический** (cellulolytic) — вызывающий гидролиз целлюлозы

**Чистая эффективность конвертирования** (net conversion efficiency)  $K_2$  (в %) — часть преобразуемой в вещество тела разности количества потребленной пищи и величины поддерживающей части рациона

**Чистая энергия** (net energy) — метаболизируемая энергия за вычетом приращения теплоты (т. е. энергия пищи, доступная для использования в процессе роста и для совершения работы)

**Эзогенный** (exogenous) — происходящий из пищи (т. е. имеющий внешний по отношению к веществу тела источник)

**Экзоэргический** (exergonic) — выделяющий или теряющий энергию

**Экотермный** (ectotherm) организм — организм, не поддерживающий постоянной температуры тела с помощью физиологической теплопродукции (ср. пойкилотермный)

**Энергетический бюджет** (energy budget) — количественное распределение всех поступлений и потерь энергии в организме

**Энергетическая ценность** (energy density) (в ккал/г) — содержание энергии в единице веса пищи

**Энергия** (energy) — термин, употребляемый для обозначения всех форм работы и теплоты

**Эндогенный** (endogenous) — происходящий из вещества тела (например, источник метаболической энергии имеет внутреннее происхождение)

**Эндотермный** (endotherm) организм — организм, поддерживающий постоянную температуру тела с помощью физиологической теплопродукции (в отличие от гомойотермного)

**Эндоэргический** (endergonic) — поглощающий энергию

#### Список использованной литературы

- Alexander, R. M. (1972). The energetics of vertical migration by fishes. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **26**, 273—294.
- Altman, P. L., and Dittmer, D. S., eds. (1974). "Biological Data Book," Vol. 3, Part V, "Fishes," 2nd Ed., pp. 1624—1630. Fed. Am. Soc. Exp. Biol., Biol. Handbooks, Bethesda, Maryland.
- Averett, R. C. (1969). Influence of temperature on energy and material utilization by juvenile coho salmon. Ph.D. Thesis, Oregon State Univ., Corvallis.
- Awakura, T. (1963). Physiological and ecological studies on the fishes at spawning stage. I. On oxygen consumption of spawning chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum). *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatch.* **18**, 1—10.
- Bakus, G. J. (1969). Energetics and feeding in shallow marine waters. In "International Review of General and Experimental Zoology" (W. J. Felts and R. J. Harrison, eds.), pp. 275—369. Academic Press, New York.
- Bams, R. A. (1970). Evaluation of a revised hatchery method tested on pink and chum salmon fry. *J. Fish. Res. Board Can.* **27**, 1429—1452.
- Bardach, J. E., Ryther, J. H., and McLarney, W. O. (1972). "Aquaculture. The Farming and Husbandry of Freshwater and Marine Organisms." Wiley (Interscience), New York.
- Beamish, F. W. H. (1964a). Influence of starvation on standard and routine oxygen consumption. *Trans. Am. Fish. Soc.* **93**, 103—107.
- Beamish, F. W. H. (1964b). Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. II. Influence of weight and temperature on respiration of several species. *Can. J. Zool.* **42**, 177—188.
- Beamish, F. W. H. (1970). Oxygen consumption of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in relation to swimming speed and temperature. *Can. J. Zool.* **48**, 1221—1228.
- Beamish, F. W. H. (1972). Ration size and digestion in largemouth bass, *Micropterus salmoides* Lacepede. *Can. J. Zool.* **50**, 153—164.
- Beamish, F. W. H. (1974). Apparent specific dynamic action of largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *J. Fish. Res. Board Can.* **31**, 1763—1769.
- Beamish, F. W. H., and Mookherji, P. S. (1964). Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. I. Influence of weight and temperature on respiration of goldfish, *Carassius auratus* L. *Can. J. Zool.* **42**, 161—175.

- Beamish, F. W. H., Niimi, A. J., and Lett, P. F. K. P. (1975). Bioenergetics of teleost fishes: Environmental influences. In "Comparative Physiology—Functional Aspects of Structural Materials" (L. Bolis, H. P. Maddrell, and K. Schmidt-Nielsen, eds.), pp. 187—209. North-Holland Publ., Amsterdam.
- Benzinger, T., Huebscher, R. G., Minard, D., and Kitzinger, C. (1958). Human calorimetry by means of the gradient principle. *J. Appl. Physiol.* **12**, S1—S28.
- Birkett, L. (1969). The nitrogen balance in plaice, sole and perch. *J. Exp. Biol.* **50**, 375—386.
- Blackburn, J. M. (1968). Digestive efficiency and growth in largemouth black bass. M. A. Thesis in Zoology, Univ. of California, Davis.
- Blaxter, K. L., ed. (1965). "Energy Metabolism." Academic Press, New York.
- Blazka, P., Volt, M., and Cepela, M. (1960). A new type of respirometer for the determination of the metabolism of fish in an active state. *Physiol. Bohemoslov.* **9**, 553—558.
- Brafield, A. E., and Solomon, D. J. (1972). Oxycaloric coefficients for animals respiring nitrogenous substrates. *Comp. Biochem. Physiol. A* **43**, 837—841.
- Brett, J. R. (1964). The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J. Fish. Res. Board Can.* **21**, 1183—1226.
- Brett, J. R. (1965). The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Board Can.* **22**, 1491—1501.
- Brett, J. R. (1970a). Fish—The energy cost of living. In "Marine Aquiculture" (W. J. McNeil, ed.), pp. 37—52. Oregon State Univ. Press, Corvallis.
- Brett, J. R. (1970b). 3. Temperature. 3.3 Animals. 3.32 Fishes. In "Marine Ecology," Vol. 1, "Environmental Factors" (O. Kinne, ed.), Part 1, pp. 515—560. Wiley (Interscience), New York.
- Brett, J. R. (1971). Energetic response of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Am. Zool.* **11**, 99—113.
- Brett, J. R. (1972). The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmonids, and a comparison with other vertebrates. *Respir. Physiol.* **14**, 151—170.
- Brett, J. R. (1973). Energy expenditure of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, during sustained performance. *J. Fish. Res. Board Can.* **30**, 1799—1809.
- Brett, J. R. (1976a). Scope for metabolism and growth of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, and some related energetics. *J. Fish. Res. Board Can.* **33**, 307—313.
- Brett, J. R. (1976b). Feeding metabolic rates of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to ration level and temperature. *Envir. Can., Fish. Mar. Serv. Tech. Rep. No. 675*, 18 pp.
- Brett, J. R., and Glass, N. R. (1973). Metabolic rates and critical swimming speeds of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to size and temperature. *J. Fish. Res. Board Can.* **30**, 379—387.
- Brett, J. R., and Sutherland, D. B. (1965). Respiratory metabolism of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) in relation to swimming speed. *J. Fish. Res. Board Can.* **22**, 405—409.
- Brett, J. R., and Sutherland, D. B. (1970). Improvement in the artificial rearing of sockeye salmon by environmental control. *Fish. Res. Board Can., Gen. Ser. Circ. No. 89*.
- Brett, J. R., and Zala, C. A. (1975). Daily pattern of nitrogen excretion and oxygen consumption of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under controlled conditions. *J. Fish. Res. Board Can.* **32**, 2479—2486.
- Brett, J. R., Shelbourn, J. E., and Shoop, C. T. (1969). Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size. *J. Fish. Res. Board Can.* **26**, 2363—2394.
- Brocksen, R. W., and Brugge, J. P. (1974). Preliminary investigations on the influence of temperature on food assimilation by rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish Biol.* **6**, 93—97.
- Brocksen, R. W., Davis, G. E., and Warren, C. E. (1968). Competition, food consumption, and production of sculpins and trout in laboratory stream communities. *J. Wildl. Manage.* **32**, 51—75.
- Brody, S. (1945). "Bioenergetics and Growth." Reinhold, New York.
- Bryan, P. G. (1974). Food habits, functional digestive morphology, and assimilation efficiency of the rabbitfish *Siganus spinus* (Pisces: Siganidae) on Guam. M.S. Thesis, Univ. of Guam, Agana.
- Burrows, R. F. (1964). Effects of accumulated excretory products on hatchery-reared salmonids. *Fish Wildl. Serv. (U.S.), Res. Rep.* **66**, 1—12.
- Buttery, P. J., and Annison, E. F. (1973). Considerations of the efficiency of amino acid and

- protein metabolism in animals. In "The Biological Efficiency of Protein Production" (J. G. W. Jones, ed.), pp. 141—171. Cambridge Univ. Press, London and New York.
- Carey, F. G., Teal, J. M., Kanwisher, J. W., and Lawson, K. D. (1971). Warm-bodied fish. *Am. Zool.* **11**, 137—145.
- Chesney, E. J., Jr., and Estevez, J. I. (1976). Energetics of winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) fed the polychaete, *Nereis virens*, under experimental conditions. *Trans. Am. Fish. Soc.* **105**, 592—595.
- Chiang, W. (1971). Studies on feeding and protein digestibility of Silver carp. *Hypophthalmichthys molitrix* (C. & V.). *Chin.-Am. Jt. Comm. Rural Reconstr., Fish. Serv. No. 11*, pp. 96—114.
- Cho, C. Y. (1975). Aquaculture with emphasis on nutrition and diet formulation. Prog. Rep. to D.O.E., Fish. Mar. Serv., from Dep. Nutr., Guelph, Ontario.
- Cowey, C. B., and Sargent, J. R. (1972). Fish nutrition. *Adv. Mar. Biol.* **10**, 383—492.
- Davies, P. M. C. (1963). Food input and energy extraction efficiency in *Carassius auratus*. *Nature (London)* **198**, 707.
- Davies, P. M. C. (1964). The energy relations of *Carassius auratus* L. I. Food input and energy extraction efficiency at two experimental temperatures. *Comp. Biochem. Physiol.* **12**, 67—79.
- Durbin, A. G. (1976). Oxygen consumption and ammonia excretion of adult Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. Grad. School Oceanogr., Univ. Rhode Island, Kingston, 16 pp.
- Edwards, R. R. C., Blaxter, J. H. S., Gopalon, U. K., Mathews, C. V., and Finlayson, D. M. (1971). Feeding, metabolism, and growth of tropical flatfish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **6**, 279—300.
- Edwards, R. R. C., Finlayson, D. M., and Steele, J. H. (1972). An experimental study of the oxygen consumption, growth, and metabolism of the cod (*Gadus morhua* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **8**, 299—309.
- Ege, R., and Krogh, A. (1914). On the relation between the temperature and the respiratory exchange in fishes. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. Hydrogr.* **1**, 48—55.
- Elliott, J. E. (1969). The oxygen requirements of chinook salmon. *Prog. Fish Cult.* **31**, 67—73.
- Elliott, J. M. (1975a). The growth rate of brown trout, *Salmo trutta* L., fed on maximum rations. *J. Anim. Ecol.* **44**, 805—821.
- Elliott, J. M. (1975b). The growth rate of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on reduced rations. *J. Anim. Ecol.* **44**, 823—842.
- Elliott, J. M. (1976a). Energy losses in the waste products of brown trout (*Salmo trutta* L.). *J. Anim. Ecol.* **45**, 561—580.
- Elliott, J. M. (1976b). The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. *J. Anim. Ecol.* **45**, 923—948.
- Elliott, J. M., and Davison, W. (1975). Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia* **19**, 195—201.
- Fischer, Z. (1971). The elements of energy balance in grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.). Part I. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **17**, 421—434.
- Fischer, Z. (1972). The elements of energy balance in grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.). Part II. Fish fed with animal food. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **19**, 65—82.
- Fischer, Z., and Lyakhnovich, V. P. (1973). Biology and bioenergetics of grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.). *Pol. Arch. Hydrobiol.* **20**, 521—557.
- Forster, R. P., and Goldstein, L. (1969). Formation of excretory products. In "Fish Physiology." Vol. 1. (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), pp. 313—350. Academic Press, New York and London.
- Fromm, P. O. (1963). Studies on renal and extra-renal excretion in the freshwater teleost, *Salmo gairdneri*. *Comp. Biochem. Physiol.* **10**, 121—128.
- Fry, F. E. J. (1947). Effects of the environment on animal activity. *Univ. Toronto Stud., Biol. Ser.* **55**, 1—62.
- Fry, F. E. J. (1957). The aquatic respiration of fish. In "The Physiology of Fishes" (M. E. Brown, ed.), Vol. 1, pp. 1—63. Academic Press, New York.
- Fry, F. E. J. (1971). The effect of environmental factors on the physiology of fish. In "Fish Physiology" (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), Vol. 6, pp. 1—98. Academic Press, New York.
- Fry, F. E. J., and Hochachka, P. W. (1970). Fish. In "Comparative Physiology of Thermoregulation" (G. C. Whittow, ed.), Vol. 1, pp. 79—134. Academic Press, New York.
- Furukawa, A., and Tsukahara, H. (1966). On the acid digestion method for the determination of chromic oxide as an index substance in the study of digestibility of fish feed. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* **32**, 502—506.

- Gerking, S. D. (1955). Endogenous nitrogen excretion of bluegill sunfish. *Physiol. Zool.* **28**, 283—289.
- Gerking, S. D. (1971). Influence of rate of feeding and body weight on protein metabolism of bluegill sunfish. *Physiol. Zool.* **44**, 9—19.
- Glass, N. R. (1969). Discussion of calculation of power function with special reference to respiratory metabolism in fish. *J. Fish. Res. Board Can.* **26**, 2643—2650.
- Gordon, M. S. (1972). "Animal Physiology: Principles and Adaptations," 2nd Ed. Macmillan, New York.
- Groot, C., and Wiley, W. L. (1965). Time-lapse photography of an ASDIC echo-sounder PPI-scope as a technique for recording fish movements during migration. *J. Fish. Res. Board Can.* **22**, 1025—1034.
- Gross, W. L., Roelofs, E. W., and Fromm, P. O. (1965). Influence of photoperiod on growth of green sunfish, *Lepomis cyanellus*. *J. Fish. Res. Board Can.* **22**, 1379—1386.
- Guérin-Ancey, O. (1976). Étude expérimentale de l'excretion azotée du bar (*Dicentrarchus labrax*) en cours de croissance. II. Effects du jeûne sur l'excretion d'ammoniac et d'urée. *Aquaculture* **9**, 187—194.
- Harper, H. A. (1971). "Review of Physiological Chemistry," 13th. Ed. Lange Med. Publ., Los Altos, California.
- Hastings, W. H. (1969). Nutritional score. In "Fish in Research" (O. W. Neuhaus and J. E. Halver, eds.), pp. 263—292. Academic Press, New York.
- Hatanaka, M., and Takahashi, M. (1956). Utilization of food by mackerel *Pneumatophorus japonicus*. *Tohoku J. Agric. Res.* **7**, 51—57.
- Hickling, C. F. (1966). On the feeding process in the white amur, *Ctenopharyngodon idella*. *Proc. Zool. Soc. London* **148**, 408—419.
- Holeton, G. F. (1970). Oxygen uptake and circulation by a hemoglobinless Antarctic fish (*Chaenocephalus aceratus* Lonnberg) compared with three red-blooded Antarctic fish. *Comp. Biochem. Physiol.* **34**, 457—472.
- Holeton, G. F. (1973). Respiration of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from a high arctic lake. *J. Fish. Res. Board Can.* **30**, 717—723.
- Holeton, G. F. (1974). Metabolic cold adaptation of polar fish: Fact or artifact. *Physiol. Zool.* **47**, 137—152.
- Huisman, E. A. (1974). A study on optimal rearing conditions for carp (*Cyprinus carpio* L.). Ph. D. Thesis, Agricult. Univ. Wageningen. (Spec. Publ., Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Utrecht.)
- Huisman, E. A. (1976). Food conversion efficiencies at maintenance and production levels for carp, *Cyprinus carpio* L., and rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Aquaculture* **9**, 259—273.
- Idler, D. R., and Clemens, W. A. (1959). The energy expenditure of Fraser River sockeye salmon during the spawning migration to Chilko and Stuart Lakes. *Int. Pac. Salmon. Fish. Comm., Prog. Rep.* 80 pp.
- Ivlev, V. S. (1939). Energy balance of carps. *Zool. Zh.* **18**, 303—318.
- Ivlev, V. S. (1945). The biological productivity of waters. *Usp. Sovrem. Biol.* **19**, 98—120. [Engl. transl., *J. Fish. Res. Board Can.* **23**, 1727—1759 (1966).]
- Iwata, K. (1970). Relationship between food and growth in young crucian carps, *Carassius auratus cuvieri*, as determined by the nitrogen balance. *Jpn. J. Limnol.* **31**, 129—151.
- Johnson, L. (1966). Experimental determination of food consumption of pike, *Esox lucius*, for growth and maintenance. *J. Fish. Res. Board Can.* **23**, 1495—1505.
- Johnson, W. E., and Groot, C. (1963). Observations on the migration of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) through a large, complex lake system. *J. Fish. Res. Board Can.* **20**, 919—938.
- Jones, D. R. (1971). Theoretical analysis of factors which may limit the maximum oxygen uptake of fish: The oxygen cost of the cardiac and branchial pumps. *J. Theor. Biol.* **32**, 341—349.
- Karzinkin, G. S., and Tarkovskaya, O. I. (1964). Determination of caloric values of small samples. In "Techniques for the Investigation of Fish Physiology" (E. N. Pavlovskii, ed.), pp. 122—124. IPST, Jerusalem.
- Kausch, H. (1969). The influence of spontaneous activity on the metabolic rate of starved and fed young carp (*Cyprinus carpio* L.). *Verh. Ver. Limnol.* **17**, 669—679.
- Kausch, H. (1972). Stoffwechsel und Ernährung der Fische. *Handb. Tierernähr.*, Band II **8**, 690—738. [Fish. Res. Board Can., Transl. Ser. No. 2489 (1973).]
- Kawanabe, H. (1969). The significance of social structure in production of the "Ayu," *Plecoglossus altivelis*. In "Symposium on Salmon and Trout in Streams" (T. G. Northcote, ed.), pp. 243—251. Inst. Fish., Univ. of British Columbia, Vancouver, B. C.

- Kayser, C., and Heusner, A. (1964). Étude comparative du métabolisme énergétique dans la série animale. *J. Physiol. (Paris)* **56**, 489—524.
- Kelso, J. R. M. (1972). Conversion, maintenance, and assimilation for walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*, as affected by size, diet, and temperature. *J. Fish. Res. Board Can.* **29**, 1181—1192.
- Kevern, N. R. (1966). Feeding rate of carp estimated by a radioisotopic method. *Trans. Am. Fish. Soc.* **95**, 363—371.
- Kinne, O. (1960). Growth, food intake, and food conversion in a euryplastic fish exposed to different temperatures and salinities. *Physiol. Zool.* **33**, 288—317.
- Kleiber, M. (1961). "The Fire of Life. An Introduction to Animal Energetics." Wiley, New York. (Rev. Ed., R. E. Krieger Publ. Co., Huntington, New York, 1975).
- Kleiber, M. (1967). An old professor of animal husbandry ruminates. *Annu. Rev. Physiol.* **29**, 1—20.
- Krebs, H. A. (1964). The metabolic fate of amino acids. In "Mammalian Protein Metabolism" (H. N. Munro and J. B. Allison, eds.), Vol. 1, pp. 125—176. Academic Press, New York.
- Krogh, A. (1914). The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals. *Int. Z. Phys.-Chem. Biol.* **1**, 491—508.
- Krueger, H. M., Saddler, J. B., Chapman, G. A., Tinsley, I. J., and Lowry, R. R. (1968). Bioenergetics, exercise, and fatty acids of fish. *Am. Zool.* **8**, 119—129.
- Kutty, M. N. (1972). Respiratory quotient and ammonia excretion in *Tilapia mossambica*. *Mar. Biol.* **16**, 126—133.
- Kutty, M. N., and Mohamed, M. P. (1975). Metabolic adaptations of mullet *Rhinomugil corsula* (Hamilton) with special reference to energy utilization. *Aquaculture* **5**, 253—270.
- Lasker, R. (1962). Efficiency and rate of yolk utilization by developing embryos and larvae of the Pacific sardine *Sardinops caerulea* (Girard). *J. Fish. Res. Board Can.* **19**, 867—875.
- Leggett, W. C. (1972). Weight loss in American shad (*Alosa sapidissima*, Wilson) during the freshwater migration. *Trans. Am. Fish. Soc.* **101**, 549—552.
- Lehninger, A. L. (1965). "Bioenergetics. The Molecular Basis of Biological Energy Transformations." Benjamin, New York.
- McLean, W. E., and Fraser, F. J. (1974). Ammonia and urea production of coho salmon under hatchery conditions. *Envir. Prot. Ser. Pac. Region, Surveillance Rep.* **EPS 5-PR-74-5**.
- Mann, H. (1968). Der Einfluss der Ernährung auf den Sauerstoffverbrauch von Forellen: *Arch. Fischereiwiss.* **19**, 131—133.
- Mann, K. H. (1965). Energy transformation by a population of fish in the River Thames. *J. Anim. Ecol.* **34**, 253—257.
- Marr, D. H. A. (1966). Influence of temperature on the efficiency of growth of salmonid embryos. *Nature (London)* **212**, 957—959.
- Maynard, A. L., and Lousli, K. J. (1962). "Animal Nutrition," 5th Ed. McGraw-Hill, New York.
- Menzel, D. W. (1958). Utilization of algae for growth by the angel fish, *Holacanthus bermudensis*. *J. Cons., Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **24**, 308—313.
- Menzel, D. W. (1960). Utilization of food by a Bermuda reef fish, *Epinephelus guttatus*. *J. Cons., Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **25**, 216—222.
- Miura, T., Suzuki, N., Nagoshi, M., and Yamamura, K. (1976). The rate of production and food consumption of the Biwamasu, *Oncorhynchus rhodurus*, population in Lake Biwa. *Res. Popul. Ecol. (Kyoto)* **17**, 135—154.
- Morgulis, S. (1918). Studies on the nutrition of fish. Experiments on brook trout. *J. Anim. Sci.* **2**, 263—277.
- Mount, L. E. (1963). The thermal insulation of the newborn pig. *J. Physiol. (London)* **168**, 698—705.
- Muir, B. S., and Niimi, A. J. (1972). Oxygen consumption of the euryhaline fish aholehole (*Kuhlia sandvicensis*) with reference to salinity, swimming, and food consumption. *J. Fish. Res. Board Can.* **29**, 67—77.
- Nightingale, J. W. (1974). Bioenergetic responses of nitrogen metabolism and respiration to variable temperature and feeding interval in Donaldson strain rainbow trout. Ph.D. Thesis, Univ. of Washington, Seattle.
- Niimi, A. J., and Beamish, F. W. H. (1974). Bioenergetics and growth of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in relation to body weight and temperature. *Can. J. Zool.* **52**, 447—456.
- Nose, T. (1960). On the effective value of freshwater green algae, *Chlorella ellipsoidea*, as a nutritive source to goldfish. *Bull. Freshwater Fish. Res. Lab.* **10**, 1—10.

- Nose, T. (1967). On the metabolic fecal nitrogen in young rainbow trout. *Bull. Freshwater Fish. Res. Lab.* 17, 97—106.
- Odum, E. P. (1971). "Fundamentals of Ecology," 3rd Ed. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania.
- Olla, B. L., Bejda, A. J., and Martin, A. D. (1974). Daily activity, movements, feeding, and seasonal occurrence in the tautog, *Tautoga onitis*. *U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* 72, 27—35.
- Olson, K. R., and Fromm, P. O. (1971). Excretion of urea by two teleosts exposed to different concentrations of ambient ammonia. *Comp. Biochem. Physiol. A* 40, 999—1008.
- Paloheimo, J. E., and Dickie, L. M. (1966). Food and growth of fishes. III. Relations among food, body size, and growth efficiency. *J. Fish. Res. Board Can.* 23, 1209—1248.
- Pandian, T. J. (1967a). Food intake, absorption and conversion in the fish *Ophiocephalus striatus*. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 15, 637—647.
- Pandian, T. J. (1967b). Intake, digestion, absorption and conversion of food in the fishes *Megalops cyprinoides* and *Ophiocephalus striatus*. *Mar. Biol.* 1, 16—32.
- Pandian, T. J. (1967c). Transformation of food in the fish *Megalops cyprinoides*. I. Influence of quality of food. *Mar. Biol.* 1, 60—64.
- Pentegov, B. P., Mentov, Y. N., and Kurnaev, E. F. (1928). Physicochemical characteristics of spawning migration fast of chum salmon. *Bull. Pac. Sci. Fish. Res. Stn. (Vladivostok)* 2, 47 pp.
- Phillips, A. M., Jr. (1969). Nutrition, digestion, and energy utilization. In "Fish Physiology" (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), Vol. 1, pp. 351—432. Academic Press, New York.
- Phillips, A. M., Jr., and Brockway, D. R. (1959). Dietary calories and the production of trout in hatcheries. *Progr. Fish. Culturist* 21, 3—16.
- Pierce, R. J., and Wissing, T. E. (1974). Energy cost of food utilization in the bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Trans. Am. Fish. Soc.* 103, 38—45.
- Pullar, J. D. (1958). Direct calorimetry of animals by the gradient layer principle. *Proc. Symp. Energy Metab., Ist. Copenhagen* pp. 95—98.
- Ringrose, R. C. (1971). Calorie-to-protein ratio for brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *J. Fish. Res. Board Can.* 28, 1113—1117.
- Rosenthal, H., and Paffenhöfer, G. A. (1972). On the digestion rate and calorific content of food and feces in young gar fish. *Naturwissenschaften* 59, 274—275.
- Rozin, P., and Mayer, J. (1961). Regulation of food intake in the goldfish. *Am. J. Physiol.* 201, 968—974.
- Rubner, M. (1902). "Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung." Deuticke, Vienna.
- Saunders, R. L. (1963). Respiration of the Atlantic cod. *J. Fish. Res. Board Can.* 20, 373—386.
- Savitz, J. (1969). Effects of temperature and body weight on endogenous nitrogen excretion in the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *J. Fish. Res. Board Can.* 26, 1813—1821.
- Savitz, J. (1971). Nitrogen excretion and protein consumption of the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *J. Fish. Res. Board Can.* 28, 449—451.
- Scholander, P. F., Flagg, W., Walters, V., and Irving, L. (1953). Climatic adaptation in arctic and tropical poikilotherms. *Physiol. Zool.* 26, 67—92.
- Shaw, H. M., Saunders, R. L., Hall, H. C., and Henderson, E. B. (1975). The effect of dietary sodium chloride on growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Fish. Res. Board Can.* 32, 1813—1819.
- Singh, C. S., and Bhanot, K. K. (1970). Nutritive food values of algal feeds for common carp, *Cyprinus carpio* (Linnaeus). *J. Inland Fish. Soc. India* 2, 121—127.
- Smith, K. L., Jr. (1973). Energy transformations by the Sargassum fish, *Histrio histrio* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 12, 219—227.
- Smith, M. A. K., and Thorpe, A. (1976). Nitrogen metabolism and trophic input in relation to growth in freshwater and saltwater *Salmo gairdneri*. *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)* 150, 139—151.
- Smith, R. R. (1971). A method for determining digestibility and metabolizable energy of fish feeds. *Prog. Fish Cult.* 33, 132—134.
- Smith, R. R. (1976). Studies on the energy metabolism of cultured fish. Ph.D. Thesis, Cornell Univ., Ithaca, New York.
- Solomon, D. J., and Brafield, A. E. (1972). The energetics of feeding, metabolism and growth of perch (*Perca fluviatilis* L.). *J. Anim. Ecol.* 41, 699—718.
- Stanley, J. G. (1974a). Energy balance of white amur fed *Egeria*. *Hyacinth Control J.* 12, 62—66.
- Stanley, J. G. (1974b). Nitrogen and phosphorus balance of grass carp, *Ctenopharyngodon idella*, fed elodea, *Egeria densa*. *Trans. Am. Fish. Soc.* 103, 587—592.
- Stanley, J. G., and Jones, J. B. (1976). Feeding algae to fish. *Aquaculture* 7, 219—223.
- Stewart, N. E., Shumway, D. L., and Doudoroff, P. (1967). Influence of oxygen concentration on the growth of juvenile largemouth bass. *J. Fish Res. Board, Can.*, 24, 475—494.

- Stickney, R. R. (1974). Occurrence of cellulase activity in the stomachs of fishes. *J. Fish Biol.* **6**, 779—782.
- Stover, J. H. (1967). Starvation and the effects of cortisol in the goldfish (*Carassius auratus* L.). *Comp. Biochem. Physiol.* **20**, 939—948.
- Tang, Y.-A., and Hwang, T.-L. (1966). Evaluation of the relative suitability of various groups of algae as food of milkfish produced in brackishwater ponds. *Proc. World Symp. Warm-Water Pond Fish Cult., Rome* FAO Fish. Rep. No. 44, Vol. 3, pp. 365—372.
- Walkey, M., and Meakins, R. H. (1969). Energy transformation in a host-parasite system. *Parasitology* **59**, 1—26.
- Wallace, J. C. (1973). Observations on the relationship between the food consumption and metabolic rate on *Blennius pholis* L. *Comp. Biochem. Physiol. A* **45**, 293—306.
- Ware, D. M. (1975). Growth, metabolism, and optimal swimming speed of a pelagic fish. *J. Fish. Res. Board Can.* **32**, 33—41.
- Warren, C. E. (1971). "Biology and Water Pollution Control." Saunders, Philadelphia, Pennsylvania.
- Warren, C. E., and Davis, G. E. (1967). Laboratory studies on the feeding bioenergetics and growth of fishes. In "The Biological Basis of Freshwater Fish Production" (S. D. Gerking, ed.), pp. 175—214. Blackwell, Oxford.
- Welch, H. E. (1968). Relationships between assimilation efficiencies and growth efficiencies for aquatic consumers. *Ecology* **49**, 755—759.
- Winberg, G. G. (1956). "Rate of Metabolism and Food Requirements of Fishes." Beloruss. State Univ., Minsk. [Fish. Res. Board Can., Transl. Ser. No. 194 (1960).]
- Winberg, G. G. (1970). Energy flow in aquatic ecological system. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **17**, 11—19.
- Wohlschlag, D. E. (1960). Metabolism of the Antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation. *Ecology* **41**, 287—292.
- Wohlschlag, D. E. (1964). Respiratory metabolism and ecological characteristics of some fishes in McMurdo Sound, Antarctica. In "Biology of the Antarctic Seas" (M. O. Lee, ed.), Antarctic Research Series, Vol. 1, pp. 33—62. American Geophysical Union.
- Wood, J. D. (1958). Nitrogen excretion in some marine teleosts. *Can. J. Biochem. Physiol.* **36**, 1237—1242.
- Yoshida, Y. (1970). Studies on the efficiency of food conversion to fish body growth. III. Total uptake of food and the efficiency of total food conversion. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish* **36**, 914—916.
- Zeuthen, E. (1953). Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Q. Rev. Biol.* **28**, 1—12.
- Zeuthen, E. (1970). Rate of living as related to body size in organisms. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **17**, 21—30.

## Глава 5

# ФАКТОРЫ СРЕДЫ И РОСТ

ДЖ. Р. БРЕТТ

I. Введение . . . . .	275
II. Основные соотношения и зависимости, изучаемые при анализе роста . . . . .	278
А. Кривая роста . . . . .	278
Б. Зависимость темпа роста от природных факторов . . . . .	279
В. Кривая зависимости темпа роста от величины рациона ( <i>GR</i> -кривая) . . . . .	280
III. Абиотические факторы . . . . .	283
А. Температура . . . . .	283
Б. Свет . . . . .	292
В. Соленость . . . . .	298
Г. Кислород . . . . .	305
Д. Заключительные замечания . . . . .	310
IV. Биотические факторы . . . . .	312
А. Рацион . . . . .	312
Б. Размеры тела . . . . .	317
В. Конкуренция . . . . .	321
Г. Заключительные замечания . . . . .	327
В. Взаимодействие и оптимизация . . . . .	327
А. Контролирующие и Лимитирующие Факторы . . . . .	330
Б. Контролирующие и Маскирующие Факторы . . . . .	331
В. Лимитирующие и Лимитирующие Факторы . . . . .	332
Г. Многофакторные воздействия . . . . .	333
VI. Управляющие механизмы . . . . .	336
VII. Заключительные замечания . . . . .	338
Список использованной литературы . . . . .	339

## I. ВВЕДЕНИЕ

Хотя рост легко поддается наблюдению и измерению, он представляет собой одно из наиболее сложных проявлений жизнедеятельности организма. Это итог различных физиологических процессов и поведенческих актов, начиная с поглощения пищи (пищевое поведение) и кончая отложением веществ в организме животного. Переваривание, всасывание, ассимиляция, расходование при обмене, выделение — все эти процессы, взаимодействуя, влияют на конечный результат, каким является рост. Перечисленные процессы рассмотрены в главах 3 и 4. Тем не менее, чтобы понять, как многочисленные факторы среды влияют на рост, нельзя, несмотря на кажущуюся простоту измерения роста, упустить из виду основные функциональные зависимости скоростей различных процессов от тех или иных факторов (рис. 1). По мере возможности эти функциональные зависимости будут рассмотрены ниже, хотя основное внимание уделено закономерностям процессов роста.

Относительно влияния внешних факторов, совершенно ясно, что рост невозможно изучать в отрыве от потребления пищи, хотя последнее необязательно во всех случаях измерять. В этом смысле рост, в от-

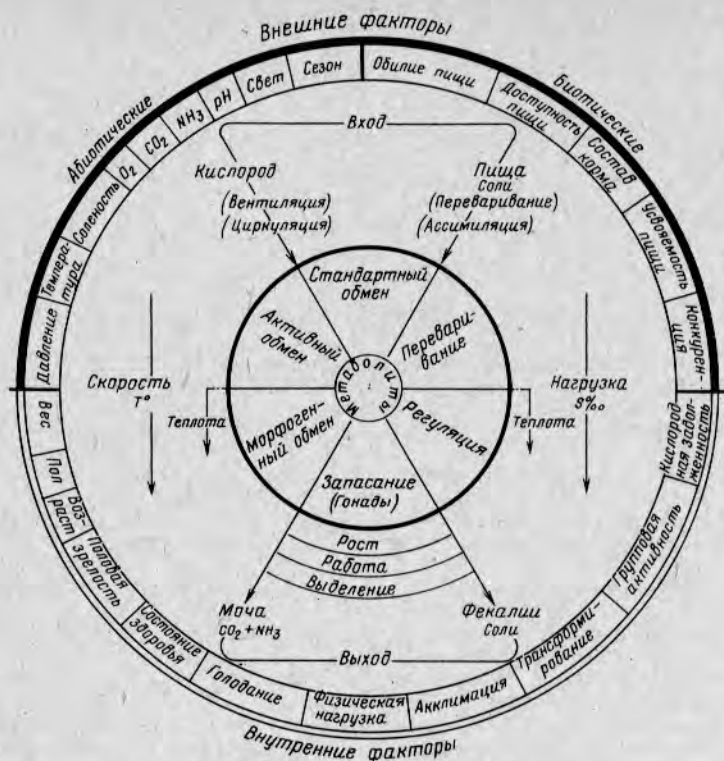


Рис. 1. Диаграмма, иллюстрирующая общую метаболическую систему роста — от поступающих извне веществ (пища и кислород) до конечных продуктов (рост, работа и экскреция); на диаграмме показаны некоторые из влияющих на систему внешних и внутренних факторов (круг в центре). Морфогенный обмен — это выделение энергии при совершении работы, направленной на синтез веществ тела. Выделяемая системой теплота включает приращение теплоты или СДД. Температура является основным контролирующим фактором обмена, а сольность — главным регулирующим фактором, вызывающим затраты энергии

личие от таких процессов, как плавание или дыхание, непосредственно связан с мощным биотическим фактором — пищей, так что любой абиотический фактор неизбежно вовлекается во взаимодействие между ними. Например, с возрастанием температуры количество потребляемой пищи, а также скорость переваривания увеличиваются. Темп роста, однако, может либо возрасти, либо понизиться в зависимости от характера связей в системе пища — обмен — температура: при детальном рассмотрении может оказаться, что возрастающие энергетические потребности превышают прирост поступления энергии с пищей, что приводит к снижению темпа роста.

Кроме того, рост сам по себе неизбежно влияет на размеры тела, так что с течением времени непрерывно изменяется еще один важный биотический фактор. Для постижения зависимости процесса роста от

факторов внешней среды необходимо разобраться в этих внутренних связях и взаимодействиях.

Общепринятый в настоящее время подход разработан Фраем (Fry, 1947, 1971), который классифицировал факторы среды не просто по их физической природе, но и по тому, как тот или иной фактор (температура, содержание кислорода, освещенность и т. д.) влияет на определенный процесс или вид активности. Развивавшаяся Фраем классическая концепция «лимитирующих факторов» (Blackman, 1905) получила новый импульс в результате осознания того, что среда воздействует на активность не непосредственно, а через обмен. Большая часть высказанных Фраем (1947, 1971) соображений относилась к катаболическому аспекту обмена и влиянию абиотических факторов. Понятия, предложенные Фраем, получили развитие в работах Уоррена (Warren and Davis, 1967; Warren, 1971), который рассматривал уже анаболический процесс роста. Попытки классифицировать биотические факторы до сих пор не принимались.

Перейдем к изложению упомянутых выше основных концепций, но вначале необходимо дать определение факторов среды в соответствии с классификацией Фрая (1971) и ввести основные термины и сокращения, применяемые в работах, посвященных росту. Под термином «факторы» (например, летальные факторы) Фрай понимал действующие вначале, т. е. то влияние, которое любой данный параметр среды оказывает на организм. К сожалению, такое понимание в настоящее время вступило в противоречие с общепринятым употреблением термина «фактор» для обозначения самих параметров среды (кстати, именно в этом смысле термин использован в названии настоящей главы). Во избежание путаницы в дальнейшем изложении термин «Фактор» в случае употребления его в смысле категории воздействия будет написан с прописной буквы. Огромное преимущество такой системы классификации заключается в том, что число входящих в нее категорий невелико и соответствующие этим категориям физиологические эффекты поддаются четкому разграничению. Любой фактор среды может попасть в одну или более функциональных категорий.

Рост как проявление жизнедеятельности может происходить только вне пределов диапазона летальных значений рассматриваемых факторов среды, поэтому эта категория (Летальные Факторы) из дальнейшего рассмотрения исключена. Фрай (1971) вводит четыре категории:

1. Контролирующие Факторы, которые управляют скоростями реакций, влияя на степень молекулярной активации метаболитов (например, температура, рН); они действуют при любых значениях соответствующих параметров среды.

2. Лимитирующие Факторы, которые ограничивают поступление или удаление того или иного метаболита, являющегося определенным звеном в цепи обмена (например, кислород, при фотосинтезе — свет); они вступают в действие при определенном значении соответствующего параметра (эти значения разграничивают зависимые и независимые от Лимитирующих Факторов состояния организма).

3. Маскирующие Факторы, которые видоизменяют или предотвращают действие того или иного фактора среды посредством какого-

либо регуляторного механизма (например, влажность влияет на температуру тела, воздействуя на потерю теплоты при испарении, а изменение температуры воды создает противоток тепла — у рыб, температура тела которых выше температуры окружающей среды\*).

4. Направляющие Факторы, которые как бы сигнализируют животному, что необходимо избрать то или иное значение параметра среды или определенным образом на него отреагировать (как, например, в процессе поиска температурного преферендума, при смолтификации, вызываемой изменением продолжительности фотопериода); их можно сравнить с тем, что принято называть «пусковыми механизмами» поведения животных (Baetends, 1971) и они могут включать те или иные гормональные реакции.

При разработке теоретической модели роста лососевых Стоффер (Stauffer, 1973) оценил значение различных факторов, влияющих на рост, и пришел к выводу, что при любой попытке моделирования в качестве важнейших независимых переменных должны быть введены по меньшей мере три из них — рацион, размер тела и температура. Такой же точки зрения придерживается и Эллиот (Elliot, 1975 c, d). Стоффер не предпринимал никаких попыток классификации, но рацион он считал единственной движущей силой, температуру — основным фактором, контролирующим скорости процессов, а вес — фактором масштаба, модифицирующим эти скорости в соответствии с размером тела растущей особи.

Начнем с рассмотрения фундаментальной зависимости темпа роста от величины рациона и положим ее в основу дальнейших построений; все остальные факторы будут рассмотрены с точки зрения их влияния на это основное соотношение.

## II. ОСНОВНЫЕ СООТНОШЕНИЯ И ЗАВИСИМОСТИ, ИЗУЧАЕМЫЕ ПРИ АНАЛИЗЕ РОСТА\*\*

### A. КРИВАЯ РОСТА

Рост любого организма — это мультипликативный процесс, при котором увеличиваются размеры и число клеток (Needham, 1964). При наличии неиссякаемого источника питательных веществ вес тела возрастает почти экспоненциально. Это возрастание, однако, постепенно замедляется по мере увеличения возраста и размеров тела. Тем не менее на коротких отрезках времени показательная функция

$$W = ae^{gt},$$

где  $W$  — вес;  $t$  — время,  $a$  и  $g$  — константы,

хорошо аппроксимирует зависимость веса от времени (рис. 2; см. также Weatherley, 1972). Абсолютная скорость увеличения веса ( $dW/dt$ ) достигает максимума как раз в точке перегиба сигмоидной кривой,

\* Например, у тунцов. — Прим. ред.

\*\* Ниже приняты следующие обозначения:  $T$  — температура, °C;  $L$  — продолжительность светлого времени суток, ч (фотопериод);  $R$  — рацион (% веса тела в сутки);  $S$  — соленость, ‰;  $G$  — темп роста, % веса тела в сутки.

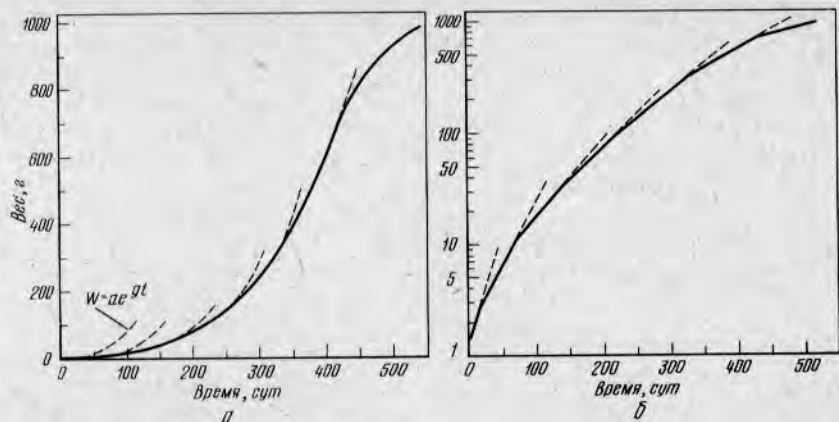


Рис. 2. (а) обобщенная кривая роста рыбы при постоянных условиях среды; (б) та же кривая после логарифмической трансформации по оси ординат. Наблюдаемым в опыте этапам роста соответствуют прямолинейные отрезки ломаной линии, изображенной на рис. б, а экспоненциальным экстраполяциям этих этапов — пунктирные линии на рис. а и б [до веса 100 г на рис. б; Brett et al., 1969)].  $W$  — вес,  $t$  — время,  $a$  и  $g$  — константы.  $G = 100g$  — удельная скорость роста. Пунктирными линиями показано, как происходил бы рост, если бы данное значение удельной скорости роста оставалось постоянным. Когда пища имеется в избытке, с увеличением возраста и размеров тела удельная скорость роста постоянно уменьшается, следуя при этом, разумеется, плавной кривой (за исключением тех случаев, когда ход изменения прерывается наступлением новых стадий развития)

однако относительная скорость ( $dW/dtW$ ) обычно бывает максимальной на самых ранних стадиях (при минимальных размерах). Эта отнесенная к весу производная представляет собой мгновенную, или удельную скорость роста, которой соответствует наклон ( $g$ ) пунктирных линий на рис. 2, б. Умноженная на 100 эта скорость представляет собой процентное увеличение веса в единицу времени (обычно за одни сутки) и обозначается  $G$ . Эта величина в настоящей главе называется темпом роста и характеризует изменение веса независимо от длины (см. главу 6).

Темп роста значительно снижается при наступлении половой зрелости. Это означает, что если рыба вначале росла быстро и достигла половой зрелости в раннем возрасте, то по окончательным размерам тела она может уступать рыбам, которые росли медленнее, т. е. различия в темпе роста, свойственные молодым рыбам, необязательно сохраняются в течение всей жизни (Kinne, 1960).

## Б. ЗАВИСИМОСТЬ ТЕМПА РОСТА ОТ ПРИРОДНЫХ ФАКТОРОВ

В природе (в умеренных климатических зонах) выклев личинок и рост рыб на ранних стадиях обычно совпадают по времени с увеличением продолжительности светового дня, повышением температуры и сезонной вспышкой численности кормовых организмов.

Действию этих факторов сопутствуют быстрые изменения размеров организмов. Кроме того, изменения в составе и обилии кормовых орга-

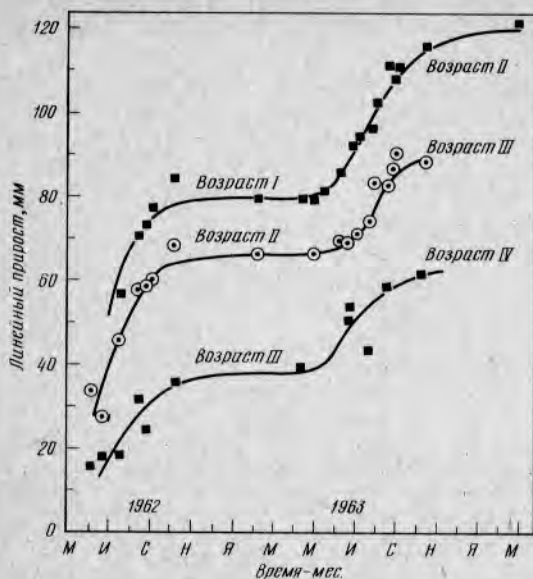


Рис. 3. Сезонные изменения величин линейных приростов различных возрастных групп популяции ушастого окуня *Lepomis macrochirus*. Прирост зависит от сезона и снижается с увеличением возраста и размеров тела (Gerking, 1966)

сезонных температур и явное снижение темпа роста с возрастом и наступлением половой зрелости (Larkin et al., 1956; Gerking, 1966; Weatherley, 1972) (рис. 3).

Имея дело с системой, столь тонко реагирующей на разнообразные факторы среды, разумеется, очень заманчиво попытаться установить роль отдельных факторов, варьируя их значения в опыте. Керр (Kerr, 1971) подробно остановился на некоторых из возникающих при таких опытах затруднениях.

#### В. КРИВАЯ ЗАВИСИМОСТИ ТЕМПА РОСТА ОТ ВЕЛИЧИНЫ РАЦИОНА (GR-кривая)

Общая зависимость темпа роста ( $G$ ) от скорости потребления пищи ( $R$ ) (во всем диапазоне потребления) была впервые графически изображена Томпсоном (Thompson, 1941) (применительно к американскому большеротому окуню *Micropterus salmoides*). Хотя исходные данные не приводились, форма кривой ясно указывала на основные свойства зависимости, из которых можно было вывести оценки некоторых важнейших параметров, например оптимального и поддерживающего рационов. Некоторые указания на существование такой зависимости содержатся в еще более ранней работе Пентелоу (Pentelou, 1939), однако в отношении кумжи *Salmo trutta* это стало понятно только сейчас.

Судя по всему, этой фундаментальной зависимости, которая вместе с получаемыми из нее зависимостями для эффективности конвертиро-

низмов и увеличивающаяся в онтогенезе способность к захватыванию все более крупных пищевых частиц вводят такие переменные величины, как количество и качество потребляемой пищи. Если учесть еще возможность миграций в новые местобитания, при которых организм может попасть в совершенно иные условия солености, становится очевидным, что никакая кривая роста, построенная по наблюдениям в естественных условиях, сама по себе не может вскрыть природы стоящих за нею физиологических реакций на факторы среды. Тем не менее за всеми этими сложностями отчетливо вырисовываются зависимость темпа роста от

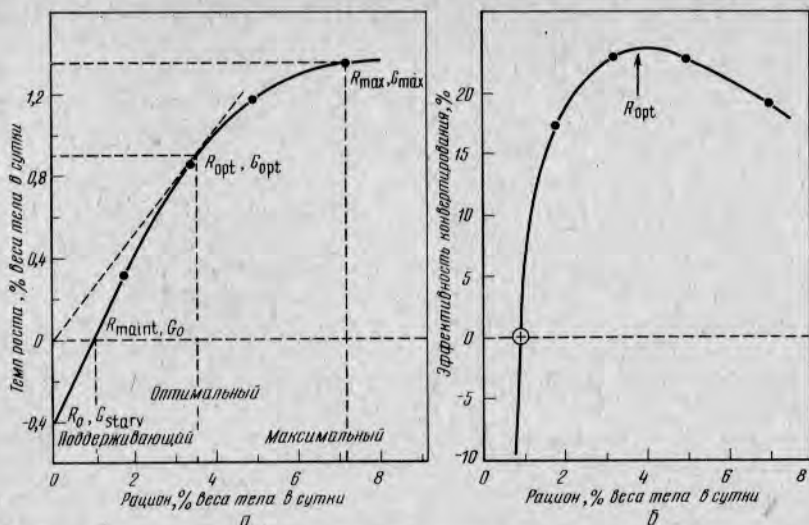


Рис. 4. (а) Зависимость удельной скорости роста сеголетка нерки (средний вес 13 г) от рациона при 10°С. Указаны основные параметры GR-кривой, а также их сокращенные обозначения (Brett et al., 1969). (б) Кривая зависимости эффективности конвертирования от величины рациона (KR-кривая), построенная по тем же данным. Точка, отмеченная обведенным кружком крестиком, перенесена с графика на рис. а

вания играет важную роль в понимании природы влияния внешних факторов на рост, не придали должного значения. На рис. 4 показан график такой зависимости для сеголетков нерки. Из точки, в которой рацион равен нулю ( $R_0$ ), GR-кривая круто поднимается от минимального отрицательного значения ( $G_{starv}$ ) и пересекает горизонтальную прямую нулевого роста ( $G_0$ ) в точке, соответствующей поддерживающему рациону ( $R_{maint}$ ). Это быстрое возрастание начинает замедляться, и касательная к кривой, выходящая из начала координат, проходит через точку, в которой отношение  $G/R$  максимально; положение точки касания, таким образом, характеризует величину оптимального рациона ( $R_{opt}$ ). По мере увеличения рациона GR-кривая все более загибается вправо, выходя на плато максимального темпа роста ( $G_{max}$ ) в точке, соответствующей максимальному рациону ( $R_{max}$ ). На рис. 4, а приведен лишь один пример такого рода кривой. Хьюсман (Huisman, 1974) показал, что независимо от того, в каких единицах измеряется удельная скорость роста (в сыром, сухом весе или в калориях), форма кривой остается примерно одинаковой. Значения  $G$  для данного рациона могут, правда, несколько различаться, поскольку состав тела зависит от величины рациона; т. е. относительное содержание белка, жира и воды может изменяться, что влияет на относительные величины сухого веса и энерго-содержания.

Форма кривой тем не менее зависит от внешних условий и видовой принадлежности рыбы, однако ее общий вид неизменен и наличие ука-

\* От английского starvation — голодание. — Прим. ред.

занных выше характерных параметров бесспорно. Эллиотт (Elliott, 1975d) безуспешно пытался подыскать подходящий способ линейной аппроксимации  $GR$ -кривых, построенных по данным тщательно выполненных опытов на кумже, и в конце концов стал чертить плавные кривые, проводя их на глаз. Для графического изображения зависимости нередко использовалась прямая линия — особенно в тех случаях, когда разброс эмпирических точек был довольно велик, а темп роста при  $R_{max}$  определен неточно (например, Hatanaka and Takahashi, 1960; Brocksen and Cole, 1972). Стоффер (личное сообщение) вначале принял эту линейную зависимость из-за трудностей, связанных с подысканием более подходящей трансформации. Впоследствии было обнаружено, что криволинейный участок зависимости лучше аппроксимируется синусоидальной кривой  $G = a[\sin(bR + c)]$ , применение которой существенно снижало ошибку аппроксимации данных, полученных при опытах на нерке (Stauffer, 1973).

Нетрудно и весьма полезно построить зависимость валовой эффективности конвертирования  $K$  от величины рациона, график которой представляет собою более или менее островершинную куполообразную кривую (рис. 4, б). Если рацион выражается в тех же единицах, что и темп роста\* (% веса тела в сутки),  $K = G/R \cdot 100\%$ . При  $R_{maint}$   $K$ , очевидно, должна равняться нулю; ясно также, что точка  $R_{opt}$  должна определять положение вершины купола, в которой достигается максимум эффективности конвертирования. Важно отметить, что вблизи вершины должны располагаться точки, соответствующие рационам ниже и выше  $R_{opt}$  (вплоть до  $R_{max}$ ), в которых будет достигаться одинаковая эффективность конвертирования. Это обстоятельство приводило к некоторой путанице при изложении результатов опытов. Кроме того, все еще спорным остается вопрос о том, какой вид имеет кривая на отрезке правее положения  $R_{opt}$ . Отмечалось, что с возрастанием суточного потребления пищи она снижается по экспоненциальному закону в соответствии с уравнением

$$K = ae^{-bR},$$

где  $K$  — валовая эффективность конвертирования (Paloheimo and Dickie, 1966).

Более подробно этот вопрос рассмотрен в главах 4 и 6.

Ниже каждый фактор среды будет по мере возможности рассмотрен с точки зрения его влияния на  $GR$ -кривую и ее параметры —  $G_{max}$ ,  $R_{max}$ ,  $R_{maint}$ . Следует отметить, что в природе, где нехватка пищи обычна, рост в зависимости от трофической ситуации может соответствовать любой точке  $GR$ -кривой (разумеется, с различной вероятностью). Вместе с тем рост в рыбоводных хозяйствах обычно соответствует правой ветви  $GR$ -кривой (правее  $R_{opt}$  и выше  $G_{opt}$ ). Несомненно, очень важно экспериментально установить ход всей  $GR$ -кривой в широком интервале значений изучаемого (изучаемых) фактора (факторов) среды:

\* Поскольку максимальный темп роста обычно снижается с увеличением размеров тела, такое выражение относительной величины потребления пищи применимо только к рыбам, находящимся в пределах одного ограниченного весового диапазона или сохраняющим постоянную удельную скорость роста в широком диапазоне весов.

