

УДК 599.562+597—113,4+579—114

ДИНАМИКА ВЕСА ТЕЛА И ОТДЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ БАЛТИЙСКОЙ ТРЕСКИ ПРИ СОЗРЕВАНИИ ПОЛОВЫХ ОРГАНОВ

М. Н. КРИВОБОК, Г. И. ТОКАРЕВА

При изучении экологии рыб в последние годы все шире используются физиологические методы и принципы. Особенно это касается центральной проблемы экологии рыб — динамики численности. Такие вопросы, как созревание, рост, смертность, выживание, регулирование плодовитости не могут быть окончательно решены без знания особенностей обмена веществ и физиологико-биохимической изменчивости.

Со временем достижения половой зрелости, характером роста и генеративного обмена связана продолжительность жизни как отдельных особей, так и целых поколений. Это в конечном счете определяет продолжительность существования поколений в составе нерестового стада и темп их естественной убыли.

В связи с решением таких проблем возникает необходимость комплексных экологико-физиологических исследований, в процессе которых отдельные экологические вопросы изучались бы на основе детального знания обмена веществ.

Известно, что в течение всего жизненного цикла и в онтогенезе вес тела и отдельных органов рыб периодически изменяется, что связано с миграциями, процессами размножения, роста и т. д. (Суворов, 1948; Лебедев, 1940, 1946, 1967; Никольский, 1963).

Однако до настоящего времени не изучена взаимосвязь изменения веса тела и отдельных органов (таких, как гонады, печень и др.) в основные периоды жизни рыб. Слабо изучена также возрастная и половая специфика этих процессов.

Предлагаемая статья является первой попыткой описать исследования подобного рода.

На примере балтийской трески по весовым индексам изучалось соотношение генеративного, пластического и энергетического обмена у самцов и самок разного возраста в период дозревания гонад и нереста, когда формируется нерестовое стадо балтийской трески и определяется характер ее естественного воспроизводства в текущем году. От степени истощения рыб к концу этого периода в значительной степени зависит естественная смертность.

Материал собирали на промысловых судах Балтрыбфлота, работавших в Клайпедском районе и Готландской впадине. В течение 1970 г. было сделано три рейса: в феврале, когда основная масса самок трески находилась в III, а самцов в IV стадиях зрелости гонад, в мае, в начале нереста, и в июне, когда появилось большое количество отнерестовавших особей. В каждом рейсе обычно анализировали по 500 рыб.

У каждой рыбы определяли абсолютную длину тела L , длину до конца чешуйного покрова l , общий вес P , вес без внутренностей или вес тушки p , вес гонад, печени. Стадии зрелости половых желез и степень наполнения желудка определяли по шестибалльным шкалам.

Возраст определяли по отолитам. Вес гонад и печени выражался как в абсолютных величинах, так и в процентах от веса всей рыбы и веса тушки. Упитанность определяли по Кларку с той разницей, что в формуле вместо l использовали абсолютную длину тела L .

Материал группировали по возрастным группам и размерам (с интервалом в 5 см) отдельно для каждой стадии зрелости, как для самцов, так и для самок.

Чтобы более отчетливо показать влияние созревания половых желез на динамику весовых индексов в пределах каждой возрастной группы, у рыб одинаковой длины в III—IV и последующих стадиях все весовые показатели выражались в процентах от их веса в стадии II.

Основная масса анализируемой трески относилась к третьей—седьмой возрастным группам, ее длина колебалась в пределах 30—60 см. Самки были несколько крупнее самцов. В целом длина особей отдельных возрастных групп без подразделения по полам была близка к той, которая приводится в работах Г. И. Токаревой (1954, 1963), и Н. П. Бирюкова (1970).

Средние длины трески отдельных возрастных групп без подразделения на стадии зрелости, с февраля по июнь свидетельствовали об отсутствии у нее в этот период линейного роста. Критерий достоверности различий между средними, при уровне значимости $P=0,01$, ни в одном случае не достигает своего предельного значения в 2,58, при котором они могут считаться реальными (табл. 1).

Таблица 1

Степень достоверности различий в длине одновозрастных самок и самцов, пойманных в феврале и июне 1970 г.

