

- Белополюский Л. О., Бабарыка В. Н., Бугаев Л. А., Смирнова Л. В. 1980. Динамика численности морских птиц на банке Джорджес. — Экология, № 2, с. 60—66.
- Воронина Н. М. 1971. Годовой цикл планктона в Антарктике. — В кн.: Основы биол. продуктивности океана и ее использования. М.: Наука, с. 64—71.
- Долженков В. Н. 1975. Зоопланктон антарктических вод Тихого океана. — Автореф. канд. дис., Владивосток, 32 с.
- Корабельников Л. В. 1974. Некоторые новые сведения о тонкокловом буревестнике (*Puffinus tenuirostris* Temm.) — Биол. н., № 8, с. 25—28.
- Шунтов В. П., 1972. Морские птицы и биологическая структура океана. Владивосток: Дальиздат, 378 с.
- Bazlow M. 1979. Antarctic petrels around Foreaux Strait. — Notornis, v. 26, N 3, p. 313.
- Cline D. R., Siniff D. B., Erickson A. W. 1969. Summer birds of the pack ice in the Weddell Sea, Antarctica. — Auk, v. 86, N 4, p. 701—716.
- Cowan A. N. 1979. Ornithological studies at Casey, Antarctica, 1977—1978. — Austral. Bird Watcher, v. 8, N 3, p. 69—90.
- Cramp S., Bourne W. R. P., Saunders D. 1974. The seabirds of Britain and Ireland. London, Collins St. James's Place, 287 p.
- Crockett D. E., Reed S. M. 1976. Phenomenal antarctic Fulmar wreck. — Notornis, v. 23, N 3, p. 250—252.
- Darby M. M. 1970. Summer seabirds between New Zealand and McMurdo Sound. — Notornis, v. 17, p. 28—35.
- Dell R. R. 1960. Seabirds logs between New Zealand and the Ross Sea. — Rec. Dominion Mus., v. 3, N 4, p. 293—305.
- Dunnet G. M., Ollason P. 1978. Survival and longevity in the fulmar. — Ibis, v. 120, N 1, p. 124—125.
- Erickson A. W., Gilbert J. R., Petrides G. A., Oehlenschlaeger R. J., Sinha A. A., Otis J. 1972. Populations of seals, whales and birds in the Bellingshausen and Amundsen Seas. — Antarct. Journal U S, v. 7, N 4, p. 70—72.
- Ozawa K., Jamada T., Kiza M., Shimizu T. 1968. Observations of seabirds in the Southern Ocean, 3. — J. Tokyo Univ. Fish., v. 9, N 2, p. 51—100.
- Ozawa K., Mimura K., Egoshi H., Nagano K. 1964. Observations of seabirds of the Southern Ocean, 2. — J. Tokyo Univ. Fish., v. 9, N 2, p. 51—100.
- Phillips J. H. 1962. The pelagic distribution of the sooty shearwater *Procellaria grisea*. — Ibis, v. 105, N 3, p. 340—353.
- Roberts G. J. 1979. First South Australian record of antarctic petrel. — S. Austral. Ornithol., v. 28, N 3, p. 84.
- Robertson C. J. R., Kinsky F. C. 1972. The dispersal movements of the royal albatross (*Diomedea epomophora*). — Notornis, v. 15, N 4, p. 289—301.
- Routh M. 1949. Ornithological observations in the Antarctic seas, 1946—47. — Ibis, v. 91, N 4, p. 577—606.
- Serventy D. L., Serventy V., Warham J. 1971. The Handbook of Australian Sea-Birds. Wellington, A. H. and A. W. Reed, 254 p.
- Sladen W. J. L., Wood R. C., Monaghan E. P. 1969. The USARP Bird Banding Program, 1958—1965. — Antarctic Res. Series, v. 12, p. 213—262.
- Sziji L. J. 1967. Notes on the winter distribution of birds in the western Antarctic and adjacent Pacific waters. — Auk, v. 84, N 3, p. 366—378.
- Tickell W. L. N. 1967. Movements of black browed and grey-headed albatrosses in the South Atlantic. — Emu, v. 66, N 4, p. 357—367.
- Tickell W. L. N., Gibson J. D. 1968. Movements of wandering albatrosses *Diomedea exulans*. — Emu, v. 68, N 1, p. 7—20.
- Van Oordt G. J., Kruit J. P. 1953. On the pelagic distribution of some *Procellariiformes* in the Atlantic and Southern Ocean. — Ibis, v. 95, N 4, p. 615—637.
- Watson G. E. 1975. Birds of the Antarctic and Subantarctic. Washington, American Geophysical Union, 350 p.

Поступила 9 IV 1981

Биология моря, 1982, № 1, с. 19—23

УДК 597.555.2 : 591.133.2

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН У МОЛОДИ УГРЯ ПРИ ПРОИЗВОЛЬНОМ ПЛАВАНИИ

К. Д. АЛЕКСЕЕВА

Отдел физиологии водных животных Института биологии южных морей АН УССР,
Севастополь 335000

По методике, основанной на использовании естественной активности животных, определены уровни общего, основного и активного обмена у молоди европейского угря. Измерены подвижность и скорости произвольного плавания мальков. Рассчитаны уравнения зависимости указанных форм обмена от массы тела, а также теоретического активного обмена от скорости движения. Показано, что мальки угря характеризуются низким уровнем энергетического обмена.

Energy metabolism in the young eel *Anguilla anguilla* L. during free swimming. K. D. Alekseeva (Department of Physiology of Aquatic Animals, Institute of Biology of Southern Seas, Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Sevastopol 335000)

The levels of total, basic and active metabolism of the young common eel were determined by the methods based on the usage of the animal natural activity.