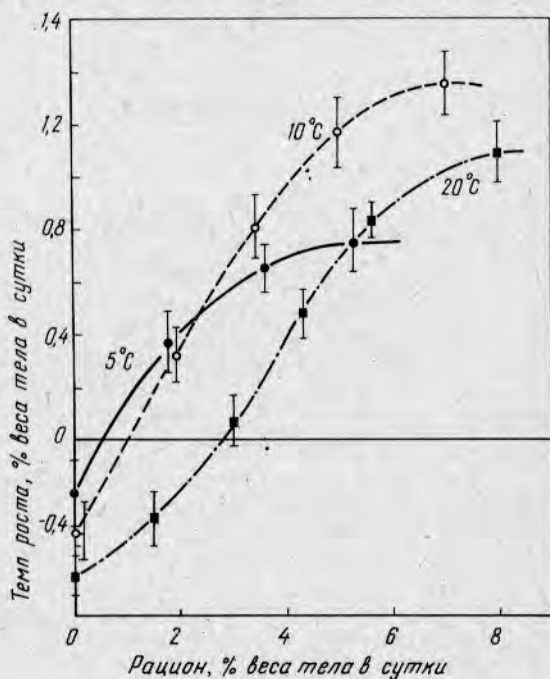
если это невозможно, то важнейшая зависимость, которую необходимо установить — это влияние фактора (факторов) на  $G_{max}$  и соответствующий ему  $R_{max}$ .

### III. АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

#### A. ТЕМПЕРАТУРА

Поскольку температура действует как Контролирующий Фактор, определяющий величину метаболических потребностей в пище и управляющий скоростями процессов, из которых складывается усвоение пищи, изменения температуры по-разному влияют на  $GR$ -кривую, при этом значения каждого из ее параметров колеблются. Характер изменения  $GR$ -кривой у сеголетков нерки (средний вес равен 13 г) изучался при температурах от 1 до 24°C (Brett et al., 1969); на рис. 5 показаны три случая, соответствующих различным температурам. При сравнительно низкой температуре (5°C) из-за низких значений  $G_{starv}$  и  $R_{maint}$  кривая смещена далеко влево, затем она круто поднимается, выходя на низкое плато ( $G_{max}$ ). Такой вид кривой соответствует пониженной суточной потребности в пище и общему низкому темпу роста. При возрастании температуры до 10°C вся кривая сдвигается вправо и приподнимается в связи с приближением к температурному оптимуму с соответствующим ему повышенным  $G_{max}$ ; соответственно увеличиваются и потребности, связанные с поддержанием жизнедеятельности ( $R_{maint}$ ). При еще более высоких температурах (выше оптимальной) происходит дальнейший

Рис. 5. Влияние температуры на  $GR$ -кривую сеголетков нерки со средним весом 13 г. Пределы составляют  $\pm 2SE$ . (Brett et al., 1969). Потребностям в пище, связанным с поддержанием жизнедеятельности ( $R_{maint}$ ), соответствуют точки пересечения каждой из кривых с осью абсцисс [горизонтальная прямая нулевого роста ( $G_0$ )]. При каждом значении температуры наибольший рацион приближается к  $R_{max}$ , а соответствующий темп роста позволяет судить о величине максимального темпа роста ( $G_{max}$ )



сдвиг кривой вправо в связи с увеличением поддерживающих затрат; это увеличение сопровождается снижением  $G_{max}$  (несмотря на увеличение  $R_{max}$ ); эффективность конвертирования начинает убывать.

Общая форма  $GR$ -кривой для нерки, по-видимому, постепенно изменяется от простой вогнутой при низких температурах до сигмоидной при высоких температурах; рыбы, которых при сравнительно высоких температурах (например,  $20^{\circ}\text{C}$ ) содержат на пониженном рационе, проявляют высокую поисковую активность, которая обычно увеличивает энергозатраты, сдвигая левую часть кривой вниз и приводя к возникновению выпуклости на ее восходящем участке. Такую зависимость можно вывести и из некоторых данных по кумже (при  $19,5^{\circ}\text{C}$ ) (Elliott, 1975d). Аверетт (Averett, 1969) приводит для молоди кижуча семейства  $GR$ -кривых, соответствующих температурам от  $5$  до  $17^{\circ}\text{C}$ . Несмотря на значительную вариабельность для них характерны все свойства использованной Стоффером (Stauffer, 1973) синусоидальной кривой. На правом участке  $GR$ -кривой, полученной при  $23^{\circ}\text{C}$  для карпа *Cyprinus carpio*, имеется отчетливо выраженная нисходящая ветвь, которая должна отражать какие-то связанные с высоким рационом неблагоприятные влияния на  $G_{max}$ , значительно снижающие эффективность конвертирования (Huisman, 1974). У того же карпа, но при  $17^{\circ}\text{C}$  это явление, если оно вообще наблюдается, выражено очень слабо.

Температурные зависимости каждого из параметров  $GR$ -кривой обусловлены именно такими изменениями ее положения и формы. Эксперименты по влиянию температуры были в основном связаны с изучением лишь одного определенного параметра (например,  $G_{max}$ ,  $G_{starv}$ ) и не учитывали целиком зависимости темпа роста от рациона. Некоторые параметры (например,  $G_{opt}$ ,  $R_{maint}$ ) с трудом поддаются прямому определению, поэтому стоит особо отметить те преимущества, которые дает оценка параметров путем интерполяции по  $GR$ -кривой.

## 1. Максимальный темп роста ( $G_{max}$ ) и температура

Изучению контролирующего действия температуры на этот параметр роста (т. е. изменения  $G_{max}$  у рыб, содержащихся на максимальных рационах) уделялось большое внимание. Почти у всех видов на ранних стадиях темп роста быстро возрастает с повышением температуры; затем он достигает максимума (при оптимальной температуре) и часто резко снижается в связи с неблагоприятным влиянием высоких температур. Существование такой зависимости для молоди гольца *Salvelinus fontinalis* убедительно показал Маккормик с сотрудниками (McCormick et al., 1972), изучавший также изменение биомассы экспериментальной популяции, обусловленное некоторым возрастанием смертности при высоких температурах (рис. 6). При переходе от холодноводных видов к тепловодным температурный оптимум роста, как и следовало ожидать, сдвигается в общем случае в направлении все более и более высоких температур (табл. I). Исключительной термотолерантностью обладают личинки американской ряпушки *Coregonus artedii*: темп роста на этих очень ранних стадиях продолжает возрастать почти до летальных значений температур ( $19,8^{\circ}\text{C}$ ), несмотря на некоторое увеличение смерт-

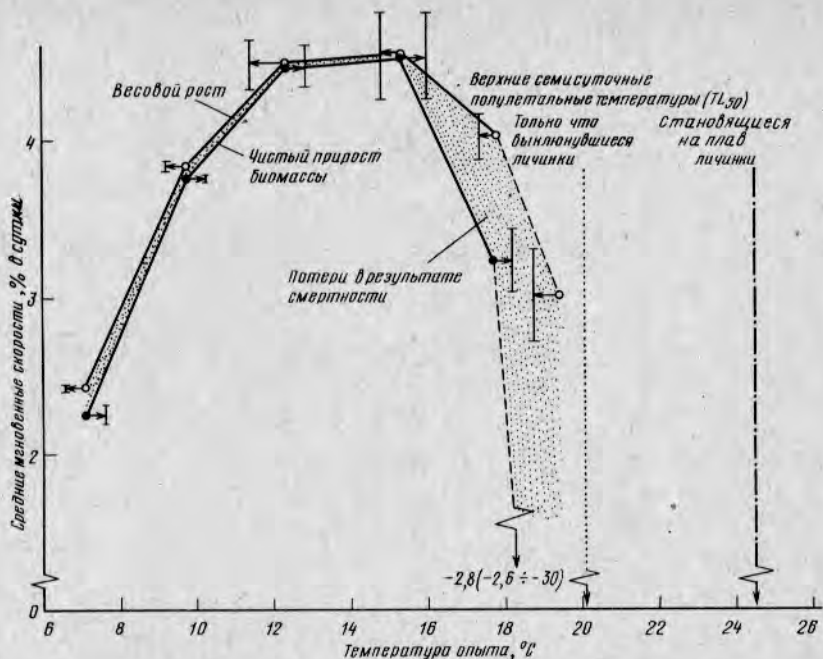


Рис. 6. Влияние температуры на средние мгновенные скорости роста, чистый прирост биомассы и на смертность гольца *Salvelinus fontinalis* в течение первых восьми недель после выклева. Указаны также значения верхних семисуточных  $LT_{50}$  температур (McCormick et al., 1972)

ности, наступающее при температурах свыше  $17^{\circ}\text{C}$  (McCormick et al., 1971).

В умеренных широтах одни из самых высоких среди пресноводных рыб температурных оптимумов отмечены у сомика-кошки *Ictalurus punctatus* ( $29\text{--}30^{\circ}\text{C}$ ) и солнечника *Lepomis gibbosus* ( $30^{\circ}\text{C}$ ) (см. табл. I). Летальное значение температуры для солнечника —  $34,5^{\circ}\text{C}$  (Altman and Dittmer, 1966). Песса и Поулз (Pessah and Powles, 1974) полагают, что в диапазоне между  $15$  и  $30^{\circ}\text{C}$  у солнечника проявляется нечто вроде «ростового гомеостаза»; к такому заключению они пришли на основании того, что различные опытные партии рыб, предварительно выдержанных при постоянных условиях среды и неизменном режиме кормления в течение примерно пяти недель, обнаруживали стабильный и сходный темп роста. Хотя такой вывод вытекает из полученных данных, имеется целый ряд осложняющих обстоятельств, в числе которых нарастающие различия размеров тела между подопытными группами рыб, дифференциальные иерархические эффекты, которыми отличается солнечник и которые, возможно, зависят от температуры, депенсация роста, а также то, что температуры вблизи оптимума, сравнительно слабо, воздействуя на темп роста, скорее всего существенно влияют на эффективность конвертирования пищи (все перечисленные аспекты роста рассмотрены ниже).

286 Таблица I. Оптимальные температуры роста при высоких рационах\*

Вид	Температурный оптимум, °С	Температурный диапазон оптимума, °С	Соленость, ‰	Начальный вес или размер рыб	Примечания	Источник
<i>Salmo trutta</i>	12,8	1,5	Пресная вода	10—300 г	Каждая рыба в отдельности получала максимальный рацион	Elliott, 1975c
<i>Oncorhynchus keta</i>	13	3	35	Сеголеток	Размер не указан	Kepshire, 1971
<i>Salvelinus fontinalis</i>	14	3	Пресная вода	0,1—0,2 г	От стадии личинки с желточным мешком до ювенильной; корм — науплии, печень и стартовые корма	McCormick et al., 1972
<i>Salvelinus alpinus</i>	14	2	То же	Годовик	Корм — рубленая говяджья печень в желатине	Swift, 1964
<i>Pleuronectes platessa</i>	14,2	2	Морская вода	0,5—2,0	Оптимальная температура рассчитана по наблюдениям	Jansen, 1938; Ursin, 1963
<i>Oncorhynchus nerka</i>	15	5	Пресная вода	6—20 г	Влажный гранулированный корм	Brett et al., 1969
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	15,5	2,5	То же	2—9 г	Влажный и сухой гранулированный корм	Banks et al., 1971
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	15,5	3	35	Сеголеток	Размер не указан	Kepshire, 1971
<i>Salmo gairdneri</i>	17,2	1,5	Пресная вода	0,3—3 г	От стадии личинки с желточным мешком до ювенильной; корм — морские креветки и гранулированный для форели	Hokanson et al., 1977
<i>Coregonus artedii</i>	18,1	3	То же	0,2 г	Личиночная стадия; корм — науплии	McCormick et al., 1971
<i>Morone saxatilis</i>	24—25	2	»	90—100 г	Корм — живая молодь карповых рыб	Nelson (1975); Cox and Coutant, (1975)
<i>Lebistes reticulatus</i>	24—25	3	»	0,7—1,8 см	Выращивались с выклева до взрослых рыб (самцы); пища — сухой рыбный корм	Gibson and Hirst, 1955; Ursin, 1963
<i>Micropterus salmoides</i>	25	7	»	8—140 г	Корм — нотропис и говяджья печень	Niimi and Beamish, 1974
<i>Etheostoma spectabilis</i>	26	2	»	0,6—2,1 см	Личинки; корм — морские креветки	West, 1966
<i>Micropterus salmoides</i>	27	2	»	30—240 г	Корм — живая молодь карповых рыб	Nelson, 1974; Coutant and Cox, 1975

Catostomus commersoni	27	3	Пресная вода	Личинки	Корм — морские креветки ad libitum	McCormick et al., 1977
Micropterus salmoides	27,5	2,5	То же	0,6—2,6 см	Мальки, питающиеся зоопланктоном	Strawn, 1961
Cichlasoma bimaculatum	28	4	»	2—3 г	Корм — грубчинк	Watten and Davis, 1967
Syrprinodon macularius	28	5	15	20—30 см	Мальки; корм — морские креветки, опарыш и рыбный корм	Kinne, 1960
Perca flavescens	28	2	Пресная вода	0,4 г	Мальки; корм — морские креветки, перья и дрожжи	McCormick, 1976
Ictalurus punctatus	29	2	То же	1,5—7,2 см	Мальки, питающиеся зоопланктоном	West, 1965
Ictalurus punctatus	30	4	»	4 г	Градулированные корма, при трехзначных величинах рациона	Andrews and Stickney, 1972; Andrews et al., 1972
Syrprinodon macularius	30	5	35	20—30 см	Мальки, пища — креветки, червя и рыбный корм	Kinne, 1960
Lepomis gibbosus	30	5	Пресная вода	24—34 см	Корм — олигохеты	Pessah and Powles, 1974

\* Температурный диапазон указан как показатель точности опыта (т. е. чем уже диапазон, тем лучше определяется положение оптимума). Виды расположены в порядке общего возрастания оптимальной температуры.

Данные, приведенные в табл. I, относятся к различным фиксированным значениям температуры, сохранявшимся неизменными во время опытов. В ранних работах по изучению роста некоторые исследователи (например, Pentelow, 1939) при постановке своих «контролируемых» экспериментов использовали естественные сезонные изменения температуры воды. Изменяя в течение года температуру в экспериментальной емкости со скоростями 0,5 и 1°C в неделю, Браун (Brown, 1946 а) пыталась оценить влияние повышающихся и понижающихся (с 4 до 18°C, и наоборот) температур на молодь кумжи *Salmo trutta*. Влияние столь медленно изменяющихся температур, по-видимому, не отличалось от влияния постоянных эквивалентных средних температур. Скорости изменения температуры явно находились в пределах способности рыб к акклимации.

То же самое относится и к переменным температурам, при которых кумжа содержалась в лабораторных условиях и наблюдалась в естественном водотоке; кормили ее до насыщения (Elliott, 1975 с). Температура повышалась с 6,8°C в марте до 12,1°C в июне и понижалась с 12,9°C в августе до 7,2°C в ноябре; наблюденные в опыте веса поддавались весьма точной оценке по уравнениям роста, полученным при постоянных температурах.

Однако быстрые изменения температуры отражаются на росте более сложным образом. Хокансон с сотрудниками (Hokanson et al., 1977) подверг молодь радужной форели *Salmo gairdneri* воздействию температур, колебавшихся с периодом в одни сутки и амплитудой  $\pm 4^\circ\text{C}$  около шести средних

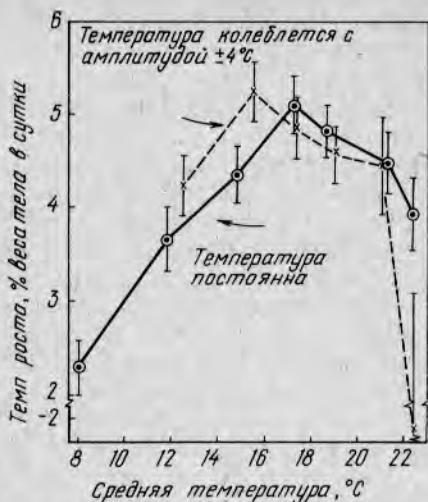


Рис. 7. Зависимость темпа роста молоди радужной форели от постоянной и периодически колеблющейся температуры (последней на оси абсцисс соответствует ее среднее значение). Пределы указаны как  $\pm 2SE$  (Hokanson et al., 1977)

роста. Очевидно, что в тех случаях, когда интервал, в пределах которого колеблется температура, располагается левее статического оптимума, суточные температурные максимумы оказывают длительное благоприятное воздействие на рост. Степень этого воздействия снижается со сдвигом интервала вправо, а когда максимум колеблющейся температуры приближается к правому пределу термотолерантного интервала, темп роста стремительно снижается. Примерно такое же влияние суточных колебаний температуры обнаружил в своих опытах Вёртсбо (Wurtsbaugh, 1973), сообщивший, что сравнительно высокие колеблющиеся температуры угнетали рост стальноголового лосося.

## 2. Оптимальный темп роста ( $G_{opt}$ ) и температура

Зависимость оптимального темпа роста от температуры нуждается в тщательном изучении. Для молоди нерки значение этого промежуточного параметра  $GR$ -кривой при низких температурах возрастает, начиная от значений, намного меньших  $G_{max}$ ; с повышением температуры  $G_{opt}$  приближается к  $G_{max}$  и при высоких температурах почти совпадает с ним (рис. 8). В правой части термотолерантного диапазона увеличивающиеся с ростом температуры затраты на поддержание жизнедеятельности, по-видимому, приводят к тому, что  $G_{opt}$  стремится к  $G_{max}$ .

## 3. Максимальный рацион ( $R_{max}$ ) и температура

В практике искусственного воспроизводства необходимость удовлетворения возрастающей с повышением температуры потребности рыб в пище осознана уже давно, по данным Хаскелла (Haskell, 1959); заслуга

значений (от 12 до 22°C). При сравнении наблюдаемых темпов роста с результатами опытов при постоянных температурах, равных средним значениям колебавшихся температур, оказалось, что график зависимости темпа роста от температуры смещен влево, и поэтому оптимальная средняя температура на 2°C ниже оптимальной постоянной (рис. 7). Колебания температуры привели к тому, что в температурном диапазоне левее «статического» оптимума (17°C) темпы роста оказались выше ожидаемых, в точке оптимума и правее нее (до 21°C) — несколько ниже, а при средней температуре 22°C наблюдалось резкое угнетение роста. Это объясняется не простым перемножением мгновенных скоростей роста, соответствующих значениям температур, лежащих в пределах рассматриваемого диапазона, в результате чего определяется средний темп

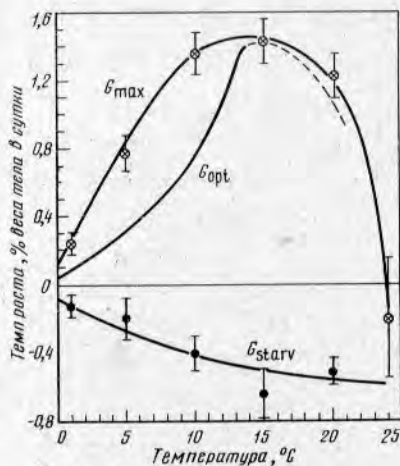


Рис. 8. Температурные зависимости различных темпов роста: при максимальном рационе ( $G_{max}$ ,  $R_{max}$ ), при оптимальном рационе ( $G_{opt}$ ,  $R_{opt}$ ), при поддерживающем рационе ( $G_0$ ,  $R_{main}$ ) и при голодании ( $G_{starv}$ ,  $R_0$ ). Пределы  $\pm 2SE$  (Brett et al., 1969)

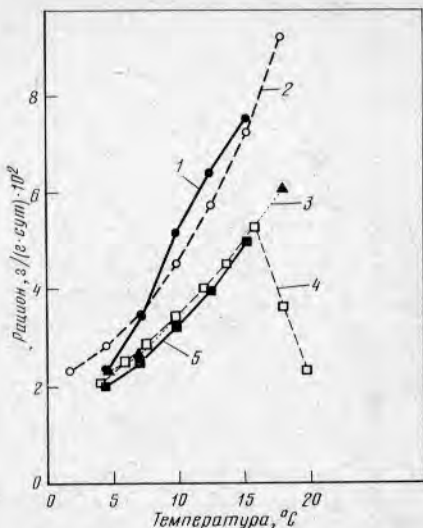


Рис. 9. Зависимости между величинами рационов и температурой для лососевых весом 1,5—2,5 г. Данные взяты из различных производственных технологических схем кормления (1—5). Величины рационов близки к  $R_{max}$  (Stauffer, 1973)

разработки и введения технологических карт кормления, снабженных температурными шкалами, принадлежит Тьюнинону и Дойелю (Tunison and Deuel, 1933). Стоффер (1973), сравнивая несколько кормовых таблиц для лососевых, показал возрастание рекомендованного рациона вплоть до максимума, равного примерно 10% веса тела в сутки (для лосося весом 2 г при 18°C) (рис. 9). Одна из кривых (3) имеет правее максимума нисходящую ветвь, отражающую потерю аппетита, которая возможна при сравнительно высоких температурах (это доказано для кумжи при температурах выше 19°C; Elliott, 1975a). Хотя такие таблицы и карты в общем представляют собой достаточно надежное руководство, приведенные в них значения не всегда соответствуют максимальным рационам, а в некоторых случаях могут быть меньше них на целую четверть (Stauffer, 1973).

При избыточном кормлении сеголетков нерки с оценкой степени насыщения путем измерения величины несъеденного остатка оказалось, что потребление пищи возрастало с 3% веса тела в сутки при 1°C до 8% при 20°C, а при дальнейшем повышении температуры резко снижалось (Brett et al., 1969). Скорость возрастания  $R_{max}$  снижалась по мере повышения температуры ( $T$ ); график  $R_{max}$  представляет собой вогнутую кривую, описываемую уравнением  $R = 2,68 + 1,76 \ln T$  (рис. 10, а).

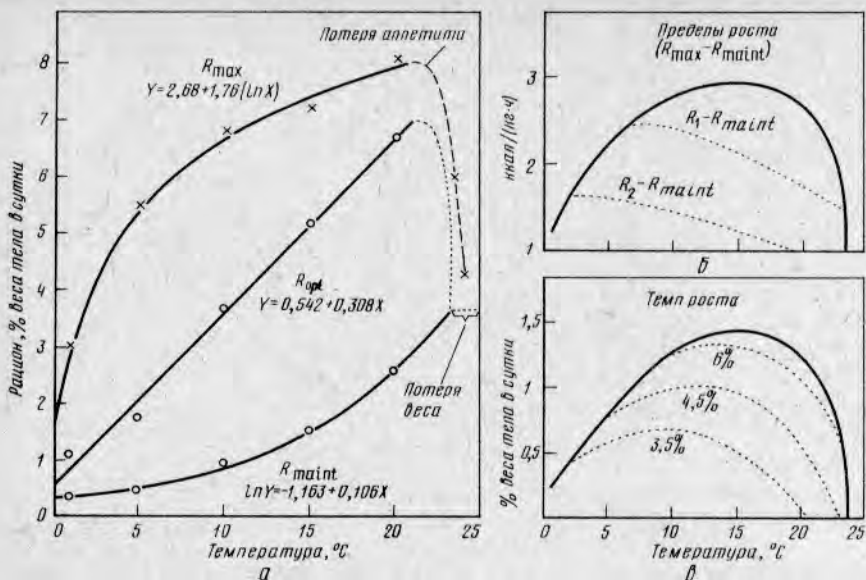


Рис. 10. (а) Зависимость различных уровней рациона от температуры. Верхняя кривая отображает ход изменения  $R_{max}$ , средняя —  $R_{opt}$ , нижняя —  $R_{maint}$  (Brett et al., 1969). (б) Пределы роста, полученные вычитанием  $R_{maint}$  из  $R_{max}$  и выраженные в ккал/(кг·ч) (Brett, 1976). Пунктирными линиями показаны пределы роста для двух гипотетических фиксированных рационов  $R_1$  и  $R_2$ , меньших  $R_{max}$ . Пределы роста можно сравнить с наблюдаемыми темпами роста сеголетков нерки (рис. в), содержащихся на избыточных и ограниченных рационах. Отражаемая графиком на рис. в реакция темпа роста на температуру может быть в значительной мере предсказана на основании характера кривых зависимости пределов роста от температуры, построенных на рис. б.

#### 4. Поддерживающий рацион ( $R_{maint}$ ) и температура

Одним из первых всерьез изучением влияния температуры на  $R_{maint}$  стал заниматься Пентелоу (Pentelou, 1939), который содержал в небольших лотках особой кумжи *Salmo trutta*. Хотя он испытывал те же трудности, что и Браун (1946а), которой приходилось постоянно корректировать рацион (понижать при увеличении веса рыбы и повышать при потере веса), отклонения от  $R_{maint}$  были все же невелики. Другие факторы, такие, как самопроизвольная беспорядочная активность, изменение размеров и сезонность, отражались на наблюдаемой изменчивости рационов сильнее. Стоффер (1973) повторно проанализировал эти данные и сгруппировал их по размерам и сезонным температурам (рис. 11). Если не считать самых низких температур (от 5 до 8°C), при которых  $R_{maint}$  почти постоянен, с увеличением температуры наблюдается экспоненциальное возрастание  $R_{maint}$ , достигающее у самых мелких рыб (1—2 г) при 15°C 4% веса в сутки. Примерно такое же экспоненциальное возрастание было отмечено у 13-граммовой нерки (см. рис. 10. а) (Brett et al., 1969). При таком весе тела  $R_{maint}$  возрос с 0,3% веса тела в сутки при 1°C до 3,7% при 23°C (последнее значение получено путем оценки с помощью экстраполяции по аппроксимирующей экспоненте —

Рис. 11. Зависимость поддерживающего рациона ( $R_{main}$ ) кумжи (*Salmo trutta*) трех размерных групп от температуры (сплошные линии) (Pentelow, 1939; Stauffer, 1973). Для сравнения приведены также значения, полученные для 50-граммовой кумжи Эллиоттом (Elliott, 1975 d); они аппроксимированы штриховой линией и выражены в мг сухого веса в сутки (правая шкала). Масштабы правой и левой шкал подобраны таким образом, чтобы отсчеты по обеим были примерно эквивалентны

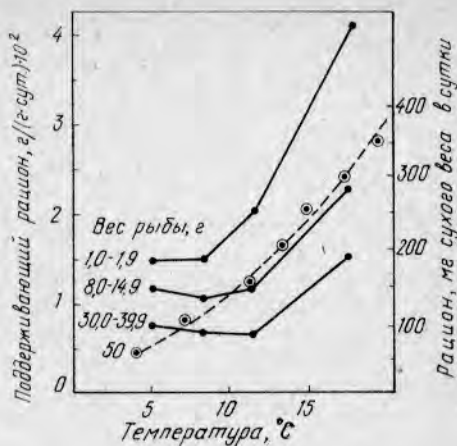


рис. 10). Применяя метод интерполяции по  $GR$ -кривым, Эллиотт (Elliott, 1975 d) определил величины поддерживающих рационов у кумжи. Оказалось, что у 50-граммовой рыбы  $R_{main}$  экспоненциально возрастает от примерно 100 мг сухого веса в сутки при 6,6°C до 350 г при 19,4°C (рис. 11).

## 5. Пределы роста ( $G_{scope}$ ) и температура

Понятие «пределы активности» было впервые введено Фраем (1947) как разность между скоростями активного и стандартного обменов; ширина этого «метаболического интервала» при каждом данном значении температуры в пределах термотолерантного диапазона определяет количество энергии, которая может быть израсходована на поддержание различных видов активности. Фрай (1947, 1971) показал, что максимальная длительно поддерживаемая скорость плавания рыб тесно коррелирует именно с шириной «метаболического интервала», а не со скоростью активного обмена. Отдавая должное концепции Фрая, Уоррен и Девис (1967) ввели понятие «пределы роста», которое определялось ими как «разность между энергией, содержащейся в потребляемой животным пищей, и всеми затратами и потерями энергии». Уоррен и Девис полагали, что анаболические процессы потребления пищи нельзя рассматривать вместе с катаболическими процессами, связанными с активным и стандартным обменом, хотя одна система процессов, несомненно, влияет на другую. Они привели ряд примеров пределов роста, изображая их в виде зависимостей темпов роста от температуры и сопровождая некоторыми связанными с ними биоэнергетическими зависимостями, а именно: величины потребления пищи, фекальных потерь, специфического динамического действия и скорости обмена при голодании. Сами по себе эти показатели, однако, не позволяют вычислить пределы роста путем вычитания, т. е. так, как поступал Фрай при изучении скоростей обмена. Кроме того, очевидно, что факторы среды никогда не действуют на рост прямо — их влияние всегда бывает опосредовано балансовыми

механизмами поступления и расходования энергии, влияющими на пределы роста; такой принцип Уорреном и Девисом (1967) подразумевался, но фактически установлен не был. Уоррен (1971) продолжил разработку этой концепции и теоретически показал, как лимитирование по пище может повлиять на энергетический бюджет и вычисляемые по балансовым соотношениям пределы роста.

Бретту (1976) удалось показать, что весьма простым способом изменения пределов роста в зависимости от температуры является вычисление разности между  $R_{max}$  и  $R_{main}$  (см. рис. 10, б). У нерки при температурах выше  $8^{\circ}\text{C}$   $G_{max}$  быстро понижается, несмотря на возрастание  $R_{max}$ ; это объясняется экспоненциальным увеличением  $R_{main}$  (см. рис. 10, а). Максимальный темп роста в этом случае — результат алгебраического сложения температурных зависимостей двух уровней рациона в пределах термотолерантного диапазона для данного вида. Прирост возможен только за счет той части пищи, на которую скармливаемый рацион превышает  $R_{main}$ .

Влияние температуры на зависимость роста от  $R_{max}$  и  $R_{main}$  аналогично влиянию, которое она оказывает на зависимость плавательной активности от стандартного и активного обмена.

Небольшое ограничение рационов лимитирует  $R_{max}$  при высоких температурах, но не влияет на  $R_{main}$ . Анализ модели пределов роста (см. рис. 10, б) показывает, что по мере уменьшения рациона оптимальная температура роста все более сдвигается в сторону низких температур; это явление было уже продемонстрировано на нерке (Brett et al., 1969), а несколько позднее на кумже (Elliott, 1975c).

## Б. СВЕТ

Исследования влияния света на рост нередко приводили к изменчивым и запутанным результатам. По-видимому, это связано с разнообразием способов, которыми свет может воздействовать на рост (качество, количество и периодичность), а также его взаимодействием с другими факторами среды, особенно температурой и совпадением или несовпадением с внутренними ритмами рыбы (суточными и сезонными). При проведении экспериментов необходимо соблюдать предельную осознанность, чтобы не смешивать переменные (свет, температура, размер, сезон) и не вносить значительных неконтролируемых или нерегистрируемых помех, относящихся к уровням активности, ионной регуляции, а также, возможно, стимулирующих преждевременное половое созревание; все экспериментальные серии рыб должны получать одинаковое количество пищи независимо от светового режима. Кроме того, известное значение, которое предстоит еще критически оценить и выяснить, имеют условия содержания рыб до опыта и стадии акклимации.

Свет обычно действует как Направляющий Фактор, вызывающий гипофизарно-мозговые реакции, влияние которых распространяется на другие органы посредством эндокринной и симпатической нервной систем. Его естественная периодичность, несомненно, вызывает выделение гормона роста (СТГ)\* и анаболических стероидов, а также может

\* Соматотропный гормон, или гормон роста (ГР).

влиять на двигательную активность, стимулируя одновременно деятельность щитовидной железы. Поскольку инъекции СТГ могут значительно увеличивать темп роста, свет потенциально является очень мощным фактором среды, но несмотря на ряд интересных результатов, полученных в последнее время, степень его влияния еще предстоит выявить в дальнейших экспериментах. Периодичность освещения чаще всего использовали при изучении превращения покотника во взрослую морскую рыбу (влияние солености) и возможности стимулирования полового созревания, при этом ростовые реакции регистрировались попутно (Henderson, 1963; Pyle, 1969; Wagner, 1974). Неизбежное при такой постановке опытов взаимодействие между Направляющими и Маскирующими Факторами обычно в какой-то мере затушевывало роль света в процессах роста. В связи с этим серьезно можно рассматривать только такие параметры  $G R$ -кривой, как  $G_{max}$  и  $R_{max}$ . На основании таких данных можно судить о влиянии освещения на эффективность конвертирования.

Рассмотрим сначала данные о влиянии на рост периодичности освещения (постоянной и переменной).

### 1. Фотопериод и максимальный темп роста ( $G_{max}$ )

В работе по сезонной динамике темпа роста трехлеток заводской кумжи *Salmo trutta* Свифт (Swift, 1955) обратил внимание на два странных обстоятельства: рост ускорялся весной, когда температуры еще были низкими, и замедлялся летом и потом осенью, когда вода была еще теплой. При этом рыб ежедневно кормили до насыщения. Впоследствии было обнаружено, что тесная зависимость между удлинением светового дня и ускорением роста в весеннее время объясняется стимулирующим действием света на деятельность эндокринных желез, усиливаемым повышающимися по мере приближения лета температурами (Swift, 1959, 1960, 1961). Замедление роста осенью было связано с наступлением половой зрелости, сопровождавшимся угнетающим действием понижавшейся температуры и сокращавшегося фотопериода. Причина замедления роста в летнее время осталась невыясненной; возможно, оно связано с изменением самопроизвольной активности, понижением функции щитовидной железы и увеличением смертности, связанной с рыбоводными мероприятиями (handling mortality).

Изучая образование колец на чешуе четырех видов сиговых, Хогман (Hogman, 1968) отметил, что сезонные изменения темпа роста были обусловлены скорее различной продолжительностью светового дня, чем изменениями частично контролировавшейся температуры воды (рис. 12). Увеличение приростов совпадало с удлинением фотопериода, причем максимум последнего опережал максимум приростов примерно на месяц; такого четкого сдвига по фазе по отношению к имевшим место неконтролируемым колебаниям температуры (с амплитудой  $7^{\circ}\text{C}$ ) не наблюдалось.

Все эти наглядные свидетельства влияния сезона на рост, связанных с естественной динамикой фотопериода, получили весьма скромное подтверждение в лабораторных опытах, выполненных в условиях гораздо

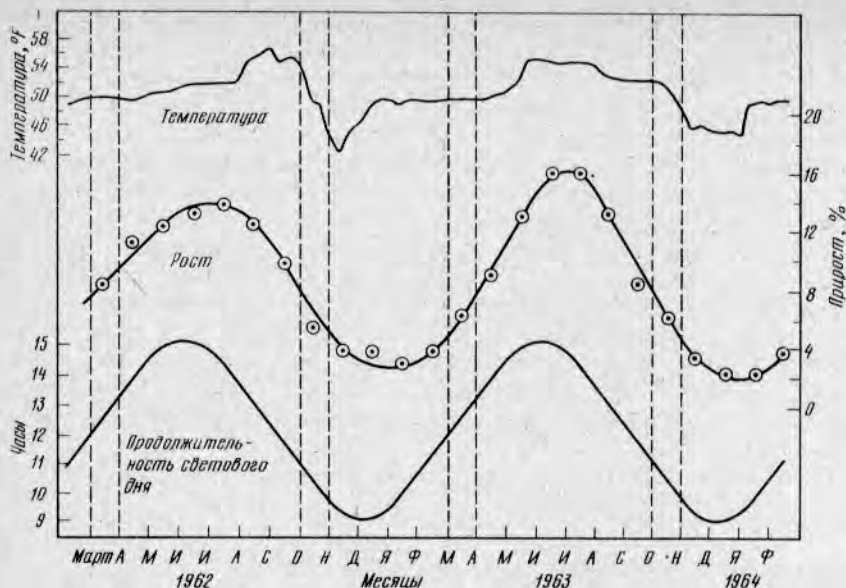


Рис. 12. Годовая динамика средних месячных приростов сельдевидного сига *Coregonus clupeaformis* по сравнению с сезонной динамикой температуры воды и продолжительности светлого времени суток. Резервуары, в которых выращивалась рыба, снабжались водой из ручья (Hogman, 1968)

более жесткого контроля факторов среды. Ранние работы Браун (Brown, 1946), в которых изучалось влияние статического фотопериода, как будто бы указывали на существование обратной зависимости темпа роста от длины светового дня, тогда как в работах Андерсона (Anderson, 1959) и Бьёрклунда (Bjorklund, 1958), судя по всему, вообще никакой зависимости обнаружено не было. Большая часть исследований указывает на то, что, какой бы ни была реакция на фотопериод, для ее проявления требуется по меньшей мере шесть — восемь недель (Eisler, 1957).

Одно из наиболее тщательных исследований было выполнено Гроссом с сотрудниками (Gross et al., 1965) на зеленом солнечнике *Lepomis cyanellus*; опыты ставились как при постоянном, так и при переменном фотопериоде. В разные времена года выполнялись серии из четырех-шестинедельных экспериментов; в каждой серии сравнивали фотопериоды 16, 8, 8—16 и 16—8 L (все при  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ ). Между-привесами при 8 и 16 L обнаружено существенное (с уровнем значимости  $P = 0,10$ ) различие; гораздо большее и более достоверное ( $P < 0,05$ ) различие было выявлено между привесами при 8—16 L и 16—8 L. Наибольшими привесами сопровождался фотопериод 16 L (привес 5,7 г), а наименьшими — фотопериод 16—8 L (привес 4,0 г). При условии, что средний начальный вес в каждой из случайных выборок составлял 1,5 г (в цитируемой работе не приводится, но можно найти в работе того же автора 1963 г.), максимальное различие конечных весов между отдельными опытами составило по истечении шести недель лишь 8,3% (различие по G — 0,2% веса

тела в сутки). Небезынтересно отметить (хотя сами авторы этот вопрос не разбирали), что при сравнении избранных для постановки опытов месяцев оказывается, что при всех фотопериодах наибольшие весовые приросты наблюдались ранней весной (6,3 г), а наименьшие — поздней осенью (2,7 г).

В результате удлинения описанных опытов еще на три недели (предыдущий шестинедельный отрезок, таким образом, можно было считать периодом акклимации) разность между приростами, соответствовавшими фотопериодам 8L и 16—8L, существенно возросла. Это позволило авторам сделать вывод, что зависимость роста от светового режима не исчерпывается стимулирующим влиянием удлиняющегося светового дня и тормозящим влиянием укорачивающегося светового дня; определенное значение явно имеет также и «предыстория» фотопериода.

Кроме того, было обнаружено, что в течение того неизменного от опыта к опыту промежутка времени, который был отведен для кормления, в условиях более продолжительного фотопериода солнечники потребляли больше пищи, а также более эффективно ее конвертировали [максимальная средняя эффективность (48%) наблюдалась при 8—16 L]. Зависимость эффективности конвертирования от времени года была выражена еще более отчетливо, и из всех четырех опытных сезонов первое место по этому показателю занимал ранневесенний период, когда среднее значение  $K$  было исключительно высоким — 72%.

Некоторое подтверждение того, что продолжительный световой день способствует ускорению роста, получил Киламби с сотрудниками (Kilambi et al., 1970) в двухфакторном (плана  $2 \times 3$ ) эксперименте на сомике-кошке *Ictalurus lacustris*\*. В течение 120-суточного периода при различных комбинациях значений температуры и длительности фотопериода мальки (0,07 г) сомика росли со следующими средними скоростями\*\* ( $G_{max}$ ):

	26°C	28°C	32°C	Средний $G_{max}$
10 L	2,07	1,55	2,30	1,97
14 L	2,30	2,48	2,29	2,36
Средний $G_{max}$	2,18	2,02	2,30	

Средний темп роста при самой низкой температуре (26°C) занимал при обоих фотопериодах промежуточное положение по отношению к темпу роста при двух других температурах (28 и 32°C), но при всех температурах средний темп роста при 14L был на 16% выше, чем при 10L. При сопоставлении результатов отдельных опытов была выявлена

\* Смотрите также работы Хью с соавторами (Huh et al., 1976) по желтому окуню и светлоперому судаку.

\*\* Удельные скорости роста рассчитаны по соотношениям вес — длина, примененным к средним начальным и конечным размерам; использовались соотношения, полученные методом наименьших квадратов по измерениям и взвешиваниям пяти последних при каждом значении температуры выборки.

труднообъяснимая изменчивость чередования в ходе каждого из них различных значений темпа роста (промежуточных стадий). Проблема, возможно, осложнялась случайной изменчивостью в связи с малым объемом выборок ( $n=5$ ), а также тем, что температурный оптимум роста наблюдается при 29—30°С (см. табл. I). Температуры, превышающие оптимум или приближающиеся к границе термотолерантного диапазона, обычно подавляют рост; они могут подавлять также и влияние фотопериода. Всех рыб предварительно выдерживали при фотопериоде 24 L, очевидно, для того, чтобы устранить различия между экспериментальными сериями по внутренней ритмике.

Последствия такой весьма жесткой предварительной обработки сами по себе заслуживают изучения.

При 14 L эффективность конвертирования была выше, чем при 10 L, но с течением времени и с возрастанием размеров сомов различие уменьшалось.

Сондерс и Хендерсон (Saunders and Henderson, 1970) изучали влияние естественного\*, постоянного (13 L) и обращенного фотопериода на 35-граммовых покатников благородного лосося *Salmo salar*. Наблюдения за темпом роста и потреблением пищи ( $G_{max}$  и  $R_{max}$ ) проводились в течение 10—12-месячного периода на протяжении двух смежных лет. Во время покатной миграции (апрель — май) покатников пересаживали в полносолёную морскую воду (30‰); температуру при этом повышали с 10 до 15°С и затем поддерживали на постоянном уровне. До начала опыта рыбы жили в пресной воде в условиях естественного освещения и сезонного возрастания температуры воды. Основная цель экспериментов заключалась в установлении возможности управления процессом смолтификации с помощью внешних факторов, а также стимулирования роста в море. Строго говоря, разделить влияние сезона, фотопериода, температуры и размеров трудно, но отдельные серии опытов все же сравнимы и приводят к определенным выводам. До 21 июня при 15°С в морской воде обращенный (уменьшавшийся) фотопериод вызвал небольшое, но статистически значимое увеличение темпа роста по сравнению с тем, который наблюдался в условиях естественного фотопериода (1,37% веса тела в сутки по сравнению с 1,29%); после 21 июня привесы при обращенном фотопериоде оказались меньше, чем при естественном, но они не отличались от привесов при постоянном фотопериоде 13 L.

У рыб, которых в течение 2,5 мес выращивали в пресной воде в условиях обращенного фотопериода, последующий рост в морской воде оказался относительно замедленным ( $G=0,31\%$  веса тела в сутки). При тех же условиях различий между влиянием естественных и постоянных фотопериодов на рост не обнаружено: за каждым из этих световых режимов следовал быстрый рост в морской воде ( $G=0,85\%$  веса тела в сутки). Несмотря на то что ни при одном из парных сравнений (пресная вода — морская вода) невозможно было обнаружить каких бы то ни было различий между концентрациями хлоридов в плазме крови, было

\* В ходе эксперимента использовали равномерное удлинение фотопериода, а не ускорение или замедление нормальной скорости увеличения продолжительности светового дня, которое происходит в природе по мере приближения к летнему солнцестоянию.

очевидно, что обращенный фотопериод отрицательно отражался на смолтификации перед пересадкой в морскую воду и это влияние продолжало сказываться на росте в морской воде.

По эффективности конвертирования отдельные опыты различались лишь очень незначительно. С течением времени, когда вес рыбы превышал 700 г, среднее значение  $K$  снизилось с 31 до 16%. Некоторого уменьшения  $K$  с увеличением веса, разумеется, можно было ожидать.

Кнутссон и Грав (Knutsson and Grav, 1976) изучали влияние удлинявшихся фотопериодов (6—19, 8—19 и 12—19 L) на годовиков благородного лосося, содержащихся в пресной воде при трех значениях температур (7, 11 и 15°C). Опыты были поставлены в осенне-зимний период, причем переход от фотопериода 12 и 19 L начинался за 3 мес до более естественного перехода от 6 к 19 L (световой режим для Бергена, Норвегия, 60° с. ш. ближе к естественному). Влияние температуры было значительно сильнее, чем влияние фотопериода. Самый быстрый рост наблюдался при 15°C и 12—19 L; при этом же режиме происходили и наиболее быстрые сезонные изменения.

В общем, применительно к пресноводным рыбам имеющиеся данные указывают на то, что продолжительный, а в особенности удлиняющийся световой день, воздействуя в течение нескольких месяцев (особенно в сезон, когда естественная продолжительность периода освещенности возрастает), стимулирует рост. Но влияние это по меньшей мере незначительно. Укорачивающийся световой день тормозит рост некоторых пресноводных рыб. В опыте световой режим всегда оказывает на рост меньшее влияние, чем в природе (имеется в виду, что влияние температуры исключено); это заставляет предположить, что экспериментальная методика в чем-то несовершенна или имеется годовой ритм, устранить который невозможно.

Укорачивающийся световой день, если он воздействует на рыбу соответствующих размеров и в подходящий сезон, способствует смолтификации таких проходных рыб, как лососевые, и создает предпосылки для последующего ускоренного роста этих рыб в морской воде. Но это не относится к пресноводным стадиям лососевых при удлинении светового дня.

Итак, можно сделать следующий вывод: во время трансформации стимулирование нейрогуморальных механизмов, связанных с выделением натрия (секреция АКТГ, пролактина) или с половым созреванием (секреция гонадотропина), частично вступает во временное противоречие с секрецией гормона роста. Тем не менее по достижении промежуточных стадий развития рост может возобновляться, причем с большей скоростью.

## **2. Условия освещения (без периодичности) и темп роста**

Условиям освещения уделялось значительное внимание в связи с изучением развития икры рыб (MacCrimmon and Kwain, 1969) и формирования меристических признаков (Lindsey, 1958), но о ее влиянии на рост известно немного.

Эйслер (Eisler, 1957) отмечал, что чавыча, содержащаяся предвари-

тельно в темноте, росла лучше, чем чавыча, содержащаяся ранее на свету, а искусственный свет привлекал мальков трески. В 12-недельном опыте Эйслер выращивал молодь чавычи при четырех различных значениях силы света флуоресцентной лампы (0,02, 88, 116 и 157 св.; длина волны 3350—6000 Å; фотопериод не указан), рацион состоял из сырой говяжьей печени. Существенное замедление роста наблюдалось только при самой низкой освещенности (в «темноте»): вес составлял всего 68% веса, достигнутого при всех остальных значениях освещенности на «свету». Эйслер пришел к заключению, что интенсивное освещение стимулирует рост; при этом он, очевидно, не задумывался о том, что слабое освещение, возможно, тормозит рост.

Куэйн (Kwain, 1975) подверг искусственно выведенную радужную форель воздействию трех уровней освещенности — 0,2, 2 и 20 лк (при каждом из двух значений температуры: 3 и 10°С). При обеих температурах статистически значимое снижение темпа роста было отмечено лишь при самой низкой освещенности. Между данными, полученными при освещенностях 2 и 20 лк, статистически значимых различий не обнаружено. Согласно результатам наблюдений форель, которую выращивали при освещенности 0,2 лк; была менее подвижна и активна в поисках пищи, чем при более высоких значениях освещенности. Если причиной этого, как предполагалось, было ухудшение зрительного восприятия, то саму по себе освещенность как фактор, непосредственно воздействующий на рост, можно не принимать во внимание.

## В. СОЛЕННОСТЬ

Рыбы регулируют ионный состав плазмы крови таким образом, что внутреннее осмотическое давление жидкостей их тела эквивалентно солености примерно 10‰, отклонения могут составлять  $\pm 2\%$  и зависят от толерантности, регуляторной способности и солености окружающей среды (Holmes and Donaldson, 1969). Поддержание внутреннего равновесия в пресной воде, где происходят потеря ионов и чрезмерное обводнение тела, связано с деятельностью гормона пролактина, контролирующего перенос ионов через мембраны и функционирование почек (Veig, 1975). Рыбы выделяют сильно разбавленную мочу; сопутствующая потеря солей невелика и возмещается за счет солей, поступающих с пищей. Собственно пресноводные рыбы стеногалинны (здесь они сокращенно обозначаются Fr — St) и в полносоленой морской воде быстро погибают.

В море, где проблема ионной регуляции носит противоположный характер, рыбы выживают, потребляя соленую воду, выделяя хлориды (главным образом через жабры) и выводя изотоническую мочу. Активность пролактина подавлена; в изобилующих митохондриями жаберных клетках высоко содержание АТФаз, обеспечивающих мембранный транспорт ионов натрия и калия. Большинство морских рыб не переносят неограниченно долгого пребывания в солоноватых эстуарных водах и, следовательно, тоже являются стеногалинными (солонководные стеногалинные рыбы обозначаются как Sa — St). Однако некоторые морские виды высокотолерантны; при малой воде (во время «пресноводной» фазы приливного цикла) они остаются в эстуариях и даже заплывают

вверх по течению рек. Интересно отметить, что два вида хищных морских окуней рода *Dicentrarchus* использовались в пресноводных водохранилищах для истребления чрезмерно многочисленной молоди рыб (Chervinski, 1975). Такие толерантные виды обозначаются как солоноводные эвригалинные (Sa — Eu).

Некоторые пресноводные рыбы (например, многие лососевые) начинают жизненный цикл в пресной воде, впоследствии они подвергаются трансформации (смолификации) при скате в море либо на стадии малька (некоторые виды *Oncorhynchus*), либо на стадии покатника (смолта) (некоторые виды *Oncorhynchus* и виды рода *Salmo*). Такие рыбы превращаются из пресноводных стеногалинных в солоноводных эвригалинных и называются здесь проходными эвригалинными (анадромные эвригалинные An — Eu).

Некоторые виды (очевидно, пресноводного происхождения\*) встречаются при самых различных значениях солености, даже во внутренних морях, где в результате испарения соленость может достигать 60‰ и более. Такие эвригалинные рыбы обозначены Fr/Sa — Eu.

Из-за необходимости регулирования ионного состава внутренней среды (хотя, в некоторых солоноватых природных водах возможность осмотического равновесия маловероятна) соленость следует рассматривать как Маскирующий Фактор, постоянно требующий некоторых затрат энергии, связанных с активным транспортом ионов и необходимостью поддержания гомеостаза.

Работы по влиянию солености на рост рыб разрозненны, отчасти противоречат друг другу, в них часто отсутствуют сведения об ионном составе внутренней среды. Некоторые показатели толерантности по отношению к солености иногда приводятся, но способность к регулированию ионного состава почти никогда не устанавливается. Эти вспомогательные данные несущественны для установления основных зависимостей роста от солености. В то же время изменчивость зарегистрированных ростовых реакций на соленость свидетельствует о том, что во многих случаях рыбы находились в разном физиологическом состоянии и, следовательно, наблюдаемую изменчивость объяснить невозможно. Поскольку, как уже отмечалось, на рост влияют температура как Контролирующий Фактор, фотопериод как Направляющий Фактор, а также предварительные условия содержания рыбы при каких-то промежуточных соленостях (акклимация), существует необходимость всестороннего систематического изучения и этого внешнего фактора. Как и для двух предыдущих факторов, сначала рассмотрим влияние солености на  $G_{max}$ .

### 1. Максимальный темп роста ( $G_{max}$ ) и соленость

Влияние солености на темп роста при обилии пищи ( $R_{max}$ ) изучалось на самых разнообразных видах рыб. Особое внимание уделялось проходным рыбам из-за их способности превращаться из пресноводных в солоноводные, а также из-за их пригодности для аквакультуры. То же самое относится по крайней мере к одному катадромному виду — кефали-

\* Или первоначально населявшие морские воды и лишь затем проникшие в пресноводные водоемы (например, *Tilapia*; Chervinski 1961).

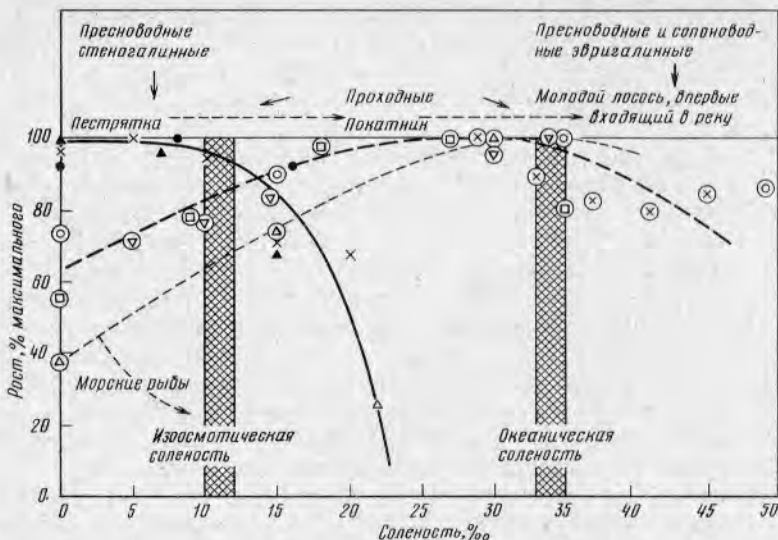


Рис. 13. Влияние солености на рост различных рыб; последний выражен в процентах максимального темпа роста, определенного для каждого вида. Данные и ссылки на источники приведены в табл. II. Сплошная линия относится к стеногалинным пресноводным рыбам и к предпокатным стадиям лососей (виды: *P. reticulata*, *O. kisutch*, *S. salar*). Жирная пунктирная линия, а также все обведенные кружками точки относятся к населяющим пресноводные и солоноводные местообитания эвригалинным рыбам, включая послепокатные стадии проходных лососевых (молодые лососи, впервые входящие в реку) (виды: *S. maculatus*, *T. mossambica*, *T. maculatus*, *P. dentatus*, *B. icistia*). Светлая пунктирная линия относится к эстуарным видам, а также указывает направление возможного сдвига зависимости при переходе к истинно морским стеногалинным видам

лобану (De Silva and Perera, 1976). В других работах внимание было сосредоточено на способности эстуарных и эвригалинных рыб пресноводного происхождения расти в соленой воде (причем в широком диапазоне значений солености). Число тщательно выполненных исследований такого рода невелико, а из-за экологического разнообразия изученных видов общая картина оказалась несколько расплывчатой. Судя по данным табл. II, для каждого отдельного вида значения солености, при которых наблюдается наибольший темп роста, группируются либо около нуля (пресная вода), либо около  $10 \pm 2\text{‰}$ , либо около 28—35‰. Такая группировка примерно соответствует трем экологически различным группам видов: пресноводным стеногалинным, проходным, эвригалинным и собственно морским (рис. 13). При избыточном кормлении кефали-лобана *Mugil cephalus* наибольший темп роста наблюдался при солености 20‰, а максимум эффективности конвертирования — при 10‰; соленость оказывает влияние и на величину максимального рациона (De Silva and Perera, 1976).