Возрастные группы	Февраль		Июнь		M_{diff}
	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	
Трехгодовики	60	$34,9 \pm 0,42$	25	$35,3 \pm 0,67$	0,59
	58	$35,2 \pm 0,42$	14	$36,7 \pm 0,84$	1,59
Четырехгодовики	65	$41,0 \pm 0,47$	57	$41,4 \pm 0,32$	0,76
	127	$42,0 \pm 0,35$	60	$41,5 \pm 0,30$	1,08
Пятигодовики	46	$50,7 \pm 0,66$	103	$49,7 \pm 0,41$	1,40
	110	$51,5 \pm 0,33$	119	$50,7 \pm 0,36$	1,52

Примечание. В дробях: числитель — самцы; знаменатель — самки.

В то же время в пределах одной и той же возрастной группы особи с различным состоянием зрелости половых продуктов не во всех случаях характеризовались одинаковой длиной тела. В наибольшей степени эти различия наблюдались у молодых рыб, у старых особей они были выражены менее резко. Сказанное в равной степени относится как к самцам, так и к самкам (табл. 2).

Таблица 2

Длина самцов и самок трески различного возраста
по стадиям зрелости (L , см) в феврале — июне 1970 г.

Стадии зрелости	Возраст, годы					
	3	4	5	6	7	8
Самки						
II	34,8	41,8	51,3	60,0	70,2	
III	38,5	43,1	51,1	61,9	69,0	
IV	40,5	44,2	53,0	61,6	71,2	78,5
V	37,4	42,2	52,0	62,1	70,3	84,5
VI		40,5	52,5	61,5	73,1	
VI—II	34,0	42,0	51,4	64,3	71,2	
В среднем по всем стадиям	35,8	42,5	51,8	61,8	70,8	84,2
Самцы						
II	35,2	41,5	50,2	61,3	70,0	
III	35,4	40,5	48,4			
IV	36,9	42,2	51,1	60,7	67,0	78,5
V	37,3	42,0	50,0	59,5	72,8	
VI	37,4	41,7	50,8	60,6	71,0	
VI—II	39,0	48,0	51,8			
В среднем по всем стадиям	35,9	41,9	50,4	60,0	59,7	

Наименьший вес обычно был у самцов и самок всех возрастных групп (за исключением семигодовиков) во II стадии зрелости, максимальный — в IV и V стадиях. После нереста вес рыбы уменьшался, а при переходе в стадию VI—II вновь несколько возрастал (табл. 3).

Таблица 3

Вес самцов и самок трески различного возраста
по стадиям зрелости (в г)

Стадии зрелости	Возраст, годы				
	3	4	5	6	7
Самки					
II	421	720	1300	1980	2929
III	632	856	1360	2200	2620
IV	793	1000	1570	2340	3340
V	595	820	1550	2420	3380
VI	—	650	1240	1905	2900
VI—II	500	700	1270	2100	2660

Продолжение табл. 3

Стадии зрелости	Возраст, годы				
	3	4	5	6	7
Самцы					
II	451	693	1200	2200	2310
III	483	678	1140	—	—
IV	532	802	1387	2230	2580
V	526	742	1190	1880	3100
VI	473	648	1100	1620	2650
VI-II	550	1125	1230	—	—

Вес тушки одновозрастных самцов и самок так же увеличивается по мере созревания половых желез и достигает максимума в IV стадии. Затем вес начинает снижаться, достигая минимума в VI стадии, после чего вновь увеличивается. При этом у молодых рыб вес восстанавливается быстрее, чем у старых (табл. 4).

Таблица 4

Вес тушки самцов и самок трески различного возраста по стадиям зрелости (в г)

Стадии зрелости	Возраст, годы				
	3	4	5	6	7
Самки					
II	362	612	1126	1680	2520
III	505	712	1120	1820	2210
IV	580	750	1240	1950	2600
V	415	577	1050	1650	2250
VI	—	535	1020	1535	2480
VI-II	400	600	1080	1780	2200
Самцы					
II	370	587	1050	1930	1980
III	402	575	1000	—	—
IV	421	640	1117	1755	2150
V	423	595	946	1480	2460
VI	405	541	950	1420	2270
VI-II	490	983	1060	—	—

Если в пределах каждой возрастной группы трески отобрать особей строго одинаковой длины, а вес их тушки в III, IV и последующих стадиях выразить в процентах от ее веса в стадии II, то максимальное увеличение веса тушки у трехгодовалых самок в IV стадии составит

112%, а у особей старше пяти лет—102—104%. После нереста вес тушки самок уменьшается до 84—97%. У самцов максимальное увеличение веса тушки приходится не на IV, как у самок, а на III стадию зрелости и выражается величиной 106—109%.

