

УДК 597.555.5:/591.525+591.133.31]

ИЗМЕНЕНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ УПИТАННОСТИ ПОЛУПРОХОДНОГО НАЛИМА (*LOTIDAE*) ОБИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ И УСЛОВИЙ НАГУЛА

© 2013 г. А. Р. Копориков, В. Д. Богданов

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

e-mail: Koporikov@mail.ru, Bogdanov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 21.05.2012 г.

Представлены результаты многолетних наблюдений за изменением относительной упитанности налима (*Lota lota* L.) в бассейне нижней Оби. Рассмотрена динамика упитанности налима в зависимости от пола, стадии зрелости гонад, времени полового цикла, наличия повреждений и аномалий на теле, интенсивности питания.

Ключевые слова: налим, гепатосоматический индекс, половой цикл, нагул, аномалии развития.

DOI: 10.7868/S0367059713030074

В отечественной науке проблема изучения реакций организма животных на изменение условий среды или физиологического состояния рассматривалась неоднократно (Шварц, 1956, 1958; Смирнов и др., 1972; и др.). Представленная работа является продолжением этих исследований и посвящена выявлению закономерности изменения относительного веса печени у полупроходного налима (*Lota lota* L.) Обского бассейна в разные периоды полового цикла и в зависимости от условий нагула.

В течение жизненного цикла полупроходной налим в Обь-Иртышском бассейне совершает протяженные тысячекilометровые миграции (Богданов, Копориков, 2011). Нагул происходит и в Обской губе, и в пойме Оби (Копориков, Богданов, 2010, 2011), а нерест — от уральских левобережных притоков до Новосибирского водохранилища. Одновременно в бассейне Оби можно встретить взрослых особей с разной стадией зрелости гонад (Копориков, 2007). Многообразие внешних условий приводит к тому, что особи одной популяции одновременно в разных частях своего ареала имеют различную упитанность.

Печень у трескообразных, и в частности у налима, — основной аккумулятор жировых запасов в организме (Bull, 1928; Миттельман, 1932). В мясе содержание жира менее 1% (Сорокин, 1976). Таким образом, у налима величина печени определяет размер накопленных питательных веществ. От состояния таких запасов зависит успешность как воспроизводства, так и выжива-

ния конкретной особи в изменяющихся условиях среды. Следовательно, выяснение условий, которые влияют на размер печени (накопленный объем жира), в определенной мере является первым шагом для предсказания динамики численности популяции налима.

Морфофизиологический параметр, характеризующий относительный вес печени в процентах относительно веса тела рыбы, называется гепатосоматическим индексом. Его применение позволяет минимизировать погрешность оценки жировых запасов трескообразных рыб, которая возникает при использовании абсолютных значений размеров печени.

Были поставлены следующие задачи: выявить половую дифференциацию полупроходного налима по величине гепатосоматического индекса и установить закономерности его изменения у особей в зависимости от физиологического состояния (стадии полового цикла, наличия повреждений и аномалий на теле, интенсивности питания).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили с 1996 по 2011 г. в следующие периоды: весенне-летнего нагульного подъема по руслу Оби (вонзь); осеннего нагульно-преднерестового подъема в уральские притоки; нереста; зимнего предзаморного ската налима по руслу Оби. Район работ включал предустьевую зону р. Оби (пос. Аксарка), русловую часть нижней Оби в районе г. Березово и уральские нересто-

Таблица 1. Оценка различий гепатосоматического индекса самцов и самок на разных этапах полового цикла

| Статистические показатели | Зимняя предзаморно-покотная миграция | Весенне-летняя подъемно-нагульная миграция | Осенняя подъемная нагульно-нерестовая миграция | Нерест |
|---|--------------------------------------|--|--|------------------------|
| Критерий Лемана–Розенблатта (уровень статистической значимости) | 0.20 ($p > 0.1$)* | 0.10 ($p > 0.1$) | 0.34 ($p > 0.1$) | 0.78 ($p \leq 0.01$) |
| Величина выборки (самцы : самки) | 58 : 65 | 12 : 26 | 117 : 55 | 43 : 27 |
| Средний гепатосоматический индекс (самцы : самки) | 22.3 : 22.0 | 11.9 : 12.2 | 8.7 : 9.5 | 8.7 : 10.9 |

Примечание. * здесь и в других таблицах в скобках приведен уровень статистической значимости.