В группу пресноводных рыб входят также предпокатные стадии проходных видов (например, *Salmo salar*). В изоосмотическом диапазоне соленость, возможно, оказывает на рост некоторое положительное

влияние, но при превышении изоосмотических концентраций солей  $G_{max}$  резко понижается, а соленость, равная приблизительно 15‰ может оказаться даже летальной (например, *Carassius auratus*) как по чисто осмотическим причинам, так и из-за нарушения ионного баланса. Такие эвригалинные рыбы, как *Syrniodon macularius*, могут сравнительно хорошо расти при любой солености в диапазоне от 0 до 55‰; в этом отношении им мало чем уступает *Tilapia mossambica*. По данным Червинского (Chervinski, 1961), при 18‰ *Tilapia nilotica* обычно росла так же хорошо, как и в пресной воде (средний  $G_{max} = 2,4\%$  веса тела в сутки; вес 25 г; температура  $24 \pm 3^\circ\text{C}$ ), и адаптировалась к солености по крайней мере 50‰. Сведений о минимальной солености, при которой еще возможен рост чисто морских рыб, в литературе найти не удалось; вид кривой зависимости темпа роста *Paralichthys dentatus* от солености при  $20^\circ\text{C}$  позволяет предположить, что при низких соленостях рост резко замедляется (см. рис. 13).

Во время смолтификации у лососевых рыб происходит физиологический сдвиг: они начинают выдерживать сравнительно высокую соленость и быстро расти. Судя по всему, такая повышенная способность к росту вообще характерна для морского периода жизни независимо от обилия пищи. Это подтверждается результатами садкового выращивания рыб в море (Falk, 1968; Novotny, 1975). Приведенные выше общие соображения, однако, не учитывают сопутствующего влияния повышенной температуры, которое в случае *Syrniodon macularius* делает наиболее благоприятной для быстрого роста высокую соленость, а в случае *Trinectes maculatus* — наоборот, низкую (табл. II). У этого вида высокая температура обычно способствует быстрому росту только в пресной воде. Этим, видимо, объясняется высокое межвидовое разнообразие, которое характерно для реакций рыб на соленость.

## 2. Ограниченные рационы и соленость

Изучая отдельно влияние солености и поступающего с пищей хлористого натрия на рост пестряток благородного лосося при  $10^\circ\text{C}$ , Шоу с сотрудниками (Shaw et al., 1975 a, b) использовал при кормлении рыб весом 40—60 г рационы, составлявшие от 0 до 3% веса тела в сутки. Вопреки ожиданию, при избранных для опыта значениях соленостей (0, 10 и 20‰) никаких неблагоприятных последствий резко возраставшего поступления соли с пищей не наблюдалось (Basulto, 1976; Zaugg and McLain, 1969). Возможно, естественный темп потрeбления соленой воды (5—13% веса тела в сутки; Shehadeh and Gordon, 1969) отражает такую высокоразвитую способность к выведению ионов. При соленостях свыше 22‰ у благородного лосося независимо от возраста и размеров тела наблюдалось некоторое снижение толерантности, а при 30‰ некоторые рыбы погибали (в мае и июне). Вплоть до значения 20‰ сколь-нибудь существенного влияния солености на GR-кривую обнаружить не удавалось. При 30‰ кривая оказалась смещенной вправо по оси абсцисс (рис. 14), что соответствует возрастанию величины поддерживающего рациона с 1,3% веса тела в сутки (в пресной воде) до 3% (в соленой воде). При всех величинах рационов в соленой воде эффективность

Таблица II. Темп роста ( $G_{max}$ ) рыб разных видов, получавших максимальный рацион, при различных

Вид	Тип	Начальный размер		Акклимация к солености		Температура опыта, °C	Продолжительность опыта, сут
		см	г	" ‰	сутки		
1. <i>Poecilia reticulata</i>	Fr—St	0,7	—	0	—	24	40
2. <i>Carassius auratus</i>	Fr—St	8,4	12,1	0	—	20	70
3. <i>Oncorhynchus kisutch</i>	An—Eu	3,6	0,47	0	—	10	70
4. <i>Oncorhynchus kisutch</i>	An—Eu	4,2	1,01	9	2	10	70
5. <i>Salmo salar</i>	An—Eu	10,7	15	0—22	—	8—4*	126
6. <i>Oncorhynchus kisutch</i>	An—Eu	3,0	1,0	0,25	1	10	32
7. <i>Oncorhynchus kisutch</i>	An—Eu	6,0	—	0,25	1	10	32
8. <i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	An—Eu	—	0,5	0—24	80	11	70
9. <i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	An—Eu	—	0,8	5—25	66	12	28
10. <i>Salmo salar</i>	An—Eu	—	40	0—20	21	10	56
11. <i>Oncorhynchus keta</i>	An—Eu	—	0,35	0—28	7	15	35
12. <i>Morone saxatilis</i>	An—Eu	Мальки*		0,2—4,8	5+	(18)**	7
13. <i>Mugil cephalus</i>	Ca—Eu	—	0,2	<20*	—	25	360
14. <i>Cyprinodon macularius</i>	Fr/Sa—Eu	0,8	0,02	0—55*	70	30	84
15. <i>Cyprinodon macularius</i>	Fr/Sa—Eu	0,8	0,02	0—55*	70	15	84
16. <i>Tilapia mossambica</i>	Fr/Sa—Eu	—	0,22	0—35	2	25*	56
17. <i>Trinectes maculatus</i>	Fr/Sa—Eu	3,5	0,7	0—30	4	15	7—14
18. <i>Trinectes maculatus</i>	Fr/Sa—Eu	3,5	0,7	0—30	4	35	7—14
19. <i>Paralichthys dentatus</i>	Sa—Eu	—	0,02	25—35	—*	20	4—7
20. <i>Paralichthys dentatus</i>	Sa—Eu	—	0,02	25—35	—	30	4—7
21. <i>Anisotremus davidsoni</i>	Sa—Eu	—	1,5	29—45	14	25	14
22. <i>Bairdiella icistia</i>	Sa—Eu	—	5,0	29—45	14	25	14

\* В большинстве случаев рост характеризуется показателем удельной скорости роста (в весовых единицах в сутки), но в некоторых — конечной длиной (указана в столбце «Примечания»). Указаны выбранные диапазоны значений солености, а конкретное значение обозначено верхним индексом, заключенным в круглые скобки. Каждый вид отнесен к тому или иному экологическому типу с помощью следующих сокращений: Fr — пресноводный; Sa — солоноводный; An — анадромный; Ca — катадромный; St — стеногадиный; Eu — эвригадиный. Рыбы, которые обычно встречаются в пресной воде, но часто попадают также и в соленой, обозначены как Fr/Sa—Eu.

Темп роста в различных интервалах солености, ‰						Примечания	Источник
0	1—6	7—12	13—18	19—35	35+		
1,25*	—	<u>1,35<sup>(6)</sup></u>	1,25 <sup>(16)</sup>	—	—	1.* Длина (в см) по истечении 40 сут, оцененная путем интерполяции	Gibson and Hirst, 1955
—	+ <sup>(6)</sup>	—	Летальный исход <sup>(15)</sup>	—	—	2. Небольшой прирост по истечении 35 сут в пресной воде; по истечении 70 сут — прирост отсутствовал	Canagaratnam, 1959
1,65	<u>1,90<sup>(6)</sup></u>	<u>2,41<sup>(12)</sup></u>	—	—	—	3. Рацион всех рыб составлял 10% веса тела в сутки; акклимации не было	Canagaratnam, 1959
1,13	—	—	<u>1,58<sup>(18)</sup></u>	—	—	4. Начальный вес удвоился	Canagaratnam, 1959
<u>0,23</u>	—	<u>0,22<sup>(3)</sup></u>	<u>0,16<sup>(15)</sup></u>	<u>0,16<sup>(15)</sup></u>	—	5.* Сезонные изменения (не контролировались), декабрь — апрель	Saunders and Henderson, 1969
1,60	<u>1,65<sup>(5)</sup></u>	<u>1,55<sup>(10)</sup></u>	<u>1,15<sup>(15)</sup></u>	<u>1,10<sup>(20)</sup></u>	—	6. Опыты проводили в августе — сентябре (предпочтительнее)	Otto, 1971
0,12	<u>0,55<sup>(5)</sup></u>	<u>0,60<sup>(10)</sup></u>	<u>0,10<sup>(15)</sup></u>	<u>0,10<sup>(20)</sup></u>	—	7. Опыты проводили в январе — феврале на более крупных рыбах (покатники)	Otto, 1971
2,7	—	—	<u>2,6<sup>(17)</sup></u>	<u>2,2<sup>(33)</sup></u>	—	8. Рыб постепенно акклиматизировали к возраставшей солености	Kepshire and McNeil, 1972
—	—	—	<u>3,0<sup>(18)</sup></u>	<u>2,4<sup>(33)</sup></u>	—	9. Несмотря на акклимацию, темп роста в полносоленой морской воде уменьшился	Kepshire and McNeil, 1972
0,7	—	<u>0,5<sup>(10)</sup></u>	—	<u>0,5<sup>(20)</sup></u>	—	10. Существенных различий в темпе роста не обнаружено (октябрь — ноябрь)	Shaw et al., 1975b
5,7	—	—	—	<u>5,9<sup>(25)</sup></u>	—	11. Различия в темпе роста несущественны	Shelbourn, 1976
—	<u>9,6<sup>(6)</sup></u>	<u>10,7<sup>(12)</sup></u>	—	<u>9,4<sup>(20)</sup></u>	—	12.* Мальки в возрасте от 5 до 63 сут; ** три оптимальных температуры: 12, 18 и 24 °C	Otwell and Merriner, 1975
4	—	<u>4<sup>(10)</sup></u>	<u>5<sup>(20)</sup></u>	<u>0,3<sup>(30)</sup></u>	—	13.* Отловлены в прибрежных лагунах; наибольшая эффективность конвертирования — при 10°	De Silva and Perera, 1976
1,51**	—	—	<u>1,86<sup>(15)</sup></u>	<u>2,06<sup>(35)</sup></u>	<u>1,78<sup>(55)</sup></u>	14.* Маточное стадо акклиматизировано; ** конечная длина	Kinne, 1960
1,55*	—	—	<u>1,30<sup>(15)</sup></u>	<u>1,02<sup>(35)</sup></u>	—	15. Самый быстрый рост происходил в пресной воде при низкой температуре (15 °C); * конечная длина	Kinne, 1960
2,24	—	<u>3,17<sup>(3)</sup></u>	<u>3,96<sup>(18)</sup></u>	<u>4,06<sup>(27)</sup></u>	<u>3,23<sup>(55)</sup></u>	16.* Предположительно комнатная температура (какая именно — не указано)	Canagaratnam, 1966
0,53	—	—	<u>1,03<sup>(15)</sup></u>	<u>1,40<sup>(30)</sup></u>	—	17. Каждый опыт проводился всего на трех рыбах (в большинстве случаев)	Peters and Boyd, 1972
<u>3,14</u>	—	—	<u>2,59<sup>(15)</sup></u>	<u>2,09<sup>(30)</sup></u>	—	18. В пресной воде значительное влияние оказывает температура	Peters and Boyd, 1972
—	<u>7,5**<sup>(5)</sup></u>	<u>8,0<sup>(10)</sup></u>	<u>8,7<sup>(15)</sup></u>	<u>10<sup>(30)</sup></u>	<u>10,5<sup>(35)</sup></u>	19.* Содержались рыбы на ранних мальковых стадиях; ** получено путем интерполяции	Peters, 1971
—	<u>12,8*<sup>(5)</sup></u>	<u>14,8<sup>(10)</sup></u>	<u>15,2<sup>(15)</sup></u>	<u>17,4<sup>(30)</sup></u>	<u>18,2<sup>(35)</sup></u>	20.* Все значения получены путем интерполяции по графикам	Peters, 1971
—	—	—	—	<u>2,2<sup>(33)*</sup></u>	<u>1,2<sup>(45)</sup></u>	21.* Опыты ставили при пяти значениях солености от 29 до 45‰	Brocksen and Cole, 1972
—	—	—	—	<u>3,7<sup>(29)</sup></u>	<u>3,0<sup>(45)</sup></u>	22.* То же	Brocksen and Cole, 1972

Поскольку начальные размеры, фаза акклимации, температура и продолжительность опыта сильно варьируют от вида к виду и у рыб одного и того же вида связаны между собой, лучше всего сравнивать относительное влияние солености на рост (см. рис. 13). Максимальное для каждого из видов значение темпа роста (или конечной длины) подчеркнуто. Виды расположены в «экологическом» порядке — от пресноводных к морским. Звездочки отсылают к столбцу «Примечания».

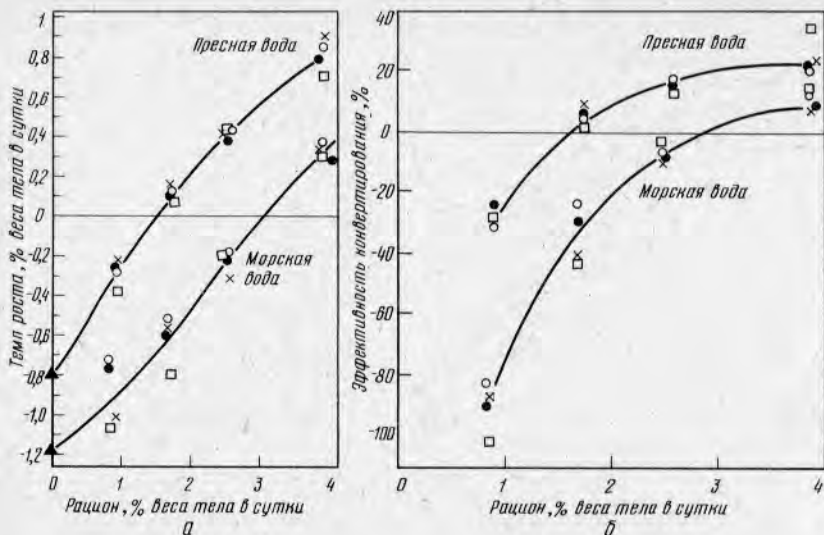


Рис. 14. (а) Кривые зависимости темпа роста от величины рациона ( $GR$ -кривые) для пестряток благородного лосося, выращиваемых в пресной и морской воде (30‰) при  $10^{\circ}C$ . (б) Производные кривые валовой эффективности конвертирования ( $K$ ) (Shaw et al., 1975а)

конвертирования значительно снижалась. Вид зависимости заставляет предположить, что самый обильный из предлагавшихся рационов был ближе к  $R_{opt}$ , чем к  $R_{max}$ . Величина  $R_{max}$  и, следовательно,  $G_{max}$  не была определена; тем не менее темп роста в пресной воде все же оказался сравнимым с  $G_{max}$  нерки того же веса при той же температуре (Brett, 1974).

В противоположность этим данным Смит и Торп (Smith and Thorpe, 1976) обнаружили значительное возрастание темпа роста сеголетков радужной форели *Salmo gairdneri* (весом более 40 г), акклиматизированных в соленой воде при  $12^{\circ}C$ . Этот вывод был сделан на основании сравнения полученных результатов с данными контрольного опыта в пресной воде (при той же температуре).

Быстрый рост наблюдался только в конце лета после превращения пестрятки в покатника, причем при максимальном рационе; при ограниченных же рационах скорость роста не увеличивалась. Детальное исследование показало, что причиной увеличения темпа роста форели в соленой воде было усиление способности к накоплению ассимилированного азота, а не увеличение потребления пищи.

Прогрессирующее осолонение озера Солтон — Си\* (до 37‰)\* навело Броксена и Коула (Brocksen and Cole, 1972) на мысль изучить влияние солености на темп роста двух интродуцированных в озеро рыб (объектов

\* Южная Калифорния. — Прим. перев.

\*\* Ожидалось, что к 1975 г. соленость достигнет 40‰, что соответствует темпу осолонения 1‰ в год.

спортивного рыболовства — *Bairdiella icistia* и *Anisotremus davidsoni*). В опыте рыб каждого вида содержали при 25°C при пяти значениях солености (от 29 до 45‰) и при пяти величинах рационов (от 1 до 10% веса тела в сутки). Рыбы обоих видов лучше всего росли при соленостях, меньших зарегистрированных в то время в озере (см. табл. II); анисотремусу, однако, при всех соленостях требовались особенно высокие поддерживающие рационы (в среднем 7,4% от веса тела в сутки), что неизбежно должно было отразиться на результатах его акклиматизации. У *Bairdiella* обнаружена определенная взаимосвязь между рационом и соленостью: при высоких рационах соленость 37‰ была наименее благоприятной, а при низких — наиболее благоприятной для роста.

Петерс (Peters, 1971), а также Петерс и Бойд (Peters and Boyd, 1972) использовали ограниченные рационы в опытах по изучению совместного влияния температуры, солености и обеспеченности пищей на рост молоди морского языка *Trinectes maculatus*. Анализ результатов, полученных при промежуточной температуре (20°C), показывает, что по мере увеличения солености наклон *GR*-кривой возрастает, так что, хотя *GR*-кривые, соответствующие различным соленостям, пересекают ось абсцисс примерно в одной и той же точке, соответствующей приблизительно одинаковым поддерживающим рационам, при кормлении *ad libitum* возрастание солености приводило к увеличению  $G_{max}$ . При 15°C особи *Trinectes maculatus* при голодании в пресной воде теряли вес быстрее, чем в соленой, а при 35°C все обстояло наоборот.

Все эти примеры необходимы для того, чтобы проиллюстрировать сложность и многообразие зависимостей темпов роста от солености воды. Для объяснения этого факта потребуются, видимо, тщательный физиологический анализ. Интересно отметить, что в естественных условиях изученные виды камбалообразных чаще всего встречаются при тех соленостях, при которых они быстрее всего растут (Peters, 1971).

Можно сделать вывод, что, за возможным исключением покатных стадий лососевых, данных о сколько-нибудь значительном ускорении роста в изоосмотических условиях нет (случай полного соответствия ионного состава воды таковому внутренней среды организма не изучался). Судя по всему, у рыб, приспособленных к обитанию в пресной воде, заметное снижение  $G_{max}$  с возрастанием солености является следствием значительного увеличения  $R_{mainl}$ . По мере приближения к пределу галотолерантности регуляция становится все менее эффективной,  $R_{max}$  уменьшается до уровня  $R_{mainl}$  и рост прекращается.

## Г. КИСЛОРОД

Во время кормления, а также в течение нескольких последующих часов скорость обмена рыбы увеличивается (см. главу 4). Некоторые исследователи пришли к заключению, что при максимальных рационах повышенная потребность в кислороде может достигать значений, соответствующих скорости активного обмена (Paloheimo and Dickie, 1966). В природе, где ежедневные столкновения хищника с жертвой могут вызывать многочисленные вспышки активности, это, возможно, и так, но в лабораторных условиях максимальные затраты на пищевой обмен,

по-видимому, превосходят стандартный обмен не более чем в 2 или 3 раза (т. е. составляют около  $1/3$  активного обмена). Суммарное суточное увеличение потребления кислорода прямо зависит от количества поглощенной пищи; как и при любой другой активности, с возрастанием нагрузки увеличиваются и энергозатраты (см. главу 4). Один из компонентов обмена у рыб, а именно специфическое динамическое действие, часто оставался вне поля зрения ученых (Warren, 1971; Beamish, 1974). Несмотря на сложность цепочки последовательных стадий переработки пищи (переваривание — всасывание — трансформация), можно показать, что содержащийся в окружающей среде кислород действует как Лимитирующий Фактор, резко тормозящий рост и уменьшающий эффективность конвертирования пищи, когда его концентрация становится ниже критического уровня, который, как правило, значительно меньше равновесной концентрации. Однако лишать кислород других функций нельзя. Можно предположить, что пониженная концентрация кислорода действует как сигнал (Направляющий Фактор) к ухудшению аппетита или, скорее, к какому-либо связанному с аппетитом изменению, вызываемому недостатком кислорода, поскольку существование у рыб кислородных рецепторов еще предстоит подтвердить.

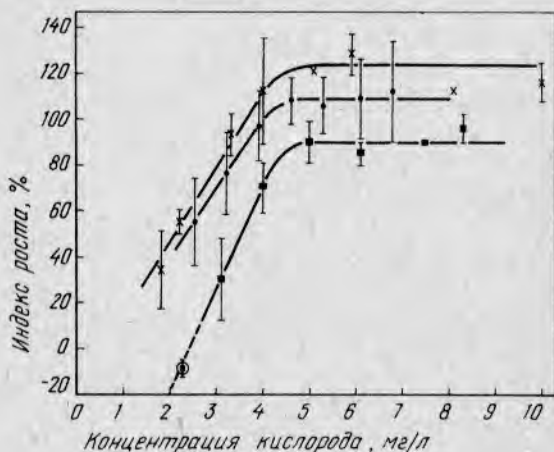
## 1. Максимальный темп роста ( $G_{max}$ ) и кислород

Несмотря на то что работ по изучению влияния обеспеченности кислородом на темп роста рыб выполнено много, они очень значительно различаются по продолжительности опытов, размерам тела и выживаемости рыб, по составу корма, температуре и степени точности поддержания заданных концентраций кислорода в воде. В связи с этим свести все имеющиеся данные в систематические таблицы таким образом, чтобы их можно было сравнивать, трудно (см. Brungs, 1971; Swift, 1963, 1964; Doudoroff and Shumway, 1967, 1970; Warren, 1971; Ebeling and Alpert, 1966; Davison et al., 1959). Работы на поздних зародышевых и ранних личиночных стадиях рыб, приступающих к внешнему питанию, осложняются сменой фаз развития в течение опыта, а также становлением нормальных пищевых реакций. Кроме того, в тех случаях, когда для определения приростов могут быть использованы только данные о размерах выживших рыб, возникает систематическая ошибка. Личиночные стадии обладают, по-видимому, несколько повышенной по сравнению с мальковыми стадиями чувствительностью к недостатку кислорода (Carlson and Siefert, 1974; Carlson et al., 1974).

По материалам трех обстоятельных работ, выполненных на молодых различных рыб, оказалось возможным определить средние значения и дисперсии использованных в каждом случае «индексов роста» (Chiba, 1966; Stewart et al., 1967; Herrmann et al., 1962) путем группировки данных, отражающих рост, по интервалам концентраций\*  $O_2$  (ширина интервала 0,5 мг/л); затем результаты были нанесены на график, при

\* Поскольку рыбы обладают высокоразвитой способностью извлекать кислород из воды, концентрация является более точным показателем обеспеченности кислородом, чем степень насыщения.

Рис. 15. Зависимость темпа роста, выраженного с помощью «индекса роста» (в %) от концентрации кислорода. Пределы  $\pm 1SD$ . Данные относятся к *Micropterus salmoides* (26°C; 2,5—4,5 г; верхняя кривая) (Stewart et al., 1967); *Cyprinus carpio* (22°C; 0,5—3,4 г; средняя кривая) (Chiba, 1966); *Oncorhynchus kisutch* (20°C; 2—6 г; нижняя кривая) (Herrmann et al., 1962) (при концентрации соответствующей точке, обведенной кружком, наблюдался значительный отход). Взаимное расположение графиков для отдельных видов по вертикали не несет никакой смысловой нагрузки. Линии проведены в соответствии с интерпретацией, данной в тексте



этом по оси ординат откладывали среднее для каждого интервала значение  $G_{max}$ , а по оси абсцисс — среднее для того же интервала значение концентрации  $O_2$  (рис. 15). В тех случаях, когда в данный интервал попадали только две точки, в качестве интервальной оценки  $G_{max}$  брали его крайние значения. Несмотря на то что каждому среднему соответствует значительный разброс (отчасти из-за непостоянства концентрации  $O_2$  в опытах), очевидно, что концентрация кислорода, близкая к 5 мг/л, является для роста критической, а при дальнейшем ее снижении происходит прямо пропорциональное этому снижению убывание  $G_{max}$  (снижение концентрации  $O_2$  на 1 мг/л приводит к уменьшению темпа роста на 30%). Анализ таких зависимостей этим не ограничивается. Никто из работавших с этим материалом исследователей не подвергал сомнению виды такого рода кривых зависимости темпа роста от концентрации кислорода на восходящем участке. На рис. 15 правые ветви кривых изображены выходящими на плато правее переходной критической зоны, что отражает полную независимость роста от содержания кислорода в воде, если она превышает 5 мг/л (как в случаях простого лимитирования). Данные, относящиеся к большеротому американскому окуню (Stewart et al., 1967; Herrmann et al., 1962; Doudoroff and Shumway, 1970), интерпретируются следующим образом: темп роста возрастает до максимума (примерно при 8 мг/л — 100% насыщения), а при концентрациях, значительно превосходящих этот уровень (например, 17 мг/л при 26°C — 212% насыщения), значительно снижается. Известно, что избыточные концентрации кислорода могут быть даже летальными (Hubbs, 1930). Тем не менее при концентрациях  $O_2$  выше критического уровня (5 мг/л) выборки были так малы, а дисперсия темпов роста столь значительна, что достаточных оснований для того, чтобы отвергнуть предлагаемую

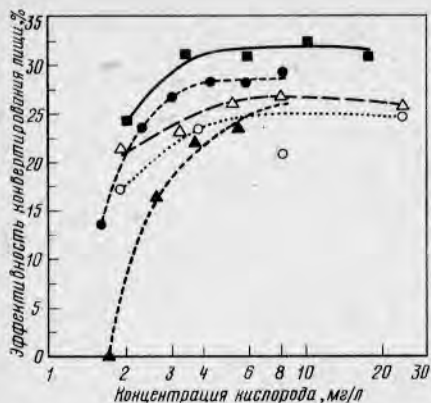


Рис. 16. Зависимость эффективности конвертирования пищи от концентрации кислорода. Графики построены по результатам различных опытов на *Micropterus salmoides* при 26°C. (Stewart et al., 1967)

Наличие на графиках отчетливо выраженного плато, подтверждающее предствление о кислороде как Лимитирующем Факторе, хорошо заметно на графиках аналогичных зависимостей для эффективности конвертирования (рис. 16). Значения, полученные при концентрациях  $O_2$  свыше 5 мг/л, соответствуют высокой эффективности конвертирования, которой обычно сопровождается быстрый рост молодых рыб, получающих полноценный корм. Результаты опытов, поставленных Адельманом и Смитом (Adelman and Smith, 1970) на нескольких неполовозрелых щуках *Esox lucius*, укладываются в ту же схему, что и данные по трем другим видам, представленные на рис. 15. Данные о снижении потребления пищи и эффективности ее конвертирования позволяют предположить, что для щуки критическое значение концентраций кислорода в воде составляет 3—4 мг/л (при 19°C).

## 2. Ограниченные рационы и кислород

Поскольку рацион является основным фактором роста, любое его ограничение, очевидно, снижает темп;  $GR$ -кривая при этом становится усеченной. Как уже отмечалось, ограничение рациона сопровождается также снижением суточных затрат на обмен и, следовательно, уменьшением потребности в кислороде. Таким образом, можно ожидать, что значение критической концентрации кислорода также будет более низким. Фишер (Fisher, 1963) убедительно продемонстрировал это на сеголетках кижуча (рис. 17). При содержании рыб на ограниченном рационе, когда темп роста составлял приблизительно 0,4  $G_{max}$ , критическое содержание кислорода достигало от 3 до 4 мг/л. Если использовать в качестве «опорных» те точки, в которых, как полагал Фишер (1963), происходит изгиб кривых, соответствующих неограниченному и ограниченному рационам,

интерпретацию, нет. В поддержку ее можно привести тот факт, что для того чтобы концентрация кислорода действовала как Лимитирующий Фактор на сопутствующую скорость обмена, ее обычно приходится понизить до указанного критического уровня (приблизительно 5 мг/л (см. главу 4). Следует отметить, что в опыте пониженная концентрация кислорода поддерживается при неизменных значениях других контролируемых параметров среды. В естественных условиях и в выростных хозяйствах понижение содержания кислорода в воде чаще всего сопровождается повышением значений других параметров, например концентрации аммиака, мочевины и нитритов, которые обычно подавляют рост.

то, по-видимому, кривые, соответствующие промежуточным величинам ограниченного рациона, будут выглядеть так, как показано на рис. 17 (пунктирные линии).

При этом наблюдалось взаимодействие двух Лимитирующих Факторов: количества пищи и содержания кислорода, действующих последовательно. Положение плато, лежащих ниже  $G_{max}$ , определяется степенью ограничения рациона. При уменьшении концентрации кислорода темп роста начинает от нее зависеть и становится ниже того значения, которое при больших концентрациях определяется величиной ограниченного рациона (этой фазе кислородной зависимости темпа роста соответствуют лежащие левее и ниже плато нисходящие участки кривых, изображенных на рис. 17).

Описанное явление можно наблюдать при анализе роста сомикашки, выращиваемого при трех концентрациях кислорода и двух режимах кормления (Andrews et al., 1973). Создавшимся в опыте при 26,6°C степеням насыщения соответствуют следующие концентрации кислорода: 100% = 7,9 мг/л, 60% = 4,7 мг/л и 30% = 2,8 мг/л. При кормлении *ad libitum* ( $R_{max}$ ) наблюдалось существенное снижение темпа роста рыб при переходе к каждому последующему уровню концентрации  $O_2$ , чего и следовало ожидать при концентрациях, меньших критического уровня 5 мг/л (результаты:  $G=3,1\%$  веса тела в сутки при концентрации  $O_2$  7,9 мг/л, 2,7% при 4,7 мг/л и 1,8% при 2,8 мг/л). При содержании рыб на фиксированном рационе (3% веса тела в сутки) существенной разницы между темпами роста при двух концентрациях  $O_2$  обнаружено не было (средний  $G=1,8\%$  веса тела в сутки); лишь при концентрации 2,8 мг/л рост замедляется ( $G=1,3\%$  веса тела в сутки). Таким образом, при ограниченном рационе лимитирующее влияние пониженного содержания кислорода оказалось смещенным в область более низких концентраций.

### 3. Переменное содержание кислорода и рост

В естественных условиях суточные колебания содержания кислорода в воде весьма обычны и часто связаны со световым циклом изменения интенсивности фотосинтеза. Стюарт с сотрудниками (Stewart et al., 1967) подвергал большеротого американского окуня попеременному воздействию низких (2—4 мг/л) и более высоких (4—8 мг/л) concentra-

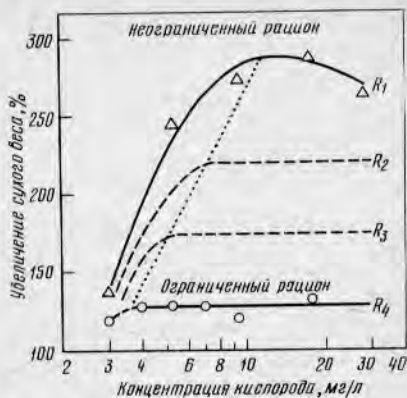


Рис. 17. Зависимость темпа роста кижуча *Oncorhynchus kisutch* от концентрации кислорода при неограниченном ( $R_1$ ) и ограниченном ( $R_4$ ) рационах. (Fisher, 1963; Doudoroff and Shumway, 1967). Построена вспомогательная точечная линия, соединяющая точки изгиба кривых, соответствующих  $R_1$  и  $R_4$ . Пунктирными линиями изображены графики предполагаемых зависимостей темпа роста от концентрации кислорода при промежуточных по величине ограниченных рационах ( $R_2$  и  $R_3$ ).

ций кислорода и показал, что рост при этом заметно замедлялся. Темп роста снижался значительно, чем когда рыбу содержали при средней концентрации  $O_2$ ; тем самым было продемонстрировано отрицательное влияние низкого (ниже критического уровня) содержания кислорода в воде. В том случае, когда пределы колебаний лежали ниже критического значения (например, 1,8—3,7 мг/л), темп роста составлял лишь 32% от среднего суточного содержания  $O_2$ .

Уитуорт (Whitworth, 1968) продемонстрировал сходное ингибирующее влияние переменного содержания кислорода на рост гольца *Salvelinus fontinalis*. Когда рыб подвергали воздействию колеблющихся концентраций  $O_2$  (понижавшихся с 10,6 до 5,3 или до 3,6 мг/л) они теряли вес, и по истечении 49 сут он составлял приблизительно 75% веса рыб контрольной группы, содержащихся при исходной концентрации  $O_2$  (10,6 мг/л). Суточные колебания содержания кислорода от 3 до 9,5 или до 18 мг/л привели почти к такому же замедлению роста сеголетков кижуча; темп роста примерно соответствовал ожидаемому при фиксированном содержании кислорода: соответственно 3,5 и 3,9 мг/л (Fisher, 1963).

Из этих немногочисленных, но интересных работ по влиянию переменного содержания  $O_2$  на рост рыб становится ясно, что высокие концентрации кислорода (выше уровня насыщения на воздухе) не в состоянии компенсировать ущерб, причиняемый рыбам в периоды его низкой концентрации. Более того, воздействия низких (ниже критического уровня) концентраций  $O_2$  в течение лишь части суток (например, в течение 8—12 ч) достаточно, чтобы снизить темп роста до значений, сравнимых с теми, которые наблюдаются при постоянно низких концентрациях  $O_2$ . Все это происходит, несмотря на то, что кормление рыб осуществляется при высоком содержании  $O_2$ , т. е. налицо не просто увеличение и замедление темпа роста по мере изменения содержания кислорода, а весьма сильно выраженное последствие низких концентраций, проявляющееся затем и при более высоких концентрациях кислорода.

#### Д. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Влияние температуры на рост освещено в литературе значительно лучше, чем действие остальных абиотических факторов; второе место по числу исследований занимает содержание кислорода, а влияние света и солености изучено совершенно недостаточно. С учетом этого и была предпринята попытка представить различные схемы, по которым в зависимости от каждого из внешних факторов изменяются  $GR$ -кривые, а также выявлены закономерности сопутствующих изменений основного параметра  $G_{max}$  (рис. 18). Эти схемы и закономерности иллюстрируют постулированные Фраем (1947) «категории действия» (Факторы).

Для света ( $L$ ) указаны только результаты влияния статических фотопериодов, в то время как динамические состояния, соответствующие переменным фотопериодам, несомненно, важнее. Влияние экстремальных параметров светового режима проявляется следующим образом: в полной темноте происходит угнетение роста, а при круглосуточном

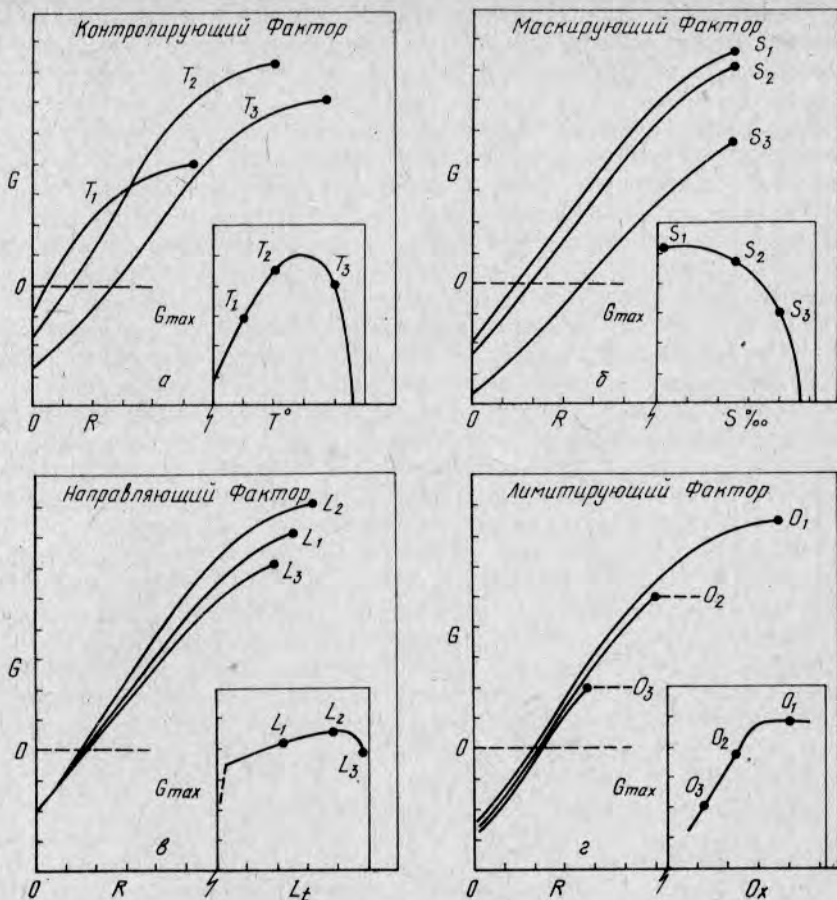


Рис. 18. Общая схема изменения вида  $GR$ -кривых в зависимости от абиотических факторов, иллюстрирующая влияние: (а) температуры ( $T^\circ$ ) — Контролирующего Фактора, (б) солености ( $S\%$ ) — Маскирующего Фактора, (в) света ( $L_t$ , статические фотопериоды) — Направляющего Фактора, и (г) содержания кислорода ( $O_x$ ) — Лимитирующего Фактора. На каждом рисунке  $GR$ -кривые показаны при трех значениях абиотического фактора: верхней конечной точкой каждой из кривых является точка, соответствующая  $G_{max}$ . На вставках показан ход изменения  $G_{max}$  по мере возрастания величины фактора от минимального до максимального значения (на рис. а, например, — по мере возрастания температуры в пределах термотолерантного интервала). Ход изменения  $R_{main}$  и  $G_{start}$  может быть прослежен по точкам пересечения кривых с линиями, соответствующими  $G_0$  (горизонтальная штриховая линия) и  $R_0$  (ось ординат). Кривые, где это возможно, построены по данным, приведенным в тексте; зависимость вида  $GR$ -кривых от продолжительности фиксированного фотопериода носит умозрительный характер и остается предположительной. Как удельная скорость роста ( $G$ ), так и рацион ( $R$ ) выражены в % веса тела в сутки [или в кал/(ккал·сут)]. Максимальные значения  $G$  и  $R$  у молодых рыб достигают соответственно 10 и 30% веса тела в сутки

освещении темп роста несколько меньше, чем при оптимальном фотопериоде. Раскин и Розенблум (Rasquin and Rosenbloom, 1954) отметили длительное стрессовое состояние у рыб, постоянно содержащихся в темноте.

В заключение можно отметить, что в зависимости от «категории» абиотического фактора (т. е. от того, как действует этот фактор)  $GR$ -кривые изменяются по одной из четырех четко различимых схем. Так, на рис. 18, а, где показано влияние температуры, действующей как Контролирующий Фактор,  $GR$ -кривая не только смещается вправо по мере возрастания  $R_{maint}$ , но и проподнимается, а затем, когда  $G_{max}$  минует температурный оптимум, опускается. На рис. 18, б, где показано влияние солености, действующей как Маскирующий Фактор и создающей на организм пресноводной рыбы дополнительную обменную нагрузку,  $GR$ -кривая также смещается вправо по мере увеличения  $R_{maint}$ , но оптимальной солености не существует;  $G_{max}$  быстро уменьшается, а вслед за ним опускается и вся кривая. На рис. 18, в, где показано влияние света, действующего как Направляющий Фактор, все  $GR$ -кривые выходят из одной точки, соответствующей  $G_{starv}$ ;  $R_{maint}$  почти не меняется, а в диапазоне значений продолжительности светового дня существует оптимум и соответствующая ему  $GR$ -кривая во всех точках находится на максимальном уровне. На рис. 18, г, где показано влияние кислорода, действующего как Лимитирующий Фактор,  $GR$ -кривые наложены одна на другую (для наглядности они изображены слегка разделенными) и усечены промежуточными горизонтальными линиями, что соответствует снижению интенсивности питания, вызываемому пониженными концентрациями кислорода.

#### IV. БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

##### А. РАЦИОН

##### 1. Количество ( $R_{max}$ )

До настоящего момента термин «максимальный темп роста» ( $G_{max}$ ), достигаемый при содержании рыб на максимальном рационе ( $R_{max}$ ) или даже несколько большем (т. е. при кормлении *ad libitum*), употреблялся в предположительном смысле. При ближайшем рассмотрении обнаруживается ряд факторов, связанных с частотой кормления и количеством корма, которые имеют определенное отношение к величине максимального суточного потребления пищи рыбами. К ним относятся: продолжительность кормления (время насыщения), индивидуальный объем разового потребления пищи (вместимость желудка), интервал между кормлениями и взаимодействие перечисленных факторов. Ко всему этому следует добавить влияние абиотических и биотических факторов, среди которых важнейшими являются температура и вес рыбы. На практике очень молодых рыб нередко почти непрерывно кормят тонко размолотыми кормовыми смесями, а по мере их роста переходят на кормление все более крупными гранулами через определенные интервалы.

Далее следует отметить, что принятый в настоящей главе теоретический подход к зависимости между ростом и питанием предполагает,

что первичная потребность в пище определяется необходимостью поддержания жизнедеятельности организма рыбы, а величина дополнительных потребностей диктуется потенциальной способностью к росту (на которую оказывает влияние гормон роста). Именно эти сопряженные потребности определяют способность к «добровольному» потреблению пищи, а не наоборот (т. е. неверно было бы считать, что аппетит определяет темп роста) (сравните с главой 3).

Как известно любому экспериментатору, при групповых опытах с различными режимами кормления сложность, возникающая при использовании ограниченных рационов, состоит совсем не в том, чтобы в течение суток скормить вполне определенное суммарное количество пищи, а в том, чтобы всем рыбам, входящим в состав опытной выборки, досталось корма поровну. Однако по мере приближения к  $R_{max}$  установить предельный уровень потребления пищи становится все труднее, так как он подвержен многочисленным влияниям, в число которых входят вкусовые качества, размеры, форма и движение пищевых частиц, а также наличие или отсутствие необычных звуковых или световых стимулов. При таком уровне суточного потребления пищи достаточно очень слабого воздействия, чтобы помешать рыбе питаться с максимальной интенсивностью.

Как было показано, рыбам многих видов, например *Trachurus japonicus* и *Salmo gairdneri* (Ishiwata, 1968), *Oncorhynchus nerka* (Brett, 1971a) и *Salmo trutta* весом 100 г и более (Elliott, 1975a) для достижения насыщения требуется около часа и более. Другие рыбы, такие, как *Fugu vermiculatus*, спинорог *Stephanolepis cirrhifer* (Ishiwata, 1968) и сравнительно мелкая *Salmo trutta* (примерно  $15 \pm 10$  г, Elliott, 1975a), насыщались за 15 мин или даже несколько быстрее. Показано, что влияние веса тела и температуры на время насыщения *Salmo trutta* весьма значительно (Elliott, 1975a), тогда как для *Oncorhynchus nerka* вес тела, по-видимому, не имел существенного значения (Brett, 1971a). Глубокие различия между этими пищевыми реакциями, вероятно, до некоторой степени связаны с методикой постановки опытов. Например, в опытах Эллиотта (1975a) отдельным особям кумжи скармливали по одному кормовому объекту (в определенном темпе), а в опытах Бретта (1971a) целую стайку нерок кормили гранулированным кормом «вразброс».

На максимальный объем потребляемой нерками пищи, напротив, значительное влияние оказывал вес тела независимо от установленного кормового режима (один раз или несколько раз в сутки); самые мелкие рыбы потребляли наибольшие относительные количества пищи (в % веса тела, рис. 19). Примерно такой же вывод следует из упоминавшихся выше рыбоводных кормовых таблиц. Как показал Эллиотт (1975a), для кумжи зависимость максимального количества потребляемой пищи от веса тела пропорциональна  $W^{0.75}$ . Полученное Като (Kato, 1970) для радужной форели более высокое значение показателя степени при весе  $W^{0.95}$  (в этом случае удельная величина максимального рациона почти не зависит от веса) противоречит более распространенному и хорошо обоснованному выводу о зависимости этой величины от веса, что подтверждается и рыбоводными кормовыми таблицами.

Наряду с влиянием веса на максимальное количество потребляемой

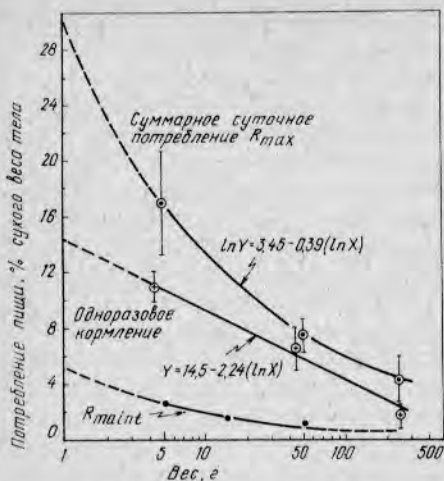


Рис. 19. Зависимость максимального потребления пищи неркой при 15°C при одноразовом и трехразовом в течение суток кормлении от сырого веса тела (логарифмическая шкала). Средние суммарные суточные объемы потребления ( $\pm 1SD$ ) показаны вместе с экстраполирующими кривыми, построенными по приведенным уравнениям (Brett, 1971a). Нижняя линия отражает изменения величин поддерживающих рационов ( $R_{maint}$ ). Расстояние между  $R_{max}$  и  $R_{maint}$  — это диапазон роста, суживающийся по мере увеличения веса тела

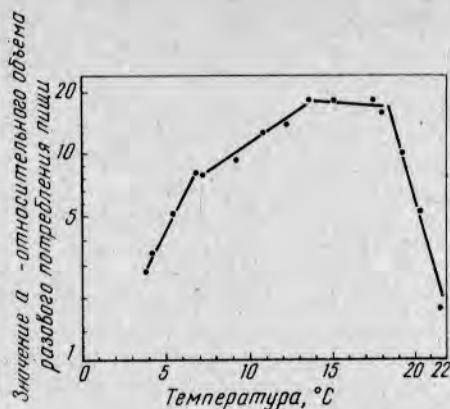


Рис. 20. Зависимость максимального объема разового потребления пищи кумжей от температуры. Зависимость выражена в величинах константы  $a$  из общего уравнения  $Q = aW^b$ , связывающего объем разового потребления при однократном (в течение суток) кормлении ( $Q$ ) с весом тела ( $W$ ). Зависимость  $a$  от температуры не связана с весом рыбы (10—350 г) (Elliott, 1975a). Использованные прямолинейные отрезки произвольно выбраны Эллиоттом, полагавшим, что по характеру зависимости  $a$  от температуры отчетливо выделяются четыре температурных интервала и соответствующие им зависимости пригодны для построения математических моделей

пищи Эллиотт (1975a) изучал также влияние температуры; он показал, что по характеру зависимости величины максимального количества потребляемой пищи от температуры можно выделить четыре температурных интервала (рис. 20). При однократном кормлении максимальное потребление наблюдалось при температурах между 13 и 18°C. Однако поскольку скорость переваривания при увеличении температуры возрастает, максимум суточного потребления при многократном кормлении наблюдался при несколько более высокой температуре (18,4°C, Elliott, 1975b). При высокой температуре (15°C и выше) мелкие лососи (весом менее 3 г) потребляют количество корма, превышающее 20% веса тела в сутки (в единицах сухого веса); вместе с тем крупным рыбам (свыше 1000 г) для достижения максимальных уровней потребления нередко требуется рацион, составляющий менее 1% веса тела в сутки (сравните с рис. 19).

Изучая временной ход восстановления аппетита в зависимости от продолжительности голодания и степени опорожнения желудка, Эллиотт (1975b) и Бретт (1971a) показали, что при опорожнении желудка на 75—95% «добровольное» потребление пищи приближается к максимальному.

Поскольку степень опорожнения является функцией объема разового потребления пищи и температуры, расписание кормления можно изменять с таким расчетом, чтобы увеличить суточное потребление. Например, утром рацион ограничивают с тем, чтобы вечером, к концу дня рыбы получили максимальное количество корма и эффективно переварили его в течение 16 ч до следующего кормления. Бретт (1971a) показал, что при заранее подобранном 11-часовом интервале между кормлениями при 15°C суммарное (при двух кормлениях) потребление пищи было значительно выше, если при первом кормлении рацион составлял 3,4% веса тела, а не 4,4%, что соответствует максимуму разового потребления у рыб соответствующих размеров (50 г). Многократное (в течение ряда дней) применение 11-часового интервала было предпринято для того, чтобы исключить возможность появления помех от эндогенных или приобретенных («привычных») ритмов переваривания (т. е. нарушить результаты многократного применения 12-часовых интервалов).

При использовании автоматических кормушек, разбрасывавших корм от 1 до 24 раз в сутки, было обнаружено, что при 28°C рост и эффективность конвертирования пищи у сомика-кошки *Ictalurus punctatus* максимальны при кормлении до насыщения дважды в сутки; при максимальной частоте кормления результаты были самые плохие (Andrews and Page, 1975). Очевидно, кормление мелкими порциями было для рыб этого вида неэффективно. Это резко отличается от ростовых реакций молоди нерки: при непрерывном кормлении в течение 15 ч в сутки (при 20°C) темп роста у нее был выше, чем при кормлении до насыщения трижды в сутки (Shelbourn et al., 1973).

Эти различия попытались объяснить Коно и Ноуз (Kono and Nose, 1971), которые изучали влияние различной частоты кормления на шесть очень разных видов рыб. Они пришли к заключению, что оптимальный режим кормления зависит от размера желудка, причем чем меньше желудок, тем чаще следует кормить рыбу. К таким рыбам относятся, например рыбы сем. *Embiotocidae*, которые обладают длинным кишечником и почти неотдифференцированной желудочной областью, поэтому они непрерывно обгладывают обрастания (De Martini, 1969).

## 2. Качество

Выше была описана общая форма  $GR$ -кривой (см. рис. 4) и рассмотрены взаимосвязи ограниченного рациона с отдельными абиотическими факторами. Очевидно, что для любой величины рациона, меньшей  $R_{max}$ , ограничение рациона ускакает кривую в точке ее пересечения с соответствующей вертикальной линией. Если все величины остаются постоянными, рост обычно продолжается с постоянной скоростью. Как будет показано ниже, это не совсем так, поскольку увеличивающийся размер тела обычно начинается рано или поздно слерживать рост в зависимости от величины пониженного рациона; единственным исключением является поддерживающий рацион ( $R_{maint}$ ,  $G_0$ ). Такая зависимость от размеров тела не изменяет очевидного вывода о том, что пища действительно является Лимитирующим Фактором.

Приведенные выше соображения предполагают, что рацион в пита-

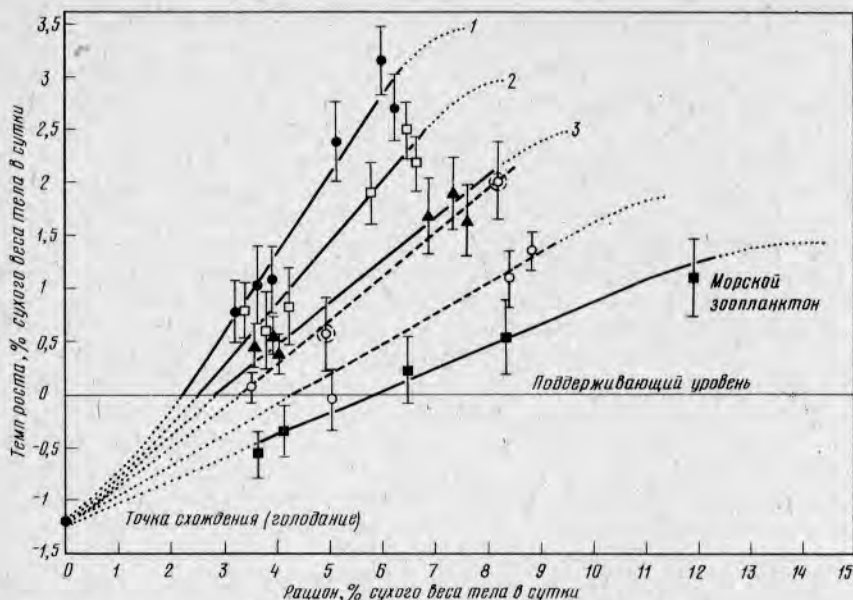


Рис. 21. Зависимость темпа роста нерки от рациона при кормлении различными кормами. Пределы:  $\pm 2SE$ . Все сплошные линии построены методом наименьших квадратов. Пунктирные линии, соответствующие кормлению мелкоизмельченными кормами, проведены на глаз; две точки, обведенные кружками, получены при кормлении рационом 2.1—3 различные виды промышленных кормов. Положение «точки схождения» оценено путем экстраполяции. Ожидаемый вид  $G_R$ -кривых близ правого конца (соответствующего максимуму «добровольного» потребления пищи) показан пунктирными продолжениями построенных линий (Brett, 1971b)

тельном отношении хорошо сбалансирован (см. главу 1). Если не считать нескольких работ по определению коэффициентов конвертирования белка (Nose, 1963), то лишь в очень немногих опытах по питанию рыб проводились сравнения по всему спектру рационов (или «уровней питания») от  $R_{\text{maint}}$  до  $R_{\text{max}}$ . При изучении влияния внешних факторов на рост молоди нерки возник вопрос о качественных различиях между искусственно приготовленными и естественными кормами (рис. 21). Самый быстрый рост при всех уровнях кормления достигался при использовании опытного корма Халвера, содержащего казеин в качестве основного источника белка; самый медленный рост наблюдался при скармливании мороженого морского зоопланктона (главным образом *Calanus plumchus*, Brett, 1971b). Из рис. 21 видно, что по мере уменьшения наклона  $G_R$ -кривой с переходом от наиболее эффективного к наименее эффективному кормлению величина максимального потребления пищи возрастает. В данном случае  $R_{\text{max}}$  изменился приблизительно с 7% веса тела в сутки при «наилучшем» кормлении до 14% при «наихудшем», тогда как соответствующие значения  $G_{\text{max}}$  понизились примерно с 3 до 1% в сутки. Совершенно ясно, что все это сопровождается значительным снижением эффективности конвертирования пищи.

Сопутствующее возрастание  $R_{main}$  (с 2 до 6% в сутки) позволяет в какой-то мере понять те трудности, с которыми сталкивается рыба, получающая малопитательный, низкокалорийный корм. Даже тогда, когда такой корм имелся в избытке, рыбы были постоянно голодны и при всяком удобном случае набивали желудки до отказа.

Эллиотт (1975а) обнаружил, что кормовые организмы шести встречающихся в природе разновидностей потреблялись кумжей в одинаковых количествах (имеется в виду объем разового потребления) и за одно и то же время (до насыщения); исключение составили мучные черви. Содержание воды в теле червей было гораздо ниже, чем в теле других организмов, в результате они поедались в меньших количествах, а насыщение при этом наступало значительно быстрее. Все остальные параметры весовых и температурных зависимостей питания оставались в пределах 95%-ных доверительных интервалов, полученных для рыб этого вида при кормлении «стандартным» кормом, состоявшим из бокоплавов.

## Б. РАЗМЕРЫ ТЕЛА

Почти все обменные функции зависят от размеров тела, в том числе и анаболический процесс роста. По мере увеличения размеров тела животного уровень обменных функций обычно возрастает с убывающей скоростью и у теплокровных позвоночных он пропорционален весу тела в степени 0,7 ( $W^{0.7}$ , Kleiber, 1961). Весовые зависимости стандартного обмена у рыб более разнообразны: показатель степени при весе изменяется от 0,65 до 0,85 (Beamish, 1964; Glass, 1969). Существовавшее ранее представление, согласно которому эти зависимости можно объяснить простым изменением отношения площади поверхности к объему тела по мере увеличения его размеров (т. е. пропорционально  $W^{0.67}$ ), имеет слишком много исключений, чтобы служить достоверной гипотезой для объяснения функционирования сложной энзимно-субстратно-транспортно-обменной системы. Размеры тела оказывают на рост более лимитирующее влияние, чем на скорость обмена, и этим различием, как будет показано, объясняется снижение эффективности конвертирования при увеличении размеров (см. рис. 22). Влияние собственно возраста (а не половой зрелости) независимо от размеров еще предстоит выяснить. По-видимому, все же есть основания полагать, что независимое влияние возраста на темпы роста действительно существует (Brett, 1974).