Рыба старшего возраста после нереста обычно истощена в большей степени, чем молодые особи. В результате вес тушки шестигодовиков после нереста составляет 77% от исходного уровня, а трехгодовиков — 90%. Как у самок, так и у самцов в посленерестовый период вес тушки быстрее всего восстанавливается у трехгодовалых особей (рис. 1).

Упитанность трески увеличивается до максимума в стадии III—IV, и уменьшается до минимума в посленерестовый период. Масштабы колебаний упитанности у самок и самцов, а также у особей разного возраста различны (табл. 5).

Если выразить разницу между максимальной и минимальной упитанностью трески в процентах от упитанности во II стадии зрелости, то полученный результат, характеризующий степень истощения рыбы, составит у трех- и четырехгодовалых самок 10 и 13%, а у шести- и семигодовалых — 15—21%; у молодых самцов истощение составит 15%, у самцов старшего возраста — 31%.

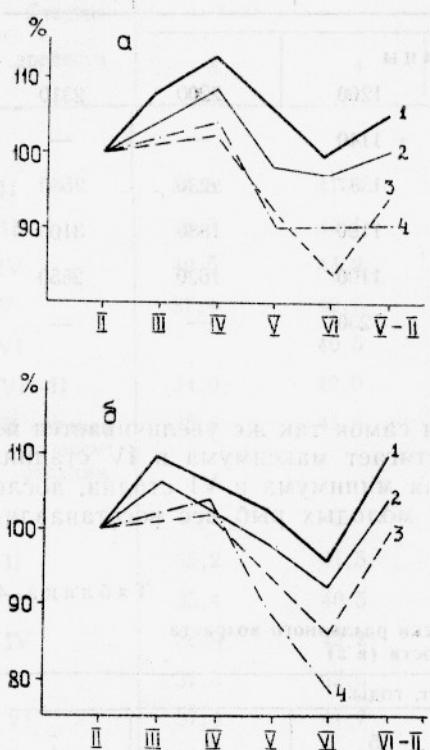


Рис. 1. Изменения веса тушки самцов (а) и самок (б) балтийской трески различного возраста при созревании половых желез (в % к весу тушки в стадии II): 1 — впервые нерестующие трехлетки; 2 — четырехлетки; 3 — пятилетки; 4 — шестилетки.

Упитанность самцов и самок трески различного возраста по стадиям зрелости

Стадии зрелости	Возраст, годы					
	3	4	5	6	7	8
Самки						
II	0,844	0,825	0,845	0,777	0,725	—
III	0,851	0,895	0,844	0,779	0,672	—
IV	0,906	0,880	0,833	0,818	0,726	0,736
V	0,819	0,777	0,747	0,692	0,650	0,628
VI	—	0,779	0,723	0,644	0,637	0,634
VI-II	1,018	0,809	0,815	0,679	0,614	0,590
% истощения	9,9	13,2	14,3	21,3	15,4	19,8

Стадии зрелости	Возраст, годы					
	3	4	5	6	7	8
Самцы						
II	0,863	0,851	0,840	0,850	0,916	—
III	0,937	0,898	0,904	—	—	—
IV	0,831	0,863	0,839	0,773	0,714	0,714
V	0,834	0,802	0,756	0,682	0,632	0,652
VI	0,798	0,736	0,714	0,625	0,630	—
VI-II	0,826	0,888	0,751	—	—	—
% истощения	14,8	18,0	21,0	26,4	31,2	—

Таким образом, коэффициент упитанности также свидетельствует о большей степени истощения самцов по сравнению с самками и об увеличении степени истощения трески с возрастом после нереста.

Вес яичников во II стадии зрелости составляет от 0,7 до 2,6% веса тушки, в V стадии у трехгодовиков до 27,5% и семигодовиков — до 36%. Вес яичников в стадии VI и VI-II последовательно уменьшается (табл. 6).