вые притоки – реки Северная Сосьва, Сыня, Войкар и Сось. Для сбора материала использовали невод, ставные и плавные сети, крючковую снасть. Всего обработано 450 экз. налима.

Взвешивание рыб и их органов проводили на электронных весах Kern (модели СН15К20 и 442-51). Возраст рыб устанавливали по отолитам и позвонкам. Гепатосоматический индекс рассчитывали как процентное отношение массы печени к массе тела без внутренностей (Инструкции..., 2001). Для оценки состояния гонад использовали шкалу стадий (Правдин, 1966; Сорокин, 1976) и коэффициент половой зрелости (гонадосоматический индекс), который определяли как процентное отношение веса гонад к весу тела без внутренностей (Правдин, 1966; Сорокин, 1976; Инструкции..., 2001). Самцов и самок по величине гепатосоматического индекса сравнивали на разных стадиях полового цикла. Рыб осматривали на наличие внешних и внутренних повреждений тела и органов. Спектр и интенсивность питания определяли путем анализа содержимого желудка. Оценивали количество питающихся и голодающих рыб.

Выяснение закономерностей изменения величины гепатосоматического индекса от физиологического состояния организма (пола, стадии зрелости гонад и полового цикла, наличия повреждений и аномалий на теле, интенсивности питания и т.д.) проводили с использованием критерия Лемана–Розенблатта (Орлов, 2003; Сидоренко, 2003; Лемешко, Лемешко, 2005).

Математическую обработку данных осуществляли на компьютере с использованием программ Excel 2003, SPSS Statistics 17.0 и пакета Статистического анализа интервальных наблюдений одномерных непрерывных случайных величин версии 4.2.41.21.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Половые различия по гепатосоматическому индексу

Многие авторы (Мельянцев, 1948; Тюльпанов, 1967; Сорокин, 1976; и др.) считают, что у налима половой диморфизм слабо выражен. Согласно нашим данным (Богданов, Копориков, 2011), у полупроходного налима р. Оби половой диморфизм обнаруживается только по 4 из 35 сравниваемых морфологических признаков. У обследованных 756 экз. неполовозрелых, половозрелых и отнерестившихся рыб на Волжских водохранилищах (Сергеев, 1959) не было найдено реальных расхождений в величине гепатосоматического индекса у разных полов, поэтому автор советует не дифференцировать собранный материал по половому признаку. Мы также не обнаружили статистически значимых различий между полами по гепатосоматическому индексу у нагуливающих рыб (II стадия зрелости гонад), отобранных во время зимней предзаморно-покотной миграции и во время весенне-летней подъемно-нагульной миграции (табл. 1). В ходе созревания гонад разница между самками и самцами в величине гепатосоматического индекса увеличивается, достигая максимума во время нереста. Во время осенней подъемной нагульно-нерестовой миграции (III стадия зрелости гонад) различия между полами по гепатосоматическому индексу увеличиваются, но не достигают статистически значимого уровня. В выборках, взятых во время нереста производителей (IV–VI стадии зрелости), такие различия наблюдаются ($p \leq 0.01$).