Поскольку размер влияет на темп роста непрерывно в течение всей жизни (фаза независимости не существует), трудно считать размер тела обычным Лимитирующим Фактором (такие факторы ограничивают поступление метаболитов в некоторой критической точке, с которой начинается фаза зависимости). Кроме того, поскольку влияние веса тела не подчиняется естественным физическим законам соотношения площадей поверхности и объема, его следовало бы отнести к разряду Контролирующих Факторов, полагая, что он, вероятно, влияет на темп обменных процессов посредством какого-то размерно-зависимого гормонального или энзиматического контролирующего механизма («эффект масштаба» Стоффера; Stauffer, 1973). Попытка отыскания биохимических обоснований такой гипотезы не входит в цели данной работы.

Вместо этого рассмотрим характер изменения  $GR$ -кривой в зависимости от размеров тела и затем сравним с теми типами реакций, которые уже установлены для абиотических факторов.

### 1. Максимальный темп роста ( $G_{max}$ ) и размеры тела

В работах по изучению использования пищи морскими рыбами Хатанака с сотрудниками (Hatanaka and Takahashi, 1956; Hatanaka et al., 1957; Hatanaka and Murakawa, 1958) показал, что темп роста молоди макрели *Pneumatophorus japonicus* и желтохвоста *Seriola quinqueradiata* быстро снижается с увеличением размеров. Так, при средней температуре воды  $23 \pm 2^\circ\text{C}$  темп роста макрели, которую кормили анчоусами, понижился с 9,5% веса тела в сутки при весе 4 г до 2,5% при весе 40 г. Кинне (Kinne, 1960) сообщил о влиянии размерных зависимостей на линейные приросты эвригалинной пустынной рыбы *Cyprinodon macularius*; очень высокий темп роста вскоре после выклева — 23% веса тела в сутки (при длине тела 5 мм, весе 20 мг, температуре  $20^\circ\text{C}$ , солености 35‰) снижался до 1,3% веса тела в сутки к тридцать четвертой неделе после выклева при длине 27 мм и массе 220 мг).

Многочисленные исследования влияния размеров тела на рост выполнены на лососевых рыбах (главным образом в связи с необходимостью разработки биотехники искусственного воспроизводства). Если построить график, по оси ординат которого отложить логарифм темпа роста ( $G_{max}$  в % веса тела в сутки), а по оси абсцисс — логарифм веса ( $W$  в г) в диапазоне 1—400 г, то можно увидеть, что темп роста убывает с относительно постоянной скоростью (рис. 22) (см. также Kato and Sakamoto, 1969). На основании анализа ранних литературных источников (табл. III) Бретт и Шелбурн (Brett and Shelbourn, 1975) пришли к

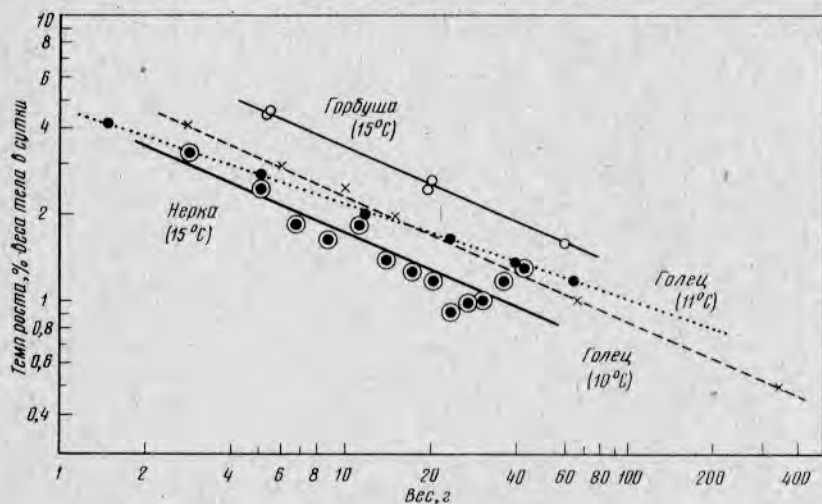


Рис. 22. Зависимость темпа роста от веса тела для трех лососевых рыб. Голец ( $10^\circ\text{C}$ ) (Соорег, 1961); голец ( $11^\circ\text{C}$ ) (Haskell, 1959); горбуша ( $15^\circ\text{C}$ ) (Brett, 1974)

Таблица III. Значения параметров  $a$  и  $b$  в уравнении  $\ln G = a + b(\ln W)^*$

Вид	Весовой диапазон, г	Температура, °С	Число рыб	Средний член $a$	Коэффициент наклона $b$	Источник
<i>Salvelinus fontinalis</i>	1,5—60	11,0	7	4,66	-0,33	Haskell, 1959
Голец						
<i>Salvelinus fontinalis</i>	2,5—350	10,0	8	6,49	-0,47	Cooper, 1961
Голец						
<i>Oncorhynchus nerka</i>	1,0—30	15,0	9	5,58	-0,43	Brett et al., 1969; Shelbourn et al., 1973
Нерка						
<i>O. nerka</i>	6,0—7,0	15,0	4	7,72	-0,49	Brett, 1974 (дикое стадо)
<i>O. nerka</i>	50—190	15,0	3	26,31	-0,69**	Brett, 1974 (культурное стадо)
<i>O. gorbuscha</i>	5,0—60	15,0	5	9,78	-0,45	Brett, 1974
<i>O. nerka</i>	0,3—75	15,5	22	5,42	-0,40	Brett, (1974) (колонка 15,5°С в табл. IV)
Нерка						
<i>O. nerka</i>	0,3—75	10,5	22	3,46	-0,39	Brett, 1974 (колонка 10,5°С в табл. IV)
<i>O. kisutch</i>	0,3—75	15,5	22	5,53	-0,34	Stauffer, 1973
Кижуч						
<i>O. kisutch</i>	0,3—75	10,5	22	3,94	-0,3	Stauffer, 1973
<i>O. nerka</i>	3,0—45	15,0	13	4,47	-0,42	Brett and Shelbourn, 1975
Нерка						
Среднее значение $\pm 2SE$					-0,43 $\pm$ 0,06	
Среднее значение $\pm 2SE^{***}$					-0,41 $\pm$ 0,04	

$G$  — удельная скорость роста (% веса тела в сутки) при максимальном рационе;  $W$  — вес, г. Указаны размеры и источники получения различных лососевых рыб (Brett and Shelbourn, 1975).

\*\* По мясню Бретта (Brett, 1974), это стадо нетипично.

\*\*\* Среднее рассчитано без учета предыдущего замечания.

заклучению, что наклон прямой, отражающий снижение темпа роста с увеличением размеров ( $b = -0,41$ ), является характерным для семейства лососевых, а координата пересечения прямой с осью ординат  $a$  в зависимости от вида рыбы и значений параметров среды (температуры, солености) принимает различные значения. Такое обобщение равносильно утверждению, что у лососевых максимальная скорость роста прямо пропорциональна  $W^{0,6}$ .

После того как была составлена эта таблица, Эллиотт (1975с) показал, что у кумжи для соответствующих прямых регрессии характерен угловой коэффициент от  $-0,33$  ( $5,6^\circ\text{C}$ ) до  $-0,28$  ( $19,5^\circ\text{C}$ ); среднее значение для всех температур составляет  $-0,32$ . Оно близко к тому значению, которое определено Стоффером (Stauffer, 1973) для кижуча ( $-0,34$ ), и указывает на то, что диапазон значений угловых коэффициентов, возможно, несколько шире.

## 2. Рост при ограниченных рационах и размеры тела

Работы, по результатам которых можно построить более или менее полные  $GR$ -кривые для различных весовых интервалов (при прочих равных условиях), немногочисленны. Хатанака с соавторами (1957) сгруппировал данные, относящиеся к молоди макрели, по весовым интервалам 7—24, 26—48 и 50—55 г. Изображая  $GR$ -кривые в виде прямолинейных отрезков (первичные данные на график не нанесли), он показал, что наклон каждой из  $GR$ -кривых убывает с возрастанием веса тела. Величина поддерживающего рациона ( $R_{\text{maint}}$ ) уменьшалась; скорость потери веса при голодании ( $G_{\text{starv}}$ ) также снижалась по мере увеличения размеров. Такая же общая картина обнаруживается при изучении белкового обмена ушастого окуня *Lepomis macrochirus* (Gerking, 1971). Было показано, что связанное с возрастанием веса убывание наклона эквивалентных  $GR$ -кривых графиков зависимостей количества усвоенного азота от количества потребленного азота сопровождается снижением минимального уровня поступления белка для поддержания обмена [например, с 0,36 мг N г/сут у 14-граммовой рыбы до 0,26 мг N г/сут у рыбы весом 85 г].

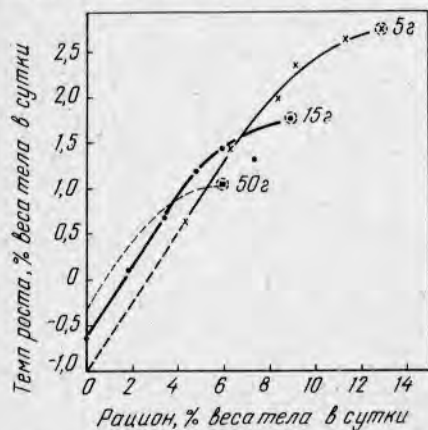


Рис. 23. Влияние размеров тела молоди нерки на зависимость темпа роста от величины рациона [Данные для рыб весом 5 и 15 г из работы Бретта и др. (1969); Brett and Shelbourn, 1975]. Обведенные кружками точки, соответствующие  $G_{\text{max}}$  и  $R_{\text{max}}$ , получены для каждого веса по данным Бретта (Brett, 1974). Для 50-граммовых рыб имеется только одна точка; проведена гипотетическая кривая

С помощью данных по нерке из разных работ оказалось возможным изобразить несколько кривых для трех средних размеров (рис. 23). Положение и форма этих кривых укладываются в общую схему изменения GR-кривой по мере возрастания веса тела.

Взаимное расположение кривых показывает, что характер влияния размера тела почти не отличается от характера влияния температуры: при увеличении размеров кривая сдвигается вниз и влево, т. е. видоизменяется в основных чертах так же, как и при понижении температуры (в интервале, лежащем левее температурного оптимума). Тем не менее, как будет подробно показано в разделе V, имеются неоспоримые доводы в пользу того, что размеры тела следует относить к Лимитирующим, а не к Контролирующим Факторам.

### 3. Пределы роста ( $G_{scope}$ ) и размеры тела

Хотя информация очень скудна, ясно, что к изучению пределов роста ( $R_{max} - R_{maint}$ ) в зависимости от веса тела может быть применен тот же подход, что и при изучении влияния температуры. С возрастанием размеров  $R_{max}$  быстро уменьшается;  $R_{maint}$  также убывает, но с меньшей скоростью, чем  $R_{max}$  (см. рис. 19). Это приводит к сближению обеих уровней рациона, так что  $G_{scope}$  с увеличением размеров уменьшается. Старая половозрелая рыба ест главным образом для того, чтобы поддержать жизнедеятельность и обеспечить развитие гонад; соматического роста практически не происходит. Угнетение секреции гормона роста по мере старения и увеличения размеров приводит к снижению пищевых потребностей, так что  $R_{max}$  приближается к  $R_{maint}$ .

Очевидно, что размер одновременно оказывает влияние как на  $R_{max}$ , так и на  $R_{maint}$ , т. е. лимитирует потребности, а не доступность пищи. Таким образом, механизм воздействия размеров тела несколько выходит за рамки обычного для Лимитирующего Фактора.

### В. КОНКУРЕНЦИЯ

При рассмотрении влияния абиотических факторов на рост весьма удобно принять допущение, что каждая рыба реагирует на внешние воздействия совершенно независимо от поведения остальных членов группы. На самом деле поведенческое взаимодействие может оказывать значительное влияние, которое искажает результаты сугубо физиологических опытов, направленных на определение значений основных параметров роста организма. Вероятно, самый яркий пример значения поведенческих реакций представляет собой бойцовая рыбка (петушок) *Betta splendens*, для которой любая встреча с другой особью всегда кончается смертью противника. Даже не столь крайние проявления агрессивности вызвали необходимость выращивать каждую рыбу в отдельном аквариуме, вне визуального или обонятельного контакта с сородичами (например, *Lepomis macrochirus*, Gerking, 1971; *Odontobutis obscurus*, Yamagishi et al., 1974). Для некоторых стайных рыб характерно прямо противоположное поведение: лишённые общества себе подобных особей со сходными размерами тела они становятся настолько беспокойными и возбудимыми, что питание нарушается и определение характеристик нормаль-

ного роста оказывается невозможным (например, сельдевые рыбы, Blaxter, 1970; Blaxter and Holliday, 1963). Сейчас уже ясно, что в ранних работах по изучению ростовых реакций рыб, поведенческие реакции не учитывались, что и помешало получить какие-либо значительные результаты. Особенно наглядно такой подход проявился в монографии Браун (Brown, 1957) по физиологии рыб, в которой влиянию размерной иерархии уделено основное внимание; эти эффекты явно присутствовали во многих описанных Браун экспериментах, причем присутствовали стойко, не поддаваясь контролю со стороны экспериментатора.

Взаимоотношения между рыбами, входящими в состав одной опытной выборки, определяются численностью, величиной пространства, размерами тела и видовой принадлежностью. Влияние этих факторов на рост и на степень их взаимодействия между собой связано с обеспеченностью пищей. В условиях неизбежной конкуренции за пространство и пищу рыбы выработали различные поведенческие стереотипы, включающие оборону и доминирование с сопутствующими им проявлениями агрессии и охраной территорий. Осуществление этих поведенческих стереотипов требует затрат энергии с соответствующим увеличением суточных потребностей на поддержание жизнедеятельности; имеются также указания на то, что рост особей низкого ранга подавляется в результате запугивания (Wirtz, 1974) или с помощью водорастворимых ингибирующих веществ (Richards, 1958; West, 1960; Yu, 1968).

Когда такие поведенческие взаимодействия отражаются на росте, относительное различие между особями популяции по размерам тела обычно возрастает — крупные особи становятся еще крупнее, а мелкие все более отстают в росте. Это явление называется «депенсацией роста» и заключается в увеличении дисперсии размерного распределения с течением времени (см. главу 6). В работах по изменчивости темпов роста Ямагиши (Yamagishi, 1969) подчеркивал важность оценки упомянутого параметра путем простого определения коэффициента вариации [ $CV = 100(SD/M)$ ,  $SD$  — стандартное отклонение;  $M$  — среднее значение признака, %]. Таким способом может быть получена оценка степени взаимодействия, что позволяет лучше понять роль различных факторов в изучаемом процессе; неизменность  $CV$  с течением времени означает отсутствие каких-либо значительных взаимодействий, т. е. наличие совершенно случайных поведенческих взаимоотношений.

При анализе результатов выполненных опытов часто бывает трудно разделить влияние численности, величины пространства и возможности получения пищи. Эти факторы нередко коррелируют между собой: по мере уменьшения численности пространство освобождается, а возможности получения пищи расширяются. Если взаиморасположение особей в пространстве не изменяется, то фактор численности может быть изучен отдельно от плотности, относительной величины пространства и формы емкости (например, 2 рыбы в 2-литровой кубической емкости и 200 рыб в 200-литровой кубической емкости).

(1) Численность (плотность). Если бы поведенческие взаимоотношения отсутствовали, то число рыб, которых можно выращивать в данном объеме, было бы прямо пропорционально скорости водообмена. Аллен (Allen, 1974) изучал темп роста сомика-кошки при пяти плотностях по-

садки (90—720 экз./м<sup>3</sup>) и при пяти различных значениях расхода воды. При увеличении плотности посадки средний конечный вес рыб убывал. Практически единственной причиной этого было уменьшение концентрации кислорода, которая по мере увеличения численности постоянно снижалась ниже критического уровня (5 мг/л).

При исключении такой очевидной причины для некоторых видов рыб, по-видимому, существует оптимальная плотность посадки (при неограниченных рационах). Браун (Brown, 1946 b) продемонстрировала такое явление у молоди кумжи. При самых низких плотностях (1 рыба на 50 л) рыбы потребляли меньше пищи, чем при более высоких; судя по всему, им не доставало «специальной стимуляции». Переуплотнение (1 рыба на 3 л) приводило к снижению эффективности конвертирования пищи, а также к столкновениям между рыбами. Предварительно устраняя изменчивость, обусловленную врожденными различиями, Магнусон (Magnuson, 1962) исследовал зависящую от плотности депенсацию роста в популяциях медаки *Oryzias latipes*. Увеличение численности популяции в 4 раза даже при пропорциональном увеличении вместимости экспериментальной емкости приводило к снижению темпа роста. Это, по-видимому, было связано с некоторым снижением потребления пищи. На этом основании Магнусон сделал вывод, что при действительном избытке пищи ни общего угнетения, ни депенсации роста у рыб этого вида не происходит.

Рефсти и Киттельсен (Refstie and Kittelsen, 1976), наблюдали за ростом и смертностью благородного лосося, которого выращивали при различных плотностях посадки от впервые приступающей к внешнему питанию личинки до покотника. Они отмечали, что многие работы по изучению влияния плотности были выполнены при сравнительно низких концентрациях молоди, нехарактерных для выростных хозяйств. При плотности посадки личинок от 5 до 35 экз./л в течение первых шести недель выявилось лишь ее влияние на выживаемость; при этом самая высокая выживаемость наблюдалась при максимальных плотностях. После пересадки молоди (на стадии пестрятки) в более крупные бассейны на 30 недель при наибольших плотностях наблюдался самый низкий темп роста без какого-либо отхода. Можно было предположить, что основной фактор, вызывающий у этих территориальных рыб снижение темпа потребления пищи — это социальное взаимодействие, включающее доминирование, тем не менее коэффициент вариации все же не увеличивался. Был сделан вывод, что при высоких плотностях затрудняется свободное передвижение рыб, отражающееся на доступности пищи (несмотря на избыточное кормление).

Влияние плотности на темп роста при избытке пищи, по-видимому, обусловлено естественной склонностью рыб данного вида к образованию стай или степеней, в которой территориальное поведение (у некоторых нестайных рыб) зависит непосредственно от численности. Ямагиши (Yamagishi, 1963) заметил, что при выращивании в сходных условиях стайной и двух нестайных рас карася *Carassius carassius* депенсация роста у рыб стайной расы была значительно меньше, чем у рыб нестайных рас. Эта поведенческая закономерность подверглась дальнейшему изучению на трех морских рыбах, резко различающихся по образу жизни:



Рис. 24. Общие тенденции изменения относительной вариабельности размеров (депенсация роста) в зависимости от стадии развития рыб, характеризующихся различными типами поведения [Yamagishi, 1969, Res. Popul. Ecol. (Kyoto), v. 11, 14—33]

полурыле *Nemirhamphus sajori* (стаяная рыба), красном морском леще *Chrysophrys major* (территориальная рыба) и полосатом морском языке *Zebrias zebra*, который переходит от планктонного к демерсальному или донному питанию. У полурылов депенсация роста возрастала на ранних этапах самостоятельного кормления, но снижалась по мере становления стайного поведения. У морского леща возрастание депенсации роста, сопровождающееся проявлениями агрессии и каннибализмом, продолжалось. У полосатого морского языка было обнаружено резкое возрастание коэффициента вариации после перехода к донному питанию и разграничения территорий. Ямагиши (1969) считает, что эти примеры характеризуют три общих типа зависимости стайного поведения от стадии развития, схематически изображенных на рис. 24.

В ходе индивидуального развития полосатого морского языка наблюдалась тенденция к увеличению депенсации роста, а вот у айю *Plecoglossus altivelis*, питающейся диатомовыми и другими водорослевыми обрастаниями речных камней, все обстоит наоборот. По мере возрастания плотности популяции социальная структура этого вида изменяется: происходит переход от придонной территориальности к пелагической стайности (Kawanabe, 1969). Ограниченные пищевые ресурсы используются более эффективно, а индивидуальная изменчивость уменьшается.

Плотностные отношения имеют исключительно важное значение для прудового рыбоводства: «вместимость» пруда определяет максимальную ихтиомассу рыб, которые могут в нем существовать, а также то значение плотности, при котором рост уже невозможен. В пределах «вместимости» существует тесная корреляция между возрастающей плотностью и снижающимся темпом роста особей (Hepher, 1967). Можно также показать, что в прудах существует прямая зависимость между привесом и начальным весом (у карпа; Wohlfarth and Moav, 1972), хотя это, по-видимому, справедливо только для теплого сезона (сезон выращивания). Несмотря на то что такие выводы получены в результате специально подобранных наглядных сравнений и наиболее применимы к аквакультуре, они тем не менее отражают результат взаимодействия многих механизмов, не поддающихся чисто физиологической интерпретации.

(2) Конкуренция за пространство. Как было показано на самках гуппи *Poecilia reticulata*, которых выращивали в аквариумах различных размеров (Comfort, 1956; см. также Brown, 1957), величина пространства непосредственно влияет на рост. Наибольший темп роста достигается в самых просторных емкостях; при пересадке рыб из небольших аквариумов в крупные рост соответственно ускорялся. Сходное явление обнаружил Олли с сотрудниками (Allee et al., 1948): зеленые солнечники *Lepomis cyanellus*, сгруппированные по четыре особи в 4-литровых аквариумах без внутренних перегородок, росли быстрее, чем рыбы, рассажённые поодиночке в 1-литровые аквариумы.

Ямагиши (1962), поддерживая в своих опытах постоянную плотность молоди радужной форели (в пересчете на единицу объема), заметил, что рост молоди ускоряется с возрастанием площади дна емкостей. Столкновения между особями возникали очень часто и длились от доли минуты до 20 мин. Самый быстрый темп роста достигался тогда, когда общая площадь дна превышала максимальный размер территории, которая могла быть занята каждым из мальков.

При избытке пищи, которая распределялась поровну, величина пространства не оказывала существенного влияния на рост *Oryzias latipes* (Magnuson, 1962). Депенсация роста в переуплотненных популяциях, в которых на одну особь приходилось меньше места, не отличалась от наблюдаемой у изолированных контрольных рыб. Из сравнения данных различных опытов очевидно, что у рыб этого вида агрессивное поведение является механизмом конкуренции за пищу, а не пространство. Даже крупные рыбы не обладали преимуществами перед мелкими рыбами при конкуренции за пищу.

(3) Размерные и иерархические эффекты. При изучении отношений доминирования между рыбами различных размеров и иерархических рангов обнаруживаются две закономерности. Нагоши (Nagoshi, 1967a, b) культивировал в 1-литровых сосудах смешанные популяции мелких и крупных гуппи, кормя их живым зоопланктоном (*Cyclops vicinus*) и увеличивая от опыта к опыту величину рациона. При ограниченных рационах возникала социальная иерархия: мелкие рыбы были подчинены крупным и росли медленнее. При увеличении рациона это различие сохранялось, медленно убывая по мере приближения к неограниченному рациону; при избыточном кормлении оно исчезало — размер тела уже не использовался как преимущество при конкуренции за пищу (рис. 25, а). Эти данные полезно сравнить с результатами опытов на хищном бычке *Odontobutis obscurus*, для которого в высшей степени характерно территориальное поведение; когда аквариум тесен, бычки при любом рационе пытаются установить господство над своими соперниками (Yamagishi et al., 1974). При почти одинаковых начальных размерах низший по рангу бычок при голодании терял вес с наибольшей скоростью, а при избытке кормовых организмов  $G_{max}$  такого бычка составлял половину  $G_{max}$  самой крупной рыбы (рис. 25, б). Нападения высшей по рангу рыбы на подчиненных особей были так часты и энергичны, что рыба, занимавшая в иерархии второе место, в конце концов обгоняла первую по темпу роста, не посягая при этом на своего «властелина».

Като и Сакамото (Kato and Sakamoto, 1969) изучали последствия

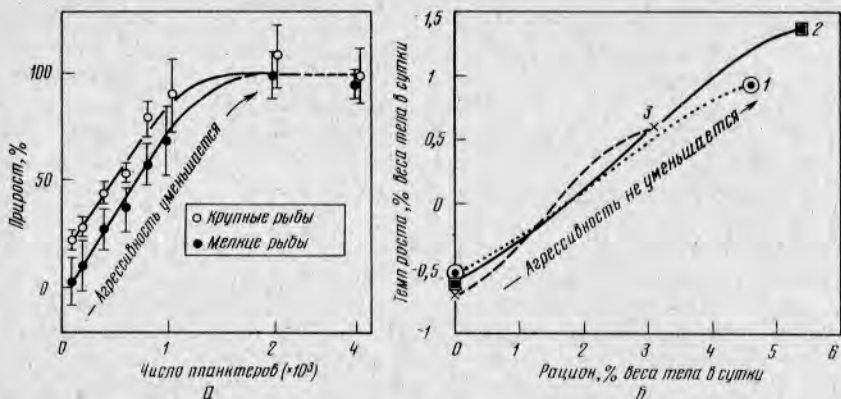


Рис. 25. (а) Зависимость темпа роста (в % максимального) крупных и мелких группы *Poecilia reticulata* от скорости кормления (по Nagoshi, 1967 а). (б) Зависимость темпа роста бычков *Odontobutis obscurus* от ранга (указан цифрой); рыба 2 в начале выращивания была меньше, чем рыба 1 [Данные из работы Ямагиши и др. (Yamagishi et al, 1974)]. В случае а агрессивность по мере возрастания рациона снижалась, а в случае б — не снижалась

рассады по размерам на темп и депенсацию роста у трех групп молоди радужной форели [начальные размеры: крупные особи  $3,8 \pm 0,13$  см (SD); средние  $3,6 \pm 0,02$  см; мелкие  $2,8 \pm 0,15$  см]. Во всех группах по мере возрастания размеров темп роста снижался почти монотонно, без какого-либо компенсаторного сдвига у мелких рыб, что указывало на наличие генетических различий. Однако депенсация роста во всех трех группах возрастала, причем наиболее заметные изменения происходили в группе самых мелких рыб.

При выращивании *Oryzias latipes* в условиях недостатка пищи более крупные рыбы занимали господствующее положение: они отгоняли от пищи более мелких рыб и росли быстрее (Magnuson, 1962). При пространственной локализации пищи «свободноплавающие» («бродячие») иерархические группы превращались в территориальные, причем доминирующие особи охраняли те участки, где находилась пища. Магнусон пришел к заключению, что агрессивное поведение представляет собой механизм конкуренции, который в условиях недостатка пищи или ограниченного пространства может обеспечить преимущества доминирующей особи. Агрессивное поведение обычно приводит к рассеянию конкурирующих особей по всему местообитанию только в тех случаях, когда корм есть повсюду. Такие отношения, по-видимому, возникают между рыбами, обнаруживающими агрессивное поведение в связи с питанием (в местообитаниях, для которых характерно наличие ограниченных количеств контактно распределенного корма), а также живущими у поверхности субстрата или в зарослях водных растений.

В общем, очевидно, что конкуренция ограничивает потребление пищи подчиненными рыбами (Лимитирующий Фактор, уменьшающий  $R_{max}$ ). В некоторых случаях конкуренция может вызывать такую потребность в энергии, которая достаточно велика для того, чтобы привести

к метаболическим затратам, существенно замедляющим рост (Маскирующий Фактор, увеличивающий  $R_{maint}$ ). У некоторых видов конкуренция возникает только при недостатке пищи (например, *Poecilia reticulata*); у других видов и Лимитирующие, и Маскирующие Факторы могут ограничивать пределы роста (например, *Odontobutis obscurus*).

#### Г. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Классификация биотических факторов по той схеме, которая была применена к абиотическим факторам (т. е. по характеру действия), оказалась возможной и полезной. Ни один из биотических факторов не может быть отнесен к Контролирующим Факторам, хотя размер тела и не лишен некоторого сходства с ними (эффект «масштаба» Стоффера; Stauffer, 1973). Рацион, действующий как явно Лимитирующий Фактор, имеет одну особенность: качество пищи рассматривается как количественная переменная, и его улучшение вызывает уменьшение наклона  $GR$ -кривой и удаление ее конечной точки ( $R_{max}$ ) от начала координат. Конкуренция может оказывать либо Лимитирующее, либо Маскирующее воздействие, либо то и другое одновременно.

Все эти зависимости представлены на рис. 26 в виде, позволяющем сравнивать их с результатами изучения воздействия абиотических факторов (см. рис. 18). Следует отметить, что, как и в предыдущем случае, основных типов  $GR$ -кривой, отражающих воздействие внешнего фактора, всего несколько. Рацион, являясь Лимитирующим Фактором, действует так же (в смысле принадлежности к той же категории), как и концентрация кислорода: в отсутствие избытка пищи он накладывает на рост промежуточные ограничения. Как будет показано, размер тела оказывает такое же воздействие (т. е. устанавливает пределы  $G_{max}$ ) только тогда, когда пища имеется в избытке. Несмотря на сложность поведенческих взаимодействий, они обычно бывают либо Лимитирующими (лимитирование осуществляется посредством лишения некоторых из конкурирующих особей пищи), либо Маскирующими (маскирование осуществляется путем создания дополнительной метаболической нагрузки, связанной с повышенной активностью, необходимой для обороны кормового участка и (или) для нападения на других особей).

#### В. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ И ОПТИМИЗАЦИЯ

Как отмечалось во введении, невозможно рассматривать рост в зависимости от какого бы то ни было абиотического фактора, оставляя в стороне такой биотический фактор, как рацион. При избытке пищи (величина этого избытка обычно не регистрируется) никаких сведений о последствиях воздействия любого данного абиотического фактора в зависимости от  $R_{max}$  и  $R_{maint}$  (а также производного от них  $G_{scope}$ ) получить нельзя. Поскольку такой абиотический фактор, как температура, влияет на величину поддерживающего обмена, можно предположить, что температура и рацион должны взаимодействовать, влияя на рост таким образом, что характер влияния каждого из этих факторов все

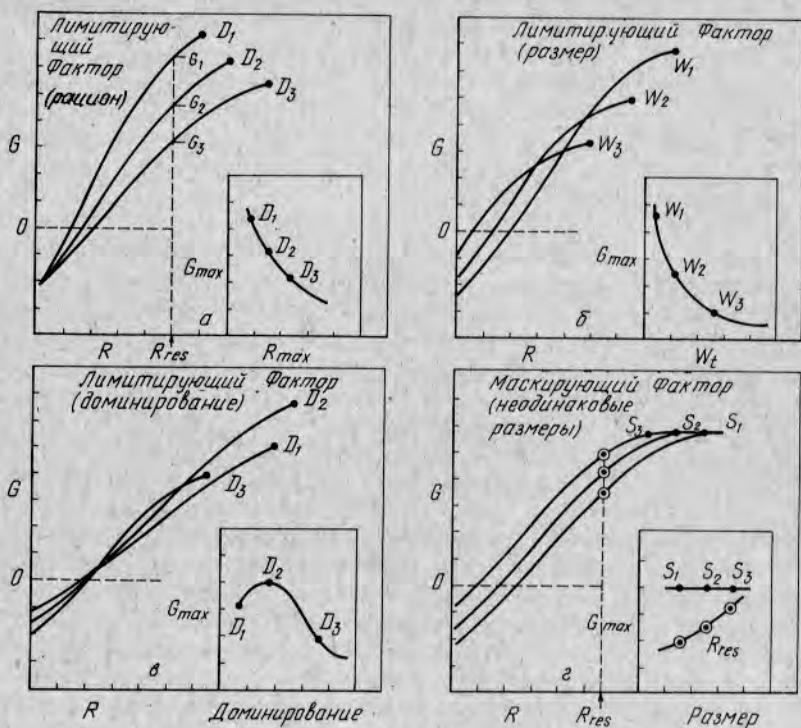


Рис. 26. Общий вид  $G R$ -кривых в зависимости от биотических факторов; показаны основные типы зависимости от Лимитирующих и Маскирующих Факторов, а также ход изменения  $G_{max}$  при возрастании значения соответствующего биотического фактора (вставки). На рис. а показано влияние убывания питательной ценности ( $D_1 - D_3$ ) корма; показаны также результаты торможения роста ( $G_1 - G_3$ ) при содержании рыб на ограниченном рационе ( $R_{res}$ ). Рис. б иллюстрирует влияние увеличения веса тела ( $W_1 - W_3$ ) на  $G R$ -кривую и на  $G_{max}$ . На рис. в показано влияние порядка доминирования (социального ранга) ( $D_1 - D_3$ ), требующего повышенных энергзатрат ( $D_1$ ) или ограничивающего обеспеченность пищей ( $D_3$ ). Рис. г иллюстрирует случай, когда разница размеров ( $S_1 - S_3$ ) конкурирующих групп рыб отражается на росте только в том случае, если пища является лимитирующим фактором  $R_{res}$ .

более изменяется с изменением значения другого фактора. Выше уже отмечались другие случаи взаимодействия, включая совместное влияние солености и фотопериода, солености и температуры, содержания кислорода и рациона и размеров тела и рациона. Эти пары факторов можно расширить и превратить в многофакторные комбинации со сложными взаимодействиями, обуславливающими ростовые реакции. Однако эта сложность вполне могла настолько затруднить физиологическое объяснение, что перед нами оказался бы «черный ящик»: различные факторы вызывали бы многообразные ростовые реакции. К счастью, система классификации влияния внешних факторов позволяет понять природу их совместного действия.

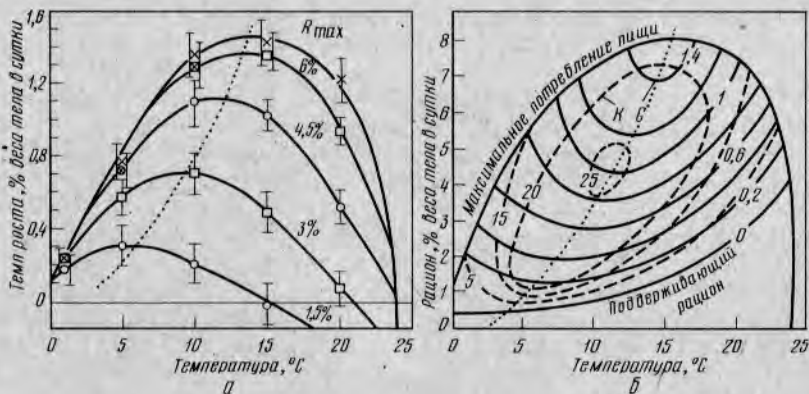


Рис. 27. Влияние ограничения рациона на темп роста и эффективность конвертирования пищи у 13-граммовой нерки в зависимости от температуры (Brett et al., 1969). На рис. а представлены исходные данные в виде средних значений  $G \pm 2SE$  при рационах от максимального до составляющих 1,5% веса тела в сутки; по этим данным на рис. б приблизительно проведены изолинии темпов роста (в % веса тела в сутки) и эффективностей конвертирования пищи ( $K$  в %, пунктирные линии). Обратите внимание, как на рис. а положение максимума темпа роста смещается по мере уменьшения рациона в область более низких температур, следуя вдоль пунктирной линии (взаимодействие); на рис. б при максимальном рационе температурный оптимум роста наблюдается примерно при 15°C, тогда как температурный оптимум  $K$  близок к 11°C при рационе, составляющем 4% веса тела в сутки (центр концентрических пунктирных линий). Пунктирная линия на рис. б, проходящая через центры изоплетных диаграмм темпов роста и эффективностей конвертирования, представляет собой центральную ось обеих диаграмм. Ее можно сопоставить с линией, соответствующей  $G_{opt}$  на рис. 8

До сих пор термин «взаимодействие» употреблялся в общем смысле без специальных уточнений; его можно было бы заменить термином «взаимосвязь». Такие вычислительные методы, как дисперсионный и ковариационный анализ, позволяют оценить степень, в которой статистическое взаимодействие объясняет некоторую часть наблюдаемой изменчивости ростовых реакций. Комбинации факторов можно изучать также путем анализа поверхностей реакции. Сущность этого метода описана Олдердайсом (Alderdice, 1972). Взаимодействие по поверхности реакции может быть обнаружено в том случае, когда точка максимальной реакции в зависимости от изменяющихся значений двух переменных ( $x$  и  $y$ ) перемещается вдоль линии, не параллельной ни оси  $x$ , ни оси  $y$ . Степень этого отклонения характеризует степень взаимодействия. Таким образом, если температурный оптимум роста сдвигается по мере уменьшения рациона (рис. 27), то взаимодействие существует. Всюду далее этот термин будет употребляться именно в таком смысле. Линия оптимального роста соответствует оптимальным условиям по двум или более рассматриваемым факторам среды; в тех случаях, когда изоплетная диаграмма имеет центр, последний представляет собой глобальный оптимум.

Ниже влияние внешних факторов на рост рассмотрено по категориям Факторов, т. е. в соответствии с уже разработанной классификацией.

## А. КОНТРОЛИРУЮЩИЕ И ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ

### 1. Температура и рацион ( $R_{max}$ — $R_{maint}$ )

Выше уже упоминались исследования на сеголетках нерки, когда изучалось сочетание шести значений температуры воды с пятью или шестью величинами рациона\* (Brett et al., 1969). Как показывают графики зависимости темпа роста от температуры (см. рис. 27, а), при снижении рациона температурный оптимум роста сдвигается с  $15^{\circ}\text{C}$  при избыточном кормлении до  $5^{\circ}\text{C}$  при рационе, составлявшем 1,5% веса тела в сутки. Результаты изучения тех же данных методом анализа поверхности реакций представлены на рис. 27, б; значения темпов роста показаны изолиниями, полученными путем интерполяции. Каждая из изолиний прерывается предельными значениями величины потребления пищи при соответствующих этой изолинии минимальной и максимальной температурах. Центр изоплетной диаграммы, по-видимому, в точности совпадает с пиком величины максимального рациона (8%  $R$  при  $15^{\circ}\text{C}$ ) или находится за пределами диаграммы (но недалеко от границы). Примерно такое же взаимодействие, приводящее к понижению температурного оптимума по мере ограничения рациона, обнаружено в предварительных опытах по изучению роста полосатого окуня *Mogone saxatilis* (Cox, 1975) и кумжи Эллиотт (Elliott, 1975с).

При любой температуре максимальным рационам соответствуют отнюдь не максимальные эффективности конвертирования, поэтому изолинии значений  $K$  образуют иную диаграмму, центр которой, как показано на рис. 27, б, не совпадает с точкой максимального темпа роста. Для обеих переменных ( $G_{opt}$  и  $K$ ) отклонение и кривизна «линии взаимодействия» должны, очевидно, оставаться постоянными. Причина снижения температурного оптимума состоит в уменьшении величины поддерживающего рациона при низких температурах, которое делает возможным расходование значительно большей части потребляемой пищи на рост. Можно также предположить, что при низких температурах эффективность конвертирования этой доступной фракции может быть настолько мала, что выигрыш в росте будет невелик, или, иначе говоря, сравнительно высокая эффективность будет сохраняться при одной и той же оптимальной температуре, исключая любое взаимодействие. По-видимому, именно этим объясняется то, что для сомика-кошки температурный оптимум ( $30^{\circ}\text{C}$ ) при снижении рациона не изменился, несмотря на то что рост очень замедлился (двухфакторный эксперимент плана  $3R \times 5T$ ; Andrews and Stickney, 1972). Такая интерпретация подтверждается еще и тем, что при низком рационе, составляющем 2% веса тела в сутки, эффективность конвертирования, оставаясь в общем высокой при всех температурах, достигала максимума все-таки при  $30^{\circ}\text{C}$ .

### 2. Температура и размеры тела

Совместное влияние этих двух факторов учитывается в рыбоводных кормовых таблицах (Haskell, 1959), предписывающих уменьшение рациона (в % веса тела в сутки) по мере увеличения размеров рыб без изменения

\* За исключением температур 1 и  $24^{\circ}\text{C}$ ; при этих температурах не удавалось заставить рыб изменять рацион в таких широких пределах.

температурного оптимума. Эта взаимосвязь отражена в разработанной для нерки (вес 0,3—500 г) таблице темпов роста, согласно которой независимо от размеров наиболее быстрый рост всегда происходит при температуре примерно 15—16°C (Brett, 1974). Сходное соотношение обнаруживается и для кумжи: при всех изученных размерах температурный оптимум роста наблюдается при 13°C (Elliott, 1975). Однако для желтохвоста *Seriola quinqueradiata* зависимость между температурой и размерами тела налицо: оптимальная температура понижается с 27 для молоди до 21°C для крупных взрослых особей (Oshima and Ihaba, 1969).

### 3. Температура и содержание кислорода

Как низкие температуры, так и низкие рационы уменьшают скорость обмена, поэтому можно ожидать, что их совместное воздействие понизит критический уровень концентрации  $O_2$ , при которой возможно осуществление необходимых энергетических затрат. Кроме того, хотя выше указывалось, что концентрация  $O_2$  представляет собой более точный показатель обеспеченности кислородом, чем степень насыщения, последняя все же играет некоторую роль: при одной и той же степени насыщения содержание кислорода зависит от температуры (например, при 25°C 100%-ное насыщение достигается при концентрации  $O_2$  8 мг/л, а при 6°C—12 мг/л). Это позволяет предположить, что снижение содержания кислорода должно отражаться на величине температурного оптимума роста следующим образом: по мере снижения температуры критический уровень концентрации  $O_2$ , при котором возможен нормальный рост, также должен снижаться, но незначительно, так как должна сохраняться необходимая минимальная степень насыщения. В этом случае схема взаимодействия температуры и лимитирующих концентраций кислорода аналогична схеме для температуры и пониженных рационов (см. рис. 27).

Опыты, имеющие отношение к этой гипотезе, проводились Трентом, результаты их опубликовали Дудорофф и Шамуей (Doudoroff and Shumway, 1970). Большеротых окуней акклимировали при 10, 15 и 20°C, а затем при пониженных концентрациях кислорода определяли темпы их роста. При температурах 10 и 15°C критический уровень содержания  $O_2$  оказался пониженным: 5 и 3 мг/л, что подтверждает высказанное выше предположение (т. е. что и при пониженной концентрации кислорода и при уменьшенном рационе рост все же возможен, но лишь при пониженной температуре).

Таким образом, определяющее темп обменных процессов влияние температуры (Контролирующий Фактор) повышает или понижает критический уровень значения любого Лимитирующего Фактора. Процессы роста всегда подвержены влиянию температуры, которая, как и любой другой Контролирующий Фактор, действует наряду с каким-либо другим внешним фактором.

### Б. КОНТРОЛИРУЮЩИЕ И МАСКИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ

Температура и соленость. Как уже отмечалось, такая комбинация двух внешних факторов, один из которых управляет скоростями реакций ( $T$ , °C), а другой изымает часть энергии на нужды регуляции ( $S$ , ‰),

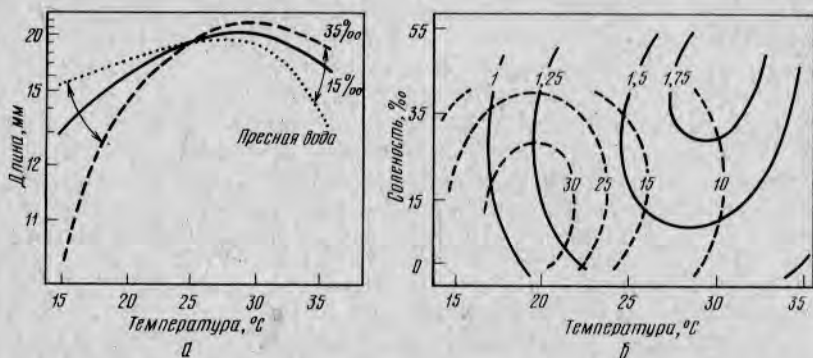


Рис. 28. (а) Зависимость роста *Cyprinodon macularius* от температуры при трех значениях солености: 35, 15‰ и в пресной воде (Kinne, 1960). На рис. б показаны изолинии темпов роста (в % веса тела в сутки) и изолинии эффективностей конвертирования (в %, пунктирные линии) (Alderdice, 1972)

изучалась на *Cyprinodon macularius* (Kinne, 1960) и на морском языке *Trinectes maculatus* (Peters and Boyd, 1972). Ниже рассмотрены только те случаи, когда кормление производилось *ad libitum*.

При повышении температуры соответствующий оптимум солености, при котором *S. macularius* рос наиболее быстро, также возрастал, т. е. взаимодействие носило характер «меньше — меньше, больше — больше». Олдердайс (Alderdice, 1972), проанализировав эти данные, показал, что центр изоплетной диаграммы темпов роста (максимум) приходится примерно на 30°C и 40‰, тогда как для эффективности конвертирования он близок к 20°C и 15‰ (рис. 28). Несмотря на то что при 30°C и 40‰ рыбы охотно потребляли большие количества пищи (что и приводило к максимальному темпу роста), эффективность ее конвертирования была значительно ниже, чем при меньшем потреблении ( $R_{opt}$ ) и при более низких значениях температуры и солености.

Заметное взаимодействие между температурой и соленостью было обнаружено и у морского языка; глобальный максимум темпа роста наблюдался при 25°C и 30‰, а минимальный — при 15°C и 0‰ (Peters and Boyd, 1972).

## В. ЛИМИТИРУЮЩИЕ И ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ

Рацион и размеры тела. Согласно определению Лимитирующие Факторы не могут взаимодействовать, они подобно звеньям одной цепи действуют последовательно. Оптимальных комбинаций не существует; максимум может достигаться в том случае, если ни один из факторов не является лимитирующим. В результате сочетания этих двух факторов (рациона и размера) в эксперименте, проводившемся при постоянных температуре и солености, стало ясно, что если рацион не является Лимитирующим Фактором, то в качестве такового выступает размер (Brett and Shelbourn, 1975). Высокий начальный рацион, равный 12% веса тела в сутки, который скармливали малькам нерки начальным

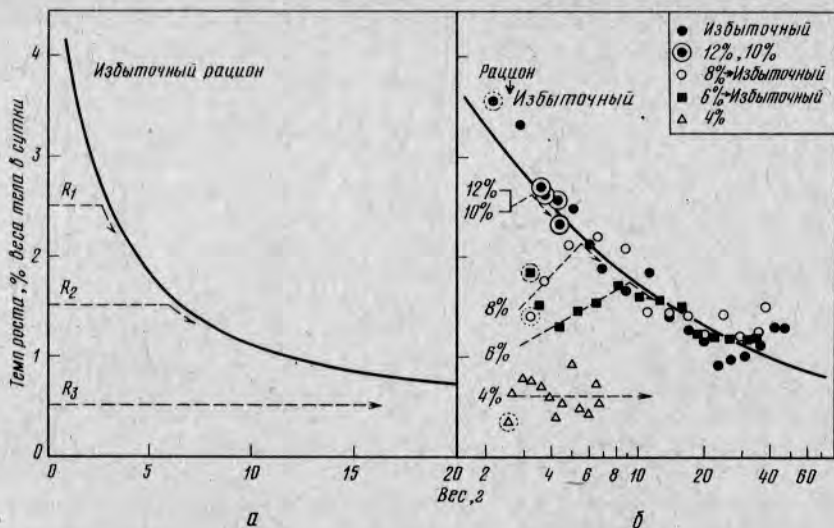


Рис. 29. Зависимость темпа роста от размеров (веса) тела при неограниченном и ограниченном рационах (величины рационов указаны в % веса тела в сутки). На рис. а изображена модель предполагаемых ростовых реакций;  $R_1$  —  $R_3$  — ограниченные рационы. На рис. б приведены значения темпов роста молоди нерки в пресной воде при  $15^{\circ}\text{C}$  и  $16\text{ L}$  (Brett and Shelbourn, 1975). Обратите внимание, что значения веса на рис. б отложены в логарифмическом масштабе (чтобы точки, соответствующие малым весам, не сливались)

весом 2,4 г, вскоре оказался избыточным; темп роста при этом постепенно уменьшался — с 3,6% веса тела в сутки при 2,4 г до 1% при 37 г. Все это сопровождалось снижением «добровольного» потребления пищи (рис. 29). В тех случаях, когда рацион с самого начала был невысоким (например, 6 и 4% веса тела в сутки), темп роста оставался постоянным (в пределах нормальной изменчивости\*) вплоть до достижения критических размеров; с этого момента происходило лимитирование и естественное уменьшение темпа роста, связанное с увеличением размеров тела.

Взаимосвязь такого же типа между рационом и содержанием кислорода, влияющими на рост в качестве последовательно действующих Лимитирующих Факторов, представлена на рис. 17.

## Г. МНОГОФАКТОРНЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ

### 1. Контролирующие, Маскирующие и Лимитирующие Факторы $[T(^{\circ}\text{C}) \times S(\text{‰}) \times R]$

Чтобы установить, каким образом температура, соленость и кормление влияют на утилизацию энергии двумя эстуарными рыбами *Paralichthys dentatus* и *Paralichthys lethostigma*, Петерс (Peters, 1971) поста-

\* G, возможно, несколько возрастает, но на выводы это не влияет.

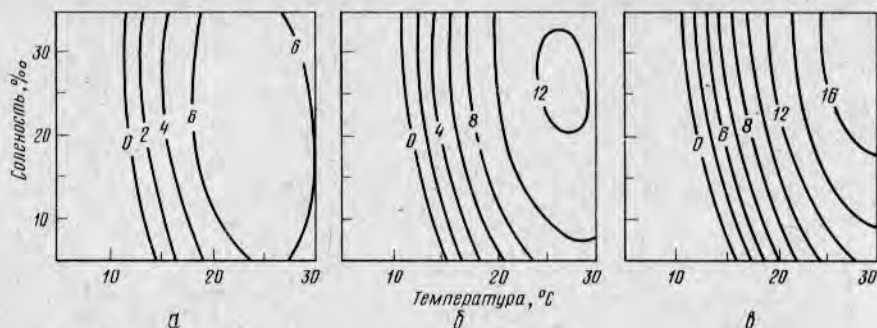


Рис. 30. Зависимость темпов роста [в кал/(кг·сут)] *Paralichthys dentatus* от солёности и температуры при трех величинах рациона: (а) 60% максимального, (б) 80% максимального, (в) ad libitum (Peters, 1971)

вил многофакторный эксперимент, включавший пятнадцать различных опытных комбинаций. Рыб содержали при пяти значениях величины рациона — от 30 до 90%  $R_{max}$ . Поскольку  $R_{max}$  изменяется в зависимости от размеров тела и внешних условий, в течение всего опыта при каждой из комбинаций значений температуры и солёности выполнялись отдельные, параллельные определения  $R_{max}$ . Из-за непостоянства  $R_{max}$  использовались не фиксированные (в % веса тела в сутки), а переменные рационы, изменявшиеся таким образом, что они составляли определенную часть  $R_{max}$ . Такой усовершенствованный подход сделал возможной реализацию сложного трехмерного плана эксперимента независимо от того, сколько пищи потребляла «параллельная» контрольная рыба; однако это затрудняло интерпретацию результатов в абсолютных значениях величин рационов.

На рис. 30 зависимость роста от температуры и солёности изображена в виде изоплетных диаграмм, как видно из рисунка при кормлении ad libitum наибольшее влияние на рост оказывает температура, действующая как Контролирующий Фактор. Солёность, действующая как Маскирующий Фактор, влияет на рост значительно меньше, но взаимодействует с температурой таким образом, что при высоких температурах (20—30°C) низкие солёности (5—15‰) несколько тормозят рост. Оптимальная комбинация лежит за пределами рассмотренного множества значений температуры и солёности — возле верхнего правого угла диаграммы (рис. 30, в), соответствующего высоким температуре и солёности (30°C и 35‰);  $G_{max}$ , судя по всему, должен превышать 16% веса тела в сутки. По мере уменьшения рациона, который становится лимитирующим, темп роста снижается; наклон оси взаимодействия температуры и солёности при этом не изменяется. Как нетрудно видеть, центр изоплетной диаграммы (точка оптимального темпа роста) смещается таким образом, что при рационе, составляющем 60%  $R_{max}$  оптимум наблюдается при 24°C и 21‰;  $G_{max}$  при этом близок к 7% веса тела в сутки. Следовательно, в естественных условиях в случае уменьшения вероятности отыскания корма оптимальной для рыб этого вида стра-

тегией был бы поиск промежуточных комбинаций значений температуры и солености.

Петерс (1971) отмечает далее, что эффективности конвертирования при рационах, составлявших около 80%  $R_{max}$ , были в общем выше, чем при 60 или 100%. Судя по виду основной  $GR$ -кривой, так оно и должно быть:  $R_{opt}$  обычно несколько меньше  $R_{max}$ . Можно также предположить, что лимитирующее влияние уменьшенного рациона состоит, по-видимому, в том, что вершина куполообразной кривой «отсекается» таким образом, что на всех трех диаграммах низкие значения темпов роста (менее 6% веса тела в сутки) сохраняют примерно одинаковое положение по отношению к значениям температуры и солености; примерно так и обстоит дело в действительности.

Отвелл и Мерринер (Otwell and Merriner, 1975) поставили на мальках полосатого окуня *Morone saxatilis* несколько иной факторный эксперимент: Факторы были те же самые, но в качестве Лимитирующего Фактора выступал возраст (который, возможно, соответствует размерам тела). В результате комбинирования трех значений температуры ( $T = 12, 18$  и  $24^{\circ}\text{C}$ ), трех значений солености ( $S = 4, 12$  и  $20\text{‰}$ ) и шести значений возраста ( $A = 5-63$  сут) был сделан вывод о статистической значимости ( $P < 0,01$ ) влияния всех факторов и взаимодействия между ними. Изменением температуры (основного фактора) объяснялось 83% дисперсии темпов линейного роста; на возраст приходилось 5%, а на соленость — менее 1%; за счет взаимодействий первого ( $T \times A$ ) и второго ( $T \times S \times A$ ) порядков относилось соответственно 3 и 4% наблюдаемой изменчивости. Во всех случаях самый быстрый рост происходил при высокой температуре ( $24^{\circ}\text{C}$ ); оптимальной для этой температуры комбинацией было сочетание молодых возрастов (менее 28 сут) с соленостью 12‰.

## 2. Контролирующие, Маскирующие, Направляющие и Лимитирующие Факторы [ $T(^{\circ}\text{C}) \times S(\text{‰}) \times L \times W$ ]

Предпринимались попытки поставить на нерке многофакторный эксперимент с комбинациями постоянных значений температуры, солености, продолжительности периода освещенности и размеров тела\*. С помощью дисперсионного анализа предварительных результатов оказалось возможным вычленить статистически значимое влияние температуры на темп роста, но последствия влияния солености и продолжительности фотопериода были неотличимы от случайной составляющей (особенно при высоких температурах). Это относилось к двум изученным размерным интервалам. Высокая температура, видимо, блокировала способность сокращающегося фотопериода вызывать смолтификацию; тем самым высокая температура сводила на нет потенциально благоприятное влияние солености.