Таблица 6

Изменения веса яичников и семенников трески различного возраста по стадиям зрелости (в % от веса тушки)

Стадии зрелости	Возраст, годы					
	3	4	5	6	7	8
Яичники						
II	0,7	0,8	1,3	2,6	2,6	—
III	5,0	4,4	4,6	6,1	4,8	—
IV	18,9	16,2	9,8	10,2	13,4	12,4
V	27,5	27,5	34,0	32,5	36,0	31,0
VI	—	6,8	5,4	9,2	4,2	4,2
VI-II	1,5	1,1	1,6	2,7	3,1	4,8
Семенники						
II	0,2	0,2	0,3	0,1	0,2	—
III	6,1	6,3	6,2	—	—	—
IV	11,9	12,0	11,6	13,2	9,5	11,6
V	12,1	13,1	15,2	14,6	15,4	7,0
VI	5,2	4,5	3,6	2,8	4,7	—
VI-II	3,5	4,3	8,0	—	—	—

У самок, так же как и у самцов, относительный вес гонад на отдельных стадиях зрелости увеличивается с возрастом (табл. 6).

В ходе созревания яичников относительный вес печени самок увеличивается вплоть до IV стадии зрелости, затем начинает снижаться. В процессе созревания семенников до IV стадии зрелости вес печени почти не изменяется. Его снижение отмечается после нереста (табл. 7).

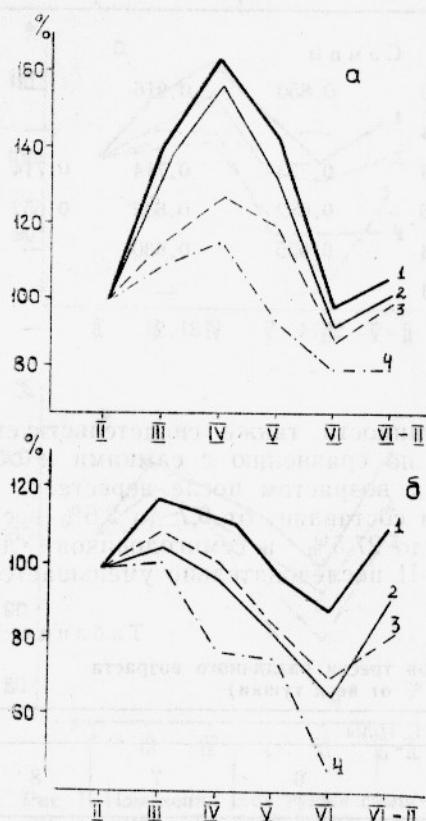


Рис. 2. Изменения веса печени самцов (а) и самок (б) балтийской трески различного возраста при созревании половых желез (обозначения те же, что и на рис. 1).

Как следует из таблицы, в пределах отдельных стадий зрелости относительный вес печени самок и самцов уменьшается с возрастом.

Если выразить изменение относительного веса печени трески в процентах от ее веса во II стадии зрелости, нетрудно заметить, что у четырехгодовалых самок вес печени в IV стадии на 65% больше, чем во II стадии, а у шестигодовалых на 15%. После нереста относительный вес печени снижается соответственно до 92 и 82%.

У самцов в III стадии зрелости вес печени увеличивается на 103—126% (в соответствии с возрастом), после нереста снижается у молодых рыб до 87%, у старых до 39 (рис. 2).

Большой интерес представляет сравнение весовых индексов у рыб одного возраста, но разных размеров (т. е. у особей одного поколения с разной скоростью линейного роста) (табл. 8).

Таблица 7

Стадия зрелости	Возраст, годы						
	3	4	5	6	7	8	
Самки							
II	5,9	6,2	7,1	6,2	4,8	—	
III	8,1	8,3	8,2	7,8	7,8	—	
IV	10,2	9,7	8,7	8,0	7,3	11,4	
V	8,3	8,6	9,6	8,1	8,4	7,4	
VI	—	6,3	5,7	7,2	4,5	4,2	
VI-II	6,7	7,0	7,4	6,1	5,5	4,8	
Самцы							
II	5,8	6,4	6,1	6,9	7,2	—	
III	6,3	6,0	7,0	—	—	—	
IV	7,8	6,3	6,4	5,4	4,0	—	
V	5,6	5,5	5,8	5,9	5,2	—	
VI	5,8	4,6	4,5	3,3	3,3	—	
VI-II	5,7	5,9	5,2	—	—	—	