Во время отдыха (зимняя предзаморно-покотная и весенне-летняя подъемно-нагульная миграции) гонадосоматические индексы невысоки (в среднем около 0.13 у самцов и 0.53 у самок). Это позволяет особям налима не тратить дополнительную энергию на рост гонад, а нагуливаться и запасать в равных пропорциях, вне зависимости

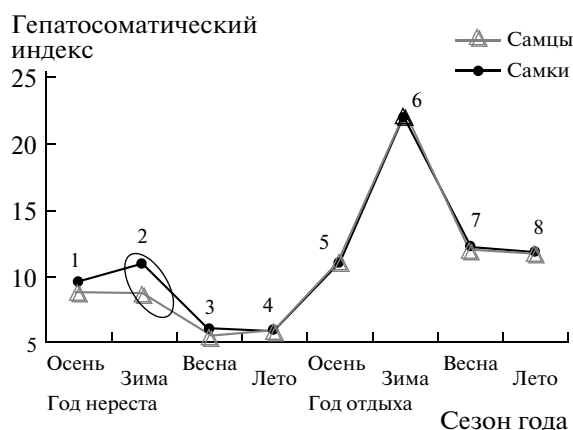


Рис. 1. Изменение величины гепатосоматического индекса самцов и самок в различные сезоны года при чередовании лет нереста и отдыха.

Здесь и далее овалами обозначены сезоны нереста; 1–8 – жизненные отрезки: 1 – осенняя подъемная нагульно-преднерестовая миграция; 2 – нерест; 3 – весенняя посленерестовая миграция; 4, 8 – нагул летом в пойме Оби; 5 – летне-осенняя подъемно-нагульная миграция в пойменной системе Оби; 6 – зимняя предзаморно-покатная миграция по руслу Оби в Обскую губу; 7 – весенне-летняя подъемно-нагульная миграция из Обской губы (вонзь).

от пола, жир в печени. Осенью, во время нагульно-преднерестовой миграции, и зимой, во время нереста, наоборот, значительные энергетические запасы организма тратятся или уже потрачены на рост гонад (средний гонадосоматический индекс у самцов во время нереста 24.6, у самок – 11.8). Так как энергетические затраты на рост гонад у самцов налима выше, чем у самок, гепатосоматический индекс у них меньше, чем у самок (см. табл. 1).

Интересно, что различия между полами по гепатосоматическому индексу наблюдаются и у оседлых группировок налима во время нереста. Так, у нерестящегося в декабре налима из оз. Варчато (2000 г.) найдены статистически значимые ($p \leq 0.01$) различия (эмпирическое значение критерия Лемана–Розенблатта 0.96) между гепатосоматическими индексами самцов (8.6) и самок (13.3).

Изменение величины гепатосоматического индекса на разных отрезках полового цикла (сезонные колебания индекса)

В литературе (Сергеев, 1959; Сорокин, 1976) отмечается высокий уровень колебаний гепатосоматического индекса налима по сезонам года. Одновременно приводятся данные о том, что в один и тот же сезон в одном водоеме можно встретить рыб, у которых величина гепатосоматического индекса различается на порядок (от 2.2 до 24.2 – в Волжских водохранилищах и от 3 до 25 – в притоках оз. Байкал). Р.С. Сергеев (1959) замечает, что у нерестующих налимов “жирность значительно ниже, чем в то же время у неполовозрелых особей”. К таким же выводам пришли Е. Pulliainen, К. Korhonen (1990, 1993), проводившие исследования на севере Финляндии.

Для оценки значимости сезонных изменений гепатосоматического индекса мы сравнивали (рис. 1) особей, пойманных в период зимней предзаморно-покатной миграции (пропуск нереста, II стадия зрелости гонад), весенне-летней подъемно-нагульной миграции (подъем к местам нагула в пойме р. Оби, II стадия зрелости гонад), осенней подъемной нагульно-преднерестовой миграции (подъем к местам нереста, III стадия зрелости гонад) и нереста (IV–VI стадии зрелости гонад).

Различия гепатосоматического индекса налима почти на всех этапах полового цикла оказались статистически значимыми (табл. 2). У поднимающихся осенью на нерест и нерестящихся зимой рыб таких различий не обнаружено. На рис. 1 и 2 представлены сезонные изменения гепатосоматического индекса с учетом разной скорости созревания производителей. Самцы в отличие от самок могут приходить на нерестилища два года подряд и более (Копориков, 2007). Если самцы нерестятся ежегодно (см. рис. 2), то их гепатосоматический индекс не достигает зимнего пика, свойственного особям, пропускающим нерест (см. рис. 1).