Сложность системы, технические трудности точного контроля, а также необходимость постоянного слежения за большим количеством

\* Неопубликованные данные из годовых отчетов Тихоокеанской биологической станции (Британская Колумбия).

опытных емкостей заставили прекратить эксперименты. Было предпринято изучение других, не столь сложных комбинаций, предполагавших определенную временную динамику фотопериода и температуры (они могли возрастать, убывать или оставаться постоянными). Предварительные результаты указывают на то, что некоторые комбинации температуры и фотопериодов действуют однонаправленно; влияние фотопериода, однако, значительно слабее влияния температуры. Различия темпов роста 2-граммовых нерок, содержавшихся в условиях удлинявшегося и сокращавшегося светового дня, составило 0,44% веса тела в сутки, тогда как возрастание температуры с 10 до 17,5°C ускорило рост на 1,1%. У 4,5-граммовых нерок те же различия составили соответственно 0,40 и 0,78% веса тела в сутки. При поддержании контролируемого светового режима в течение 5 мес влияние фотопериода сказывалось гораздо сильнее. В этом опыте неестественный «сезонный» цикл снижал темп роста на 1% веса тела в сутки. Влияние фотопериода на рост, по-видимому, непосредственно не связано с продолжительностью ежесуточной световой экспозиции. Важным направляющим сигналом является характер изменения длины светового дня; стимуляция роста, видимо, происходит тогда, когда цикл изменения длительности периода освещенности несколько опережает естественный сезонный цикл.

В заключение отметим, что все эти разнообразные примеры иллюстрируют возможные типы ростовых реакций в тех случаях, когда рост подвержен воздействию более чем одного фактора. Они, безусловно, в какой-то мере приближают условия физиологических опытов к тому сложному комплексу факторов, который характерен для естественных местообитаний. Кроме того, если смотреть на все эти разработки как на попытку распространить «Факторный» подход на анаболические системы, испытывающие влияние как абиотических, так и биотических факторов, становится ясно, что полученные представления подтверждают применимость такой системы классификации.

## VI. УПРАВЛЯЮЩИЕ МЕХАНИЗМЫ

В начале главы отмечалось, что глубинным механизмом, отвечающим за снабжение организма «чистой» энергией и управляющим темпом роста, является последовательная цепь взаимосвязанных, непрерывно осуществляемых физиологических функций — питания, усвоения, включения в обмен, трансформации и выделения. Из множества абиотических и биотических факторов, влияющих на скорости этих процессов, единственным Контролирующим Фактором, задающим их ритм, признана температура. Обеспеченность пищей, содержание кислорода, гормональные или размерные ограничения могут действовать как Лимитирующие Факторы, соленость может создавать на организм определенную нагрузку, связанную с необходимостью регуляции, но при условии, что организм получал все необходимое, важнейшим условием роста остается температура.

По этой причине для понимания того, как именно эти обменные функции, сочетаясь, регулируют рост, достаточно изучить их зависимость от температуры. На рис. 31, а скорости поглощения и перевари-

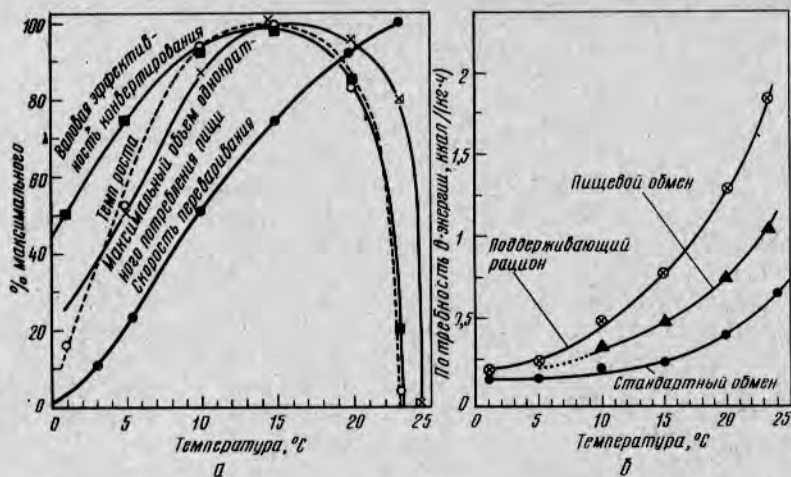


Рис. 31. Влияние температуры, контролирующей скорости различных процессов, на темп роста молоди нерки. На рис. а показаны относительные скорости потребления и переваривания пищи, темпы роста и эффективности конвертирования; все они выражены в процентах максимального значения соответствующей функции (Brett and Higgs, 1970). На рис. б показаны температурные зависимости поддерживающих функций: стандартного обмена, пищевого обмена и поддерживающего рациона [(в энергетических единицах — ккал/(кг·ч)] (Brett, 1976)

вания пищи, эффективности конвертирования и темпы роста (по данным для нерки из различных работ) отложены по единой (процентной) шкале, на которой максимальное значение каждой из функций приравнено к 100. Потребности в энергии на нужды стандартного и пищевого обмена и их соотношения с величинами поддерживающих рационов изображены графически на рис. 31, б. По всем этим зависимостям может быть воссоздана картина сложного, состоящего из многих звеньев механизма, вызывающего увеличение, а затем уменьшение максимального темпа роста ( $G_{max}$ ) по мере возрастания температуры. Для ясности изложения рассмотрим отдельно три диапазона в области низких, промежуточных и высоких температур.

а. Низкие температуры (1—5°C). Скорость переваривания очень низка и в области 0°C приближается к нулю. Однако наблюдается некоторое компенсаторное возрастание; при 1°C молодь нерки обычно растет, потребляя при этом пищу в количестве 1,5% веса тела в сутки. При той же температуре значение валовой эффективности конвертирования составляет лишь половину максимального, что отражает либо пониженную эффективность переваривания, либо обилие азотистых выделений, либо то и другое вместе. Скорость переваривания является, по-видимому, основным фактором, лимитирующим потребление пищи и, следовательно, рост при низких температурах; медленному перевариванию сопутствует и пониженный аппетит (суточный объем потребления пищи). Впоследствии иногда происходит некоторое сезонное увеличение потребления пищи, указывающее на наличие приспособительной способности запасать энергию в виде непереваренной пищи

и сохранять ее для постепенного переваривания. Величины всех уровней обмена (стандартного, рутинного, пищевого) составляют лишь небольшие части соответствующих максимумов, в результате чего поддерживающий рацион чрезвычайно низок (см. рис. 31, б).

б. Промежуточные температуры (13—17°C). С повышением температуры все трофические и ростовые функции (см. рис. 31, а), кроме темпа роста, возрастают примерно в одинаковой пропорции; темп роста (в относительных единицах) увеличивается быстрее из-за сочетания возрастающей эффективности конвертирования пищи с увеличивающимся объемом ее одноразового потребления. При 15°C достигается температурный оптимум трех из рассматриваемых процессов, и лишь скорость переваривания продолжает возрастать. Кроме того, при 15°C достигается важный рубеж: съеденная пища полностью переваривается за 24 ч. С повышением температуры скорости поддерживающих обменных процессов возрастают по экспоненциальному закону, причем наиболее заметно возрастает поддерживающий рацион.

в. Высокие температуры (20—24°C). Скорость переваривания продолжает увеличиваться, что делает возможным неоднократное (в течение суток) потребление пищи при полном ее переваривании. Аппетит, однако, понижается, а эффективность конвертирования стремительно уменьшается. В результате этого монотонное возрастание способности к перевариванию не сопровождается возрастанием темпа роста, который убывает вместе с эффективностью конвертирования. При 23°C сочетание высоких уровней стандартного обмена, поддерживающего рациона и выделения затормаживает рост настолько, что он полностью прекращается.

## VII. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В течение последних двух десятилетий были достигнуты значительные успехи в изучении влияния единичных и множественных факторов среды на способность рыб к росту. Путем анализа кривых зависимости темпа роста от рациона (*GR*-кривые) (в тех случаях, когда имевшихся данных было достаточно для того, чтобы их построить) физиологи пришли к пониманию влияния внешних факторов на основные параметры роста ( $G_{max}$ ,  $G_{opt}$ ,  $G_0$ ,  $G_{starv}$ ) и рациона ( $R_{max}$ ,  $R_{opt}$ ,  $R_{maint}$ ).

Постановка сложных контролируемых опытов по изучению роста требует пристального внимания ко многим биологически важным аспектам; экспериментатор стоит перед выбором между различными способами кормления и условиями выращивания, которые могут существенно отразиться на результатах исследования. Качество пищи, ее количество и время кормления влияют на аппетит, пищевые реакции и усвояемость; скорость течения воды, продолжительность периода освещенности, величина доступного пространства, плотность посадки и наличие укрытий воздействуют на возбудимость и плавательную активность рыб, что отражается на уровне суточных энергозатрат; прежде чем станет возможным точное определение эффективностей конвертирования, необходимы тщательные измерения потребления пищи, весов рыб и содержания воды в корме и в организме. Поскольку все эти есте-

ственные сопутствующие влияния в ряде случаев взаимодействуют с заданными условиями среды (например, чем выше температура, тем рыбы возбудимее), то знание того, каким образом воздействуют на рост как внешние, так и поведенческие факторы, помогает избежать досадных ошибок в постановке опытов по изучению роста.

Различия поведенческих реакций в пределах одних и тех же и разных емкостей вносят большой вклад в дисперсию и будут продолжать оставаться важной и интересной проблемой и как объект изучения, и как препятствие, которое необходимо устранить для повышения степени контролируемости опытов. Очень интересные результаты могут быть получены с помощью мечения каждой особи в группе. Важно также оценивать величину депенсации роста.

Очевидно, что факторные эксперименты с немногочисленными комбинациями могут привести к результатам, которые не поддаются интерпретации, особенно в тех случаях, когда значения одного или более факторов расположены по обе стороны оптимума. При изменении значения Контролирующего Фактора (например, температуры или pH) скорее всего будет существовать не взаимосвязь, а взаимодействие. Результаты воздействия такого Маскирующего Фактора, как соленость, обусловлены состоянием нейроэндокринной системы, которая в свою очередь подвержена циклическим или онтогенетическим изменениям (например, при смолтификации) под влиянием Направляющего Фактора (например, фотопериода, температурных циклов). Неполовозрелые рыбы, находящиеся на относительно стабильных стадиях развития и не подверженные таким резким изменениям как, например, при «метаморфозе», несомненно, более всего подходят для изучения основных механизмов роста.

Поскольку рост связан с распределением энергии пищи, которая в первую очередь обеспечивает поддержание жизнедеятельности организма, здесь уместно еще раз подчеркнуть, что вопросы биоэнергетики и роста неразрывно связаны между собой.

#### Список использованной литературы

- Adelman, I. R., and Smith, L. L. (1970). Effect of oxygen on growth and food conversion efficiency of northern pike. *Prog. Fish Cult.* **32**, 93—96.
- Alderdice, D. F. (1972). Factor combinations. Responses of marine poikilotherms to environmental factors acting in concert. In "Marine Ecology," Vol. 1, "Environmental Factors" (O. Kinne, ed.), Part 3, pp. 1659—1722. Wiley (Interscience). New York.
- Allee, W. C., Greenberg, B. Rosenthal, G. M., and Frank, P. (1948). Some effects of social organization on growth in the green sunfish, *Lepomis cyanellus*. *J. Exp. Zool.* **108**, 1—19.
- Allen, K. O. (1974). Effects of stocking density and water exchange rate on growth and survival of channel catfish *Ictalurus punctatus* (Rafinesque) in circular tanks. *Aquaculture* **4**, 29—40.
- Altman, P. L., and Dittmer, D. S. (1966). "Environmental Biology." Fed. Am. Soc. Exp. Biol., Biol. Handbooks, Bethesda, Maryland.
- Anderson, R. O. (1959). The influence of season and temperature on growth of the bluegill, *Lepomis macrochirus* (Rafinesque). Ph.D. Thesis, Univ. of Michigan, Ann Arbor.
- Andrews, J. W., and Page, J. W. (1975). The effects of frequency of feeding on culture of catfish. *Trans. Am. Fish. Soc.* **104**, 317—321.
- Andrews, J. W., and Stickney, R. R. (1972). Interactions of feeding rates and environmental temperature on growth, food conversion and body composition of channel catfish. *Trans. Am. Fish. Soc.* **101**, 94—99.
- Andrews, J. W., Knight, L. H., and Murai, T. (1972). Temperature requirements for high density

- rearing of channel catfish *Ictalurus punctatus* from fingerling to market size. *Prog. Fish Cult.* **34**, 240—241.
- Andrews, J. W., Murai, T., and Gibbons, G. (1973). The influence of dissolved oxygen on the growth of channel catfish. *Trans. Am. Fish. Soc.* **4**, 835—838.
- Averett, R. C. (1969). Influence of temperature on energy and material utilization by juvenile coho salmon. Ph.D. Thesis, Oregon State Univ., Corvallis.
- Baerends, G. P. (1971). The ethological analysis of fish behavior. In "Fish Physiology" (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), Vol. 6, pp. 279—370. Academic Press New York.
- Banks, J. L., Fowler, L. G., and Elliott, J. W. (1971). Effects of rearing temperature on growth, body form, and hematology of fall chinook fingerlings. *Prog. Fish Cult.* **33**, 20—26.
- Basulto, S. (1976). Induced saltwater tolerance in connection with inorganic salts in the feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* **8**, 45—55.
- Beamish, F. W. H. (1964). Influence of starvation on standard and routine oxygen consumption. *Trans. Am. Fish. Soc.* **93**, 103—107.
- Beamish, F. W. H. (1974). Apparent specific dynamic action of largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *J. Fish. Res. Board Can.* **31**, 1763—1769.
- Bern, H. A. (1975). Prolactin and osmoregulation. *Am. Zool.* **15**, 937—948.
- Bjorklund, R. G. (1958). The biological function of the thyroid and the effect of length of day on growth and maturation of goldfish, *Carassius auratus* Linn. Ph.D. Thesis, Univ. of Michigan, Ann Arbor.
- Blackman, F. F. (1905). Optima and limiting factors. *Ann. Bot. (London)* **19**, 282—295.
- Blaxter, J. H. S. (1970). Sensory deprivation and sensory input in rearing experiments. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **20**, 642—654.
- Blaxter, J. H. S., and Holliday, F. G. T. (1963). The behavior and physiology of herring and other clupeids. *Adv. Mar. Biol.* **1**, 261—393.
- Brett, J. R. (1971a). Satiation time, appetite, and maximum food intake of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *J. Fish. Res. Board Can.* **28**, 409—415.
- Brett, J. R. (1971b). Growth responses of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) to different diets and planes of nutrition. *J. Fish. Res. Board Can.* **28**, 1635—1643.
- Brett, J. R. (1974). Tank experiments on the culture of pan-size sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and pink salmon (*O. gorbuscha*) using environmental control. *Aquaculture* **4**, 341—352.
- Brett, J. R. (1976). Scope for metabolism and growth of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, and some related energetics. *J. Fish. Res. Board Can.* **33**, 307—313.
- Brett, J. R., and Higgs, D. A. (1970). Effect of temperature on the rate of gastric digestion in fingerling sockeye. *J. Fish. Res. Board Can.* **27**, 1767—1779.
- Brett, J. R., and Shelbourn, J. E. (1975). Growth rate of young sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation of fish size and ration level. *J. Fish. Res. Board Can.* **32**, 2103—2110.
- Brett, J. R., Shelbourn, J. E., and Shoop, C. T. (1969). Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size. *J. Fish. Res. Board Can.* **26**, 2363—2394.
- Brocksen, R. W., and Cole, R. E. (1972). Physiological responses of three species of fishes to various salinities. *J. Fish. Res. Board Can.* **29**, 399—405.
- Brown, M. E. (1946a). The growth of brown trout (*Salmo trutta* Linn.). III. The effect of temperature on the growth of 2-year-old trout. *J. Exp. Biol.* **22**, 145—155.
- Brown, M. E. (1946b). The growth of brown trout (*Salmo trutta* Linn.). II. Growth of 2-year-old trout at a constant temperature of 11.5°C. *J. Exp. Biol.* **22**, 130—144.
- Brown, M. E. (1957). Experimental studies of growth. In "Physiology of Fishes" (M. E. Brown, ed.), Vol. 1, pp. 361—400. Academic Press, New York.
- Brungs, W. A. (1971). Chronic effects of low dissolved oxygen concentrations on the fathead minnow (*Pimephales promelas*). *J. Fish. Res. Board Can.* **28**, 1119—1123.
- Canagaratnam, P. (1959). Growth of fishes in different salinities. *J. Fish. Res. Board Can.* **16**, 121—130.
- Canagaratnam, P. (1966). Growth of *Tilapia mossambica* Peters in different salinities. *Bull. Fish. Res. Stn., Ceylon* **19**, 47—50.
- Carlson, A. R., and Siefert, R. E. (1974). Effects of reduced oxygen on the embryos and larvae of lake trout (*Salvelinus namaycush*) and largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *J. Fish. Res. Board Can.* **31**, 1393—1396.
- Carlson, A. R., Siefert, R. E., and Herman, L. J. (1974). Effects of lowered dissolved oxygen concentrations on channel catfish (*Ictalurus punctatus*) embryos and larvae. *Trans. Am. Fish. Soc.* **103**, 623—626.

- Chervinski, J. (1961). Laboratory experiments on the growth of *Tilapia nilotica* in various saline concentrations. *Bamidgeh* 13, 8—14.
- Chervinski, J. (1975). Sea basses, *Dicentrarchus labrax* (Linne) and *D. punctatus* (Bloch) (Pisces, Serranidae), a control fish in fresh water. *Aquaculture* 6, 249—256.
- Chiba, K. (1966). A study on the influence of oxygen concentration on the growth of juvenile common carp. *Bull. Freshwater Fish. Res. Lab. Tokyo* 15, 35—47.
- Comfort, A. (1956). "The Biology of Senescence." Routledge & Kegan Paul, London.
- Cooper, E. L. (1961). Growth of wild and hatchery strains of brook trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* 90, 424—438.
- Coutant, C. C., and Cox, D. K. (1975). Growth rates of subadult largemouth bass, 24—33.5 C. Environ. Sci. Div., Oak Ridge Natl. Lab., Oak Ridge, Tennessee.
- Cox, D. K. (1975). Growth rate of striped bass, *Morone saxatilis*, as a function of temperature and ration. Annu. Rep. 1975. Environ. Sci. Div., Oak Ridge Natl. Lab., Oak Ridge, Tennessee. (Also personal communication.)
- Cox, D. K., and Coutant, C. C. (1975). Growth-temperature response of striped bass, *Morone saxatilis*. Environ. Sci. Div., Oak Ridge Natl. Lab., Oak Ridge, Tennessee.
- Davison, R. C., Breese, W. P., Warren, C. E., and Doudoroff, P. (1959). Experiments on the dissolved oxygen requirements of cold-water fishes. *Sewage Ind. Wastes* 31, 950—966.
- De Martini, E. E. (1969). A correlative study of the ecology and comparative feeding mechanism morphology of the Embiotocidae (Surf-fishes) as evidence of the family's adaptive radiation into available ecological niches. *Wasmann J. Biol.* 27, 177—247.
- De Silva, S. S., and Perera, P. A. B. (1976). Studies on the young grey mullet, *Mugil cephalus* L. L. I. Effects of salinity on food intake, growth and food conversion. *Aquaculture* 7, 327—338.
- Doudoroff, P., and Shumway, D. L. (1967). Dissolved oxygen criteria for the protection of fish. *Am. Fish. Soc. Spec. Publ. No. 4*, pp. 13—19.
- Doudoroff, P., and Shumway, D. L. (1970). Dissolved oxygen requirements for freshwater fishes. *FAO Fish. Tech. Pap. No. 86*.
- Ebeling, A. W., and Alpert, J. S. (1966). Retarded growth of the paradise fish *Macropodus opercularis* (L.) in low environmental oxygen. *Copeia* No. 3, pp. 606—610.
- Eisler, T. (1957). The influence of light on the early growth of chinook salmon. *Growth* 21, 197—203.
- Elliott, J. M. (1975a). Weight of food and time required to satiate brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshwater Biol.* 5, 51—64.
- Elliott, J. M. (1975b). Number of meals in a day, maximum weight of food consumed in a day and maximum rate of feeding for brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshwater Biol.* 5, 287—303.
- Elliott, J. M. (1975c). The growth rate of brown trout, *Salmo trutta* L., fed on maximum rations. *J. Anim. Ecol.* 44, 805—821.
- Elliott, J. M. (1975d). The growth rate of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on reduced rations. *J. Anim. Ecol.* 44, 823—842.
- Falk, K. (1968). Versuche zur Forellenmast in Küsten-und Binnengewässern. *Fisch.-Forsch. Wiss. Schriftenr.* 6, 93—98.
- Fisher, R. J. (1963). Influence of oxygen concentration and of its diurnal fluctuations on the growth of juvenile coho salmon. M.S. Thesis, Oregon State Univ., Corvallis.
- Fry, F. E. J. (1947). Effects of the environment on animal activity. *Univ. Toronto Stud. Biol. Ser.* 55, 1—62.
- Fry, F. E. J. (1971). The effect of environmental factors on the physiology of fish. In "Fish Physiology" (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), Vol. 6, pp. 1—98. Academic Press, New York.
- Gerking, S. D. (1966). Annual growth cycle, growth potential, and growth compensation in the bluegill sunfish in northern Indiana lakes. *J. Fish. Res. Board Can.* 23, 1923—1956.
- Gerking, S. D. (1971). Influence of rate of feeding and body weight on protein metabolism of bluegill sunfish. *Physiol. Zool.* 44, 9—19.
- Gibson, M. B., and Hirst, B. (1955). The effect of salinity and temperature on the preadult growth of guppies. *Copeia* No. 3, pp. 241—243.
- Glass, N. R. (1969). Discussion of calculation of power function with special reference to respiratory metabolism in fish. *J. Fish. Res. Board Can.* 26, 2643—2650.
- Gross, W. L., Fromm, P. O., and Roelofs, E. W. (1963). Relationship between thyroid and growth in green sunfish, *Lepomis cyanellus* (Rafinesque). *Trans. Am. Fish. Soc.* 92, 401—408.
- Gross, W. L., Roelofs, E. W., and Fromm, P. O. (1965). Influence of photoperiod on growth of green sunfish, *Lepomis cyanellus*. *J. Fish. Res. Board Can.* 22, 1379—1386.
- Haskell, D. C. (1959). Trout growth in hatcheries. *N.Y. Fish Game J.* 6, 204—237.
- Hatanaka, M. A., and Murakawa, G. (1958). Growth and food consumption in young amberfish,

- Seriola quinqueradiata* (T. et S.). *Tohoku J. Agric. Res.* **9**, 69—79.
- Hatanaka, M. A., and Takahashi, M. (1956). Utilization of food by mackerel *Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn). *Tohoku J. Agric. Res.* **7**, 51—57.
- Hatanaka, M. A., and Takahashi, M. (1960). Studies on the amounts of the anchovy consumed by the mackerel. *Tohoku J. Agric. Res.* **11**, 83—100.
- Hatanaka, M. A., Sekino, K., Takahashi, M., and Ichimura, T. (1957). Growth and food consumption in young mackerel, (*Pneumatophorus japonicus*, Houttuyn). *Tohoku J. Agric. Res.* **7**, 351—368.
- Henderson, N. E. (1963). Influence of light and temperature on the reproductive cycle of the eastern brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). *J. Fish. Res. Board Can.* **20**, 859—897.
- Hepher, B. (1967). Some biological aspects of warm-water fish pond management. In "The Biological Basis of Fresh Water Fish Production" (S. Gerking, ed.), pp. 417—428. Blackwell, Oxford.
- Herrmann, R. B., Warren, C. E., and Doudoroff, P. (1962). Influence of oxygen concentration on the growth of juvenile coho salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* **91**, 155—167.
- Hogman, W. J. (1968). Annulus formation on scales of four species of coregonids reared under artificial conditions. *J. Fish. Res. Board Can.* **25**, 2111—2112.
- Hokanson, K. E. F., Kleiner, C. F., and Thorsland, T. W. (1977). Effects of constant temperature and diel fluctuation on growth, mortality, and yield of juvenile rainbow trout, *Salmo gairdneri* (Richardson). *J. Fish. Res. Board Can.* **34**, 639—648.
- Holmes, W. N., and Donaldson, E. M. (1969). Excretion, ionic regulation, and metabolism. In "Fish Physiology" (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), Vol. 1, pp. 1—89. Academic Press, New York.
- Hubbs, C. L. (1930). The high toxicity of nascent oxygen. *Physiol. Zool.* **3**, 441—460.
- Huh, H. T., Calbert, H. E., and Steiber, D. A. (1976). Effects of temperature and light on growth of yellow perch and walleye using formulated feed. *Trans. Am. Fish. Soc.* **105**, 254—258.
- Huisman, E. A. (1974). A study on optimal rearing conditions for carp (*Cyprinus carpio* L.). Spec. Publ., Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, Utrecht.
- Ishiwata, N. (1968). Ecological studies on the feeding of fishes. IV. Satiation curve. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* **34**, 691—693.
- Jansen, A. C. (1938). The growth of the plaice in the transition area. *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* **108**, 104—107.
- Kato, T. (1970). Studies on the variation of growth in rainbow trout, *Salmo gairdnerii*. II. Regression line of satiation amount on the body weight as an indicator of food amount. *Bull. Freshwater Fish. Res. Lab.* **20**, 101—107.
- Kato, T., and Sakamoto, Y. (1969). Studies on the variation of growth in rainbow trout, *Salmo gairdnerii*. I. The effect of grading of body size on the course of growth. *Bull. Freshwater Fish. Res. Lab.* **19**, 9—16.
- Kawanabe, H. (1969). The significance of social structure in production of the "ayu," *Plecoglossus altivelis*. In "Symposium on Salmon and Trout in Streams" (T. G. Northcote, ed.), pp. 243—251. Inst. Fish., Univ. of British Columbia, Vancouver.
- Kepshire, B. M., Jr. (1971). Growth of pink, chum, and fall chinook salmon in heated seawater. *Proc. Annu. N. W. Fish Cult. Conf.*, 22<sup>nd</sup> pp. 25—26.
- Kepshire, B. M., Jr., and McNeil, W. (1972). Growth of premigratory chinook salmon in seawater. *U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* **70**, 119—123.
- Kerr, S. R. (1971). Analysis of laboratory experiment on growth efficiency of fishes. *J. Fish. Res. Board Can.* **28**, 801—808.
- Kilambi, R. V., Noble, J., and Hoffman, C. E. (1970). Influence of temperature and photoperiod on growth, food consumption, and food conversion efficiency of channel catfish. *Proc. Annu. Conf. Southeast. Assoc. Game Fish Comm.*, 24<sup>th</sup> pp. 519—531. (*Aquat. Sci. Fish. Abstr.* **4**, 4Q5139F, p. 231.)
- Kinne, O. (1960). Growth, food intake, and food conversion in a euryplastic fish exposed to different temperatures and salinities. *Physiol. Zool.* **33**, 288—317.
- Kleiber, M. (1961). "The Fire of Life. An Introduction to Animal Energetics." Wiley, New York.
- Knutsson, S., and Grav, T. (1976). Seawater adaptation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) at different experimental temperatures and photoperiods. *Aquaculture* **8**, 169—187.
- Kono, H., and Nose, Y. (1971). Relationship between the amount of food taken and growth in fishes. I. Frequency of feeding for a maximum daily ration. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* **37**, 169—175.
- Kwain, W.-H. (1975). Embryonic development, early growth, and meristic variation in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) exposed to combinations of light intensity and temperature. *J. Fish. Res. Board Can.* **32**, 397—402.

- Larkin, P. A., Terpenning, J. G., and Parker, R. R. (1956). Size as a determinant of growth rate in rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Trans. Am. Fish. Soc.* **86**, 84—96.
- Lindsey, C. C. (1958). Modification of meristic characters by light duration in kokane, *Oncorhynchus nerka*. *Copeia* No. 2, pp. 134—136.
- McCormick, J. H. (1976). Temperature effects on young yellow perch, *Perca flavescens* (Mitchell). *Ecol. Res. Ser.*, U.S. Environ. Prot. Agency, Duluth, Minnesota.
- McCormick, J. H., Jones, B. R., and Syrett, R. F. (1971). Temperature requirements for growth and survival of larval ciscos (*Coregonus artedii*). *J. Fish. Res. Board Can.* **28**, 924—927.
- McCormick, J. H., Hokanson, K. E. F., and Jones, B. R. (1972). Effects of temperature on growth and survival of young brook trout, *Salvelinus fontinalis*. *J. Fish. Res. Board Can.* **29**, 1107—1112.
- McCormick, J. H., Jones, B. R., and Hokanson, K. E. F. (1977). White sucker (*Catostomus commersoni*) embryo development, and early growth and survival at different temperatures. *J. Fish. Res. Board Can.* **34**, 1019—1025.
- MacCrimmon, H. R., and Kwain, W.-H. (1969). Influence of light on early development and meristic characters in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Can. J. Zool.* **47**, 631—63.
- Magnuson, J. J. (1962). An analysis of aggressive behavior, growth, and competition for food and space in medaka, *Oryzias latipes* (Pisces, Cyprinodontidae). *Can. J. Zool.* **40**, 313—363.
- Nagoshi, M. (1967a). Experiments on the effects of size hierarchy upon the growth of guppy (*Lebistes reticulatus*). *J. Fac. Fish. Prefect. Univ. Mie* **7**, 165—189.
- Nagoshi, M. (1967b). On the effects of size hierarchy upon the growth of fishes. *J. Fac. Fish. Prefect. Univ. Mie* **7**, 191—198.
- Needham, A. E. (1964). "The Growth Process in Animals." Pitman London.
- Nelson, D. J. (1974). Temperature effects on growth of largemouth bass. *Ann. Prog. Rep.*, pp. 28—29. Environ. Sci. Div., Oak Ridge Natl. Lab., Oak Ridge, Tennessee.
- Nelson, D. J. (1975). Growth, consumption, and conversion rates as a function of temperature of subadult striped bass. *Ann. Prog. Rep.*, pp. 45—47. Aquat. Stud., Environ. Sci. Div., Oak Ridge Natl. Lab., Oak Ridge, Tennessee.
- Niimi, A. J., and Beamish, F. W. H. (1974). Bioenergetics and growth of largemouth bass (*Microporus salmoides*) in relation to body weight and temperature. *Can. J. Zool.* **52**, 447—456.
- Nose, T. (1963). Determination of nutritive value of food protein on fish. II. Effect of amino acid composition of high protein diets on growth and protein utilization of the rainbow trout. *Bull. Freshwater Fish. Res. Lab.* **13**, 41—50.
- Novotny, A. J. (1975). Net-pen culture of Pacific salmon in marine water. *Mar. Fish. Rev.* **37**, 36—47.
- Oshima, Y., and Ihaba, D. (1969). "Fish Culture," Vol. 4, "Yellowtail—Amber Jack." Publ. Midori-Shobo, Tokyo.
- Otto, R. G. (1971). Effects of salinity on the survival and growth of pre-smolt coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *J. Fish. Res. Board Can.* **28**, 343—349.
- Otwell, W. S., and Merriner, J. V. (1975). Survival and growth of juvenile striped bass, *Morone saxatilis*, in a factorial experiment with temperature, salinity and age. *Trans. Am. Fish. Soc.* **104**, 560—566.
- Paloheimo, J. E., and Dickie, L. M. (1966). Food and growth of fishes. III. Relations among food, body size, and growth efficiency. *J. Fish. Res. Board Can.* **23**, 1209—1248.
- Pentelov, F. T. K. (1939). The relation between growth and food consumption in the brown trout (*Salmo trutta*). *J. Exp. Biol.* **16**, 446—473.
- Pessah, E., and Powles, P. M. (1974). Effect of constant temperature on growth rates of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *J. Fish. Res. Board Can.* **31**, 1678—1682.
- Peters, D. S. (1971). Growth and energy utilization of juvenile flounder, *Paralichthys dentatus* and *Paralichthys lethostigma*, as affected by temperature, salinity, and food availability. Ph.D. Thesis, Dep. Zool., North Carolina State Univ., Raleigh.
- Peters, D. S., and Boyd, M. T. (1972). The effect of temperature, salinity, and availability of food on the feeding and growth of the hogchoker, *Trinectes maculatus* (Block and Schneider). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **9**, 201—207.
- Pyle, E. A. (1969). The effect of constant light or constant darkness on the growth and sexual maturity of brook trout. *Fish. Res. Bull. No.* **31**, pp. 13—19.
- Rasquin, P., and Rosenbloom, L. (1954). Endocrine imbalance and tissue hyperplasia in teleosts maintained in darkness. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.* **104**, 361—425.
- Refstie, T., and Kittelsen, A. (1976). Effect of density on growth and survival of artificially reared Atlantic salmon. *Aquaculture* **8**, 319—326.

- Richards, C. M. (1958). The inhibition of growth in crowded *Rana pipiens* tadpoles. *Physiol. Zool.* **31**, 138—151.
- Saunders, R. L., and Henderson, E. B. (1969). Survival and growth of Atlantic salmon parr in relation to salinity. *Fish. Res. Board Can. Tech. Rep.* No. 147.
- Saunders, R. L., and Henderson, E. B. (1970). Influence on photoperiod on smolt development and growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Fish. Res. Board Can.* **27**, 1295—1311.
- Shaw, H. M., Saunders, R. L., Hall, H. C., and Henderson, E. B. (1975a). The effect of dietary sodium chloride on growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *J. Fish. Res. Board Can.* **32**, 1813—1819.
- Shaw, H. M., Saunders, R. L., and Hall, H. C. (1975b). Environmental salinity: its failure to influence growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *J. Fish. Res. Board Can.* **32**, 1821—1824.
- Shehadeh, Z. H., and Gordon, M. S. (1969). The role of the intestine in salinity adaptation of the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Comp. Biochem. Physiol.* **30**, 397—418.
- Shelbourn, J. E. (1976). Early growth rates of chum salmon fry (*Oncorhynchus keta*) in the laboratory in fresh and salt water. Unpublished manuscript, Pacific Biological Station, Nanaimo, British Columbia.
- Shelbourn, J. E., Brett, J. R., and Shirahata, S. (1973). Effect of temperature and feeding regime on the specific growth rate of sockeye salmon fry (*Oncorhynchus nerka*), with a consideration of size effect. *J. Fish. Res. Board Can.* **30**, 1191—1194.
- Smith, M. A. K., and Thorpe, A. (1976). Nitrogen metabolism and trophic input in relation to growth in freshwater and saltwater. *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)* **150**, 139—151.
- Stauffer, G. D. (1973). A growth model for salmonids reared in hatchery environments. Ph.D. Thesis, Univ. of Washington, Seattle.
- Stewart, N. E., Shumway, D. L., and Doudoroff, P. (1967). Influence of oxygen concentration on the growth of juvenile largemouth bass. *J. Fish. Res. Board Can.* **24**, 475—494.
- Strawn, K. (1961). Growth of largemouth bass fry at various temperatures. *Trans. Am. Fish. Soc.* **90**, 334—335.
- Swift, D. R. (1955). Seasonal variations in the growth rate, thyroid gland activity, and food reserves of brown trout, (*Salmo trutta* Linn.). *J. Exp. Biol.* **32**, 751—764.
- Swift, D. R. (1959). Seasonal variation in the activity of the thyroid gland of yearling brown trout (*Salmo trutta* Linn.). *J. Exp. Biol.* **36**, 120—125.
- Swift, D. R. (1960). Cyclical activity of the thyroid gland of fish in relation to environment changes. *Symp. Zool. Soc. London* No. 1, pp. 17—27.
- Swift, D. R. (1961). The annual growth rate cycle in brown trout (*Salmo trutta* Linn.) and its cause. *J. Exp. Biol.* **38**, 595—604.
- Swift, D. R. (1963). Influence of oxygen concentration on growth of brown trout, *Salmo trutta* L. *Trans. Am. Fish. Soc.* **92**, 300—301.
- Swift, D. R. (1964). The effect of temperature and oxygen on the growth rate of the Windermere char (*Salvelinus alpinus willughbi*). *Comp. Biochem. Physiol.* **12**, 179—183.
- Thompson, D. H. (1941). The fish production of inland streams and lakes. *Symp. Hydrobiol., Univ. Wis., Madison* pp. 206—217.
- Ursin, E. (1963). On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth expression. *Medd. Dan. Fisk.-Havunders.* **4**, 1—16.
- Wagner, H. H. (1974). Photoperiod and temperature regulation of smolting in steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *Can. J. Zool.* **52**, 219—240.
- Warren, C. E. (1971). "Biology and Water Pollution Control." Saunders, Philadelphia, Pennsylvania.
- Warren, C. E., and Davis, G. E. (1967). Laboratory studies on the feeding bioenergetics and growth of fishes. In "The Biological Basis of Freshwater Fish Production" (S. D. Gerking, ed.), pp. 175—214. Blackwell, Oxford.
- Weatherley, A. H. (1972). "Growth and Ecology of Fish Populations." Academic Press, New York.
- West, B. W. (1965). Growth, food conversion, food consumption, and survival at various temperatures, of the channel catfish *Ictalurus punctatus* (Rafinesque). M.S. Thesis, Univ. of Arkansas, Fayetteville.
- West, B. W. (1966). Growth rates at various temperatures of the orange-throat darter *Etheostoma spectabilis*. *Proc. Ark. Acad. Sci.* **20**, 50—53.
- West, L. B. (1960). The nature of growth inhibiting material from crowded *Rana pipiens* tadpoles. *Physiol. Zool.* **33**, 232—239.

- Whitworth, W. R. (1968). Effects of diurnal fluctuations of dissolved oxygen on the growth of brook trout. *J. Fish. Res. Board Can.* **25**, 579—584.
- Wirtz, P. (1974). The influence of the sight of a conspecific on the growth of *Blennius pholis* (Pisces, Teleostei). *J. Comp. Physiol.* **91**, 161—165.
- Wohlfarth, G. W., and Moav, R. (1972). The regression of weight gain on initial weight in carp. I. Methods and results. *Aquaculture* **1**, 7—28.
- Wurtsbaugh, W. A. (1973). Effects of temperature, ration, and size on the growth of juvenile steelhead trout, *Salmo gairdneri*. M.S. Thesis, Oregon State Univ., Corvallis.
- Yamagishi, H. (1962). Growth relation in some small experimental populations of rainbow trout fry, *Salmo gairdneri* Richardson, with special reference to social relations among individuals. *Jpn. J. Ecol. (Nippon Seitai Gakkaishi)* **12**, 43—53.
- Yamagishi, H. (1963). Some observations on growth variation and feeding behavior in the fry of two races of Japanese crucian carp, *Carassius carassius* L. *Jpn. J. Ecol. (Nippon Seitai Gakkaishi)* **13**, 156—161.
- Yamagishi, H. (1969). Postembryonal growth and its variability of the three marine fishes with special reference to the mechanism of growth variation in fishes. *Res. Popul. Ecol. (Kyoto)* **11**, 14—33.
- Yamagishi, H., Maruyama, T., and Mashiko, K. (1974). Social relation in a small experimental population of *Odontobutis obscurus* (Temminck et Schlegel) as related to individual growth and food intake. *Oecologia (Berlin)* **17**, 187—202.
- Yu, M.-L. (1968). A study on the growth inhibiting factors of zebra fish, *Brachydanio rerio*, and blue gourami, *Trichogaster trichopterus*. Ph.D. Thesis, Dep. Biol., New York Univ., New York.
- Zaugg, W. S., and McLain, L. R. (1969). Inorganic salt effects on growth, saltwater adaptation, and gill ATPase of Pacific salmon. In "Fish in Research" (O. W. Newhaus and J. E. Halver, ed.), pp. 293—306. Academic Press, New York.

## Глава 6

# КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ И МОДЕЛИ РОСТА РЫБ

У. Е. РИКЕР

I. Измерение длины и веса рыб . . . . .	347
А. Способы измерения длины . . . . .	347
Б. Способы определения веса . . . . .	348
В. Пересчет измерений длины и веса, полученных различными способами . . . . .	349
Г. Оценка веса по длине и длины по весу . . . . .	349
Д. Численное выражение роста . . . . .	351
II. Оценка темпов роста в естественных популяциях . . . . .	353
А. Определение возраста по частотным распределениям длин и весов (метод Петерсена) . . . . .	353
Б. Определение возраста по отметкам на чешуе или костях . . . . .	354
В. Влияние систематических ошибок выборки . . . . .	355
Г. Влияние размерно-селективной смертности одновозрастных рыб . . . . .	355
III. Характеристики роста рыб . . . . .	357
А. Этапы роста . . . . .	357
Б. Сезонный цикл роста . . . . .	358
В. Форма и изменчивость частотных распределений длин и весов . . . . .	359
Г. Изометрический и аллометрический рост . . . . .	361
Д. Влияние размерно-селективной смертности на оценки темпа роста . . . . .	362
IV. Модели роста, связанные с возрастом . . . . .	363
А. Рост в начальный период жизни . . . . .	363
Б. Кусочно-экспоненциальная модель роста . . . . .	365
В. Общие характеристики кривых, применяемых для описания заключительного этапа онтогенеза . . . . .	366
Г. Логистическая кривая роста . . . . .	367
Д. Кривая роста Гомперца . . . . .	368
Е. Первая кривая роста Пюттера . . . . .	370
Ж. Вторая кривая роста Пюттера . . . . .	373
З. Кривая роста Джонсона . . . . .	375
И. Функция Ричардса . . . . .	376
К. Асимптотический рост: реален ли он? . . . . .	377
Л. Построение кривых роста . . . . .	379
М. Кривые, используемые для описания сезонного цикла роста . . . . .	381
V. Зависимость роста от температуры . . . . .	383
А. Максимальный размер и возраст . . . . .	383
Б. Гиперболические зависимости . . . . .	384
В. Цепная линия Яниша . . . . .	385
Г. Параболы . . . . .	386
Д. Кривые роста Эллиотта . . . . .	387
Е. Температурные функции Цвайфеля и Ласкера . . . . .	388
Ж. Табличное представление Бретта . . . . .	389
VI. Зависимость роста от рациона . . . . .	390
А. Эмпирическое представление . . . . .	390
Б. Синусоидальная кривая Стоффера . . . . .	391
В. Объединенная формула Эллиотта . . . . .	392
Г. Анализ Палохеймо и Дики . . . . .	392
Д. Анализ Керра . . . . .	396
Е. Анализ Урсуна . . . . .	396
VII. Заключение . . . . .	396
Список использованной литературы . . . . .	398

# I. ИЗМЕРЕНИЕ ДЛИНЫ И ВЕСА РЫБ

## A. СПОСОБЫ ИЗМЕРЕНИЯ ДЛИНЫ

Длина рыб измеряется различными способами (рис. 1). Расхождения возникают в результате выбора различных точек отсчета у переднего и заднего концов тела рыбы, а также из-за использования разных методов измерений.

Передними точками отсчета (А) могут быть: (1) конец рыла, (2) конец рыла или нижней челюсти при закрытом рте в зависимости от того, какая из этих частей сильнее выдается, (3) передний край орбиты глаза, (4) средняя линия орбиты, (5) задний край орбиты.

Задними точками отсчета (Р) могут быть: (1) конец чешуйного покрова, (2) задний край последней гипуральной кости (обычно определяется по положению складки, когда хвостовой плавник несколько согнут), (3) конец самого короткого срединного луча хвостового плавника, (4) конец наиболее длинной лопасти хвостового плавника в естественном положении; (5—7) конец верхней (5), нижней (6) или наиболее длинной (7) лопасти хвостового плавника, когда последний сжат таким образом, что имеет максимальную длину.

Способы измерений (М) включают: (1) использование кронциркулей; (2) использование измерительной ленты, располагаемой вдоль контура тела рыбы; (3) помещение рыбы на измерительную доску таким образом, что рыло оказывается прижатым к передней ограничительной планке; (4) помещение рыбы на измерительную доску, оснащенную специальным ползунковым индикатором.

Теоретически можно использовать любую комбинацию точек отсчета и методов измерений, но на практике число возможных вариантов весьма ограничено. Некоторые из наиболее распространенных комбинаций имеют специальные названия, которые приводятся ниже вместе с указанием соответствующих точек отсчета.

Стандартная длина\*: А1, Р2, М1 или М4. Используется главным образом систематиками.

Длина по Смитту (ранее ее часто называли общей длиной): А2, Р3 и М3 или М4. Широко используется ихтиологами для измерения морских и пресноводных рыб\*\*.

Полная длина\*\*\*: А2, Р7 и М3 или М4. Широко используется при исследованиях пресноводных рыб в США, где является обычной, «официальной» длиной.

Посторбитально-гипуральная длина (также называется просто гипуральной длиной): А5, Р2, М4. Недавно была использована специалистами по лососям в Британской Колумбии, чтобы избежать путаницы, вызываемой удлинением рыла и деформацией хвостового плавника лосося в период нереста. В других случаях для этой же цели использовались другие точки головы (А3, А4), но задний край

\* В отечественной литературе обычно обозначается *l*. — *Прим. ред.*

\*\* Обычно используется для измерений лососевидных рыб. — *Прим. ред.*

\*\*\* Называется также «зоологической длиной»; в отечественной литературе обычно обозначается *L*. — *Прим. ред.*

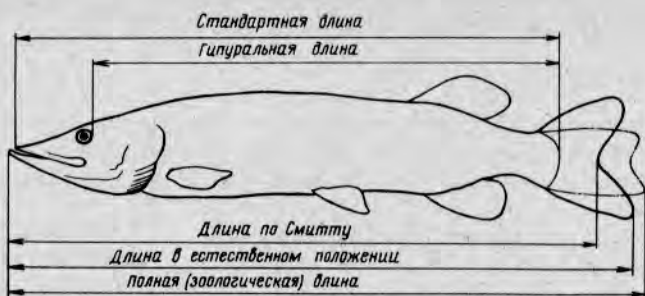


Рис. 1. Определение пяти различных измерений длины рыбы

орбиты относится к твердой кости и потому является более определенной точкой отсчета.

Полная длина тела в естественном положении\*: А2, Р4 и М3 или М4. Это измерение часто используется в Европе, но для каждого вида рыбы необходимо решать, какое положение хвостового плавника считать естественным.

Длина рыбы зависит также от ее состояния (живая, недавно «уснувшая», трупное очоечение) и сроков фиксации ее в формалине или спирте.

#### Б. СПОСОБЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВЕСА

В этой главе термины «масса», «биомасса» и «вес» используются как синонимы для обозначений общего веса рыбы. Как и при измерениях длины, существуют различия в способах и условиях, при которых определяется вес. Обычной процедурой является взвешивание целой рыбы (живой или неживой). Если к моменту взвешивания она оставалась живой или сохранялась в жидкости, для каждого эксперимента следует принимать некоторый стандартный период или степень обсушивания рыбы в подвешенном состоянии либо с помощью фильтровальной бумаги, однако каких-либо общих правил на этот счет не существует. Вес рыбы может несколько изменяться после гибели при выдерживании ее на воздухе, а также в процессе фиксации и после нее.

На изменчивость веса большое влияние оказывает разная наполненность желудков рыб, хотя обычно не предпринимается никаких попыток учесть этот фактор. Однако при оценке веса рыб, выращенных в искусственных условиях, можно достичь бóльшего единообразия, выполняя взвешивание в определенное время суток и спустя одно и то же время после последнего кормления.

Другим важным источником изменчивости веса взрослых рыб является сезонный половой цикл. У самок, в частности, вес гонад, когда икра текущего года близка к созреванию, немного выше, чем в период, когда яичник рыб еще не созрел.

При оценке веса рыб из промысловых уловов иногда приходится взвешивать потрошенных рыб с оставленными или удаленными жабрами, с головами и без них.

\* На практике не отличается от полной (зоологической) длины. — Прим. ред.

## В. ПЕРЕСЧЕТ ИЗМЕРЕНИЙ ДЛИНЫ И ВЕСА, ПОЛУЧЕННЫХ РАЗЛИЧНЫМИ СПОСОБАМИ

При выборе способа измерения длины следует руководствоваться соображениями удобства и традицией, при этом желательно возможно большее единообразие; тем не менее всегда может появиться необходимость перехода от одной системы к другой. Пары измерений одной и той же особи сравниваются либо графически, либо с помощью уравнения регрессии. При этом необходимо учитывать изложенные ниже соображения.

1. Сравнения должны включать как можно более широкий диапазон размеров. Если размеры рыб различаются незначительно, то, чтобы получить достоверную линию (функцию) пересчета, необходимо измерить очень много рыб.

2. Если  $X$  и  $Y$  представляют собой два сравниваемых измерения, линия регрессии должна проходить через точку  $\bar{X}$ ,  $\bar{Y}$  — средние значения этих двух типов измерений, а ее угловым коэффициентом должен быть коэффициент функциональной регрессии. Эта линия симметрична по отношению к  $X$  и  $Y$  и может быть использована для пересчета измерений  $X$  в  $Y$ , и наоборот.

3. Если точка пересечения линий функциональной регрессии с координатной осью находится вблизи начала координат (как это обычно бывает), для преобразования желательно использовать ту линию, которая соединяет начало координат с  $(\bar{X}, \bar{Y})$ .

Эти соображения относятся также и к переходу от одних типов весов к другим.

## Г. ОЦЕНКА ВЕСА ПО ДЛИНЕ И ДЛИНЫ ПО ВЕСУ

Установлено, что на любом этапе жизни рыбы вес изменяется по закону степенной функции длины:

$$w = al^b; \quad (1)$$

$$\log w = \log a + b(\log l). \quad (2)^*$$

Эти выражения лучше всего применять к отдельным рыбам, измеренным и взвешенным в последовательные годы их жизни, что, разумеется, возможно далеко не всегда. Значение  $b$  обычно определяется для популяции путем построения графика зависимости логарифма веса от логарифма длины для большого числа рыб различных размеров; наклон построенной линии и будет оценкой  $b$ . При пересчете различных длин друг в друга и, разумеется, во всех биологических ситуациях, при которых вариабельность в большей степени обусловлена самим материалом, чем ошибками измерений, следует использовать «функциональную» линию регрессии, т. е. эти две переменные должны обрабатываться симметрично (Ricker, 1973, 1975b). Принимая  $\log l = X$  и  $\log w = Y$ , функциональную линию можно получить с помощью следующей процедуры:

\*  $\ln$  означает натуральный логарифм;  $\log$  применяется для обозначения как натуральных, так и десятичных логарифмов.

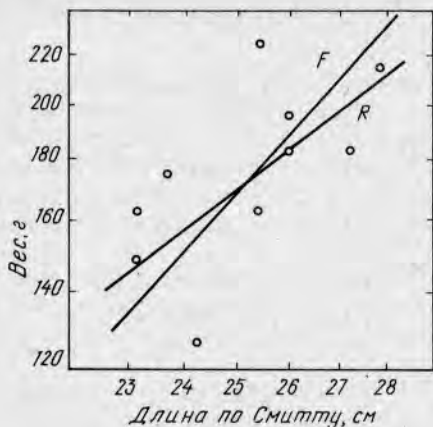


Рис. 2. Зависимость между весом и длиной для 10 особей гольца, построенная в логарифмическом масштабе. Наклон линии обычной регрессии веса на длину ( $R$ ) составляет 1,955, тогда как наклон линии функциональной ГС-регрессии ( $F$ ) равен 2,816. Последнее число ближе к истинному коэффициенту зависимости, который для этого вида приближается к 3

сначала значения  $X$  и  $Y$  делятся на соответствующие стандартные отклонения; когда эти преобразованные данные наносятся на график, причем единицы измерения по обеим осям откладываются в одинаковом масштабе, линия функциональной регрессии минимизирует сумму квадратов расстояний от наблюдаемых точек до самой линии, а наклон линии равен 1. Однако можно обойтись и без этих преобразований, поскольку, как было показано Тессье (Teissier, 1948), наклон функциональной линии регрессии как ни странно равен просто отношению стандартных отклонений  $Y$  и  $X$ . Он представляет собой также геометрическую среднюю коэффициента обычной регрессии  $Y$  на  $X$  (и наоборот) и величины, обратной коэффициенту регрессии  $X$  на  $Y$ , и по этой причине она названа геометрической средней (ГС) функциональной регрессией; другие названия — стандартная главная ось (Jolicoeur, 1975) и заниженная главная ось (Teissier, 1948; Kermack and Haldane, 1950; Imbrie, 1956). ГС функциональная регрессия также равна обычной регрессии  $Y$  на  $X$ , деленной на коэффициент корреляции между  $Y$  и  $X$ .

Эти две регрессии сравниваются на рис. 2. Когда вариабельность невелика, а имеющийся диапазон длин и весов широк, между функциональной линией и обычной линией регрессии не наблюдается больших различий. Но, если, как на рис. 2, ни одно из этих условий не выполняется, различие может быть значительным. В любом случае коэффициент обычной регрессии всегда численно меньше, чем коэффициент функциональной регрессии, а систематических ошибок любого рода, как бы малы они ни были, следует избегать.

Функциональная регрессия может быть выражена либо как изменение логарифма веса на единичное изменение логарифма длины, либо как изменение логарифма длины на единичное изменение логарифма веса, но в любом случае регрессия должна определяться одной и той же линией; следовательно, одна и та же линия используется для перехода от веса к длине и от длины к весу. Напротив, обычная регрессия логарифма веса на логарифм длины представляет собой линию, отличную от линии регрессии логарифма длины на логарифм веса.

Когда имеются обширные данные, их иногда можно сгруппировать по небольшим диапазонам длин, а средние длину и вес каждого такого диапазона использовать в качестве исходных данных при построении линии регрессии. Цель такого подхода — ускорить вычисления. Однако при современной вычислительной технике в этом больше нет необходимости, к тому же при использовании средних значений невозможно вычислить достоверную стандартную ошибку, а также рассчитать функциональную регрессию.

Более важной причиной группирования данных является возможность расположить результаты наблюдений более равномерно внутри имеющегося диапазона размеров и таким образом получить более репрезентативную зависимость. Удобнее всего это сделать путем измерения некоторого фиксированного числа рыб в каждой из серии коротких интервалов длин и весов. Используемые интервалы предпочтительно выразить в логарифмах. Однако чтобы получить репрезентативную функциональную регрессию, необходимо отобрать половину всей выборки на основе длины, а другую половину — на основе веса, в противном случае возможно смещение (Ricker, 1973).

Когда для популяции необходимо получить общую зависимость «вес — длина» необходимо постараться добиться того, чтобы диапазон размеров рыб был как можно шире, и включал сеголетков (разумеется, если более молодые особи не находятся на других этапах роста). Если в распоряжении исследователя имеется лишь узкий диапазон размеров рыб, найденные оценки параметров могут существенно отклоняться от истинных значений просто из-за ошибки выборки.