Таблица 8

Коэффициент зрелости и характер изменения веса тушки и веса печени у пятигодовалой трески с разной длиной тела

Пол	Длина рыбы, см				
	40	45	50	55	60
Вес тушки в IV стадии в % от ее веса в стадии II					
Самки	100	92	84	76	
Самцы	95	92	87	73	
Вес гонад в V стадии в % от веса тушки					
Самки	29,4	34,3	33,5	38,5	
Самцы	12,3	14,6	17,3	17,5	
Вес печени в VI стадии в % от веса в стадии II					
Самки	73	70	66	60	
Самцы	73	83	66	42	

Из таблицы следует, что у более крупных пятигодовиков относительный вес гонад больше, чем у мелких. Вследствие этого и у самок и у самцов степень истощения после нереста возрастает по мере увеличения длины рыбы. Аналогичное явление наблюдается и с печенью.

Таким образом, у рыб одного поколения, отличающихся повышенным темпом роста, наблюдается высокий уровень генеративного обмена. Иначе говоря, формируется абсолютно и относительно большая масса половых продуктов. Увеличение доли генеративного обмена у этих рыб приводит к более значительной мобилизации пластических и энергетических ресурсов, а следовательно к большему истощению организма.

Известно, что у балтийской трески III стадия зрелости длится обычно 3—4 мес., а вителлогенез проходит быстро и продолжительность IV стадии зрелости составляет всего 1 мес. (Широкова, 1969).

Такой характер созревания, несомненно, отражает особенности обмена веществ особей этой популяции.

Наиболее интенсивно линейный и весовой рост балтийской трески протекает осенью, а заканчивается линейный рост практически к февралю (см. табл. 1 и 2 и работу Токаревой, 1963).

В течение зимы происходит интенсивное увеличение веса трески (см. табл. 3, 4), которое заканчивается по достижении самками и самцами середины IV стадии зрелости. В это же время треска интенсивно питается (Chrzan, 1962; Strzyzewska, 1962). После накопления в теле и печени достаточного количества резервных веществ (белка и жира) начинается вителлогенез у самок трески. У старших рыб темп накопления резервных веществ в организме ниже, чем у молоди (см. табл. 5, 6).

Переход яичников в V стадию зрелости и вымет половых продуктов сопровождается расходами резервных веществ. При этом у старших особей нерестовой популяции масштабы расходования резервных веществ больше, чем у молодых. С одной стороны, это связано с большой относительной массой гонад у старших особей (см. табл. 6, 7), с другой, — с меньшим количеством резервных веществ в их организме по сравнению с особями среднего и младшего возраста.

* У самцов период накопления резервных веществ в организме короче, чем у самок. Вес их печени в IV и V стадиях также меньше, чем у самок. Основные потери резервных веществ у них происходят не на IV и V стадии зрелости (как у самок), а при нересте. Старшие самцы в процессе нереста расходуют абсолютно и относительно большее количество резервных веществ по сравнению с молодыми.

Таким образом, как у самок, так и у самцов с увеличением возраста резко уменьшается интенсивность отложения резервных веществ в начальный период созревания половых желез при возрастающем их расходе в период нереста. В результате, нерест старых рыб протекает при прогрессирующем истощении, которое в конечном счете приводит к их смерти (Love, 1970).

Эти данные хорошо согласуются с наблюдениями М. Я. Широковой (1969), которая отмечает, что у балтийской трески, начиная с шестилетнего возраста, заметно увеличивается число особей, пропускающих нерест. По-видимому, более ранняя, чем у самок, смертность самцов вызвана более высокой степенью посленерестового истощения, которое с возрастом прогрессирует.

Заслуживает внимания характер изменения весовых показателей при созревании половых желез у одновозрастных особей, различающихся темпом роста (см. табл. 8). Этот процесс сопровождается прогрессирующим истощением как самой тушки, так и печени. Аналогичная картина наблюдается и у самцов (см. табл. 3). Таким образом, созревание половых желез у особей с повышенным темпом роста в пределах одного и того же поколения сопровождается изменениями аналогичными тем, которые наблюдаются в процессе старения.