Как у самцов, так и у самок наивысшая величина гепатосоматического индекса (в среднем 22.1) наблюдается зимой в год пропуска нереста (год отдыха). В это время особи налима уходят от зимнего замора в Обскую губу. Весной гепатосо-

Таблица 2. Оценка значимости различий гепатосоматического индекса налима на разных этапах полового цикла

| Этап полового цикла | Весенне-летняя подъемно-нагульная миграция | Осенняя подъемная нагульно-нерестовая миграция | Нерест |
|--|--|--|--------------------------|
| Зимняя предзаморно-покатная миграция | 7.96 ($p \leq 0.001$) | 22.31 ($p \leq 0.001$) | 13.49 ($p \leq 0.001$) |
| Весенне-летняя подъемно-нагульная миграция | – | 3.07 ($p \leq 0.001$) | 1.47 ($p \leq 0.001$) |
| Осенняя подъемная нагульно-нерестовая миграция | – | – | 0.26 ($p > 0.1$) |

матический индекс у налима, поднимающегося из губы в пойму р. Оби, значительно снижается. Косвенно данный факт может свидетельствовать о менее подходящих условиях для нагула налима в Обской губе по сравнению с пойменными участками нижней Оби. В течение лета происходит очередное снижение величины гепатосоматического индекса с одновременным ростом гонад. К сезону нереста различия в упитанности самок и самцов увеличиваются, достигая статистически значимых величин (см. рис. 1 и табл.1). Минимальная величина гепатосоматического индекса за весь половой цикл отмечена в зимне-весенний посленерестовый период (5.7). Самцы, как созревающие второй год подряд, так и пришедшие на нагул в пойму Оби после сезона отдыха, могут нагуливаться летом в одних и тех же биотопах. Различия между ними прослеживаются в величинах гепатосоматического и гонадосоматического индексов. У отнерестившихся прошлой зимой самцов индекс печени летом всегда меньше (см. рис. 1).

Таким образом, можно утверждать, что гепатосоматический индекс налима изменяется в разные сезоны года и на разных этапах полового цикла: минимальное значение индекса – в посленерестовый период, максимальное – в период зимней предзаморно-покатной миграции. Величина индекса может служить косвенным индикатором полового созревания налима.

Зависимость гепатосоматического индекса от наличия аномалий в развитии или болезней

Рыбы, имеющие серьезные отклонения от нормы (сросшиеся или деформированные позвонки, асимметрия гонад, опухоли или повреждения на теле, большое количество паразитов и т.д.), у полупроходного налима Оби составляют в среднем не более 5%. В отдельных случаях их доля может увеличиваться (например, осенью 2010 г. на р. Сось – 20%).

Теоретически можно предположить, что у особей с отклонениями гепатосоматический индекс должен быть меньше. Для проверки этой гипотезы



Рис. 2. Изменение величины гепатосоматического индекса самцов, нерестящихся ежегодно.

зы были отобраны выборки, в которых количество аномальных особей равнялось 3 или более. В результате анализа нам не удалось выявить статистически значимых различий в величине гепатосоматического индекса у нормальных рыб и рыб с отклонениями (табл. 3). Вероятно, отсутствие четкой закономерности в изменении величины индекса связано с компенсаторным приспособлением.

Зависимость гепатосоматического индекса от интенсивности питания

Можно предположить, что интенсивность питания должна оказывать влияние на величину жировых запасов в организме и, как следствие, на величину гепатосоматического индекса. Для проверки данной гипотезы мы сравнили гепатосоматический индекс рыб с разной степенью наполненности желудков из разных выборок. Считали, что если в желудке рыб находили полупереваренные остатки, то последний прием пищи был у рыб в интервале от 2 до 4 сут в осеннее время и от 2 до 6 сут в зимнее (Ананичев, Гомазков, 1960). Отсутствие пищи в желудке указывало на то, что по-