#### Д. ЧИСЛЕННОЕ ВЫРАЖЕНИЕ РОСТА

Рост можно описать в единицах длины ( $l$ ) или веса ( $w$ ), но для простоты запишем выражения только для веса. Любой показатель роста должен быть отнесен к некоторому определенному интервалу времени, либо точно выраженному, либо подразумеваемому. Когда этот интервал равен единице времени, независимо от принятой размерности (сутки, месяцы, годы) правильнее всего говорить о темпе роста.

Для интервала времени от  $t_1$  до  $t_2$  можно различать следующие понятия:

1. Абсолютный рост (или абсолютный прирост) и абсолютный темп роста:

$$w_2 - w_1 \quad \text{и} \quad \frac{w_2 - w_1}{t_2 - t_1} \quad (3)$$

2. Относительный рост и относительный темп роста (Minot, 1891):

$$\frac{w_2 - w_1}{w_1} \quad \text{и} \quad \frac{w_2 - w_1}{w_1(t_2 - t_1)} \quad (4)$$

Частные случаи приведенных выше показателей темпов роста получаются, когда они относятся к моментам времени, а не к интервалам. Тогда абсолютный темп роста выражается как  $dw/dt$ , а относительный темп роста принимает вид  $(dw/dt)/w = dw/wdt = G$ . Наиболее правильным

названием для  $G$  было бы «мгновенный относительный темп роста», но его обычно сокращают до «мгновенного темпа роста», и в данной главе используется именно это название. Его также называют удельным, внутренним, экспоненциальным и логарифмическим темпом роста или сложным процентом роста. В биологии этот показатель роста связан с именем И. И. Шмальгаузена (1926). Преимущество этого показателя заключается в том, что он аддитивен.

Когда постоянный мгновенный темп роста рыбы сохраняется в течение конечного интервала времени, динамика размера рыбы на протяжении этого интервала описывается уравнением экспоненциальной кривой вида

$$w = ae^{Gt}, \quad (5)$$

где  $a$  — начальный размер (когда  $t=0$ ).

Абсолютный темп роста в любой момент времени  $t$  в течение данного интервала описывается наклоном графика функции (5) в момент времени  $t$ :

$$\frac{dw}{dt} = aGe^{Gt}. \quad (6)$$

Постоянный мгновенный темп роста равняется  $dw/wdt$ , что подтверждается делением уравнения (6) на уравнение (5).

На практике каждое измерение производится не мгновенно, а занимает некоторое время. Пусть  $w_1$  и  $w_2$  — вес рыбы в моменты времени  $t_1$  и  $t_2$ ; подставим каждую из этих пар значений в уравнение (5), прологарифмируем, вычтем одно из другого и перенесем в левую часть уравнения с обратным знаком. Это дает

$$\frac{\ln w_2 - \ln w_1}{t_2 - t_1} = G. \quad (7)$$

Уравнение (7) обычно используется на практике для оценки мгновенного темпа роста. Иногда  $G$  аппроксимируется выражением  $(w_2 - w_1)/w_1$  или, несколько точнее,  $2(w_2 - w_1)/(w_2 + w_1)$ , когда  $t_2 - t_1 = 1$  и единица измерения времени невелика, например одни сутки.

Чтобы пользоваться уравнением (7) для оценки  $G$ , в некоторых случаях не обязательно даже считать рост экспоненциальным. В качестве примера предположим, что измерения  $w_2$  и  $w_1$  разделяет ровно один год; тогда  $G$  будет мгновенным темпом роста за этот год, даже несмотря на то, что увеличение веса рыбы фактически происходит скорее согласно сезонному S-образному циклу, чем по экспоненциальной кривой. Хотя полученное таким образом значение  $G$  и нельзя использовать для расчета размеров рыбы на протяжении данного года, оно подходит для сравнения с другими мгновенными темпами роста, вычисленными на основе ежегодных измерений.

Для популяции, например, мгновенный коэффициент смертности для конкретного года можно вычесть из мгновенного темпа роста за тот же год и получить чистый темп увеличения или уменьшения биомассы

за год независимо от того, как смертность и рост распределяются в течение года.

Для единичного интервала времени можно по уравнению (5) вычислить отношение

$$\frac{w_2}{w_1} = e^G, \quad (t_2 - t_1 = 1). \quad (8)$$

Полученную величину иногда называют конечным темпом роста (finite rate of growth).

Приведенные выше определения можно применить также к длине, хотя мгновенные коэффициенты весьма редко используются для длины. Фактически мгновенные темпы увеличения длины и мгновенные темпы увеличения веса — очень сходные статистики, различающиеся только постоянным множителем. Для единичного временного интервала уравнения (7) и (2) можно объединить следующим образом:

$$G = \ln w_2 - \ln w_1 = \ln a + b(\ln l_2) - \ln a - b(\ln l_1) = b(\ln l_2 - \ln l_1).$$

Это уравнение позволяет определить  $G$  по длине при условии, что  $b$  известно.

На рис. 3 сравниваются некоторые из описанных выше показателей роста.

## II. ОЦЕНКА ТЕМПОВ РОСТА В ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

### A. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА ПО ЧАСТОТНЫМ РАСПРЕДЕЛЕНИЯМ ДЛИН И ВЕСОВ (МЕТОД ПЕТЕРСЕНА)

Частотные распределения длин, построенные по выборкам рыб из естественных популяций, часто обнаруживают хорошо выраженные «горбы» — пики, особенно в левой части

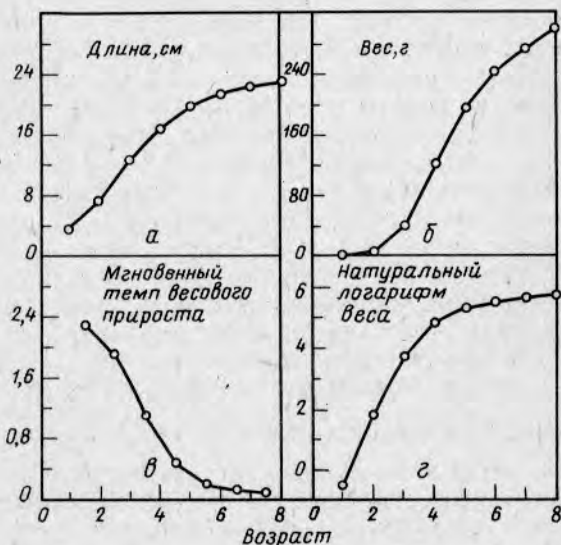


Рис. 3. Сравнение различных измерений роста для солнечника (*Lepomis macrochirus*). Мгновенные темпы роста на рис. в равны наклонным линейным участкам на рис. г (Ricker, 1975 a, Bulletin of Fisheries Research Board of Canada, No, 191; воспроизводится с разрешения)

размерного диапазона. Это явление можно объяснить по-разному.

1. Последовательность «горбов», наблюдаемая в распределении частот встречаемости длин рыб небольших размеров, может отражать последовательность нерестов, происходящих в течение одного года.

2. «Горбы» могут соответствовать последовательным поколениям (годовым классам рыб, относящимся к последовательным календарным годам).

3. «Горбы» могут представлять годовые классы, появление которых разделяют два года или больше. Это возможно, когда темп воспроизводства значительно варьирует по годам.

4. Появление «горбов» может быть просто результатом ошибки выборки.

Если имеется сомнение относительно природы любой последовательности «горбов», хорошей проверкой является повторное взятие проб в течение календарного года. Характер изменения положения «горбов» размерных распределений со временем обычно указывает на их природу.

Частотные распределения веса можно использовать вместо распределений длины, причем это предпочтительнее для рыб старших возрастов. Длины, однако, легче измерить, и они меньше подвержены влиянию изменений факторов окружающей среды или биологических причин.

Простейшим методом оценки темпов роста, предложенным Петерсеном (Petersen, 1892), является определение положения мод последовательных «горбов» (согласно приведенному выше пункту 2) распределения частот как длин соответствующих годовых классов. Если темп роста изменяется по годам, бóльшая точность достигается путем отбора проб из одного поколения в определенное время на протяжении нескольких последовательных лет. После первого, второго, третьего или четвертого года в зависимости от вида рыбы и размера выборки моды годового класса становятся неотличимыми от случайных флуктуаций в распределении длин. В любом случае мода не является наилучшей оценкой основной тенденции в изменении длины. Альтернативой является аппроксимация каждого из последовательных «горбов» нормальным распределением. Это легко сделать с помощью вероятностной бумаги, которая преобразует последовательные частоты, распределенные по нормальному закону, в прямую линию (Cassie, 1954). Серия «горбов» (годовых классов) дает точки, которые соответствуют на графике семейству прямых, расположенных на различных уровнях, но имеющих обычно одинаковый наклон. Для разделения возрастных групп обычно поступают следующим образом. По этим точкам на глаз строят линии и делают полученное семейство в середине каждого перехода от одного прямолинейного участка к следующему. Далее, откладывая на каждом участке накопленные частоты, можно оценить среднее и стандартное отклонение соответствующей нормальной кривой, а следовательно, получить и саму эту кривую (Partlo, 1955; Tesch, 1971).

#### **Б. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА ПО ОТМЕТКАМ НА ЧЕШУЕ ИЛИ КОСТЯХ**

У большинства видов рыб из умеренных и северных широт на твердых структурах тела имеются возрастные отметки. Пригодность той или иной структуры для этой цели зависит от вида рыбы; приблизительно

в порядке убывания частоты использования такими структурами являются: чешуя, отолиды, лучи плавников, жаберные крышки и позвонки. Результаты определения возраста лишь в редких случаях бывают однозначными: разные специалисты часто расходятся во мнениях, какую именно оценку возраста следует принять (особенно для рыб старших возрастов). Однако известно довольно много случаев, когда правильность определений возраста проверялась по рыбам известного возраста или путем слежения за урожайным поколением на протяжении ряда лет; обычно последний метод оказывался достаточно надежным (Чугунова, 1959; Graham, 1929; Tesch, 1971; Van Oosten, 1929).

По чешуе или другим структурам можно определить не только возраст, но обычно и длину в предшествующие годы. Это можно сделать с помощью обратного расчисления по промерам чешуи, используя эмпирически найденную зависимость между длиной рыбы и радиусом или диаметром чешуи.

## **В. ВЛИЯНИЕ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ОШИБОК ВЫБОРКИ**

Пробы рыб, взятые из естественной популяции, очень редко включают все возрастные группы в пропорции, соответствующей их фактической численности. Это объясняется главным образом селективностью применяемого орудия лова в отношении размера рыб. Даже если селективность отсутствует, различные возрастные группы рыб стремятся заселять разные участки водоема, или в пределах одного участка рыбы могут образовывать скопления, состоящие из примерно одинаковых по длине особей и отличающиеся от других скоплений. В результате пойманные рыбы, относящиеся к левой части размерного диапазона выборки, обычно состоят только из наиболее крупных представителей попавших в пробу младших возрастных групп. Возможно и противоположное смещение у правой границы размерного интервала. Если средние длины не полностью представленных в пробе возрастных групп вблизи любой границы диапазона прямо сравниваются с корректно представленными средними возрастными группами, это приводит к тому, что оценка темпа роста оказывается заниженной. Следовательно, необходимо позаботиться о том, чтобы исключить из анализа такие возрастные классы. Получение несмещенной картины роста на всем протяжении жизни рыбы — задача нелегкая, и почти всегда необходимо использовать несколько методов отбора проб.

В идеале рост следует оценивать, наблюдая за одним и тем же годовым классом в течение его жизни, так как темп роста может изменяться от поколения к поколению, особенно если последние заметно различаются по численности. Однако обычно это невозможно, и для получения общей картины роста за рассматриваемый период времени используются длины особей всех возрастных групп, представленных в пробе.

## **Г. ВЛИЯНИЕ РАЗМЕРНО-СЕЛЕКТИВНОЙ СМЕРТНОСТИ ОДНОВОЗРАСТНЫХ РЫБ**

Даже если проба весьма представительна, все равно остается препятствие на пути к правильной оценке роста рыб в естественных условиях. Часто случается, что смертность более крупных рыб в одной и той же

возрастной группе отличается от смертности более мелких: она либо меньше, либо больше, но обычно больше. Это можно проверить с помощью обратного расчисления длины в младших возрастах по чешуе или отолитам, используя выборки, представительные для всех вошедших в выборку возрастов. Когда погибает большая доля более крупных особей, это приводит к «феномену Розы Ли» (Sund, 1911; Lee, 1912), который заключается в том, что рассчитанный средний размер рыб младших возрастов получается тем меньше, чем старше особи, по чешуе которых он вычислен. Позднее этому явлению были посвящены обзоры Джоунса (Jones, 1958) и Рикера (Ricker, 1969).

1. Естественный отбор по размерам может нагляднее проявляться либо у более крупных, либо у более мелких рыб. Быстрорастущие рыбы раньше созревают, а также быстрее стареют и погибают, чем тугорослые рыбы того же поколения (Gerking, 1957). Это очень важный момент и, возможно, единственная причина феномена Ли в необлавливаемых популяциях. Существуют, однако, по крайней мере, две возможные ситуации, при которых рассматриваемое явление развивается в противоположном направлении (*a*). Имеется убедительное свидетельство того, что в течение первого года жизни медленно растущие особи более чувствительны к хищничеству. Такая селективная смертность не оказывает заметного влияния на расчисленные темпы роста, т. е. обратное расчисление роста становится возможным только после закладки первого годового кольца.

Но если та же самая ситуация сохраняется и во второй, и в более поздние годы жизни, это означает, например, что размер рыбы, соответствующий годовому кольцу 1, и определенный по особям в возрасте 2 года, очевидно будет больше той же величины, вычисленной по рыбам в возрасте трех лет (*b*). Другая ситуация возникает, когда в пробе оказываются рыбы обоих полов и их анализируют вместе, тогда как фактически имеются половые различия как в темпе роста, так и в естественной смертности. У большинства видов камбаловых, например, самки растут быстрее и живут дольше, чем самцы. Если длины рыб рассчитаны на основе проб, в которых особи не разделялись по полам, то большая доля быстроросших самок в старших возрастных группах приводит, как правило, к завышению оценки средней длины младших возрастных групп, результатом чего может быть «обратный феномен Ли».

2. Важное значение также может иметь отбор по возрастам как следствие промысла. Уязвимыми для данного орудия лова в первую очередь становятся более крупные особи определенного годового класса, причем иногда это происходит на несколько лет раньше, чем самые мелкие особи того же возраста вступят в промысел. В спортивном рыболовстве часто действуют ограничения на размер рыбы. Очевидно, что это может служить главной причиной феномена Ли. Наиболее крупные рыбы в популяции могут также быть менее уязвимыми для промысла, чем особи средних размеров, но на практике это не столь существенно.

### III. ХАРАКТЕРИСТИКИ РОСТА РЫБ

#### А. ЭТАПЫ РОСТА

Рассматривая весь жизненный цикл рыбы, удобно разделить ее рост на ряд стадий или этапов\*. Такой принцип получил развитие в работах В. В. Васнецова (1953). Переход от одного этапа к другому характеризуется некоторым перерывом в развитии, например вылуплением личинок, половым созреванием, изменением образа жизни или района обитания. Упрощенно эти переходы описаны ниже.

1. Существенные перестройки строения тела, сравнимые с теми, которые наблюдаются при метаморфозе у бабочек или ос. Такие крупные изменения не особенно распространены среди рыб, но они встречаются у некоторых океанических видов. Наиболее яркий пример — угри (*Anguillidae*): плоский, прозрачный лептоцефал превращается в цилиндрического пигментированного молодого угря. Несколько менее значительные изменения симметричного пелагического малька при переходе к взрослой форме с глазами, расположенными на одной стороне головы, наблюдаются у различных камбал.

2. Любое довольно значительное изменение формы тела или относительной длины и строения пищеварительного тракта. Например, Мартин (Martin, 1949) продемонстрировал резкие изменения наклона графика изменения логарифма одного или нескольких линейных размеров тела или плавников и логарифма стандартной длины для 10 видов рыб, размеры которых варьировали от 27 мм у харациновой рыбы *Brycon guatamalensis* до 50 мм у сельди (*Clupea harengus*). Такой же излом графика зависимости логарифма веса от логарифма длины у радужной форели (*Salmo gairdneri*) наблюдался при 35 мм; как показал Теш (Tesch, 1971), сходный излом имеется и на соответствующем графике для кумжи (*S. trutta*).

3. Значительные физиологические изменения, например в толерантности к температуре или солености, сопровождающиеся соответствующими изменениями в эндокринных железах и других внутренних органах. Наиболее известный пример — диадромные рыбы, у них физиологические изменения часто сопровождаются изменением формы или цвета. Например, молодой лосось при адаптации к жизни в морской воде меняет окраску с полосатой на серебристую, его тело удлиняется, он становится более устойчивым к солености. Темп роста лосося в морской воде значительно увеличивается, и это отражается в расширении расстояния между склеритами на чешуе. Возвращаясь из моря, лосось вступает в новый этап, характеризующийся изменением окраски (часто на яркую), устойчивостью к пресной воде, утолщением кожи, частичной резорбцией чешуи, сокращением длины пищеварительного тракта и заметными изменениями внешней формы. У тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* эти изменения необратимы, и рыбы после нереста погибают, но атлантический лосось и другие представители рода *Salmo* могут возвращаться в прежнее состояние и повторять морской этап жизни.

\* Автор предпочитает термин «этап» (а не «стадия») во избежание путаницы со стадиями развития в том понимании, как их описывали Олстром (Ahlgren, 1943) или Пелльюзет (Pellet, 1944).

4. Внезапное увеличение или уменьшение темпа роста. Это пограничный случай, поэтому вопрос, считать или нет такое изменение началом нового этапа роста, — чисто субъективный. Например, достигнув определенного размера, некоторые окуни (*Perca*) переходят с питания насекомыми на питание рыбой и темп их роста довольно резко увеличивается, что можно считать началом нового этапа. Если имеются данные по росту отдельной особи, в большинстве случаев допустимо рассматривать наступление половозрелости как начало нового этапа. Однако когда используются усредненные данные, как это повсеместно принято, изменение темпа роста при половом созревании затушевывается тем, что представители одного поколения созревают в разном возрасте.

В пределах любого этапа роста животных или растений увеличение размера может следовать S-образной кривой. Первоначально такая зависимость была предложена для описания роста растений (Sachs, 1874), и ее часто называют циклом Сакса. В некоторых случаях (но не всегда) нижнюю часть S-образной кривой можно аппроксимировать экспоненциальной кривой, в то время как верхняя асимптотическая часть может отражать начало перехода к следующему этапу и так до тех пор, пока рыба не окажется на последнем этапе жизни. Однако цикл Сакса наблюдается не всегда, и Хэйес (Hayes, 1949) указывает, что время достижения точки перегиба в значительной степени зависит от рассматриваемого параметра (вес или длина) (сравните *a* и *b* на рис. 3). Очевидно, что это различие — прямое следствие зависимости между весом и длиной, описываемой уравнением (1).

## Б. СЕЗОННЫЙ ЦИКЛ РОСТА

Другой характерной особенностью многих рыб из естественных популяций является заметная сезонная вариабельность роста. Эта особенность присуща всем рыбам за исключением тропических. В тропиках сезонная вариабельность роста проявляется редко и обычно связана с сезоном дождей. К крайним случаям некоторые исследователи относят, например, даллию Аляски\* (род *Dallia*), зимующую, подобно лягушкам, на дне тундровых озер, или африканскую двоякодышащую рыбу (род *Protopterus*), которая переживает засушливый сезон в илистом дне водоемов, окружив себя своеобразным коконом.

При менее суровых условиях, как показали исследования, рост следует сезонному циклу, обычно ускоряясь летом и замедляясь зимой. В качестве примера можно привести результаты исследования по американскому гольцу и радужной форели (*Salvelinus fontinalis* и *Salmo gairdneri*) из озера Мичиган (Alexander and Shetter, 1961). Рост этих рыб происходил очень медленно с конца декабря до начала апреля, но полностью не останавливался. Солнечник (*Lepomis macrochirus*), обитающий в некоторых озерах штата Индиана, прекращал расти в холодную погоду (Gerking, 1966), а карп (*Cyprinus carpio*) зимой иногда даже терял в весе. Точно так же у рыб, которым приходится летом переносить более высокую температуру, чем предпочитаемая ими, может

\* Даллия встречается также в водоемах Чукотки. — Прим. ред.

наблюдается снижение рациона, а рост в это время может прекратиться; более того, рост может замедлиться даже в том случае, если рыбы продолжают питаться с максимально возможной при преобладающей температуре интенсивностью (см. разделы V и VI).

Однако сезонный цикл роста не всегда, а возможно, и никогда, не подчинен полностью температуре. Хорошим примером может служить сельдевидный сиг (*Coregonus clupea formis*), изученный Хогманом (Hogman, 1968) (см. гл. 5, рис. 12). Рост сигов тесно коррелировал (с задержкой по времени приблизительно в один месяц) с сезонным циклом освещенности (продолжительность светлого времени суток) и лишь незначительно зависел от температуры родниковой воды, в которой их содержали. Представляется также возможным, что в регуляции темпа роста определенную роль может играть внутрисезонный ритм, хотя автору неизвестны ни эксперименты, ни наблюдения, которые проводились бы независимо от сезонного полового цикла взрослых рыб.

## **В. ФОРМА И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧАСТОТНЫХ РАСПРЕДЕЛЕНИЙ ДЛИН И ВЕСОВ**

В умеренных и северных широтах распределение длин внутри некоторого поколения ( годового класса) рыб обычно одномодально (за исключением случайных колебаний) и часто бывает достаточно близким к нормальному, или гауссовскому, распределению. Исключения возникают в тех случаях, когда нерест растянут по времени, как у анчоуса (род *Engraulis*), или когда отдельные особи одного поколения начинают расти исключительно быстро благодаря захвату удобной для себя территории или потому, что они становятся каннибалами по отношению к рыбам того же поколения, или по обим причинам сразу. В качестве примера можно привести большеротого окуня *Micropterus salmoides*.

Очень часто, однако, частотное распределение длин является приблизительно нормальным не только в конце первого года, но и остается таким на протяжении всей жизни. Это, казалось бы, противоречит широко распространенному мнению о повышенной смертности среди более крупных особей годового класса. Однако Джоунз (Jones, 1958) показал, что размерно-селективная смертность вовсе не обязательно вызывает изменение формы распределения длин годового класса. Если внутри годового класса градиент мгновенного коэффициента естественной смертности линейно зависит от длины, то первоначально нормальное частотное распределение длин останется нормальным независимо от величины градиента смертности (рис. 4). В природе, разумеется, зависимость смертности от длины не обязательно должна быть точно линейной, напротив, чтобы вызвать ощутимую асимметрию в полученном распределении длины, требуется заметное отклонение от линейности (Ricker, 1969). Джоунз (1958) также показал, что при любой линейной зависимости смертности от длины сохраняется первоначальная изменчивость частотного распределения (см. рис. 4).

Если распределение длин некоторой возрастной группы рыб соответствует нормальной кривой, то распределение весов для той же группы не будет абсолютно нормальным, и наоборот (рис. 5). Это непосредственно вытекает из зависимости вес — длина, выраженной уравнением

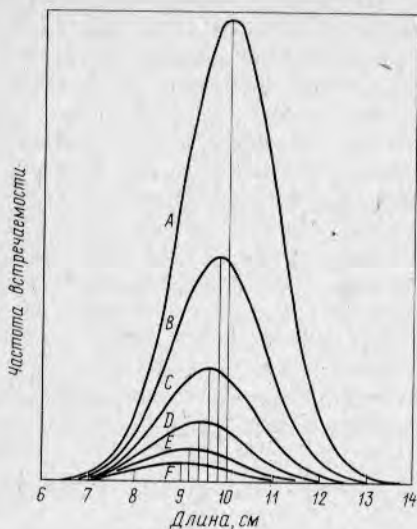
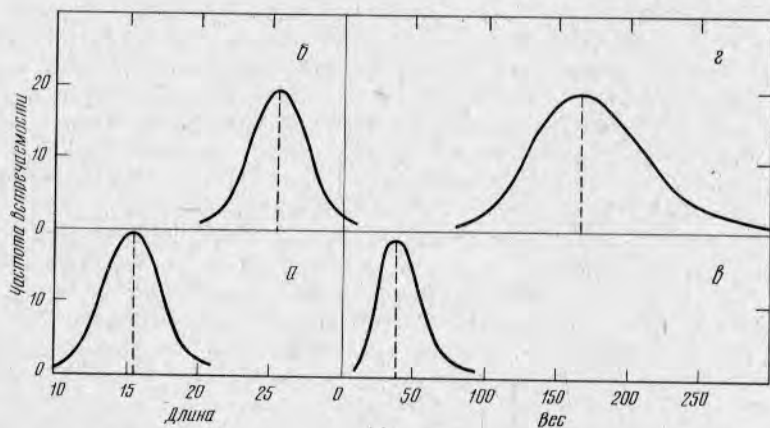


Рис. 4. Кривые нормального распределения длины со стандартным отклонением, равным 10 мм. Каждая кривая получена исходя из допущения, что рыбы, размеры которых соответствуют следующей, более крупной кривой, испытывают влияние мгновенного коэффициента смертности, который увеличивается на 0,02 на 1 мм длины, составляя в среднем 0,75 (Ricker, 1969; Journal of the Fisheries Research Board of Canada; воспроизводится с разрешения)

Рис. 5. Частотные распределения длины и веса в модельном годовом классе рыб в последовательные годы жизни. За период от *a* до *б* рыбы всех размеров увеличились по длине на 10 единиц, поддерживая таким образом первоначальное нормальное распределение частот встречаемости. Соответствующие распределения веса показаны на рис. *в* и *г*.



(1). Зависимость между вариабельностью длины и веса несколько менее очевидна. Например, если длина всех рыб определенного годового класса увеличилась на одну и ту же абсолютную величину, их вариабельность по длине останется той же, а вариабельность по весу значительно возрастет (см. рис. 5).

На практике вариабельность длины определенного годового класса несколько увеличивается в течение первых нескольких лет жизни; затем она стабилизируется, а у старших возрастных групп может уменьшиться. Фазу увеличивающейся вариабельности иногда называют депенсацией роста, так как разрыв между крупными и мелкими особями еще более увеличивается в результате ускоренного роста крупных рыб. Более поздняя стадия является стадией компенсации роста, когда более мелкие особи начинают догонять в росте более крупных.

Вариабельность по весу, однако, продолжает увеличиваться в течение некоторого времени после того, как вариабельность по длине начнет уменьшаться. Таким образом, компенсация роста, выраженная в единицах веса, начинается значительно позднее, чем компенсация в единицах длины, а иногда и совсем не наступает.

### Г. ИЗОМЕТРИЧЕСКИЙ И АЛЛОМЕТРИЧЕСКИЙ РОСТ

Даже в пределах одного этапа роста различные части тела рыбы могут расти с различными скоростями. Часто это можно описать с помощью выражения, подобного уравнению (1) или (2):

$$l_2 = al_1^b; \quad (10)$$

$$\log l_2 = \log a + b(\log l_1), \quad (11)$$

где  $l_1$  и  $l_2$  — длины любых двух частей тела ( $l_1$  — часто стандартная длина);  $a$  — постоянная величина, равная значению  $l_2$ , когда  $l_1 = 1$ ;  $b$  — показатель степени, характеризующий направление и скорость любых изменений формы тела рыбы.

Когда  $b = 1$ , рост является изометрическим: сравниваемые части тела растут пропорционально. Когда  $b > 1$ ,  $l_2$  увеличивается быстрее, чем  $l_1$ , и наоборот; в любом из этих случаев рост является аллометрическим.

Зар (Zar, 1968) и другие исследователи указывали, что нахождение коэффициентов уравнения (11) методом наименьших квадратов намного проще, чем уравнения (10). В настоящее время решение оценки параметров уравнения (10) методом наименьших квадратов можно выполнить на ЭВМ с использованием итерационной процедуры.

Для данного случая, однако, такой подход неприемлем по двум причинам. Во-первых, естественной вариабельности  $l_2$  свойственна общая тенденция к увеличению по мере возрастания размеров рыб, так что логарифмическое преобразование обычно приводит к стабилизации дисперсии и таким образом делает использование метода наименьших квадратов более уместным. Во-вторых, вариабельность исходных данных обычно носит почти исключительно естественный характер, ошибки измерений (предполагая, что они выполняются с обычной точностью) влияют на нее лишь незначительно. На этом основании измеренные части тела рыбы не могут быть классифицированы как «зависимые» и «независимые». Следовательно, график зависимости должен быть симметричным относительно обеих переменных, а это требует использования функциональной регрессии, точнее ГС-функциональной регрессии, описанной в разделе IГ, коэффициент которой всегда выше коэффициента обычной регрессии.

Предположим, например, что  $l_2$  — диаметр глаза, а  $l_1$  — длина головы. Если функциональная регрессия показывает, что  $b = 1$ , то глаз и голова растут пропорционально. Но если обычная регрессия  $\log l_2$  на  $l_1$  строится по тем же исходным данным,  $b$  будет меньше 1 и будет казаться, что по размеру глаз уменьшается относительно головы. Поскольку обычная регрессия использовалась для оценки этой зависимости вплоть до последнего времени, в литературе, по-видимому, содержится много оши-

бочных трактовок этого типа зависимости. Величина коэффициента корреляции между  $l_2$  и  $l_1$  характеризует различие между двумя видами регрессии. Различие невелико, если вариабельность отношения  $l_2:l_1$  между разными рыбами одного размера мала, а также если диапазон сравниваемых размеров рыб достаточно широк. Однако увеличение числа измеренных рыб внутри одного и того же диапазона размеров не сближает коэффициентов обеих регрессий.

Аналогичная ситуация возникает при сравнении веса и длины рыб. Показатель степени  $b=3$  в уравнении, связывающем  $\log w$  и  $\log l$ , отвечает изометрическому росту, при котором вес увеличивается пропорционально кубу длины. Когда  $b>3$ , вес рыбы (а возможно, и объем) увеличивается быстрее, чем требуется для поддержания постоянных пропорций тела, и наоборот. В то время как рост многих рыб приблизительно изометричен на последнем этапе жизни, у некоторых видов рыб  $b$  составлял около 3,5. Кроме того, иногда в популяциях, в которых более крупные особи недостаточно обеспечены пищей, показатель степени бывает меньше 3.

Люмер (Lumer, 1937) указывал, что уравнение (10) подразумевает, что мгновенные темпы увеличения длин двух частей тела должны либо оставаться постоянными, либо изменяться с одинаковой мгновенной скоростью. В этом случае, однако, первоначальные темпы роста этих двух частей должны различаться, если  $b \neq 1$ .

Рост, соответствующий уравнению (10), очень распространен, но не универсален. Некоторые внутренние органы достигают своего максимального размера или даже уменьшаются до того, как рыба станет взрослой, не говоря уже о сезонном развитии гонад. Фактически существует некоторая неопределенность в отношении того, следует ли термин «аллометрический» применять только к тем случаям, которые соответствуют уравнению (10), или его можно использовать для любого типа неизометрического роста.

#### **Д. ВЛИЯНИЕ РАЗМЕРНО-СЕЛЕКТИВНОЙ СМЕРТНОСТИ НА ОЦЕНКИ ТЕМПА РОСТА**

В разделе II, В уже упоминалось о влиянии систематической ошибки выборки на получение ошибочных оценок темпа роста и о том, как можно этого избежать, применяя орудия лова с различной селективностью. Однако в отличие от воздействия систематической ошибки влияние на популяцию селективной смертности внутри одного годового класса устранить не так легко. Независимо от того, промысел или естественные причины способствуют тому, что быстрорастущие особи погибают раньше тугоросдых, результатом является сильно осложненная картина роста. На рис. 6 показан способ анализа, возможный тогда, когда имеются данные обратных расчислений длин рыб для ряда возрастных групп. Для пойманных рыб в каждом возрасте существует отдельная кривая роста, которая обычно располагается ниже такой же кривой для следующего по порядку младшего возраста. (Если в младших возрастных группах для более мелких особей рассматриваемого поколения характерна повышенная смертность, общая картина усложня-

ется.) Темпы роста, наиболее характерные для популяции, существующей на протяжении каждого года, показаны на рис. 6 как пунктирные продолжения линий роста.

Вместе с тем если такие данные по длине рыб отсутствуют и известен только средний размер рыб в популяции в последовательные годы, то вычисленный темп роста будет меньше фактического для всех возрастов, как это показано точечными линиями на рис. 6. Этот темп роста назван популяционным темпом роста в противоположность истинному среднему темпу роста самих рыб (Ricker, 1975a), причем различие между ними может быть довольно значительным.

Итак, мы пришли к несколько необычному, пока еще не очень широко принятому заключению. Обычно невозможно представить графически истинный темп роста и размер рыб в последовательных возрастных группах в естественных популяциях с помощью непрерывных линий или непрерывных серий линий. Если в системе координат отложены точки, соответствующие размерам рыб в определенные моменты времени, то наклоны линий, соединяющих эти точки, обычно дают заниженные оценки темпа роста (см. рис. 6, точечные линии). Но если непрерывные серии составить из линий, наклон которых правильно отражает преобладающий темп роста для каждого года, то соответствующие этим линиям размеры рыб будут превышать фактические, причем с возрастом эти различия увеличиваются.

#### IV. МОДЕЛИ РОСТА, СВЯЗАННЫЕ С ВОЗРАСТОМ

##### А. РОСТ В НАЧАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ

Ранее стадии развития икры молоди и рыб изучались (обычно в единицах веса) различными исследователями в лабораторных условиях при постоянной температуре. Для коротких периодов времени рост можно описать экспоненциальной кривой [уравнение (5)]. Экспоненциальные кривые можно также использовать для описания любого процесса роста путем разделения последнего на короткие отрезки. Они могут

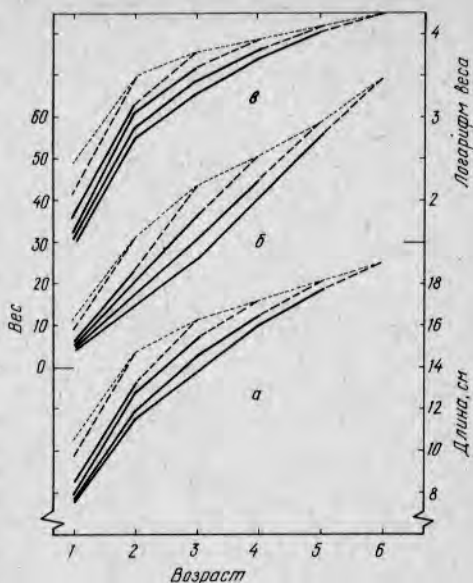


Рис. 6. Несколько идеализированный график популяционного роста *Coregonus artedii* в единицах длины (а), веса (б) и натуральных логарифмов веса (в). Сплошная и пунктирная линии представляют размеры, полученные путем обратного расчисления, начиная с возраста, которым они ограничиваются. Точечная линия соответствует наблюдаемым размерам в последовательных возрастах (Ricker, 1969; Journal of the Fisheries Research Board of Canada; воспроизводится с разрешения)

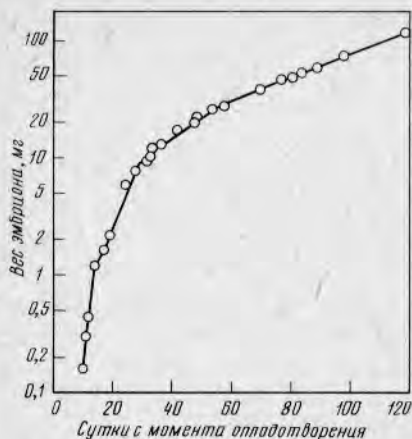


Рис. 7. График роста эмбрионов атлантического лосося, построенный в полулогарифмическом масштабе. Четыре прямолинейных участка графика отражают возможные последовательные этапы экспоненциального роста (Hayes and Armstrong, 1943, Canadian Journal of Research, v. 21, S. D, pp. 19—33; воспроизводится с разрешения)

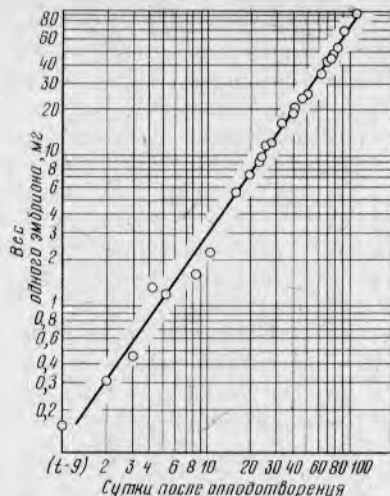


Рис. 8. График роста эмбрионов атлантического лосося, построенный в двойном логарифмическом масштабе по данным рис. 7. Отсчет по временной оси начинается с девятого дня после оплодотворения (Hayes, 1943; воспроизводится с разрешения)

представлять собой либо естественные периоды экспоненциального роста в разных возрастах, либо просто произвольные отрезки времени. Хейес и Армстронг (Hayes and Armstrong, 1943) опубликовали данные по росту эмбрионов лосося (*Salmo salar*) представленные в виде графика с полулогарифмической шкалой (рис. 7). На графике можно различить четыре линейных участка, и, если бы их удалось связать с этапами эмбрионального развития, они могли бы служить для разграничения того же числа этапов роста. Вместе с тем одна плавная кривая могла бы почти также хорошо описать исходные данные.

Другое возможное выражение для описания роста в начальный период жизни рыб имеет вид

$$w = a(t - t_0)^b; \quad (12)$$

$$\log w = \log a + b[\log(t - t_0)], \quad (13)$$

где  $w$  — вес в момент времени  $t$ ;  $t_0$  — время начала отсчета, выбранное таким образом, чтобы обеспечить наилучшее соответствие с формулой;  $a$  и  $b$  — константы.

Это выражение, но без  $t_0$  было предложено Фридендалем для описания роста эмбрионов млекопитающих, а позднее применено и к другим организмам. Модифицированную форму, приведенную выше, предложил Макдауэлл с сотрудниками (Macdowell et al, 1927) и использовали при изучении развития лососей Хейес и Армстронг (1943). На рис. 8 изображены те же данные, что и на рис. 7, но отложенные на графике с двойной логарифмической шкалой.

Грей (Gray, 1928), однако, обнаружил, что рост эмбрионов кумжи (*Salmo trutta*) значительно замедляется в течение последних 20 дней перед выклевом. Это наводит на мысль о завершении полного S-образного цикла Сакса перед началом следующего этапа роста. Чтобы описать этот процесс одной линией, потребовалась бы одна из кривых, рассмотренных в последующих разделах, возможно, кривая Ричардса.

Аллен (Allen, 1951, стр. 121) обнаружил, что прямая линия, соответствующая уравнению (13), описывает рост кумжи в естественных условиях на протяжении первых 450 дней ее жизни после выклева. Если принять во внимание изменение температуры и других параметров среды в течение столь продолжительного периода времени, то сказанное выше весьма примечательно, но, может быть, характерно лишь для реки Хорокиви и подобных ей рек.

## Б. КУСОЧНО-ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ РОСТА

Наиболее удобный способ моделирования роста рыб заключается в вычислении мгновенного темпа роста для последовательных интервалов времени. Таким способом темп роста можно непосредственно сопоставить с коэффициентом смертности, используя обыкновенное вычитание. Чем короче интервалы, для которых имеются размерные данные, тем точнее будет описан процесс роста. В течение фазы увеличивающегося темпа роста (в единицах длины или веса) экспоненциальные кривые будут точнее соответствовать данным наблюдений, поскольку они вогнуты вверх; когда темп роста начинает снижаться, график зависимости размера от возраста становится выпуклым вверх и таким образом приобретает кривизну, противоположную кривизне соответствующих экспоненциальных сегментов. Однако при использовании коротких интервалов различия между линиями, построенными по расчетным и наблюдаемым данным, может стать несущественным. Если данные по размерам известны лишь за годовые интервалы, то использовать сегменты, соответствующие временным интервалам короче года, бессмысленно из-за сезонных изменений темпа роста.

На самом деле при использовании последовательных мгновенных темпов роста [ $G$  в уравнениях (5) — (7)] не обязательно строить экспоненциальные кривые. Например, увеличение биомассы рыб за единственный интервал времени (биологическая продукция популяции), равно мгновенному темпу роста, умноженному на среднюю фактическую биомассу популяции (Ricker, 1946). Рикер и Ферстер (Ricker and Foerster, 1948) использовали таким образом ряд значений мгновенных темпов роста при вычислении продукции популяции нерки в небольшом озере, а Рикер (Ricker, 1945, 1958, 1975a) применил такую же схему для сравнения роста и коэффициента смертности, а также для определения улова в пересчете на весовую единицу пополнения промыслового запаса.

При изучении естественных популяций, а не отдельных рыб важное преимущество вычислений, основанных на использовании последовательных экспоненциальных отрезков, заключается в том, что истинный темп роста, как он определен в разделе III, Д, может быть непосредственно объединен с фактической биомассой популяции при расчете ее продук-

ции. Это неосуществимо при использовании приведенных в разделах IV, Г—IV, И кривых роста, которые построены по размерам выживших рыб в каждой возрастной группе и соответственно дают минимальные оценки темпа роста, а следовательно, и продуктивности.

#### В. ОБЩИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КРИВЫХ, ПРИМЕНЯЕМЫХ ДЛЯ ОПИСАНИЯ ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНОГО ЭТАПА ОНТОГЕНЕЗА

Кривые роста рыб из естественных популяций обычно строят по среднегодовым размерным данным. При этом используются данные либо по весу, либо по длине, однако данные по длине обычно упрощают процедуру построения кривой, поскольку точки перегиба кривой роста, построенной по этим данным, обычно (но не всегда) соответствуют возрасту 1 год, поэтому лишь часть кривой имеет уменьшающуюся кривизну, которую необходимо описать с помощью уравнения. Абсолютный темп увеличения веса, наоборот, часто продолжает возрастать в течение нескольких лет до того как начинает снижаться, следовательно, чтобы построить такую кривую весового роста полностью, необходимо выбрать S-образную кривую, имеющую нужную кривизну по обе стороны точки перегиба. Независимо от того, какие данные (по длине или по весу) используются для построения кривой, результат будет зависеть от их качества, но если соотношение вес — длина в форме уравнения (1) известно, то одни данные всегда можно получить из других. Общая дифференциальная форма записи большинства кривых, построенных по размерным данным, почти всегда состоит из двух частей (Fletcher, 1973, 1975). Темп увеличения размера пропорционален разности между положительной константой, умноженной на уже достигнутый размер  $ay$ , и некоторой функцией этого размера  $f(y)$ . При  $f(y) < ay$  эта дифференциальная форма имеет вид

$$\frac{dy}{dt} = ay - f(y). \quad (14)$$

При  $f(y) > ay$

$$\frac{dy}{dt} = f(y) - ay. \quad (15)$$

Все кривые, описываемые уравнениями (14) и (15), имеют верхнюю асимптоту, и большинство из них либо приближается к оси времени, либо касается ее в некоторой точке. Одна или несколько асимптотических кривых, представленных ниже, могут быть построены, по крайней мере, для верхней части диапазона среднегодовых наблюдаемых значений длины или веса. Символы  $l$ ,  $L_{\infty}$  используются для обозначения длины, а  $w$ ,  $W_{\infty}$  — для обозначения веса. В формулы входят либо длина, либо вес в зависимости от того, что представляется более приемлемым; но, как показывает практика, все эти кривые достаточно хорошо соответствуют данным как по длине, так и по весу, хотя и не для всех видов и не для всего диапазона возрастов.

Основными критериями для выбора подходящей кривой роста являются высокая степень соответствия данным и удобство. Исторически, однако, большинство кривых было разработано вместе с математико-

физиологической теорией регулирования роста, и исследователи затратили много усилий в попытках связать их с процессами роста (Pütter, 1920; Brody, 1927; von Bertalanffy, 1934; Parker and Larkin 1959, Taylor, 1962; Laird et al., 1965; Ursin, 1967; Zweifel and Lasker, 1976). Хотя, как было показано, ни одна из этих теорий не имеет какого-либо биологического обоснования, все же будет интересно упомянуть о них в процессе рассмотрения кривых роста.

Все используемые кривые можно описать с помощью различных параметров и разными способами. Ниже приведены наиболее распространенные формы кривых, встречающиеся в научной литературе по росту, особенно по росту рыб и рыбных популяций (при этом автор не ставил перед собой цель представить все кривые в единообразной форме). Установлены связи между различными параметрами и показан вывод этих зависимостей из основной дифференциальной формы.

#### Г. ЛОГИСТИЧЕСКАЯ КРИВАЯ РОСТА

На рис. 9 показана логистическая кривая, которая отражает также «автокаталитический закон» физиологии и химии. Ей соответствует одно из нескольких двучленных выражений, которые Ферхюльст (Verhulst, 1838) предложил в качестве возможных описаний последовательности частот встречаемости возрастов в человеческих популяциях. Дифференциальная форма этой кривой относится к тому же типу, что и уравнение (14) при  $f(y) = by^2$ . Используя обозначения веса и приняв  $W_\infty = a/b$  и  $g = a$ , перепишем уравнение (14) в виде

$$\frac{dw}{dt} = gw - \frac{g}{W_\infty} w^2 = \frac{gw(W_\infty - w)}{W_\infty}. \quad (16)$$

Первое из приведенных выше выражений показывает, что график зависимости абсолютного темпа увеличения веса от величины текущего веса должен представлять собой перевернутую квадратическую параболу. Вторая форма уравнения (16) логически обосновывает применение этой кривой для описания роста; деленная на  $w$ , она превращается в выражение для мгновенного темпа увеличения веса, который, очевидно, пропорционален разности между асимптотическим  $W_\infty$  и фактическим весом. Уравнение (16) имеет две интегральные формы:

$$w = \frac{W_\infty}{1 + e^{-g(t - t_0)}} \quad (17)$$

и

$$w = \frac{W_\infty}{1 + ce^{-gt}}, \quad (18)$$

где  $w$  — вес в любой момент времени  $t$ ;  $W_\infty$  — асимптотический вес;  $g$  — мгновенный темп роста, когда  $w \rightarrow 0$ ;  $t_0$  — время, когда абсолютный темп увеличения веса начинает снижаться, т. е. время, соответствующее точке перегиба интегральной кривой или максимум правой части дифференциального уравнения (16);  $c, e^{gt_0}$ .



Рис. 9. Пример логистической кривой роста

Ось  $t$  логистической кривой является ее нижней асимптотой при  $t \rightarrow -\infty$ . Точка перегиба с координатами  $t = t_0$ ,  $w = W_\infty/2$  располагается на одинаковом расстоянии между двумя асимптотами. Обе половины кривой симметричны, или скорее антисимметричны. Постоянная  $t_0$  корректирует временную шкалу таким образом, что рост отсчитывается от точки перегиба. Мгновенный темп роста в точке перегиба равен  $dw/dwt = g/2$ .

Параметры логистической кривой на рис. 9:  $W_\infty = 1000$ ,  $g = 0,8$ ,  $t_0 = 6$ ,  $c = 121,5$ .

Риклефс (Ricklefs, 1967) показал, что логистическая кривая хорошо описывает весовой рост трех видов птиц. В ихтиологии она используется главным образом для описания увеличения веса популяций, а не отдельных особей (Graham, 1935; Schaefer, 1954). В этом смысле дифференциальная форма логистической кривой называется кривой прибавочной продукции Грехема или кривой Грехема — Шефера (Ricker, 1975a).

#### Д. КРИВАЯ РОСТА ГОМПЕРЦА

Если не учитывать сезонных изменений, то темп увеличения биомассы рыбы обычно снижается на протяжении жизни или, по крайней мере, на последнем этапе жизни. Если мгновенный темп замедления мгновенного темпа увеличения роста постояен, это дает кривую типа показанной на рис. 10, которую первоначально предложил Гомперц (Gompertz, 1825) для описания части распределения возрастов в человеческих популяциях. Многие исследователи интерпретировали эту кривую в том смысле, что она отражает влияние двух различных регуляторных факторов на протяжении процесса роста. Например, Лейрд с сотрудниками (Laird et al., 1965) предполагает, что «взаимодействие между двумя противоположными генетически обусловленными процессами экспоненциального роста и экспоненциального убывания удельного темпа роста определяет хорошо известные характеристики роста у теплокровных животных ... (1) рост в направлении конечного предельного размера, (2) предельный размер, характерный для вида или разновидности ... (3) удельный темп роста, который уменьшается с возрастом организма, и (4) замедление темпа этого уменьшения» (с. 244). Ниже, в записи уравнений (21)—(23), первоначальная мгновенная скорость увеличения темпа роста, когда  $w = w_0$ , представлена в виде произведения  $kg$  ( $g$  — мгновенная скорость снижения темпа роста). Веймаут и Томпсон (Weymouth and Thompson, 1930) использовали кривую Гомперца для описания роста двустворчатых моллюсков, Силлиман (Silliman, 1967) применил ее к рыбам, а Цвайфель и Ласкер (Zweifel and Lasker, 1976) привели доводы в пользу того, что именно этой кривой следует пользоваться для описания роста рыб, включая рост личинок. С теоретической точки зрения, однако, очень трудно представить, каким образом развитие может достичь удовлетворительного результата (вес в пределах обычного для конкретного вида), если оно будет полностью контролироваться двумя этими скоростями, запрограммированными в зиготе при отсутствии какого-либо механизма обратной связи, ставящего рост в зависимость от уже достигнутых организмом размеров. Судя по имеющимся наблю-

дениям, как у теплокровных, так и у холоднокровных животных темп роста зависит от рациона и испытываемой нагрузки. Представляется, что морская свинка — единственное животное, рост которого (в весовом выражении) от начальной стадии развития эмбриона до взрослой особи можно описывать простой кривой Гомперца (Laird et al., 1965; рис. 1). Для других млекопитающих и птиц, как показал Лейрд с соавторами, на кривой существует разрыв, соответствующий моменту рождения (или вылупления); кроме того, существует неопределяемая кривой Гомперца более или менее линейная фаза роста, охватывающая период от неполовозрелой до взрослой особи, для которой они предложили специальное, но неубедительное объяснение. У приматов и особенно у человека процесс роста еще более сложен (Laird, 1967). Цвайфель и Ласкер (1976) обнаружили, что даже для описания роста личинки анчоуса (род *Engraulis*) требуется не один, а два цикла Гомперца. Очевидно учета лишь двух фиксированных начальных скоростей явно недостаточно.

Таким образом, убедительных доказательств того, что кривая Гомперца точнее описывает реальный процесс роста, чем другие используемые для этой цели кривые\*, пока не существует, однако это не умаляет ее полезности.

Дифференциальная форма кривой Гомперца имеет вид уравнения (14) при  $f(y) = by(\ln y)$ ; в обозначениях веса

$$\frac{dw}{dt} = aw - bw(\ln w). \quad (19)$$

Полагая  $g=b$ , а  $W_\infty = e^{a/b}$ , получим

$$\frac{dw}{dt} = gw(\ln W_\infty - \ln w). \quad (20)$$

Уравнение (20) имеет некоторое сходство с логистическим уравнением (16); здесь мгновенный темп роста пропорционален разности между л о г а р и ф м а м и асимптотического и фактического размеров.

Ниже приведены три наиболее распространенные интегральные формы уравнения (20):

$$w = w_0 e^{k(1 - e^{-kt})}; \quad (21)$$

\* Интерес Цвайфеля и Ласкера (1976) к кривой Гомперца привел даже к постановке вопроса о применимости аллометрической формулы для описания зависимости веса от длины. Они указали, что если и вес, и длина рассматриваемой группы рыб соответствуют кривым Гомперца, то зависимость вес—длина не будет точно соответствовать уравнению (1), за исключением двух специальных случаев. Исходя из того, что «все экспериментальные данные указывают на то, что как динамику веса, так и динамику длины можно описать кривой типа кривой Гомперца», они предложили более сложную зависимость вес — длина [уравнение (4)]. При этом не были приведены эти экспериментальные данные; фактически в их работе не приводится ни одного случая, когда кривая Гомперца удовлетворительно описывала бы как линейный, так и весовой рост одной и той же группы рыб. Автору представляется, что существующие примеры соответствия динамики длин и весов кривой Гомперца недостаточно многочисленны или недостаточно точны, чтобы на этой основе можно было принять новую зависимость вес — длина. Цвайфель и Ласкер показали в своей работе (рис. 1) новую зависимость и обычную регрессию логарифма веса на логарифм длины для анчоуса весом примерно от 0,02 до 4 мг. Новая зависимость несколько лучше удовлетворяет весовым данным, однако линия функциональной регрессии была бы еще лучше (раздел I, Г).

$$w = W_{\infty} e^{-ke^{-gt}}; \quad (22)$$

$$w = W_{\infty} e^{-e^{-g(t-t_0)}}, \quad (23)$$

где  $w$  — биомасса в любой момент времени  $t$ ;  $w_0$  — биомасса в момент времени  $t=0$  (но не  $t=t_0$ );  $W_{\infty}$  — асимптотическая биомасса;  $g$  — мгновенный темп роста при  $t=t_0$ ;  $k$  — безразмерный параметр, когда  $kg$  является мгновенным темпом роста при  $t=0$  и  $w=w_0$ ;  $t_0$  — время, при котором темп (абсолютный) роста начинает уменьшаться, т. е. время, соответствующее точке перегиба кривой роста.

Очевидно, что уравнение (22) можно вывести из уравнения (21), используя замену  $W_{\infty} = w_0 e^k$ . Аналогично уравнение (23) можно вывести из уравнения (22), используя замену  $k = e^{gt_0}$ .

Координаты точки перегиба кривой Гомперца:  $t=t_0$  и  $w = W_{\infty}/e$ . Следовательно, она расположена на расстоянии  $1/e = 0,3679$  от временной оси до асимптоты. При больших отрицательных значениях  $t$  соответствующие значения  $w$  асимптотически приближаются к оси  $t$ . Мгновенный темп роста в точке перегиба  $dw/wdt = g$ .

Параметры кривой Гомперца, приведенной на рис. 10:  $W_{\infty} = 1000$ ,  $k = 5,436$ ,  $g = 0,5$ ,  $W_0 = 4,357$ ,  $t_0 = 3,386$ .

Силлиман (Silliman, 1967), который успешно применил кривую Гомперца для исследования динамики популяций рыб, высказал мнение, что математическая форма кривой особенно удобна при использовании аналоговых вычислительных машин.

## Е. ПЕРВАЯ КРИВАЯ РОСТА ПЮТТЕРА

Пюттер (Pütter, 1920), по-видимому, первым использовал эту кривую роста в биологии. Броди (Brody, 1927, 1945) применил ее для описания весового роста домашних животных на участке выше точки перегиба, а применительно к данным по длине эта кривая нашла энергичного сторонника в лице Берталанфи (von Bertalanffy, 1934, 1938, 1957). В литературе по рыбному хозяйству ее обычно называют кривой Берталанфи или Броди — Берталанфи, но, видимо, уместнее называть ее по имени того ученого, который первым ее предложил.