ВЫВОДЫ

1. Отсутствие статистически достоверных различий в длине трех-, четырех- и пятигодовалой половозрелой трески, пойманной с февраля по июнь, указывает на отсутствие у нее линейного роста в этот период года.

2. Отсутствие линейного роста при продолжающемся интенсивном питании обеспечивает в этот период быстрое созревание половых желез и предохраняет организм трески от чрезмерного истощения.

3. Начальный период созревания половых желез сопровождается накоплением резервных веществ как во всем теле трески, так и в ее печени. В завершающий период созревания и во время нереста ранее накопленные резервные вещества расходуются.

4. Характер первоначального накопления резервных веществ и последующего их расходования зависит от возраста и пола рыбы.

5. Как у самцов, так и у самок максимальное увеличение веса тушки и печени за счет накопления в них резервных веществ наблюдается у молодых впервые созревающих особей.

6. С увеличением возраста относительное количество резервных веществ, откладываемых в теле, уменьшается, а степень посленерестового истощения возрастает.

7. Максимальное увеличение веса тушки и печени в преднерестовый период, у самок приходится на IV стадию зрелости половых желез, а у самцов на III стадию. Одновозрастные самцы по сравнению с самками характеризуются большей степенью посленерестового истощения.

ЛИТЕРАТУРА

- Бирюков Н. П. Балтийская треска. Изд. АтлантНИРО, Калининград, 1970.
- Кривобок М. Н., Тарковская О. И. Обмен веществ у волго-каспийского осетра и севрюги. Сб. «Обмен веществ и биохимия рыб». Изд-во «Наука», 1967.
- Лебедев Н. В. Возможность предсказания сроков миграции азовской хамсы. «Зоолог. журн.» Т. XIX. Вып. 2, 1940.
- Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб. «Зоолог. журн.» Т. XXV, Вып. 2, 1946.
- Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб. М., Пищепромиздат, 1967.
- Никольский Г. В. Экология рыб. М., изд. высшей школы, 1963.
- Суроворов Е. К. Основы ихтиологии. М., изд-во «Сов. наука», 1948.
- Токарева Г. И. Рост и возрастной состав трески юго-восточной части Балтийского моря. Тр. ВНИРО, Т. XXVI, 1954.
- Токарева Г. И. Методика определения возраста и особенности роста трески Балтийского моря. Труды АтлантНИРО. Вып. X, 1963.
- Шатуповский М. И. Изменения биохимического состава печени и крови беломорской речной камбалы во время созревания ее половых продуктов в летне-осенний период. «Вестник МГУ», № 2, 1967.
- Широкова М. Я. Темп полового созревания поколений трески. Труды АтлантНИРО, Т. 21, 1969.
- Шульман Г. Е. Химический состав азовской хамсы в преднерестовый, нерестовый и предмиграционный периоды годового жизненного цикла. «Вопр. ихтиолог.» Вып. 13, 1959.
- Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в теле рыб. «Успехи современной биологии». Т. XIX. Вып. 2, 1960.
- Chrzan, F. Pokarm i odzywanie sie dorsza w zatoce Gdanskiej. Prace Morsk. Inst. Rybackiego w Gdyni, No. 11/A, 1962.
- Love, R. M. The chemical biology of fishes. Acad. Press, 1970.
- Strzyzewska. Odzywanie sie i pokarm dorsza Bałtyku południowego. Prace Morsk. Inst. Rybackiego w Gdyni, No. 11/A, 1962.

DYNAMICS OF WEIGHT VARIATIONS OF THE BODY AND SEPARATE ORGANS OF BALTIC COD DURING THE MATURATION OF GONADS

M. N. Krivobok and G. I. Tokareva

Summary

The study of regularities in the weight variations of the body and separate organs in Baltic cod males and females in the prespawning and spawning periods has led to the following conclusions: the initial period of gonad maturation in cod males and females is accompanied by an increase in the body and liver weight. The final maturation period and spawning occur in conditions of a sharp decrease in the body and liver weight caused by the losses of fat and protein for energy- and generative metabolism.

The degree of post-spawning fatigue in males and females, and in individuals of various size and age is different: males and younger fish restore the expended resources of the organism more rapidly than do females and older individuals.