Таблица 3. Оценка значимости различий гепатосоматического индекса у особей налима, имеющих отклонения в развитии, и нормы

| Статистические показатели | Место и время сбора материала | | |
|---|------------------------------------|--|---|
| | р. Войкар, нерест, декабрь 2000 г. | Русло р. Оби, устьевая часть, подъемная нагульная миграция, июнь 2010 г. | р. Сось, подъемная нагульно-нерестовая миграция, сентябрь 2010 г. |
| Критерий Лемана–Розенблатта | 0.06 ($p > 0.1$) | 0.31 ($p > 0.1$) | 0.16 ($p > 0.1$) |
| Величина выборки (норма : отклонение) | 55 : 3 | 33 : 5 | 20 : 5 |
| Средние показатели гепатосоматического индекса (норма : отклонение) | 9.49 : 8.72 | 11.76 : 14.26 | 8.28 : 7.10 |

Таблица 4. Сравнение гепатосоматического индекса у налима с разной степенью наполненности желудков (на основании критерия Лемана–Розенблатта)

| Степень наполненности желудков | Полупереваренные остатки | Не питается |
|--|---|---------------------------------------|
| Русло р. Оби, перекаг Вехнетоготский, предзаморно-покатная миграция, декабрь 1999 г. | | |
| Питается | $\frac{0.05(p > 0.1)}{22.59 : 21.60^*}$ | $\frac{0.34(p > 0.1)}{22.59 : 20.74}$ |
| Полупереваренные остатки | — | $\frac{0.12(p > 0.1)}{21.60 : 20.74}$ |
| Река Сыня, осенняя подъемная нагульно-нерестовая миграция, 2004 г. | | |
| Питается | — | $\frac{0.10(p > 0.1)}{9.36 : 8.41}$ |
| Река Сось, осенняя подъемная нагульно-нерестовая миграция, 2010 г. | | |
| Питается | $\frac{0.08(p > 0.1)}{7.77 : 7.64}$ | $\frac{0.14(p > 0.1)}{7.77 : 8.99}$ |
| Полупереваренные остатки | — | $\frac{0.12(p > 0.1)}{7.64 : 9.22}$ |
| Река Войкар, нерест, декабрь 2000 г. | | |
| Питается | $\frac{0.07(p > 0.1)}{10.34 : 9.63}$ | $\frac{0.13(p > 0.1)}{10.34 : 9.22}$ |
| Полупереваренные остатки | — | $\frac{0.15(p > 0.1)}{9.63 : 9.22}$ |

* В знаменателе приведены средние значения в соответствующих выборках.

следнее принятие пищи было более 4 сут назад в осеннее время и более 6 — в зимнее. Анализировали (табл. 4) только выборки, собранные с помощью сетных или неводных уловов (рыбы, пойманные на крючковую снасть с использованием наживки, априори питаются).

Гипотеза о лучшей упитанности питающихся рыб по сравнению с голодающими не подтвердилась ($p > 0.1$).

Таким образом, накопление жировых запасов в печени — продолжительный процесс, определяемый условиями всего периода нагула. В этой связи зависимость величины индекса от наполнения желудка рыб во время миграции или нереста незначительна.

ВЫВОДЫ

1. Половые различия по величине гепатосоматического индекса у особей налима, имеющих гонады II стадии зрелости, не обнаружены. В нерестовый период такие различия проявляются статистически значимо — гепатосоматический индекс самцов значительно уступает индексу самок.

2. Изменения гепатосоматического индекса налима в разные сезоны года и на разных этапах

полового цикла статистически значимы. Наибольшая величина индекса наблюдается во время зимнего предзаморного нагула (22.1), наименьшая — после нереста (5.7).

3. Не обнаружено статистически значимых различий по величине гепатосоматического индекса между особями налима, имеющих аномалии в развитии или болезни, и нормальными особями.

4. Различия в величине гепатосоматического индекса между особями налима, имеющих разную интенсивность питания, не обнаружены. Накопление жировых запасов в печени — продолжительный процесс, который определяется условиями всего периода нагула.