Берталанфи различает в царстве животных три типа метаболизма: (1) метаболизм, пропорциональный площади поверхности или весу в степени  $2/3$ ; (2) метаболизм, пропорциональный весу; (3) метаболизм,

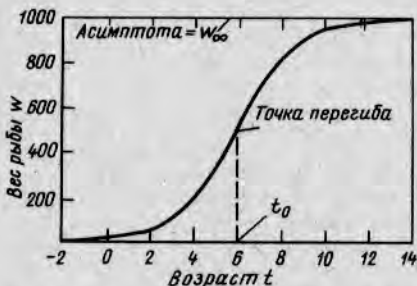


Рис. 10. Пример кривой роста Гомперца

определяемый некоторыми промежуточными между предыдущими условиями. По результатам экспериментальной оценки потребления кислорода у гуппи (Lebistes) и некоторых других рыб Берталанфи отнес их к первому типу, хотя к 1957 г. были накоплены данные для многих других видов, которые свидетельствовали о том, что большинство рыб принадлежат к третьему типу (Винберг, 1956). Далее он попытался установить «опреде-

ленную и строгую зависимость между типами метаболизма и типами роста с позиций общей теории роста, которая устанавливает рациональные количественные законы роста и вскрывает его физиологические механизмы» (von Bertalanffy, 1957, с. 223). Для вывода этой общей теории он принял предположение Пюттера о том, что скорость увеличения биомассы пропорциональна разности между скоростью анаболизма, которая в свою очередь пропорциональна биомассе в степени  $2/3$ , и скоростью катаболизма, пропорциональной биомассе. Такое предположение подразумевает зависимость вида (15) при  $f(y) = by^{2/3}$  или в весовых обозначениях

$$\frac{dw}{dt} = bw^{2/3} - aw. \quad (24)$$

Разделив обе части уравнения (24) на  $w^{2/3}$  и допустив, что вес ( $w$ ) пропорционален кубу длины ( $l$ ), получаем соответствующее выражение в обозначениях длины

$$\frac{dl}{dt} = b - al, \quad (25)$$

где  $a$  и  $b$  — положительные константы, отличные от констант уравнения (24).

Уравнение (25) можно рассматривать как двучленное выражение типа уравнения (15), в котором  $f(y) = by^0$ .

Каким образом Берталанфи удалось точно связать понятия "анаболизм" и "катаболизм" с типами метаболизма, осталось неясным. Под "катаболизмом" он понимал не общий метаболизм, измеренный по потреблению кислорода; скорее всего, он пытался свести содержание этого понятия к распаду тканей тела. Его попытка косвенно измерить этот катаболизм как количество азота, выделяемого голодными животными, оказалось несостоятельной: не был учтен распад жировых тканей и нет никаких доказательств того, что значения, полученные для некормленых рыб, применимы для более естественных условий.

"Анаболизм", по Берталанфи, является, вероятно, суммой величины катаболизма (в том смысле, как он определен выше) и приращения веса тела рыбы в течение рассматриваемого периода времени, причем оба слагаемых выражаются в одинаковых единицах, например в калориях. Однако основная идея, состоящая в том, что анаболизм, каким бы образом он ни определялся, пропорционален весу в степени  $2/3$ , возможно, возникла на основании допущения, что площадь поверхности кишечника ограничивает всасывание питательных веществ и, следовательно, приток биомассы; однако эта гипотеза ничем не подтверждена. Например, Шарский и др. (Szarski et al., 1956) показали, что поглощающая поверхность кишечника леща (*Abramis*) увеличивается быстрее, чем поверхность тела рыбы, фактически с той же скоростью, что и масса тела; к такому же выводу пришли Паркер и Ларкин (Parker and Larkin, 1959). Кроме того, поверхность стенок кишечника может ограничивать поглощение пищи, и, следовательно, «анаболизм» существует только в том случае, если пища всегда есть в избытке, что довольно редко встречается в природе.

Все эти бездоказательные рассуждения приводятся здесь потому, что на них широко ссылаются как на прочную теоретическую базу первой

кривой роста Пюттера. Однако фактически наука не располагает ни теорией, ни данными, которые бы помогли решить, какую именно из асимптотических кривых следует предпочесть остальным.

1. Уравнение Пюттера. Подставляя  $K = a$  и  $L_{\infty} = b/a$  в уравнение (25), получаем

$$\frac{dl}{dt} = K(L_{\infty} - l). \quad (26)$$

Из этого выражения видно, что темп (абсолютный) увеличения длины пропорционален разности между асимптотической  $L_{\infty}$  и фактической длинами. Проинтегрировав это уравнение, можно свести его к форме, которую использовал Пюттер (1920) и (в обозначениях веса) Броди (1927),

$$l = L_{\infty} - ce^{-\kappa t}, \quad (27)$$

где  $l$  — длина рыбы в любой момент времени  $t$ ;  $L_{\infty}$  — асимптотическая длина;  $K$  — параметр, который определяет скорость уменьшения прироста длины, или коэффициент роста Пюттера (также называемый коэффициентом Броди), который имеет размерность [время] $^{-1}$ ;  $c$  — параметр, равный разности между  $L_{\infty}$  и величиной  $l$  при  $t=0$ .

Уравнение идентичной формы в химии известно как уравнение мономолекулярных реакций.

Примером кривой, соответствующей уравнению (27), является кривая  $l$  на рис. 11. Используя преобразование

$$t_0 = \frac{\ln(c/L_{\infty})}{K}, \quad (28)$$

уравнение (27) можно привести к форме, которую использовал Берта-ланфи (1934). В этом выражении два параметра находятся в показателе степени:

$$l = L_{\infty} (1 - e^{-\kappa(t-t_0)}). \quad (29)$$

Параметр  $t_0$  — время, при котором рыба имела бы нулевую длину,

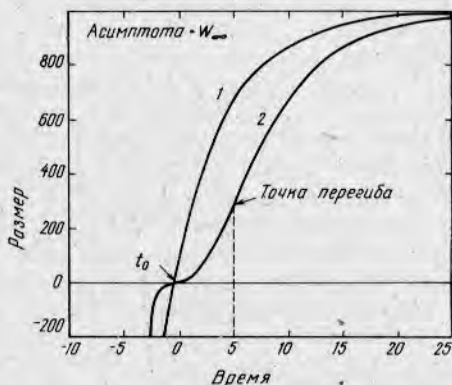


Рис. 11. Первая и вторая кривые роста Пюттера (см. разделы IV, Е и IV, Ж)

если бы она всегда росла в соответствии с уравнением (29).

Фейбенс (Fabens, 1965) дал очень точное описание значений параметров уравнения (27), а Аллен (Allen, 1950) применил его к некоторым популяциям кумжи Новой Зеландии, причем особенно удачно к кумже реки Хорокиви (Allen, 1951). Впоследствии эта кривая в форме, задаваемой уравнением 29, нашла широкое применение, после того как была включена в монографию Бивертон и Холта (Beverton and Holt, 1957) по динамике популяций рыб.

Параметры кривой  $l$ , приведенные на рис. 11:  $L_{\infty} = 1000$ ,  $K = 0,2$ ,  $c = 897,0$  и  $t_0 = -0,5435$ .

2. Уравнение Форда. Независимо от других исследователей Форд (Ford, 1933) на основе эмпирических наблюдений за ростом сельди получил кривую, описываемую следующим уравнением:

$$l_{t+1} = L_{\infty}(1 - k) + kl_t. \quad (30)$$

Параметр  $k$ , называемый коэффициентом роста Форда, можно оценить по наклону линии ГС-функциональной регрессии, отражающей зависимость длины рыбы в некотором году от ее длины в предыдущем году. Уравнение (30) можно получить из уравнения (29), подставив в него длины особи в двух последовательных годах  $l_t$  и  $l_{t+1}$ , вычтя уравнение (29) из полученного и считая  $k = e^{-K}$ . Уравнение (30) можно использовать для оценки  $L_{\infty}$ , однако само по себе оно не является полным аналогом уравнения (29) из-за отсутствия в нем параметра  $t_0$ . Другой полезной зависимостью является

$$l_{t+2} - l_{t+1} = k(l_{t+1} - l_t). \quad (31)$$

3. Линии Уолфорда. Уолфорд (Walford, 1946) первым построил график зависимости  $l_{t+1}$  от  $l_t$ , получив прямую линию, описываемую уравнением (30). Линия имеет наклон  $k$  и известна как линия Уолфорда. Этот график особенно полезен для исключения из ряда размерно-возрастных данных тех, которые не удовлетворяют допущениям, необходимым для применения уравнений (29) и (30). На рис. 12 показано несколько линий Уолфорда.

4. Модификация Чепмена. Чепмен (Chapman, 1961) предложил использовать выражение, полученное путем вычитания  $l_t$  из обеих частей уравнения (30); после преобразования это дает

$$l_{t+1} - l_t = L_{\infty}(1 - k) - l_t(1 - k). \quad (32)$$

Здесь регрессия  $(l_{t+1} - l_t)$  на  $l_t$  имеет наклон  $-(1 - k)$ ; линия регрессии пересекает ось ординат в точке  $L_{\infty}(1 - k)$ , а ось абсцисс — в точке  $L_{\infty}$ . Как  $L_{\infty}$ , так и  $k$  можно оценить путем построения линии функциональной регрессии.

5. Данные по весу. Хотя кривую Пюттера  $l$  обычно применяют к данным по длине, Броди (1927, 1945) и некоторые другие исследователи применили ее непосредственно к данным по весу. Можно показать, что полученная таким образом оценка  $K$  часто практически идентична оценке, найденной по линейным данным той же группы животных (Risler, 1958, стр. 200), хотя оценки  $t_0$  заметно различаются. Однако эта процедура исключает использование тех средних весов возрастных классов, которые меньше ординаты точки перегиба кривой весового роста.

#### Ж. ВТОРАЯ КРИВАЯ РОСТА ПЮТТЕРА

Кубическую форму уравнения (27) или (29) иногда называют кривой роста Берталанфи (Ricklefs, 1967; Fletcher, 1975). Разумеется, эту кривую можно непосредственно получить из основного уравнения (24). Одна-

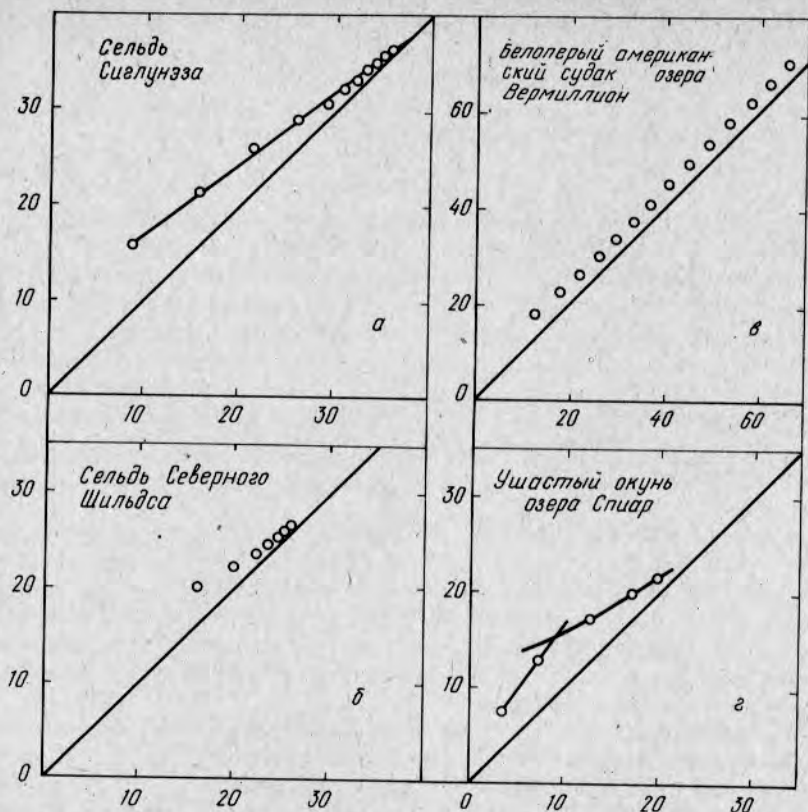


Рис. 12. Примеры линий Уолфорда ( $l_{t+1}$  в функции  $l_t$ ). (а) почти асимптотическая линия для *Clupea harengus*; (б) линия, которая становится параллельной диагонали в старших возрастных группах; (в) линия, параллельная диагонали для *Stizostedion vitreum*; (г) линия для *Lepomis macrochirus*, которая описывает три правые точки, но неприменима к младшим возрастным группам. Длины по обоим осям отложены в см; первая точка на каждом графике соответствует длине особи в возрасте 2 лет (ордината) и длине рыбы в возрасте 1 года (абсцисса) (Ricker, 1975 а; Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada, № 191)

ко форма ее значительно отличается от первой кривой на участке между осью времени и асимптотой, поэтому здесь она рассматривается отдельно. Поскольку биомасса обычно пропорциональна длине, возведенной в степень, близкой к трем, данную кривую лучше записывать в обозначении веса. Принимая  $W_{\infty} = (b/a)^3$  и  $K = a/3$ , уравнение (24) можно переписать в следующем виде:

$$\frac{dw}{dt} = 3Kw[(W_{\infty}/w)^{1/3} - 1]. \quad (33)$$

Можно записать две интегральные формулы уравнения (33):

$$w = (W_{\infty}^{1/3} - ce^{-Kt})^3; \quad (34)$$

$$w = W_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)})^3, \quad (35)$$

где  $w$  — масса в любой момент времени;  $W_\infty$  — асимптотическая масса;  $K$  — коэффициент Пюттера, определяющий скорость уменьшения прироста веса;  $t_0$  — точка, в которой кривая касается оси времени;  $c = W_\infty^{1/3} e^{Kt_0}$ .

Уравнению такого типа соответствует кривая 2, показанная на рис. 11. При условии, что  $W$  пропорциональна  $l^3$  символы  $K$  и  $t$  относятся к тем же величинам, что и на соответствующих кривых, описываемых уравнениями (27) и (29). Эта кривая имеет точку перегиба со следующими координатами:

$$t = \frac{-\ln(W_\infty^{1/3}/3c)}{K} = t_0 + \frac{\ln 3}{K}; \quad (36)$$

$$w = \frac{8W_\infty}{27} = 0,2963 W_\infty. \quad (37)$$

Мгновенный темп роста в точке перегиба  $dw/wdt = 3K/2$ .

Кривые, описываемые выражениями (34) и (35), касаются оси времени в точке  $t=t_0$ , а при дальнейшем уменьшении  $t$  круто сходят вниз (см. рис. 11). Часть кривой, расположенная в области отрицательных значений времени, при моделировании роста, разумеется, не используется.

Параметры кривой 2 на рис. 11:  $W_\infty = 1000$ ,  $K = 0,2$ ,  $c = 8,970$  и  $t_0 = -0,5435$ .

### 3. КРИВАЯ РОСТА ДЖОНСОНА

Джонсон (Johnson, 1935) и Шумахер (Schumacher, 1939) предложили эту кривую независимо друг от друга, а Крюгер (Kruger, 1962, 1964, 1965, 1973) применил ее к росту рыб, дав ей название «обратная функция». Однако он воздержался от какого-либо теоретического обоснования кривой, указав лишь, что она обеспечивает довольно хорошее соответствие наблюдаемым данным. Общая дифференциальная форма кривой Джонсона имеет вид

$$\frac{dy}{dt} = y[a - b(\ln y)]^2. \quad (38)$$

Принимая  $l = y$ ,  $L_\infty = e^{a/b}$ , и  $g = b^2$ , уравнение (38) можно привести к форме

$$\frac{dl}{dt} = gl(\ln L_\infty - \ln l)^2. \quad (39)$$

Уравнение (39) сходно с уравнением Гомперца (20), но здесь мгновенный темп роста пропорционален квадрату разности между логарифмами асимптотической и фактической длин. Интегральными формами уравнения (39) будут следующие:

$$l = L_\infty e^{-1/g(t-t_0)}; \quad (40)$$

$$\ln l = \ln L_\infty - \frac{1}{g(t-t_0)}, \quad (41)$$

где  $l$  — длина в любой момент времени  $t$ ;  $L_\infty$  — асимптотическая длина;  $g$  — параметр, имеющий размерность [время]<sup>-1</sup> ( $1/g = a$  по обозначению Крюгера);  $t_0$  — точка, в которой

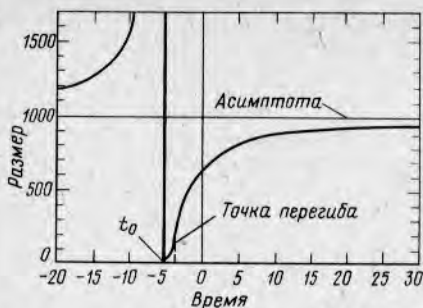


Рис. 13. Пример кривой роста Джонсона

показана кривая Джонсона; ее параметры:  $L_{\infty}=1000$ ,  $g=0,4343$  и  $t_0=-5$ . Кривая Джонсона приближается к оси времени и касается ее в точке  $t=t_0$ . Затем она сразу устремляется вертикально вверх до бесконечно больших положительных значений, после чего по мере уменьшения  $t$  она опускается и приближается сверху к асимптоте  $L_{\infty}$  при  $t \rightarrow -\infty$  (см. рис. 13). Естественно, значения  $t < t_0$  в описание роста рыб не включаются.

## И. ФУНКЦИЯ РИЧАРДСА

Вводя дополнительный параметр, можно достичь подвижности точки перегиба кривой, состоящей из двух ветвей, в сочетании с различными типами кривизны. Такая функция, содержащая четыре параметра, была предложена Ричардсом (Richards, 1959) в качестве обобщенной функции роста и с тех пор широко обсуждалась. Приведенные ниже данные заимствованы из работы Флетчера (Fletcher, 1975). Общей дифференциальной формой функции Ричардса является выражение

$$\frac{dw}{dt} = c_1 w + c_2 w^n, \quad (43)$$

где  $n$  положителен, а  $c_1$  и  $c_2$  могут иметь как положительные, так и отрицательные значения.

При условии, что  $a$  и  $b$  — положительные коэффициенты и  $c_1 = +a$ ,  $c_2 = -b$  и  $n > 1$ , уравнение (43) по виду совпадает с уравнением (14) и его интегральной формой будет выражение

$$w^{1-n} = \frac{b}{a} + Ke^{a(1-n)t} \quad (n > 1). \quad (44)$$

При  $c_1 = -a$ ,  $c_2 = +b$  и  $n < 1$  уравнение (43) по виду совпадает с уравнением (15) и его интегральная форма приобретет вид

$$w^{1-n} = \frac{b}{a} - Ke^{a(n-1)t} \quad (0 < n < 1). \quad (45)$$

Для рассматриваемого здесь диапазона значений ( $0 < w < W_{\infty}$ ) уравнения (44) и (45) записаны таким образом, что константа  $K$  интегрирования положительна. Верхняя асимптота обеих кривых задается уравнением

кривая касается оси времени ( $t_0$  обычно лежит слева от вертикальной оси, т. е. является отрицательной величиной).

Координаты точки перегиба кривой Джонсона:

$$t = t_0 + \frac{1}{2g}; \quad l = L_{\infty} e^{-2}. \quad (42)$$

Следовательно, точка перегиба расположена на расстоянии  $e^{-2} = 0,1353$  от оси времени до асимптоты. Мгновенный темп роста в точке перегиба  $dl/dt = 4g$ . На рис. 13

$$W_{\infty} = (b/a)^{1/(1-n)} \quad (46)$$

Перегиб кривой происходит в точке

$$w = W_{\infty} n^{1/(1-n)} \quad (47)$$

Абсолютный темп роста (наклон) в точке перегиба

$$\frac{dw}{dt} = \pm \frac{a(1-n)}{n} \left(\frac{bn}{a}\right)^{1/(1-n)} = m, \quad (48)$$

где отрицательный знак соответствует уравнению (44), а положительный — уравнению (45).

Мгновенный темп роста в точке перегиба можно получить делением уравнения (47) на уравнение (48). Полученное выражение  $dw/wdt = \pm a(1-n)n$  должно иметь такой знак, чтобы темп роста был положительным.

Функция Ричардса обычно записывается, как показано выше, с помощью двух выражений: для  $n > 1$  и  $n < 1$ . Однако Флетчер (1975) вывел единственное выражение, которое охватывает весь диапазон возможных значений  $n$ :

$$w^{1-n} = W_{\infty}^{1-n} + K[\exp(-tmn^{n/(n-1)} / W_{\infty})], \quad (49)$$

где  $W_{\infty}$  — асимптота;  $m$  — наклон кривой в точке перегиба, как определено в уравнении (48).

Теоретически точка перегиба кривой Ричардса может занимать любое положение между осью времени и асимптотой. Однако Флетчер (1975) указывает, что перегиб, расположенный вблизи верхней асимптоты, требует очень больших значений  $n$ , что не вполне реально.

Чепмен (Charman, 1961) впервые предположил, что уравнение (43) можно использовать для описания роста рыб. С учетом уравнения (1) он вывел интегральную форму этого уравнения в обозначениях длины. Пелла и Томлинсон (Pella and Tomlinson, 1969) использовали функцию Ричардса для описания весового роста популяций рыб. Они применили ее к изучавшимся Силлиманом и Гатселлом аквариумным популяциям гуппи, а также к стаду желтоперого тунца (*Thunnus albacares*) восточной части Тихого океана.

#### К. АСИМПТОТИЧЕСКИЙ РОСТ: РЕАЛЕН ЛИ ОН?

Рассмотренные выше кривые роста — логистическая, Пюттера, Джонсона, Гомперца и Ричардса — подразумевают, что увеличение размера рыбы асимптотично, т. е. размер стремится к некоторому определенному пределу независимо от того, как долго живет рыба. На практике это средняя оценка асимптотического размера. Для отдельной рыбы эта асимптота может быть больше или меньше среднего асимптотического размера. Таким образом, асимптотический размер, каким бы образом его не оценили, не следует называть максимальным размером рыбы в рассматриваемой популяции; обычно существуют несколько старых особей, размеры которых существенно превышают асимпто-

ческий, вычисленный для этой популяции, особенно в единицах веса. В любом случае величина любой рассчитанной асимптоты частично зависит от того, какая именно функция роста использовалась для ее оценки. Например, Крюгер (Krüger, 1969) построил по данным Кетчена и Форестера, относящимся к самкам камбалы (*Eopsetta jordani*), одновременно и первую кривую Пюттера, и кривую Джонсона. Кривая Джонсона несколько лучше соответствовала наблюдаемым данным, но результаты были удовлетворительны в обоих случаях. Однако асимптотическая длина по Пюттеру составляла около 600 мм, в то время как асимптотическая длина по Джонсону равнялась 739 мм — разница существенная.

Найт (Knight, 1966) заявил, что асимптотический рост для рыб является скорее математическим допущением, чем реальным явлением. Вместе с тем Крюгер (1969) считает, что такой рост реален, хотя он и разделяет мнение, что оценки положения асимптоты в значительной степени зависят от выбранной кривой. Найт прав в том смысле, что независимо от того, в каком возрасте наблюдаемый размер рыбы приближается к асимптоте, никогда нельзя быть уверенным в том, что рост происходил бы по тому же закону, если бы рыба продолжала жить и дальше.

Ложному проявлению асимптотического роста может способствовать внутривозрастная размерно-селективная смертность, рассмотренная в разделе III, Д. Почти все данные, аппроксимированные с помощью асимптотических формул, определяют кривые «популяционного» роста, а ординаты точек этих кривых соответствуют средним размерам особей в последовательных возрастах. Паркер и Ларкин (1959)\* сравнили полученные обратным расчислением длины чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*) с наблюдаемыми длинами созревающих особей. Правая часть рис. 14 показывает рост, расчисленный по чешуе созревающих рыб различных возрастов. Этот случай (типичный для лососей и часто встречающийся у других видов рыб) — пример более медленного роста долгоживущих особей. Соответствующие линии Уолфорда приведены в левой части рисунка, и только пунктирная «популяционная» линия, построенная путем объединения наблюдаемых размеров созревающих рыб в последовательные годы, показывает некоторую тенденцию приближения к диагонали. Если бы эта линия была единственной, то рост (ошибочно) можно было бы посчитать асимптотическим. Для выяснения, насколько широко этот эффект способствует проявлению феномена асимптотического роста у других видов, необходимо проведение специальных исследований.

Имеются также примеры линий Уолфорда, которые для самых старших наблюдаемых возрастов искривляются параллельно диагонали (см. рис. 12), несмотря на то что они построены по данным для выживших особей. Следовательно, отнюдь не установлено, что асимптотический рост характерен для всех рыб.

\* «Концепция роста» Паркера и Ларкина здесь не рассматривается, поскольку она связывает рост не столько с уже достигнутым размером, сколько с возрастом, и, кроме того, не нашла какого-либо практического применения. Однако в работе содержится много полезных сведений представляющих интерес для обсуждения.

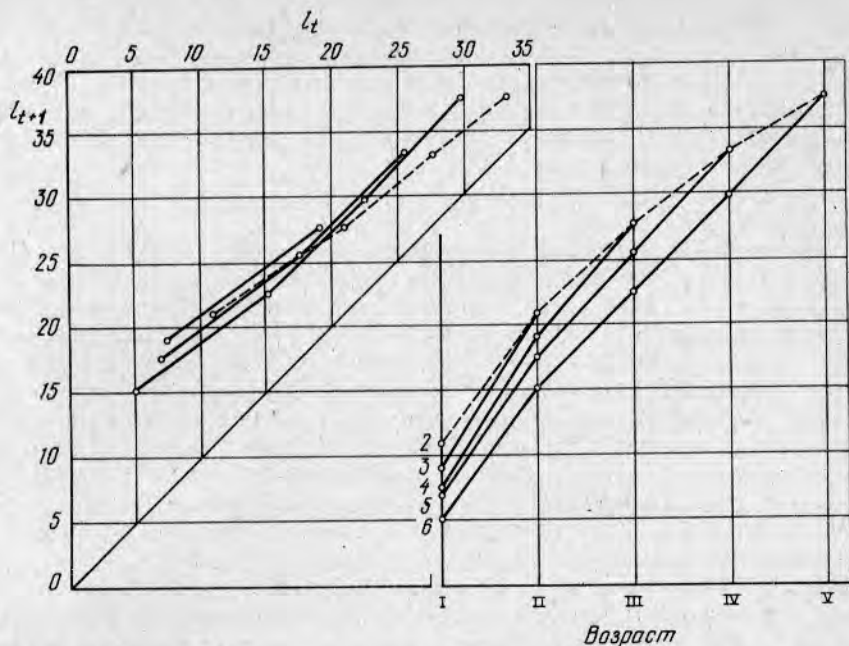


Рис. 14. Правая часть: вычисленная длина по Смитту чавычи, которая созревает в последовательных возрастах, показанных слева арабскими цифрами; последний сезон роста опущен, поскольку он меньше полного года. Левая часть: сплошные линии — это линии Уолфорда для тех же рыб, но построенные по длинам, полученным путем обратного расчисления, начиная с особи в возрасте 4—6 лет. Пунктирная линия представляет собой линию Уолфорда, основанную на длинах рыб в возрасте, соответствующем последнему годовому кольцу на чешуе, предшествующему половой зрелости (Parker and Larkin, 1959)

В заключение следует отметить, что существование асимптотического роста вплоть до сколь угодно большого возраста не может быть ни доказано, ни опровергнуто; не обязательно также, чтобы все виды рыб были в этом отношении одинаковы. Кроме того, этот вопрос не столь важен. Независимо от реальности существования асимптоты асимптотические формулы — удобный способ моделирования многих наблюдаемых возрастных рядов, и можно ожидать, что ими будут пользоваться и в будущем.

#### Л. ПОСТРОЕНИЕ КРИВЫХ РОСТА

Рассмотренные здесь кривые (логистическая, Гомперца, Джонсона и две кривые Пюттера) имеют по три параметра, которые необходимо оценивать по наблюдаемым данным. Предложено много методов оценки, но все они сводятся к последовательной аппроксимации либо простым расчетным способом, либо с помощью ЭВМ. Ниже кратко изложен несложный расчетный способ, пригодный для построения каждой кривой.

Бивертон (Beverton 1954; см. также Ricker, 1958, 1975a) описал про-

той и достаточно точный метод построения первой кривой Пюттера. Пробную оценку асимптоты ( $L_\infty$ ) получают из линии Уолфорда ( $l_{t+1}$  от  $l_t$ ), которую проводят на глаз или методом функциональной регрессии, стараясь пренебречь любыми точками у нижнего или верхнего конца, которые плохо ложатся на эту линию. Чтобы оценить  $t_0$ , уравнение (29) можно записать в виде

$$\ln(L_\infty - l) = \ln L_\infty + Kt_0 - Kt. \quad (50)$$

Таким образом, наблюдаемые значения  $l$  вычитаются из пробной оценки  $L_\infty$ , и натуральные логарифмы этих разностей откладываются на графике относительно возраста ( $t$ ). В общем случае эта линия имеет некоторую кривизну, которая зависит от пробного значения, выбранного для  $L_\infty$ . Дополнительное пробное значение позволит выявить наилучшую (наиболее прямую) линию, которую можно достаточно хорошо выбрать на глаз. Точки, которые не укладываются на прямую у нижнего или верхнего ее конца, следует отбросить; первые — потому, что они свидетельствуют о неприемлемости этой зависимости для младших возрастов, а последние — не только по аналогичной причине, но и потому, что они получены на небольшом числе рыб. Наклон окончательно выбранной линии является новой оценкой  $K$ , а  $t_0$  можно вычислить по координате точки пересечения с осью ординат, которая равна  $\ln L_\infty + Kt_0$ . Чтобы построить эту линию методом наименьших квадратов, следует, разумеется, использовать обычную, а не функциональную регрессию. Другой метод описал Рефейл (Rafail, 1973), а для использования с применением ЭВМ Аллен (Allen, 1967) и Фейбенс (Fabens, 1965) предложили соответствующие программы, в то время как Конвей с соавторами (Conway et al., 1970) рекомендовал для этой цели алгоритм Морн-варджа.

Для логистической кривой, а также кривой Гомперца и второй кривой Пюттера Риклефс (Ricklefs, 1967) опубликовал таблицы (воспроизведенные здесь в табл. 1) «коэффициентов перехода», с помощью которых можно проверить соответствие данной кривой имеющимся эмпирическим значениям путем использования пробной оценки асимптотической величины  $W_\infty$  (или  $L_\infty$ ).

Наблюдаемые величины выражаются в процентах пробной асимптотической величины, а затем строится график зависимости соответствующих коэффициентов перехода от возраста. Если линия криволинейна и ни бóльшая, ни меньшая пробные асимптотические величины не уменьшают кривизны, выбранная формула не подходит для имеющихся данных. Если существенная часть кривой близка к прямой линии, формула считается приемлемой, после чего используют дополнительные значения асимптоты до тех пор, пока линия не будет соответствовать максимальному числу точек. Наклон ( $S$ ) этой «обратной кривой роста», определяемый на глаз или с помощью метода обычной регрессии, равен  $l/W_\infty$  углового коэффициента касательной к соответствующей кривой абсолютного темпа роста в точке перегиба. Значение  $l$  в точке перегиба определяет точку, в которой обратная кривая роста пересекает ось времени; назовем ее  $X$ . Параметры этой кривой оцениваются следующим образом:

логистическая [уравнения (16 — 18)]  $g = 4S$ ;  $t_0 = X$ ;  $c = e^{kX}$ ;  
 Гомперца [уравнения (20 — 23)]  $g = Se$ ;  $t_0 = X$ ;  $k = e^{kX}$ ;  
 вторая кривая Пюттера [уравнения (33—35)]

$$K = 9S/4^*; \quad t_0 = X - (\ln 3)/K; \quad c = W_{\infty}^{1/3}/3e^{-kX};$$

Джонсона [уравнение (40)]  $g = Se^2/4$ ;  $t_0 = X - 1/(2g)$ .

Часто случается, что две и более этих кривых достаточно хорошо соответствуют имеющемуся массиву данных, и только в редких случаях ни одна из них не оказывается приемлемой. В таких случаях функция Ричардса, содержащая четыре параметра, почти всегда дает хороший результат. Однако чтобы ее построить, требуется двухэтапная итерация, которая лучше всего реализуется с помощью ЭВМ, хотя Ричардс (Richards, 1959) предлагает для этого простой метод проб и ошибок. Недлер (Nedler, 1961) и Каустон (Causton, 1969) приводят соответствующие программы для ЭВМ.

#### М. КРИВЫЕ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ ДЛЯ ОПИСАНИЯ СЕЗОННОГО ЦИКЛА РОСТА

Типичный сезонный цикл роста рыб в умеренных или холодных регионах сходен с S-образным циклом Сакса (раздел III, А). Следовательно, S-образные кривые, в частности логистическая, Гомперца или вторая кривая Пюттера, лучше других подходят для описания сезонной динамики роста. Работ по этому вопросу немного. Миура с соавторами (Miura et al., 1976) использовал логистические кривые для описания сезонного линейного роста четырех возрастных групп лосося (*Oncorhynchus rhodurus*).

Локвуд (Lockwood, 1974) применил первую кривую Пюттера при изучении сезонного линейного роста кумжи (*Salmo trutta*) и морской камбалы (*Pleuronectes platessa*). Хотя соответствие кривой фактическим данным было приемлемым от точки перегиба и далее, эта кривая, разумеется, не могла описать фазу ускоренного роста в начале сезона.

Питчер и Макдональд (Pitcher and Macdonald, 1973) предложили два метода модификации первой кривой Пюттера, с тем чтобы она описывала сезонный линейный рост на протяжении нескольких лет. Согласно первому методу в уравнение кривой вводится косинус, чтобы отразить прекращение роста в зимний период и возобновление его весной. По второму методу используется синусоидальная функция, которая отражает более плавный характер сезонных изменений; однако это предполагает некоторое уменьшение размеров рыб, что, возможно, приемлемо для весовых данных, но гораздо меньше подходит для линейных. В любом случае в основное выражение Пюттера вводятся два дополнительных параметра. Таким образом, их общее число становится равным пяти. Это не слишком много, учитывая, что рост описывается на протяжении нескольких лет. И та и другая кривая удовлетворительно соответствовали данным по росту популяции гольяна (*Phoxinus phoxinus*). Однако практическая ценность этих выражений остается неясной.

\* Риклефс (1967) записал это по ошибке  $4S/9$ .



0,9	1,008	1,056	1,110	1,171	1,241	1,342	1,425	1,554	1,736	2,045
0,0	-0,036	-0,153	-0,132	-0,116	-0,102	-0,090	-0,078	-0,067	-0,056	-0,046
0,1	-0,066	-0,025	-0,015	-0,005	0,005	0,015	0,025	0,045	0,045	0,055
0,2	0,179	0,076	0,087	0,098	0,109	0,120	0,131	0,143	0,155	0,167
0,3	0,320	0,192	0,204	0,218	0,231	0,245	0,259	0,274	0,289	0,304
0,4	0,510	0,336	0,353	0,371	0,389	0,407	0,426	0,446	0,467	0,488
0,5	0,789	0,533	0,557	0,582	0,608	0,635	0,663	0,692	0,723	0,755
0,6	1,247	0,825	0,862	0,901	0,942	0,986	1,032	1,081	1,133	1,188
0,7	1,247	1,310	1,377	1,449	1,527	1,611	1,702	1,801	1,908	2,026
0,8	2,155	2,298	2,457	2,635	2,834	3,060	3,319	3,617	3,964	4,375
0,9	4,867	5,469	6,222	7,189	8,478	10,283	12,990	17,502	26,525	53,592

Кривая Джонсона

\* Ординаты эмпирических кривых представлены суммой соответствующих чисел в верхней строке и левом столбце. Числовые значения для логистической кривой, кривой Гомперца, второй кривой Пюттера замещены на статьи Риклефса и журнала «Экологик». С 1967 г. авторские права на приведенные цифры принадлежат Экологическому обществу Америки. Данные для кривой Джонсона получены по формуле, выведенной И. Шиноте.  $-4e^{-x} [0,5 + (\ln/L_0)^{-1}]$ .

## V. ЗАВИСИМОСТЬ РОСТА ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ

### A. МАКСИМАЛЬНЫЙ РАЗМЕР И ВОЗРАСТ

Давно известно, что многие рыбы обычно живут дольше и вырастают до больших размеров в более холодных частях своего ареала, причем увеличение возраста обычно бывает более существенным, чем увеличение размеров. Это соответствует истине, несмотря на то что для большинства рыб как максимальный возраст, так и максимальный размер определяются до некоторой степени произвольно. При прямом отборе проб чем больше размер выборки, тем больше максимальный возраст или наблюдаемый размер; однако при обследовании нескольких тысяч крупных особей удобно считать, что самая старшая и самая крупная особи из выборки определяют соответственно максимальный возраст и максимальный размер. Так, у людей 100 лет и 230 см можно считать предельными значениями, которые редко превышаются.

Другим произвольным, но полезным верхним пределом размера являются асимптотическая длина или вес, определяемые с помощью одной из кривых роста; единственной кривой, использовавшейся для сопоставления, была первая кривая Пюттера (Taylor, 1958, 1959; Beverton and Holt, 1959). В качестве верхнего возрастного предела Тейлор принимает возраст, в котором согласно этой кривой 95% асимптотической длины (рис. 15) уже достигнуты.

Замедленный рост рыб в более северных широтах не является неожиданным. Подобно другим физиологическим процессам, рост зависит от температуры тела, которая у большинства рыб близка к температуре окружающей воды. Зависимость темпа роста от температуры усложняется из-за сильной отрицательной связи

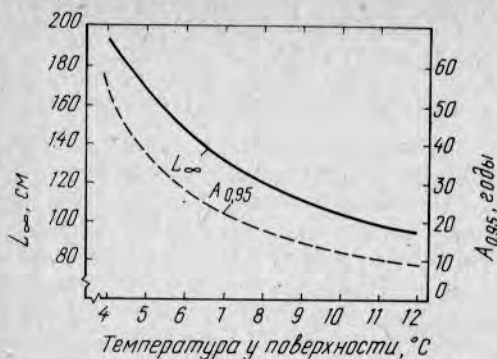


Рис. 15. Зависимость между температурой морской воды и асимптотическими длинами ( $L_{\infty}$ ) по Пюттеру, а также показателем максимального возраста ( $A_{0,95}$ ) для нескольких популяций трески (Taylor, 1958)

ворения икринки до выклева личинки требует постоянного числа градусо-дней (дней-градусов) и в определенных пределах не зависит от фактически преобладающей температуры. Эти пределы для большинства форелей и лососей составляют 3–14°C (рис. 16). Если температура не меняется, это предполагает прямую пропорциональную зависимость между абсолютным темпом роста и температурой по Цельсию, которая выражается уравнением гиперболы

$$t = \frac{K}{T}, \quad (51)$$

где  $t$  — время (в днях), необходимое для завершения данной стадии роста;  $T$  — температура, °C;  $K$  — число требующихся градусо-дней.

Если температура изменяется, уравнение (51) приобретает вид

$$\sum_{i=1}^t T_i = K, \quad (52)$$

где  $T_i$  — температура в  $i$ -й день.

Была предложена модификация уравнений (51) и (52), которая заключается в измерении температуры не от 0°C, а от другой точки. Если  $T_0$  — новая базовая температура, уравнения примут следующий вид:

$$t = \frac{K}{T - T_0} \quad (53)$$

$$\text{и} \quad \sum_{i=1}^t (T - T_0)_i = K. \quad (54)$$

между темпом роста и размером рыбы. Первые попытки обойти эту трудность сводились к использованию обратной зависимости, т. е. с температурой сопоставлялось время, необходимое для достижения заданного размера или стадии развития.

## Б. ГИПЕРБОЛИЧЕСКИЕ ЗАВИСИМОСТИ

Наиболее простую и употребительную в настоящее время температурную зависимость вывел, как считают, Реомюр в 1735 г. (Hayes, 1949). Развитие с момента оплодот-

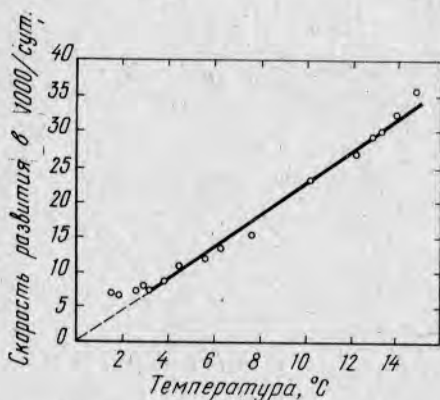


Рис. 16. Величина, обратная числу суток, требующихся для развития икры американского гольца (от оплодотворения до выклева) как функция температуры воды (Hayes, 1949)

Это позволяет применять гиперболическую зависимость, по крайней мере приближенно, для гораздо большего числа видов. Например, наблюдения Ласкера (Lasker, 1964) за продолжительностью инкубации икры тихоокеанской сардины (*Sardina caerulea*) в диапазоне температур 12—20°C показали довольно хорошее соответствие этой зависимости полученным данным при  $T_0 = 8^\circ\text{C}$  и  $K = 474$  градусо-часов; данные, относящиеся к температурам, выходящим за пределы указанного диапазона, хуже описываются выявленной зависимостью.

Можно также непосредственно соотнести размер особи с количеством накопленных градусо-дней, а когда используется длина, зависимость становится близкой к линейной даже для рыб из естественных популяций. Для постэмбрионального роста мидий (*Mytilus edulis*), собранных вблизи Копенгагена, Бетиус (Boëtius, 1962) получил совершенно прямую линию для данных за два года, используя в качестве базовой температуру  $0^\circ\text{C}$ . Урсин (Ursin, 1963) привел несколько примеров этой зависимости, графики которой имеют небольшую кривизну, и смог получить прямую линию для морской камбалы (*Pleuronectes platessa*) Северного моря за период в четыре года путем введения нескольких существенных поправок значений температуры, используемой для вычисления градусо-дней.

### В. ЦЕПНАЯ ЛИНИЯ ЯНИША

Когда гиперболическую формулу градусо-дней попытались применить к экспериментальным данным, полученным в широком диапазоне температур, это закончилось полной неудачей. Было обнаружено, что существует некоторая оптимальная температура для роста, ниже которой рост замедляется, даже если рыба не испытывает недостатка в пище.

Яниш (Janisch, 1927) нашел, что такие наблюдения хорошо описываются цепной линией; ей соответствует уравнение

$$t = t_0 [\cos hk (T - T_0)], \quad (55)$$

где  $t$  — время (в днях), требующееся особи для достижения определенного размера или стадии развития;  $t_0$  — время, необходимое для такого роста при  $T = T_0$ ;  $T$  — наблюдаемая температура в течение периода времени  $t$ ;  $T_0$  — температура, при которой рост происходит наиболее быстро;  $k$  — параметр, который можно назвать температурным коэффициентом Яниша.

Цепная линия — это кривая, форму которой принимает однородная цепь или веревка, подвешенная в двух точках, расположенных на одной высоте. Нет никаких очевидных причин, по которым эта линия должна описывать темп роста рыб, но это не является препятствием для ее использования, если она удовлетворяет эмпирическим данным.

Кривая  $b$  на рис. 17 является цепной линией, для которой наиболее быстрое развитие (50 дней) соответствует  $10^\circ\text{C}$ , а температурный коэффициент  $k = 0,22$ . Как показано на рисунке, ветви этой кривой по обе стороны от точки минимума имеют одинаковую длину, однако на практике правая ветвь значительно короче из-за гибели рыб при более высоких температурах. Кривая  $a$  на рис. 17 представляет собой гипербо-

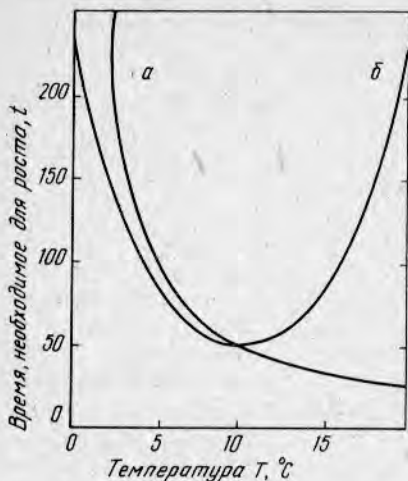


Рис. 17. Цепная линия, описывающая зависимость продолжительности роста от температуры при наиболее быстром росте при 10°C (б), и гипербола, которая проходит через точку минимума цепной линии (а)

лу для 500 градусо-дней (когда развитие занимает 50 дней при 10°C). В целом обе эти кривые имеют сходную форму в диапазоне температур приблизительно от 3 до 9°C. Используя в качестве коэффициента Яниша значение  $k=0,263$ , с помощью этих кривых можно получить весьма сходные результаты при той же точке оптимума 10°C.

Урсин (1963) указывает, что гиперболу, описываемую уравнением (53) и аппроксимирующую часть левой ветви цепной линии, можно рассчитать по касательной к левой точке перегиба колоколсообразной кривой ( $t=1/t_0 \cosh k(T-T_0)$ ). Гипербола описывается уравнением

$$(T - T_0 + 2,296/k)t = 2t_0/k, \quad (56)$$

где  $T_0$ ,  $t$  и  $k$  имеют тот же смысл, что и в уравнении (55).

Такая гипербола проходит через точку перегиба, но, разумеется, не проходит точно через точку оптимума.

Урсин (1963) попытался также объединить цепную температурную зависимость с первой кривой роста Пюттера. Он принял теоретическое обоснование Берталанфи для кривой Пюттера и постулировал, что «анаболический и катаболический процессы в отдельности соответствуют цепным кривым» (с. 2). Для ознакомления с вытекающими отсюда предположениями следует обратиться к статье Урсина. Подобно Берталанфи, Урсин не сумел количественно оценить анаболизм и катаболизм, а тем более проверить соответствие этих процессов цепной зависимости, однако это не помешало ему сделать вывод, что треска, например, «является рыбой, у которой анаболизм больше зависит от температуры, чем катаболизм».

## Г. ПАРАБОЛЫ

Другой кривой, которая обеспечивает довольно хорошее соответствие большинству или даже всем экспериментальным данным о зависимости роста от температуры, является квадратическая парабола. В нашем случае она принимает вид

$$t = t_0 + k(T - T_0)^2, \quad (57)$$

где  $t$ ,  $t_0$ ,  $T$  и  $T_0$  имеют тот же смысл, что и в уравнении (55), но величина коэффициента  $k$ , разумеется, другая.

Белерадек (Bělehrádek, 1930) предложил обобщить выражение (57) в виде так называемой «степенной параболы»:

$$t = t_0 + a(T - T_0)^n. \quad (58)$$

Это делает зависимость роста от температуры достаточно гибкой для описания почти любого набора данных, но за счет использования четырех параметров.

#### Д. КРИВЫЕ РОСТА ЭЛЛИОТТА

Не остановившись перед очевидной сложностью зависимости между ростом, температурой и размерами рыб, Эллиотт (Elliott, 1975a) построил на основе своих экспериментов семейство кривых роста кумжи (*Salmo trutta*) весом от 12 до приблизительно 250 г. Кумжа выращивалась на избыточном рационе при различных температурах в течение 42 дней. На протяжении этого короткого периода рост адекватно описывался экспоненциальной кривой. Для кумжи данного размера Эллиотт обнаружил, что связь между мгновенным темпом роста ( $G$ ) и температурой по Цельсию ( $T$ ) можно аппроксимировать четырьмя прямыми, каждая из которых имеет форму

$$G = a + bT. \quad (59)$$

В диапазоне 3,8–12,8°C коэффициент  $b$  был положительным, в диапазоне 12,8–13,6°C — близким к нулю, хотя этот короткий интервал не учитывался; для 13,6–19,5°C  $b$  был отрицательным, а для 19,5–21,7°C — также отрицательным, но большим по абсолютной величине.

Эллиотт обнаружил, что для любой заданной температуры график зависимости логарифма мгновенного темпа роста ( $G$ ) от логарифма средней биомассы ( $\bar{w}$ ) представляет собой прямую линию (рис. 18). Переходя к антилогарифмам, получим уравнение

$$G = p\bar{w}^{-q}. \quad (60)$$

Эллиотт брал среднее арифметическое начального и конечного веса, что правомерно для тех коротких отрезков времени, которые он использовал. Для более длительных периодов времени, скажем, в  $n$  раз продолжительнее, истинная средняя величина будет равна  $w_0(e^{Gn} - 1)/Gn$ , где  $w_0$  — первоначальный вес.

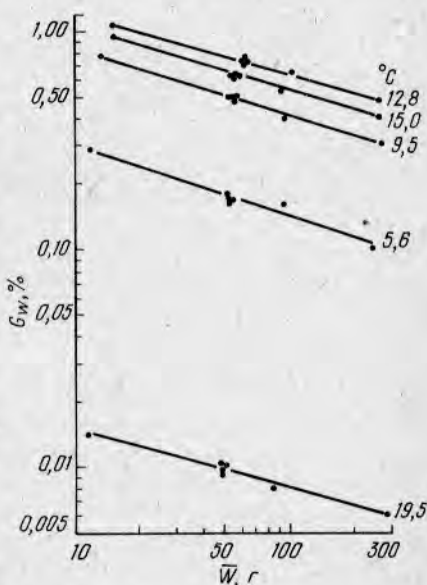


Рис. 18. Зависимость между логарифмом относительного темпа роста, выраженным в процентах в сутки (ордината), и логарифмом среднего веса кумжи, содержащейся на избыточном рационе (абсцисса), при различных температурах в двойном логарифмическом масштабе (Elliott, 1975a; *Journal of Animal Ecology*; воспроизводится с разрешения Blackwell Scientific Publication)

Уравнения (59) и (60) затем были объединены путем вычисления  $a$  и  $b$  по уравнению (59) для однограммовой кумжи и объединения полученного таким образом уравнения с уравнением (60) при  $\bar{w} = 1$  г. Это привело к трем выражениям вида

$$G = (a + bT)\bar{w}^{-q}. \quad (61)$$

Рост затем был представлен в общей форме:

$$\frac{dw}{dt} = (a + bT)w^{1-q}; \quad (62)$$

$$w_t = [q(a + bT)t + w_0^q]^{1/q}, \quad (63)$$

где  $w_0$  — исходный вес, а  $a$ ,  $b$  и  $q$  — те же параметры, что и в уравнении (61), для различных температурных диапазонов.

Сравнение наблюдаемых окончательных размеров с размерами, вычисленными по уравнению (63), показывает очень хорошее соответствие.

Уравнение (63) является удачным обобщением экспериментальных данных Эллиотта, однако его применение ограничено. Уравнение Эллиотта применимо только к коротким промежуткам времени, не вскрывает природы процессов роста и не годится для представления роста рыб на практике. Эллиотт ограничил применение этого уравнения описанием роста кумжи, которая содержалась на избыточном рационе в условиях его собственного эксперимента. Даже если бы выражение Эллиотта было применимо в большинстве случаев, для определения его параметров требуются специальные эксперименты, что практически исключает его широкое использование.

#### Е. ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ФУНКЦИИ ЦВАЙФЕЛЯ И ЛАСКЕРА

Для описания зависимости роста от температуры Цвайфель и Ласкер (Zweifel and Lasker, 1976) ввели в уравнение Гомперца температурную поправку. При использовании уравнения (21) для длины (с заменой  $w$  на  $l$ ) полагалось, что сам параметр  $g$  изменяется с температурой ( $^{\circ}\text{C}$ ) в соответствии с законом Гомперца (согласно уравнению 21) [см. выражения (5) и (5а) в работе Цвайфеля и Ласкера]. Наконец, они изменили начало отсчета по температурной шкале и получили в результате выражение, содержащее шесть параметров [уравнение (5)].

Как показал опыт, эти функции обеспечивают хорошее соответствие данным по росту для личинок (с желточным мешком) тихоокеанской сардины (*Sardina caerulea*) и икры калифорнийского анчоуса (*Engraulis mordax*). Однако большое число параметров делает эти выражения громоздкими, что значительно затрудняет построение кривых. Кроме того, не доказано, что они являются достаточно теоретически обоснованными и практически полезными.

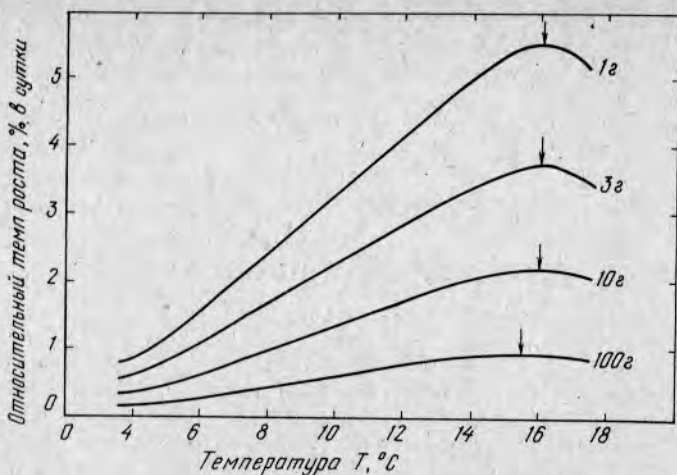


Рис. 19. Зависимость мгновенного темпа роста от температуры для нерки, которую кормили трижды в день до насыщения [данные представляют собой округленные значения из табл. 4 работы Бретта (1974)]

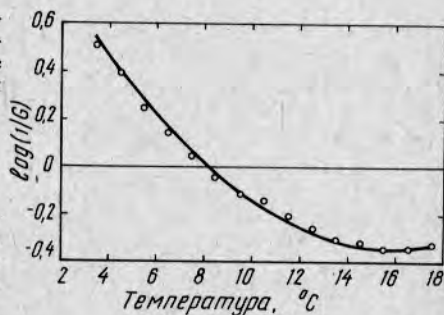


Рис. 20. Зависимость между логарифмом обратной величины мгновенного темпа роста 10-граммовой нерки и температурой, аппроксимированная параболой (Brett, 1974, табл. 4)

#### Ж. ТАБЛИЧНОЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ БРЕТТА

Не пытаясь подобрать какую-либо математическую кривую для своих данных, Бретт (Brett, 1974, табл. 4) представил в виде таблицы ожидаемые мгновенные темпы роста нерки (*Oncorhynchus nerka*), которую в эксперименте содержали в свежей воде и кормили трижды в день до насыщения. Таблица составлена для нерки весом от 0,3 до 500 г в диапазоне температур от 3 до 18°C. При отсутствии всесторонне обоснованной или хотя бы просто удобной математической зависимости, отыскание которой с годами становится все менее вероятным, этот вид представления данных является весьма полезным и информативным способом обобщения зависимости роста от температуры (рис. 19).

Как это уже было сделано в разделе V, В, можно отложить на графике величины, обратные мгновенному темпу роста ( $1/G$ ). Полученные кривые вогнуты вверх, однако ни парабола, ни цепная линия не описывают их достаточно хорошо. С помощью обычной параболы можно получить довольно хорошую аппроксимацию графика логарифма обратного мгновенного темпа роста (рис. 20), определяемого соотношением

$$\log (1/G) = a + b(T - T_0)^2, \quad (64)$$

где  $T_0$  — температура, отвечающая максимальному темпу роста;  $a$  — соответствующее значение  $\log (1/G)$ ;  $b$  — константа, величина которой подбирается методом проб.

При использовании десятичных логарифмов кривая на рис. 20 имеет следующие параметры:  $a = -0,344$ ,  $b = 0,0056$ ,  $T_0 = 16,0$ . Но стоит ли предпринимать эти усилия? Никаких преимуществ по сравнению с непосредственным использованием табл. 4 Бретта это не дает.

## VI. ЗАВИСИМОСТЬ РОСТА ОТ РАЦИОНА

### А. ЭМПИРИЧЕСКОЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ

Зависимость между количеством пищи, потребленной рыбой, и происходящим в результате этого ростом имеет большое практическое значение, поэтому ее выявление было целью многочисленных экспериментов, среди которых работа В. С. Ивлева (1955) занимает выдающееся место. Следует упомянуть также работу Бретта и др. (Brett et al, 1969) по нерке и Эллиотта (1975) по кумже. Оба автора представили информацию в виде таблиц и графиков, иллюстрирующих различные аспекты изучаемого явления, в частности его связь с температурой. Один из графиков приведен на рис. 21. Методика Бретта с соавторами отличается

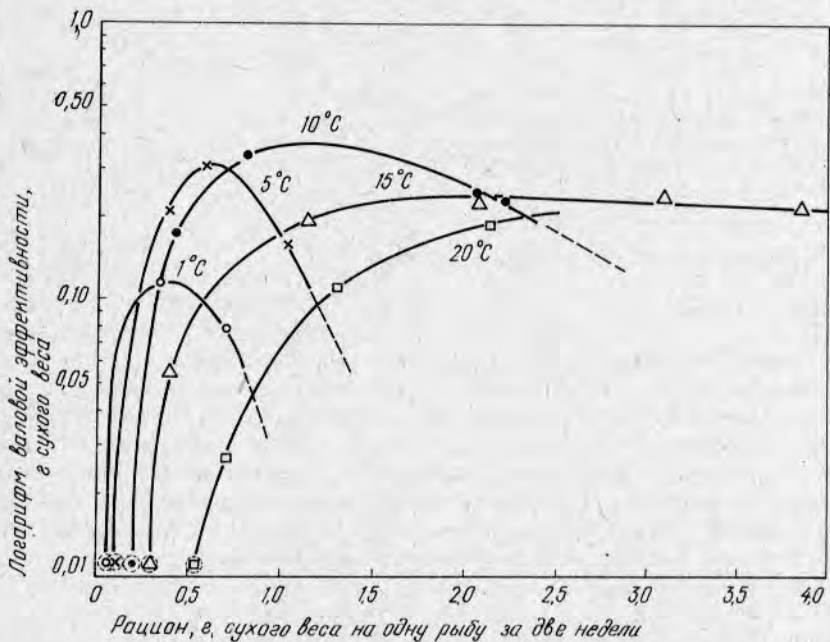


Рис. 21. К-линии для нерки, которую заставляли непрерывно плавать с некоторой средней скоростью, построенные для пяти значений температур. Кружками обозначены точки, полученные путем интерполяции (Brett et al., 1969; Journal Fisheries Research Board of Canada; воспроизводится с разрешения)

от подхода Эллиотта и большинства других исследователей тем, что они имитировали в своих экспериментах естественные условия, заставляя подопытных рыб безостановочно плавать в определенном среднем темпе. Обычно рыбам просто позволяют совершать произвольные движения в аквариуме или пруду.

Наиболее интересный, хотя и заведомо предсказуемый результат всей этой работы заключается в том, что повышение температуры увеличивает темп роста только в том случае, если сопровождается увеличением потребления пищи на величину, большую, чем необходимо для удовлетворения энергетических потребностей на неизбежное увеличение основного обмена и возможное повышение активности. Если температура увеличивается без соответствующего увеличения потребления пищи, темп роста неизбежно уменьшается и может даже снизиться до нуля или ниже. Например, на рис. 21 рацион, который допускает максимальный темп использования пищи на рост при  $5^{\circ}\text{C}$ , способен практически лишь сохранять вес тела рыбы постоянным при  $20^{\circ}\text{C}$ . В более общем виде, когда пищи недостаточно, самый быстрый рост происходит при температурах, которые ниже оптимальных для случая избыточного рациона.

В следующих разделах дается краткое представление о ряде попыток описания зависимости между темпом роста и рационом с помощью математических выражений и распространении этих попыток на общие закономерности трофических взаимоотношений, существующих в природе.

## Б. СИНУСОИДАЛЬНАЯ КРИВАЯ СТОФФЕРА

Подход Стоффера (Stauffer, 1977) к этой проблеме состоял в отыскании наилучшей зависимости между рационом и мгновенным темпом роста по двум или более точкам из четырех критических точек графика зависимости роста от рациона. Ниже приведены эти точки, которым соответствуют значения рациона  $R$ , прироста массы  $\Delta w$  и мгновенного темпа роста  $G$ .

Пища отсутствует:  $R = 0$ ,  $\Delta w$  и  $G$  отрицательны.

Поддерживающий рацион:  $R$  мало,  $\Delta w = 0$  и  $G = 0$ .

Оптимальный рацион:  $\Delta w/R$  ( $K_1$  по Ивлеву) максимально.

Максимальный рацион:  $R$  и  $G$  имеют максимальные значения.

Стоффер изучил три возможные математические зависимости между  $G$  и  $R$ : прямую линию, кривую Михаэлиса — Ментен и синусоидальную кривую. Он сопоставил каждую из них с некоторыми данными Бретта и др. (1969) и обнаружил, что лучше всего данные согласуются с синусоидальной кривой, описываемой уравнением

$$G = G_m \sin \left( \frac{\pi}{2} \frac{R - R_n}{R_m - R_n} \right), \quad (65)$$

где  $G$  — мгновенный темп роста при рационе  $R$ ;  $G_m$  — максимальный мгновенный темп роста;  $R_m$  — максимальный рацион;  $R_n$  — поддерживающий рацион.

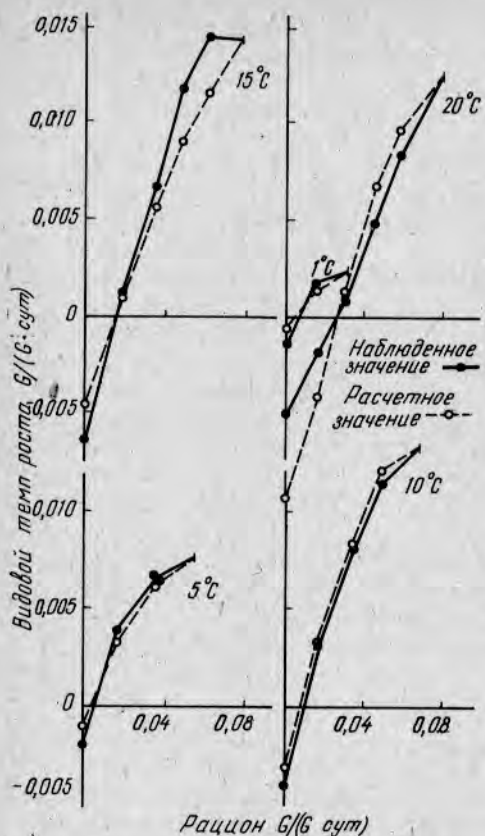


Рис. 22. Зависимость наблюдаемых темпов роста нерки от рациона при различных температурах (сплошные линии) и темпов роста, рассчитанных по формуле Стоффера (пунктирные линии). Рационы и рост выражены в граммах на грамм массы рыбы в день (Stauffer, 1973; воспроизводится с разрешения)

три диапазона; таким образом, всего требуется определить пятнадцать параметров. Анализ выглядит весьма эффектно, однако в противоположность отличным эмпирическим данным он не убедителен и не имеет реальной ценности.

#### Г. АНАЛИЗ ПАЛОХЕЙМО И ДИКИ

Палохеймо и Дики (Paloheimo and Dickie, 1955, 1966a, b) сделали общий обзор и анализ данных по росту рыб, пытаясь, по-видимому, глубже проникнуть в затрагиваемые физиологические процессы. Их подход основан на двух эмпирически найденных зависимостях. Первая из них — это логарифмическая зависимость между метаболизмом  $T$  и

Было достигнуто хорошее соответствие при 5 и 10°C и значительно худшее при 15 и 20°C (рис. 22).

Хотя Стоффер (Stauffer, 1973, с. 29) отмечает, что «это алгебраическое выражение не объясняет явление роста», тем не менее, по его мнению, «оно вносит вклад в понимание роста». К сожалению, ему не удалось показать, в чем именно заключается этот вклад.

На практике вычисление  $G_m$  и  $R_m$  связано с существенными трудностями, поскольку количество пищи, съеденное не особенно голодной рыбой, в значительной степени зависит от частоты питания, незначительных изменений условий окружающей среды, внешних раздражителей и т. д. (Brett, 1974).

#### В. ОБЪЕДИНЕННАЯ ФОРМУЛА ЭЛЛИОТТА

Эллиотт (1975b) предпринял попытку объединить рост, рацион и температуру в одной формуле. Он вывел выражение с пятью параметрами, которое описывает результаты эксперимента с кумжей при условии, что температура разделена на

биомассой  $w$  или, вернее, калорийностью тела рыбы при любой заданной температуре

$$\log T = a + b(\log w). \quad (66)$$

Эта зависимость наблюдалась во многих экспериментах на различных видах рыб и других животных и в общем виде была известна ихтиологам с момента появления исчерпывающего обзора Г. Г. Винберга (1956). Наклон  $b$ , как правило, оценивали по обычной регрессии  $\log T$  на  $\log w$ , но Рикер (Ricker, 1973) показал, что более уместно использовать функциональную регрессию, которая отводит обмену и массе в связующем их математическом соотношении одну и ту же роль. Для рыб, содержащихся в респирометрах и совершающих самопроизвольные движения, Г. Г. Винберг указывает на расхождения между различными экспериментами и, возможно, между различными видами, хотя трудно быть уверенным в том, что разные рыбы или рыбы, различающиеся по размеру, содержатся в опыте в равноценных условиях. Однако для всех видов был получен общий средний наклон  $b = 0,80$  при  $20^\circ\text{C}$ , и эта величина была принята Палохеймо и Дики. Более поздние эксперименты, обобщенные Глассом (Glass, 1969), показали, что за очень редкими исключениями\* этот показатель при увеличении температуры в диапазоне  $10\text{--}25^\circ\text{C}$  уменьшается, а при  $10^\circ\text{C}$  в среднем может превысить 1. В любом случае для оценки коэффициента  $b$  по уравнению (66) следует использовать линию функциональной регрессии, а применение этого метода к результатам экспериментов, описанных Г. Г. Винбергом, увеличило среднее значение коэффициента с 0,8 до 0,85 при  $20^\circ\text{C}$  (Ricker, 1973). Имеется также доказательство того, что  $b$  значительно возрастает, приближаясь к 1, когда рыба активно двигается (Brett and Glass, 1973).

Другой основной зависимостью, которой воспользовались Палохеймо и Дики, была связь между коэффициентом эффективности роста  $K$  и рационом  $g$ . В. С. Ивлев (1945) определил коэффициент  $K_1$  как отношение прироста массы к количеству потребленной пищи и коэффициент  $K_2$  как отношение прироста к количеству пищи, усвоенной в пищеварительном тракте\*\*, но поскольку эти коэффициенты приблизительно пропорциональны, Палохеймо и Дики, ссылаясь на них, использова-

\* Гласс вычислял коэффициенты двумя способами: по обычной логарифмической формуле и с помощью нелинейной итеративной процедуры, которая состоит в последовательных приближениях с помощью ЭВМ. Он подчеркнул, что итеративный метод дает правильные результаты, если показатель ошибки в функции  $T = cw^b$  будет аддитивен, а логарифмический метод корректен в том случае, когда ошибка мультипликативна. Однако здесь, как и в большинстве биологических ситуаций, ошибки в действительности носят мультипликативный характер, по крайней мере, в первом приближении. Это подтверждается хотя бы тем, что абсолютная величина изменчивости среди крупных рыб возрастает. Следовательно, было бы неправильным использовать громоздкую итеративную процедуру. В примерах, которые приводит Гласс, оценки, полученные с помощью итерации, были иногда больше, иногда меньше оценок, найденных логарифмическим методом. В среднем для всех видов и температур первые составили 0,880, а вторые — 0,938, для экспериментов, проводившихся при температуре  $20^\circ\text{C}$ , соответствующие значения составляли 0,788 и 0,833.

\*\* В. С. Ивлев также предложил коэффициент  $K_3$ , но этот коэффициент, как показал Г. Г. Винберг (1956), представляет собой искусственную величину, основанную на ошибочной интерпретации экспериментальных данных (Ricker, 1966, с. 1750, замечание 10).

ли коэффициент  $K$ . График зависимости  $K$  от  $r$  имеет восходящую левую ветвь, начинающуюся с положительных значений по оси  $r$ , максимум и нисходящую правую ветвь (см. рис. 22). Палохеймо и Дики обнаружили, что в большинстве описанных в литературе экспериментов правую ветвь можно было описать с помощью прямой линии в поллогарифмическом выражении

$$\log K = a - br. \quad (67)$$

Они назвали ее  $K$ -линией, и она легла в основу их последующих теоретических разработок.

Два свойства  $K$ -линии заслуживают обсуждения. Один из выводов Палохеймо и Дики заключается в том, что для любого заданного абсолютного рациона величина  $K$  не зависит от массы данной рыбы. Однако данных, подтверждающих это обобщение, явно недостаточно. Эти данные получены главным образом в одном из экспериментов Кинне с небольшими тепловодными рыбами семейства карпозубых. В любом случае должны быть определены границы применимости предположения Палохеймо и Дики, так как рацион, который бы просто поддерживал вес ( $K=0$ ) килограммовой рыбы, позволил бы обеспечить быстрый рост ( $K>0,2$ ) рыбы весом 10 г. Палохеймо и Дики также утверждают, что «по весу тела можно дать более надежный прогноз эффективности роста», что, похоже, противоречит их собственному обобщению.

Керр (Kerr, 1971a) подчеркнул, что физиологические аспекты экологии питания рыб, вынужденных добывать корм путем активного поиска, вероятно, отличаются от таковых у аквариумных рыб. С точки зрения экологии то, чем определяется  $K$  (величиной рациона, размером рыбы или тем и другим одновременно), не очень принципиально, поскольку оба фактора тесно связаны между собой: крупные рыбы, как правило, потребляют корма больше, чем мелкие. Необходимо учитывать и то, что, когда рыба достигает половой зрелости, значительная часть усвоенной пищи идет на формирование яичников и семенников, поэтому икру и молоки необходимо включать в расчет при вычислении  $K$ . Если рост оценивают по данным ежегодного взвешивания или по годовым кольцам на чешуе, такая оценка обычно не учитывает половых продуктов и вычисленный таким образом  $K$  может резко уменьшаться при наступлении половой зрелости.

Удивительной особенностью уравнения (67) является то, что в некоторых случаях  $K$ -линия остается линейной вплоть до очень небольших рационов. В действительности ни в одном из экспериментов, упоминаемых Палохеймо и Дики, не получено сведений о том, как выглядит левая восходящая ветвь  $K$ -линии. Вместе с тем очевидно, что эта линия должна начинаться в точке, соответствующей поддерживающему рациону, когда потребленная пища не используется на рост и  $K=0$ . В некоторых экспериментах минимальные используемые рационы были, по-видимому, значительно выше поддерживающего, но это не соответствует случаям, представленным на рис. 6, 7 и 9, а также на рис. 10 из работы Палохеймо и Дики (1966а).  $K$ -линии, которые можно получить на основании рис. 1 из работы Эллиотта (1975b), аналогичны только

что рассмотренным, хотя две из них содержат эмпирические точки, принадлежащие восходящей ветви. Все эти эксперименты основывались на весе, а не на калорийности рыб, поэтому этому явлению можно дать следующее правдоподобное объяснение: условия питания, в которых данная рыба находилась до эксперимента, могли сказаться и в экспериментальный период. В течение некоторого времени, предшествующего эксперименту, рыбы обычно кормят до насыщения или почти до насыщения, поэтому в теле рыбы повышается содержание жира и белка и соответственно снижается содержание воды, что является характерным для такого режима питания. При уменьшении рациона процентное содержание воды существенно увеличивается (Brett et al, 1969; Elliott, 1975). Представляется вероятным, что такие процессы роста, как деление клеток, которые способствуют увеличению размеров тела, обладают некоторой инерционностью и не могут мгновенно прекратиться, когда рыбу неожиданно переводят на низкий рацион. Следовательно, вес и длина рыбы могут еще некоторое время продолжать увеличиваться за счет увеличения в ее тканях содержания воды. В эксперименте Лебрасье с молодой кеты (*Oncorhynchus keta*), результаты которого графически представил Керр (Kerr, 1971a, рис. 3), возможно, действовал другой фактор: самые мелкие рыбы, вероятно, все еще содержали определенное количество неутрализованного желтка, что также могло способствовать получению неоправданно высоких значений  $K$ . По-видимому, ни один из экспериментов, на основе которых были построены  $K$ -линии, не проводился с рыбами, предварительно выдержанными на поддерживающем рационе. Было бы полезно провести такой эксперимент и выяснить, будут ли значения  $K$ , рассчитанные по весу, возрастать по мере увеличения рациона. Если это произойдет, то длинные прямые  $K$ -линии следует рассматривать не как правило, а скорее как исключение из него, и, поскольку они лежат в основе теоретических построений Палохеймо и Дики, для естественных условий их теория будет иметь ограниченное применение.

Отметим также, что  $K$ -линии, показанные на рис. 21, не относятся к виду, который Палохеймо и Дики считали типичным. Скорее, они постепенно достигают своего максимума и фактически при 20°C и при наибольшем рационе, который может потребить рыба, этот максимум не был достигнут. Причина отсутствия сколько-нибудь значительных прямолинейных участков на этих кривых должна состоять в некоторых особенностях условий эксперимента Бретта и др. (1969). Нерку в их эксперименте заставляли безостановочно плавать со средней скоростью, что имитировало ее активную жизнь в естественных условиях.

Детальное рассмотрение аналитической работы Палохеймо и Дики выходит за рамки настоящей главы. Однако, несмотря на изобретательность и упорство, которые они продемонстрировали при развитии различных аспектов своей работы, по прочтении двух их статей возникает чувство незавершенности. После смелого начала, вытекающего из анализа экспериментальных данных, можно было надеяться, что они смогут пролить дополнительный свет на процессы роста и, возможно, выведут новое уравнение, включающее параметры, удобные для практического использования.

## Д. АНАЛИЗ КЕРРА

Керр (Kerr, 1971a, b, c) развил выводы Палохеймо и Дики, приняв во внимание различные компоненты обмена, а также размер, плотность и распределение пищевых организмов. В этом анализе Керр проявил большое искусство, а различные аспекты его исследований можно в будущем подвергнуть дополнительной экспериментальной проверке. Как и в схеме Палохеймо — Дики, здесь нельзя указать направлений дальнейшего развития. На рис. 2 и 3 статьи Керра (1971c) теоретическая кривая роста гольца (*Salvelinus namaycush*) из озера Опеонго сравнивается с кривой, построенной по наблюдаемым данным, полученным как до перехода на питание более крупными кормовыми организмами (*Coregonus artedii*), так и после такого перехода. Однако хорошее приближение теоретической кривой к наблюдаемой достигается путем произвольного задания определенных плотностей популяции жертвы (различных для каждой из четырех размерных категорий гольца). Эти значения плотностей должны привести к двум наблюдаемым кривым роста, а единого математического выражения, описывающего обе кривые, не существует.

## Е. АНАЛИЗ УРСИНА

Еще одну попытку проанализировать процессы роста рыб предпринял Урсин (Ursin, 1967). За отправную точку он принял обобщенное уравнение роста Пюттера

$$\frac{dw}{dt} = Hw^m - kw^n, \quad (68)$$

где  $w$  — масса в момент времени  $t$ ;  $H$ ,  $m$ ,  $k$  и  $n$  — коэффициенты.

В то время как Пюттер (1920), Бергаланфи (1934), Бивертон и Холт (1957) и другие ученые предполагали, что в уравнении (68)  $m = 2/3$ , а  $n = 1$ , Урсин оценивает эти параметры по опубликованным экспериментальным данным, используя различные методы и несколько довольно неопределенных допущений. В результате значения  $n$  оказались меньше 1 (в среднем около 0,83), а оценки  $m$  продемонстрировали большую вариабельность при возможном репрезентативном значении, равном 0,6. Однако не было сделано никаких попыток показать, что  $m$  и  $n$  — это константы, которые представляют собой физиологические показатели, отражающие обменные процессы в организме. Это, скорее, искусственные, но небесполезные параметры, которые однажды автоматически возникли в записи уравнения (68) и в отношении которых были предложены различные вспомогательные гипотезы.

Как бы то ни было, анализ Урсина, как и исследования Эллиотта, Керра, Палохеймо и Дики, не выявил простой физиологически обоснованной зависимости, пригодной для практического применения.

## VII. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Начиная с момента оплодотворения икринки рост рыбы можно разделить на ряд этапов, разграниченных эволюционными или экологическими переломными моментами, такими, как выклев, превращение

личинки в малька, миграцию из соленых в пресные воды или наоборот, половое созревание. Внутри каждого этапа рост обычно следует S-образному циклу Сакса, хотя относительная продолжительность двух частей (ветвей) этого цикла может значительно различаться в зависимости от рассматриваемой переменной (длины или веса). Из-за значительной смертности, связанной с размером особей, необходимо различать индивидуальный рост и увеличение средней длины или веса отдельного годового класса. Повышенная смертность характерна либо для более крупных, либо для более мелких особей одного и того же поколения. Смертность от хищничества может быть сильнее выражена среди более мелких представителей поколения, особенно в течение первого года жизни. Когда рыба становится старше и крупнее, одновременное влияние внутренних механизмов и промысла обычно увеличивает смертность среди быстрорастущих особей (феномен Ли), что приводит к заниженным (иногда очень значительно) оценкам темпа роста, полученным путем сравнения размеров рыб в последовательных возрастах. Однако для многих видов рыб истинный темп роста отдельных особей можно рассчитать на годовой основе по отметкам на чешуе или костях и затем использовать его, например, для вычисления продуктивности вида в условиях его обитания.

Количественным показателем роста, который наиболее удобен для совместного использования с другими параметрами оценки численности популяций или состояния окружающей среды, является мгновенный или удельный темп роста; если рост меняется быстро, его необходимо измерять в короткие промежутки времени. В случае более продолжительных интервалов, особенно на протяжении эмбрионального и личиночного периодов жизни рыб, рост можно удовлетворительно описать с помощью двойной логарифмической зависимости, но ее трудно сопоставлять с другими параметрами. Имеется также множество описательных асимптотических кривых, включая логистическую, Гомперца, первую и вторую кривые Пюттера, Джонсона и Ричардса. Их используют главным образом при моделировании роста в годичных интервалах, но две из них применялись для описания сезонных циклов роста. Несмотря на то что было сделано уже несколько попыток теоретически обосновать эти кривые, ни для одной из них не было найдено достаточно убедительного физиологического обоснования, которое позволило бы рассматривать ее как кривую роста для рыб вообще, и часто две и более таких кривых удовлетворительно описывают один и тот же ряд фактических данных. При использовании этих кривых для оценки средних размеров рыб из последовательных возрастных групп популяции, а не роста отдельной особи необходимо учитывать, что они описывают только размеры, достигнутые в  $y$  ж и в ш и м и особями в каждом годовом классе. Следовательно, их нельзя использовать для описания истинного среднего темпа роста рыб в популяции в очень распространенной ситуации, когда быстрорастущие особи погибают раньше медленноросших рыб того же поколения.

Для рыб определенного размера, стабильно потребляющих количество пищи, большее, чем требуется только для поддержания обмена, мгновенный темп роста сначала увеличивается с повышением темпера-

туры, достигает максимума, а затем снижается до нуля. Продолжительное увеличение температуры при том же рационе приводит к потере веса и в конечном итоге к гибели. Эту сложную зависимость можно упростить путем использования обратной ей зависимости — продолжительности времени, требуемого для достижения заданного размера. В такой форме эта зависимость в некоторых случаях достаточно хорошо описывается параболой или цепной линией. Даже обыкновенная гипербола может описать значительную часть диапазона наблюдаемых значений, что обосновывает правило градусо-дней, используемое для прогнозирования времени выклева личинок рыб.

Гораздо более сложные кривые использовались для описания зависимости между ростом и количеством потребленной пищи, но они не нашли широкого применения. В настоящее время наиболее удобной формой представления данных по росту в зависимости от температуры или величины рациона является эмпирическая таблица сглаженных значений или соответствующий график.

#### Список использованной литературы

- Ahlstrom, E. H. (1943). Studies on the Pacific pilchard or sardine (*Sardinops caerulea*). 4. Influence of temperature on the rate of development of pilchard eggs in nature. *U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep.—Fish.* No. 23, 1—26.
- Alexander, G. R., and Shetter, D. S. (1961). Seasonal mortality and growth of hatcheryreared brook and rainbow trout in East Fish Lake, Montmorency County, Michigan, 1958—59. *Pap. Mich. Acad. Sci., Arts Lett.* 46, 317—328.
- Allen, K. R. (1950). The computation of production in fish populations. *N.Z. Sci. Rev.* 8, 89.
- Allen, K. R. (1951). The Horokiwi stream: A study of a trout population. *N.Z. Fish. Res. Div. Fish. Res. Bull.* No. 10.
- Allen, K. R. (1967). Computer programs available at St. Andrews Biological Station. *Fish. Res. Board Can. Tech. Rep.* No. 20.
- Belehrádek, J. (1930). Temperature coefficients in biology. *Biol. Rev. Biol. Proc. Cambridge Philos. Soc.* 5, 30—58.
- Beverton, R. J. H. (1954). Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations. *U.S. Fish. Lab., Beaufort, N.C. Misc. Contrib.* No. 2.
- Beverton, R. J. H., and Holt, S. J. (1957). On the dynamics of exploited fish populations. *U.K. Min. Agric. Fish., Fish. Invest.* 19, 1—533.
- Beverton, R. J. H., and Holt, S. J. (1959). A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature, and their relation to growth and other physiological characteristics. In "The Lifespan of Animals." *Ciba Found. Colloq. Ageing* 5, 142—177.
- Boetius, I. (1962). Temperature and growth in a population of *Mytilus edulis* (L.) from the northern harbour of Copenhagen (the Sound). *Meddelelsen Danmarks Fiskeriog Havunders.* 3, 339—346.
- Brett, J. R. (1974). Tank experiments on the culture of pan-size sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and pink salmon (*O. gorbuscha*) using environmental control. *Aquaculture* 4, 341—352.
- Brett, J. R., and Glass, N. R. (1973). Metabolic rates and critical swimming speed of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to size and temperature. *J. Fish. Res. Board Can.* 30, 379—387.
- Brett, J. R., Shelbourn, J. E., and Shoop, C. T. (1969). Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size. *J. Fish. Res. Board Can.* 26, 2363—2394.
- Brody, S. (1927). Growth rates. *Mo. Agric. Exp. Stn., Bull.* No. 97.
- Brody, S. (1945). "Bioenergetics and Growth." Reinhold, New York.
- Cassie, R. M. (1954). Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 5, 513—522.
- Causton, D. R. (1969). A computer program for fitting the Richards function. *Biometrics* 25, 401—409.

- Chapman, D. G. (1961). Statistical problems in dynamics of exploited fish populations. *Proc. Berkeley Symp. Math. Stat. Probab.*, 4th pp. 153—168.
- Chugunova, N. I. (1959). "Handbook for the Study of Age and Growth of Fishes." Akad. Nauk Press, Moscow. (English transl., "Age and Growth Studies in Fish." Off. Tech. Serv., Washington, D.C., 1963.)
- Conway, G. R., Glass, N. R., and Wilcox, J. C. (1970). Fitting nonlinear models to biological data by Marquardt's algorithm. *Ecology* **51**, 503—507.
- Elliott, J. M. (1975a). The growth rate of brown trout, *Salmo trutta* L., fed on maximum rations. *J. Anim. Ecol.* **44**, 805—821.
- Elliott, J. M. (1975b). The growth rate of brown trout, *Salmo trutta* L., fed on reduced rations. *J. Anim. Ecol.* **44**, 823—842.
- Fabens, A. J. (1965). Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth* **29**, 265—289.
- Fletcher, R. I. (1973). A synthesis of deterministic growth laws. Univ. Rhode Island Sch. Oceanogr., Kingston, Rhode Island.
- Fletcher, R. I. (1975). A general solution for the complete Richards function. *Math. Biosci.* **27**, 349—360.
- Ford, E. (1933). An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924 to 1933. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **19**, 305—384.
- Gerking, S. D. (1957). Evidence of ageing in natural populations of fishes. *Gerontologia* **1**, 287—305.
- Gerking, S. D. (1966). Annual growth cycle, growth potential, and growth compensation in the bluegill sunfish in northern Indiana lakes. *J. Fish. Res. Board Can.* **23**, 1923—1956.
- Glass, N. R. (1969). Discussion of calculation of power function with special reference to respiratory metabolism in fish. *J. Fish. Res. Board Can.* **26**, 2643—2650.
- Gompertz, B. (1825). On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philos. Trans. R. Soc. London* **115**, 515—585.
- Graham, M. (1929). Studies of age determination in fish. Part II. A survey of the literature. *U.K. Min. Agric. Fish., Fish. Invest.* **11**(2).
- Graham, M. (1935). Modern theory of exploiting a fishery, and application to North Sea trawling. *J. Cons., Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **13**, 76—90.
- Gray, J. (1928). The growth of fish. II. The growth rate of the embryos of *Salmo fario*. *Br. J. Exp. Biol.* **6**, 110—124.
- Hayes, F. R. (1949). The growth, general chemistry, and temperature relations of salmonid eggs. *Q. Rev. Biol.* **24**, 281—308.
- Hayes, F. R., and Armstrong, F. H. (1943). Growth of the salmon embryo. *Can. J. Res., Sect. D* **21**, 19—33.
- Hogman, W. J. (1968). Annulus formation on the scales of four species of coregonids reared under artificial conditions. *J. Fish. Res. Board Can.* **25**, 2111—2122.
- Imbrie, J. (1956). Biometrical methods in the study of invertebrate fossils. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **108**, 211—252.
- Ivlev, V. S. (1945). The biological productivity of waters. *Usp. Sovrem. Biol.* **19**, 98—120. [English transl., *J. Fish. Res. Board Can.* **23**, 1727—1759 (1966).]
- Ivlev, V. S. (1955). "Experimental Ecology of the Feeding of Fishes." Pishchepromizdat, Moscow. [English transl., Yale University Press, New Haven (1961).]
- Janisch, E. (1927). Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. *Abh. Theorie Org. Entwicklung* **2**, 1—371.
- Johnson, N. O. (1935). A trend line for growth series. *J. Am. Stat. Assoc.* **30**, 717.
- Jolicoeur, P. (1975). Linear regressions in fishery research: Some comments. *J. Fish. Res. Board Can.* **32**, 1491—1494.
- Jones, R. (1958). Lee's phenomenon of "apparent change in growth rate," with particular reference to cod and plaice. *Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Spec. Publ.* **1**, 229—242.
- Kermack, K. A., and Haldane, J. B. S. (1950). Organic correlation and allometry. *Biometrika* **37**, 30—41.
- Kerr, S. R. (1971a). Analysis of laboratory experiments on growth efficiency of fishes. *J. Fish. Res. Board Can.* **28**, 801—808.
- Kerr, S. R. (1971b). Prediction of fish growth efficiency in nature. *J. Fish. Res. Board Can.* **28**, 809—814.
- Kerr, S. R. (1971c). A simulation model of lake trout growth. *J. Fish. Res. Board Can.* **28**, 815—819.

- Knight, W. (1968). Asymptotic growth: an example of nonsense disguised as mathematics. *J. Fish. Res. Board Can.* **25**, 1303—1307.
- Krüger, F. (1962). Über die mathematische Darstellung des tierischen Wachstums. *Naturwissenschaften* **49**, 454.
- Krüger, F. (1964). Neuere mathematische Formulierungen der biologischen Temperaturfunktion und des Wachstums. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **9**, 108—124.
- Krüger, F. (1965). Zur Mathematik des tierischen Wachstums. I. Grundlagen einer neuen Wachstumsfunktion. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **12**, 78—136.
- Krüger, F. (1969). Das asymptotische Wachstum der Fische—ein Nonsens? *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **19**, 205—215.
- Krüger, F. (1973). Zur Mathematik des tierischen Wachstums. II. Vergleich einiger Wachstumsfunktionen. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **25**, 509—550.
- Laird, A. K. (1967). Evolution of the human growth curve. *Growth* **31**, 345—355.
- Laird, A. K., Tyler, S. A., and Barton, A. D. (1965). Dynamics of normal growth. *Growth* **29**, 233—248.
- Lasker, R. (1964). An experimental study of the effect of temperature on the incubation time, development and growth of Pacific sardine embryos and larvae. *Copeia* pp. 399—405.
- Lee, R. M. (1912). An investigation into the methods of growth determination in fishes. *Publ. Circumstance, Cons. Perm. Explor. Mer.* **63**.
- Lockwood, S. J. (1974). The use of the von Bertalanffy growth equation to describe the seasonal growth of fish. *J. Cons., Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **35**, 175—179.
- Lumer, H. (1937). The consequences of sigmoid growth for relative growth functions. *Growth* **1**, 140—154.
- MacDowell, E. C., Allen, E., and MacDowell, G. G. (1927). The prenatal growth of the mouse. *J. Gen. Physiol.* **11**, 57—70.
- Martin, W. R. (1949). The mechanics of environmental control of body form in fishes. *Univ. Toronto Stud., Biol. Ser.* No. 58. (Also called *Publ. Ont. Fish. Res. Lab.* No. 70.)
- Minot, C. S. (1891). Senescence and rejuvenation. First paper. On the weight of guinea pigs. *J. Physiol. (London)* **5**, 457—464.
- Miura, T., Suzuki, N., Nagoshi, M., and Yamamura, K. (1976). The rate of production and food consumption of the biwamasu, *Oncorhynchus rhodurus* population in Lake Biwa. *Res. Popul. Ecol. (Tokyo)* **17**, 135—154.
- Nelder, J. A. (1961). The fitting of a generalization of the logistic curve. *Biometrics* **17**, 89—110.
- Paloheimo, J., and Dickie, L. M. (1965). Food and growth of fishes. I. A growth curve derived from experimental data. *J. Fish. Res. Board Can.* **22**, 521—542.
- Paloheimo, J., and Dickie, L. M. (1966a). Food and growth of fishes. II. Effects of food and temperature on the relation between metabolism and body size. *J. Fish. Res. Board Can.* **23**, 869—908.
- Paloheimo, J., and Dickie, L. M. (1966b). Food and growth of fishes. III. Relations among food, body size and growth efficiency. *J. Fish. Res. Board Can.* **23**, 1209—1248.
- Parker, R. R., and Larkin, P. A. (1959). A concept of growth in fishes. *J. Fish. Res. Board Can.* **16**, 721—745.
- Partlo, J. M. (1955). Distribution, age and growth of eastern Pacific albacore (*Thunnus alalunga* Gmelin). *J. Fish. Res. Board Can.* **12**, 35—60.
- Pella, J. J., and Tomlinson, P. K. (1969). A generalized stock production model. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull.* **13**, 420—496.
- Pelluet, D. (1944). Criteria for the recognition of developmental stages in the salmon (*Salmo salar*). *J. Morphol.* **74**, 395—407.
- Petersen, C. G. J. (1892). Fiskensbiologiske forhold i Holboek Fjord, 1890—91. *Beret. Dan. Biol. Stn.* 1890—1891 **1**, 121—183.
- Pitcher, T. J., and MacDonald, P. D. M. (1973). Two models for seasonal growth in fishes. *J. Appl. Ecol.* **10**, 599—606.
- Pütter, A. (1920). Wachstumsähnlichkeiten. *Pfluegers Arch. Gesamte Physiol. Menschen Tiere* **180**, 298—340.
- Rafail, S. Z. (1973). A simple and precise method for fitting a von Bertalanffy growth curve. *Mar. Biol.* **19**, 354—358.
- Richards, F. J. (1959). A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.* **10**, 290—300.
- Ricker, W. E. (1945). A method of estimating minimum size limits for obtaining maximum yield. *Copeia* No. 2, pp. 84—94.

- Ricker, W. E. (1946). Production and utilization of fish populations. *Ecol. Monogr.* **16**, 373—391.
- Ricker, W. E. (1958). Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Bull., Fish. Res. Board Can.* No. 119.
- Ricker, W. E. (1966). Annotations to Ivlev's paper "The biological productivity of waters." *J. Fish. Res. Board Can.* **23**, 1727—1759.
- Ricker, W. E. (1969). Effect of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production and yield. *J. Fish. Res. Board Can.* **26**, 479—541.
- Ricker, W. E. (1973). Linear regressions in fishery research. *J. Fish. Res. Board Can.* **30**, 409—434.
- Ricker, W. E. (1975a). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull., Fish. Res. Board Can.* No. 191.
- Ricker, W. E. (1975b). A note concerning Professor Jolicoeur's comments. *J. Fish. Res. Board Can.* **32**, 1494—1498.
- Ricker, W. E., and Foerster, R. E. (1948). Computation of fish production. *Bull. Bingham Oceanogr. Collect.* **11**, 173—211.
- Ricklefs, R. E. (1967). A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* **48**, 978—983.
- Sachs, J. (1874). Über den Einfluss der Lufttemperatur und des Tageslichtes auf die stündlichen und täglichen Änderung des Längenwachstums der Internoden. *Arb. bot. Inst. Würzburg.* **1**, 99—192.
- Schaefer, M. B. (1954). Some aspects of the dynamics of populations important to the managements of the commercial marine fishes. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull.* **1**(2), 27—56.
- Schmalhausen, I. (1926). Studien über Wachstum und Differenzierung. III. Die embryonale Wachstumskurve des Hünchens. *Wilhelm Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org.* **109**, 322—387.
- Schumacher, F. X. (1939). A new growth curve and its application to time-yield studies. *J. For.* **37**, 819—820.
- Silliman, R. P. (1967). Analog computer models of fish populations. *U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* **66**, 31—46.
- Stauffer, G. D. (1973). A growth model for salmonids reared in hatchery environments. Ph.D. Thesis, Univ. of Washington, Seattle.
- Sund, O. (1911). Undersökelse over brislingen i norske farvand vaesentling paa grundlag av "Michael Sar's" togt 1908. *Aarsberet. Nor. Fisk.* (1910) **3**, 357—410.
- Szarski, H., Delewk, E., Olechnowiczawa, S., Predygier, Z., and Slankowa, L. (1956). Układ trawienny leszcza (*Abramis brama* L.). [The digestive system of the bream.] *Stud. Soc. Sci. Torun., Sect. E (Zool.)* **3**, 113—146.
- Taylor, C. C. (1958). Cod growth and temperature. *J. Cons., Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **23**, 366—370.
- Taylor, C. C. (1959). Temperature and growth—the Pacific razor clam. *J. Cons., Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **25**, 93—101.
- Taylor, C. C. (1962). Growth equations with metabolic parameters. *J. Cons., Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **27**, 270—286.
- Teissier, G. (1948). La relation d'allométrie: sa signification statistique et biologique. *Biometrics* **4**, 14—18.
- Tesch, F. W. (1971). Age and growth. In "Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters" (W. E. Ricker, ed.), pp. 98—130. Int. Biol. Program, Handbook No. 3, 2nd ed. Blackwell Scientific, Oxford and Edinburgh.
- Ursin, E. (1963). On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth equation. *Medd. fra Danmarks Fiskeri- og Havundersogelser* **4**, 1—16.
- Ursin, E. (1967). A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration and mortality. *J. Fish. Res. Board Can.* **24**, 2355—2453.
- Van Oosten, J. (1929). Life history of the lake herring (*Leucichthys artedi* LeSueur) of Lake Huron, as revealed by its scales with a critique of the scale method. *U.S. Bur. Fish. Bull.* **44**, 265—448.
- Vasnetsov, V. V. (1953). Developmental stages of bony fishes. In "Ocherki po Obschim Voprosam Ikhtologii," pp. 207—217. Akademiya Nauk Press, Moscow (in Russian).
- Verhulst, P. F. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corres. Math. Phys.* **10**, 113—121.
- von Bertalanffy, L. (1934). Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums. *Wilhelm Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org.* **131**, 613.

- von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.* **10**, 181—213.
- von Bertalanffy, L. (1957). Quantitative laws in metabolism and growth. *Q. Rev. Biol.* **32**, 217—231.
- Walford, L. A. (1946). A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull.* **90**, 141—147.
- Weymouth, F. W., and Thompson, S. H. (1930). The age and growth of the Pacific cockle (*Cardium corbis* Martyn). *Bull. U.S. Bur. Fish.* **46**, 633—641.
- Winberg, G. G. (1956). "Rate of Metabolism and Food Requirements of Fishes. Nauchnye Trudy Belorusskogo Gos. Univ. Minsk, 253 pp. (English version, *Fish. Res. Board Can. Transl.* No. 194, 1960.)
- Zar, J. H. (1968). Calculation and miscalculation of the allometric equation as a model in biological data. *Bioscience* **18**, 1118—1120.
- Zweifel, J. R., and Lasker, R. (1976). Prehatch and posthatch growth of fishes—A general model. *U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* **74**, 609—621.

## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

### А

- Абсорбция 138—140, 164  
белка 138  
воды 139, см. также Осморегуляция  
липидов 38—39, 138—139  
солей 139, см. также Ионная регуляция  
углеводов 139  
Аденозинтрифосфат 34, 179  
Адреналин 169—170  
Адренэргическая иннервация кишечника  
169—172  
 $\alpha$ -Адреноцептор 173, 178  
 $\beta$ -Адреноцептор 173, 178  
Азот  
выделение 18, 22—24, 56, 209—210,  
242—248  
накопление 10, 17, 252—253  
Аминокислоты  
включение 20—21, 25—26  
дефицит 10, 34  
и потребление пищи 82  
как источник энергии 30  
— кормовые добавки 14—16  
катаболизм 10, 22—26  
незаменимые 9—10, 12, 13—15, 25—  
26, 59  
потребности в них 9—10  
серосодержащие 9—10, 15  
Амины, отложение 125  
Аммиак 209  
Аппетит 162  
Аскорбат 54—55, 60  
Ацетилхолин 171—172  
Аэробный обмен 204—205

### Б

- Белок  
абсорбция 138  
включение в состав тканей 11—12, 211  
как источник энергии 19—21, 60  
накопление 19—20  
обмен 207  
переваривание 137  
питательная ценность 11—16, 60  
пищевые источники 13—16  
синтез 20—22  
уровень в плазме крови 21  
эффективность 11—17, 60  
Блуждающий нерв 167, 170, 180—181,  
185—186

Бокаловидные клетки 115, 116, 118, 121,  
122

### В

- Валовая эффективность конвертирования  
251—252  
Вес тела  
и его соотношения с длиной 349—351  
измерение 348  
и плодовитость 348  
оценка 349—351  
сезонные изменения 348

### Г

- Гидрокортизон 31—32  
5-Гидрокситриптамин 173  
Гипотеза Броккерхоффа 36  
Гистамин 127, 128, 135  
Гликоген 29—30, 211  
Глюкагон 126  
Глюкоза 27—34, 126  
Глюконеогенез 22, 31—34  
Голодание 29—30, 32, 33, 161  
Гормоны 125—126, 134—136, 186

### Д

- Двуокись углерода, выделение 56  
Длина тела  
измерение 347—348  
оценка 349—351  
распределение 359—361  
увеличение 353  
Добыча (жертва) 79—82, 95—96

### Ж

- Жабренные тычинки и питание 91—95, 115  
Железо 139  
Желудок 117—120, 128—129, 134—135  
Желчный пузырь 124  
Желчь 133, 136  
Жертва, см. Добыча

### З

- Зрение 75—76  
Зубы, см. Озубление

### И

- Индекс элективности Ивлева 98—99, 102,  
105  
Иннервация кишечника 166—169  
Инсулин 20, 31, 125—126  
Ионная регуляция 55—57, 139, 255, 298—  
305

## К

- Калорийность 209—210, 212
- Калориметрия 206—208
- Кальций 57—59, 60, 139
- Катехоламины 186
- Кишечник 120—123
  - иннервация 166—169
  - микроорганизмы 136—137
  - растяжение 164—167
  - ферменты 133—134
- Клетки Купфера 123
- Клетки, секретирующие кислоты 117
- Корм 13—16, 41, 265
- Коэффициент вариации 322
- Кроветворение 127
- Кровообращение 127

## Л

- Лимфа 127—128
- Липиды
  - абсорбция 38—39, 138—139
  - биосинтез 43—44
  - высоконенасыщенные жирные кислоты 42—45
  - и моторика желудка 161
  - как источник энергии 34—35
  - кормовые добавки 45—46
  - мобилизация 39, 45—46
  - мышц 39,
  - незаменимые жирные кислоты 46—52
  - переваривание 36—37, 38—41, 137—138
  - триацилглицерин 35—41

## Липогенез 22

## Липопротеиды 38

## М

- Магний 58, 60
- Механорецепция 77
- Микроорганизмы 136—137, 138
- Мицеллы 138
- Мускариновый рецептор 171
- Мышечный желудок 119

## Н

- Недостаток
  - аминокислот 10, 34
  - витаминов 52—55
  - минеральных солей 57—58
- Нейроны экстрамуральные 167—168, 181
- Никотиновые рецепторы 171

## О

- Обмен
  - активный 213—214, 217—221
  - основной 212
  - пищевой 221—227
  - рутинный 213
  - стандартный 213—217
- Обоняние, см. Хеморецепция
- Озубление 73, 88—91, 113—115
- Опорожнение желудка 140—161
- Осморегуляция 56—57, 123, 139
- Оценка возраста 353—356

## П

- Пантотенат 52
  - Пентозофосфатный цикл 27
  - Пепсин 128—129
  - Пепсиноген 119, 129, 135
  - Переваривание 38, 39—42, 137—138
  - Перистальтика 180—184, 186
  - Печень 123—124
  - Питание, механизмы 113—115
  - Пища
    - добывание 75—77
    - естественные источники 71—72
    - казеин 12—13, 15—16
    - плавники и чешуя 74, 89
    - предпочтения 97—99, 100—103
    - рыбная мука 13—14, 16
    - соевая мука 14—15, 16
    - эври- и стенофаги 73—75
  - Пищевое отношение 98, 105
  - Плотоядные рыбы 258—264
  - Поведение, агрессия 321—327
  - Поджелудочная железа 124—125, 129—133, 136
  - Пределы активности 291—292
  - Пределы роста 291, 321
  - Предпочтения
    - пищевые 314—315
    - цветовые 81—82
  - Препараты Тренделенберга 178
  - Принудительное кормление 161
  - Прямая кишка 122—123
- ## Р
- Размер
    - ротового отверстия 86—88
    - тела 317—318
  - Растительноядные рыбы 114, 264—265
  - Рацион 280—283, 288—292, 312—317, 390—396
  - α-Рецептор 169, 173
  - β-Рецептор 169, 173, 178
  - Рост
    - анализ Урсуна 396
    - и величина рациона 280—283, 390—391
    - корм 13—16, 248—251
    - температура 283—289, 383—390
    - факторы внешней среды 253—255, 275—278
    - фотопериод 293—297
  - коэффициенты
    - Пюггера 372
    - Форда 373
    - Яниша температурный 385
  - кривая
    - Гомперца 368—370
    - Джонсона 375—376
  - на ранних стадиях 363—365
  - оптимальный 54, 288
  - сезонный 358—359, 381
  - температура
    - абсолютный 351

конечный 353  
максимальный 285—288  
мгновенный 352  
относительный 351  
функция Ричардса 376—377  
этапы 357—358

## С

Секретин 125, 126  
Секреция ферментов 134—136  
Слизь 115  
Соленость 331—332, 333—334  
Соляная кислота 118, 128, 136  
Соматостатин 126  
Стеркулиевая кислота 44

## Т

Температура  
и липиды мембраны 34—45  
— обмен 24, 336—338  
— темп роста 383—390  
синтеза белка 21  
Теплопотери 227—230  
Трофические группы 71—72

## У

Углеводы  
абсорбция 139  
глюконеогенез 31—34  
как источник энергии 26  
обмен 207  
отложение 211  
переваривание 138  
утилизация 26—32  
Уравнение Пюттера 370—372, 373—375  
Усики 113—114  
Усвояемость 208—210, 236—241

## Ф

Факторы внешней среды  
и рост 275—339  
категории 277—278  
Фекалии 234—242  
Фенилэфрин 169  
Феномен Розы Ли 356  
Ферменты  
аланинаминотрансфераза 23, 53  
амилаза 129, 131—132  
АМФ-деаминаза 24  
аспаратаминотрансфераза 23

гастрин 125, 126  
гексокиназа 28—29  
гиалуронидаза 129  
гистидиндеаминаза 22—23  
глутаматдегидрогеназа 23—24  
глутаминаза 24  
глюкозодегидрогеназа 27—28  
глюконеогенические 32, 33  
десатуразы жирных кислот 43—44  
карбоксипептидаза 130—131  
липаза 35—39, 132  
пируваткарбоксилаза 33  
регулирование секреции 134—136  
трипсин 130  
урокиназа 22—23  
фосфодиэстераза 133  
фосфорилаза 29  
фруктозо-1,6-дифосфатаза 31—33  
химотрипсин 130—131  
целлюлаза 27, 129, 137  
эластаза 130—131  
эстераза карбоновых кислот 36—37

Фосфор 57—61

Фотопериод 293—297

## Х

Хеморецепция 77—78  
Хиломикроны 38  
Хитиназа 127, 129, 132, 138  
Холестерин 45  
Холестерокинин 125, 126  
Холинэргическая иннервация кишечника  
170—172

## Ч

Челюсть, строение 113—114, 117

## Э

Эзерин 177  
Электродетекция 76  
Энергия  
белки как источник 17—20, 30, 208, 209  
бюджеты 257—265  
затраты 212, 230—233  
липиды как источник 34—35, 45—46, 209  
поток 204  
углеводы как источник 26, 208—209  
Эффективность ассимиляции 140

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие к русскому изданию . . . . .	5
Предисловие . . . . .	7
<b>Глава 1. Питание</b> . . . . .	<b>8</b>
<i>К. Коуи и Дж. Сарджент</i>	
I. Введение . . . . .	8
II. Белки . . . . .	9
III. Углеводы . . . . .	26
IV. Липиды . . . . .	34
V. Витамины . . . . .	52
VI. Минеральные вещества . . . . .	55
VII. Дополнительные замечания . . . . .	59
Список использованной литературы . . . . .	61
<b>Глава 2. Стратегия питания</b> . . . . .	<b>70</b>
<i>К. Хиатт</i>	
I. Введение . . . . .	70
II. Трофическое разнообразие . . . . .	71
III. Особенности, влияющие на характер потребления пищи . . . . .	75
IV. Оценка некоторых подходов к определению характера питания в естественных условиях . . . . .	96
V. Заключение . . . . .	104
Список использованной литературы . . . . .	106
<b>Глава 3. Пищеварение</b> . . . . .	
<i>Р. Фандж и Д. Гроув</i>	
I. Введение . . . . .	112
II. Механизмы питания . . . . .	113
III. Анатомия и гистология пищеварительного тракта . . . . .	115
IV. Пищеварительные соки и ферменты . . . . .	128
V. Переваривание и абсорбция . . . . .	137
VI. Прохождение пищи по пищеварительному тракту . . . . .	140
VII. Физиологические исследования подвижности желудочно-кишечного тракта рыб . . . . .	164
VIII. Перспективы дальнейших исследований . . . . .	187
Список использованной литературы . . . . .	187
<b>Глава 4. Физиологическая энергетика</b> . . . . .	<b>203</b>
<i>Д. Бретт и Т. Гроув</i>	
I. Введение . . . . .	203
II. Энергия (соотношения и измерения) . . . . .	204
III. Обмен (скорости расходования энергии) . . . . .	212
IV. Экскреция (скорости потерь энергии) . . . . .	234
V. Рост (скорости получения энергии и конвертирования пищи) . . . . .	248
VI. Энергетические бюджеты . . . . .	257
VII. Заключительный комментарий . . . . .	265
VIII. Словарь терминов . . . . .	266
Список использованной литературы . . . . .	268
<b>Глава 5. Факторы среды и рост</b> . . . . .	<b>275</b>
<i>Дж. Р. Бретт</i>	
I. Введение . . . . .	275

II. Основные соотношения и зависимости, изучаемые при анализе роста . . .	278
III. Абиотические факторы . . . . .	283
IV. Биотические факторы . . . . .	312
V. Взаимодействие и оптимизация . . . . .	327
VI. Управляющие механизмы . . . . .	336
VII. Заключительные замечания . . . . .	338
Список использованной литературы . . . . .	339
<b>Глава 6. Количественные показатели и модели роста рыб . . . . .</b>	<b>346</b>
<i>У. Е. Рикер</i>	
I. Измерение длины и веса рыб . . . . .	347
II. Оценка темпов роста в естественных популяциях . . . . .	353
III. Характеристики роста рыб . . . . .	357
IV. Модели роста, связанные с возрастом . . . . .	363
V. Зависимость роста от температуры . . . . .	383
VI. Зависимость роста от рациона . . . . .	390
VII. Заключение . . . . .	396
Список использованной литературы . . . . .	398
Предметный указатель . . . . .	405

## **БИОЭНЕРГЕТИКА И РОСТ РЫБ**

Редактор *Л. Л. Кожина*  
Художник *Е. Н. Волков*  
Художественный редактор *В. В. Зеркаленкова*  
Технический редактор *Н. Н. Зиновьева*  
Корректоры *Н. П. Багма, В. Б. Грачева*

ИБ № 1491

Сдано в набор 05.03.83. Подписано в печать 11.11.83. Формат 60 × 90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная № 2. Гарнитура таймс. Фотонабор. Офсет. Объем 25,5 п. л. Усл. п. л. 25,5. Усл. кр. от. 25,5. Уч. изд. л. 32,67. Тираж 1100 экз. Заказ 988. Цена 5 р. 30 к.

Издательство «Легкая и пищевая промышленность».

113035, Москва, 1-й Кадашевский пер., д. 12

Отпечатано с пленок Ярославского полиграфкомбината в Московской типографии № 6 Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.

109088, Москва, Ж-88, Южнопортовая ул., 24.