Работа выполнена при поддержке программ Президиума УрО РАН (проект № 12-М-45-2062) и Президиума РАН (проект № 12-П-4-10-43).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананичев А.В., Гомазков О.А. Сезонная характеристика пищеварения налима // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1960. Вып. 3 (6). С. 238–247.

Богданов В.Д., Копориков А.Р. Воспроизводство полупроходного налима р. Оби. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 156 с.

- Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. 291 с.
- Копориков А.Р.* Особенности половой структуры популяции нижнеобского налима (*Lota lota* L.) // Экосистемы Субарктики: структура, динамика, проблемы охраны / Науч. вестн. Салехард, 2007. Вып. 6 (50). Ч. 2. С. 16–22.
- Копориков А.Р., Богданов В.Д.* Особенности пространственно-биотопического распределения ранних личинок полупроходного налима (Lotidae) в пойме нижней Оби // Экология. 2011. № 4. С. 309–313. (*Koporikov A.R., Bogdanov V.D.* Spatial and Biotopic Distribution Patterns of Semianadromous Burbot, *Lota lota* L. (Lotidae), Early Larvae in the Lower Ob Floodplain // *Rus. J. of Ecology*. 2011. V. 42. № 4. P. 339–343.
- Копориков А.Р., Богданов В.Д.* Связь успешности воспроизводства полупроходного налима *Lota lota* L. (Lotidae) р. Оби с водностью поймы // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2010. № 3. С. 29–36.
- Лемешко Б.Ю., Лемешко С.Б.* О сходимости распределений статистик и мощности критериев однородности Смирнова и Лемана–Розенблатта // Измерительная техника. 2005. № 12. С. 9–14.
- Мельянецов В.Г.* Налим Нового Выгозера // Учен. зап. Карело-Фин. ун-та. 1948. Т. 2. Вып. 3. С. 90–106.
- Миттельман С.Я.* К химии и технологии трески и пикши, их печени и жира // Сб. науч.-промышл. работ на Мурмане. М.; Л.: Снабтехиздат, 1932. С. 113–135.
- Орлов А.И.* О проверке однородности двух независимых выборок // Заводская лаборатория. 2003. Т. 69. № 1. С. 55–60.
- Правдин И.Ф.* Руководство по изучению рыб М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.
- Сергеев Р.С.* Материалы по биологии налима Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1959. Вып. 1(4). С. 235–258.
- Сидоренко Е.В.* Методы математической обработки в психологии. СПб.: Речь, 2003. 350 с.
- Смирнов В.С., Божко А.М., Рыжков Л.П.* и др. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб // Труды СевНИОРХ. 1972. Т. 7. 168 с.
- Сорокин В.Н.* Налим озера Байкал. Новосибирск: Наука, 1976. 144 с.
- Тюльпанов М.А.* К изучению биологии налима бассейна реки Оби // Учен. зап. Томского ун-та. 1967. Т. 53. С. 133–152.
- Шварц С.С.* К вопросу о развитии некоторых интерьерных признаков наземных позвоночных животных // Зоол. журн. 1956. Т. 35. Вып. 6. С. 804–819.
- Шварц С.С.* Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных // Зоол. журн. 1958. Т. 37. Вып. 2. С. 161–173.
- Bull H.O.* The relationship between the state of maturity and chemical composition of the whiting (*Gadus merlangus* L.) // *J. of Marine Biolog. Ass. Of the United Kingdom*. 1928. V. 15. P. 207–218.
- Pulliainen E., Korhonen K.* Does the burbot, *Lota lota*, have rest years between normal spawning seasons? // *J. of Fish Biology*. 1993. V. 43. P. 355–362.
- Pulliainen E., Korhonen K.* Seasonal changes in condition indices in adult mature and non-maturing burbot, *Lota lota* (L.), in the north-eastern Bothnian Bay, northern Finland // *J. of Fish Biology*. 1990. V. 36. P. 251–259.