The mobility and free swimming rate of the eel young were defined during the exposition.

The equations of the dependence of above mentioned forms of metabolism on the body weight and the theoretical active metabolism on the swimming rate were calculated. The young eels are shown to have low levels of energy metabolism.

Одним из важных звеньев в исследованиях продуктивности экосистем является изучение у разных экологических групп животных количественных закономерностей энергетического обмена и связанных с ним уровней обмена. Настоящая работа входит в серию исследований, посвященных изучению уровней энергетического обмена у молоди рыб с различной функциональной активностью (Алексеева, 1978а, б; Алексеева, Перешивайло, 1978).

Материал и методика

Исследования проводили на молоди европейского угря *Anguilla anguilla* в возрасте 2—3 лет, перешедшей из «стеклянной» стадии в стадию, свойственную взрослым угрям¹. Вначале мальков содержали в пресной воде, затем акклиматизировали к черноморской воде соленостью около 18‰ при 20°С. При акклиматизации соленость воды, в которой содержали угрей, увеличивали ежедневно на 1—2‰. Спустя 10 сут после достижения солености черноморской воды молодь отсаживали в респирометры для проведения экспериментов. За время акклиматизации мальки из стадии «стеклянного» угря переходили в обычную форму и приобретали темную окраску тела. За сутки до опыта мальков отсаживали по одному в респирометры с проточной морской водой и не кормили.

Для определения уровней энергетического обмена измеряли общий, основной и активный обмен, хронометрировали подвижность рыб во время опыта и проводили киносъемку для установления скоростей произвольного плавания. Основной обмен определяли при действии уретанового наркоза из расчета 1—1,5 г уретана на 1 л воды. Условия проведения опытов и применяемые методики были описаны ранее (Алексеева, 1975). В опытах использовано 54 особи с массой тела 0,096—0,620 г и длиной 5,9—8,4 см.

Результаты и обсуждение

Известно (Винберг, 1956), что связь между энергетическим обменом (R , мл $O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) и массой тела (w , г) животных обычно выражается степенным уравнением:

$$R = A \cdot w^k,$$

где A и k — константы. Установлены зависимости между общим ($R_{об}$), основным ($R_{ос}$), активным ($R_{ак}$) обменом и массой тела:

$$R_{об} = 0,3084 \cdot w^{1,094 \pm 0,068} \quad (1),$$

$$R_{ос} = 0,0990 \cdot w^{0,704 \pm 0,042} \quad (2),$$

$$R_{ак} = 0,5849 \cdot w^{1,380 \pm 0,153} \quad (3).$$

Общий, основной и активный обмен возрастает с увеличением массы тела. Интенсивность основного обмена постепенно падает, несмотря на небольшой диапазон изменения массы подопытных мальков, в соответствии с известной зависимостью, устанавливающей снижение интенсивности обмена по мере возрастания массы тела.

Коэффициенты корреляции между величинами $\lg R$ и $\lg w$ (уравнения 1, 2) высокие (соответственно +0,909 и +0,915), что свидетельствует о достаточно сильной связи между этими величинами. Коэффициент A в уравнении (1) более чем в 3 раза выше коэффициента A в уравнении (2), что вполне закономерно, поскольку общий обмен складывается из основного и активного. Различия в значениях коэффициента k уравнений 1 и 2 говорят о более быстром нарастании энерготрат для общего обмена по сравнению с основным по мере увеличения массы тела.

¹ Мальки угря любезно предоставлены нам Батумским отделением ВНИРО.

При сопоставлении уравнений (1, 2) с уравнением Винберга (1956) для стандартного обмена у всего класса рыб:

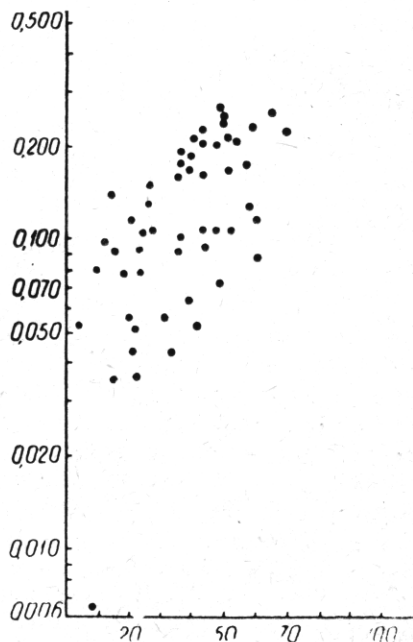
$$R = 0,3 \cdot w^{0,8} \quad (4),$$

можно отметить, что значения коэффициентов A в уравнениях (1) и (4) практически совпадают, в то время как коэффициенты k значительно отличаются. Различия эти, по всей вероятности, могут быть обусловлены более интенсивным нарастанием энергозатрат при определении общего обмена за счет движения мальков угрей, тело которых плохо приспособлено к активному плаванию. В то же время значения коэффициента k в уравнении (2) несколько ниже, чем в уравнении (4), что может объясняться различными методиками измерений обмена. У мальков угря мы определяли непосредственно основной обмен, а уравнение Винберга рассчитано для стандартного обмена, в который частично входят траты энергии на произвольные движения рыб. Следует отметить, что значение коэффициента A в уравнении (2) для основного обмена у угря в три с лишним раза ниже значения коэффициента A в уравнении (4). Это свидетельствует о низком уровне энергетического обмена у молоди угря.

При непрерывном движении животных с постоянными скоростями активный обмен обычно рассчитывают по разности между общим и основным обменом (Ивлев, 1962; Алексеева, 1972). В наших экспериментах мальки плавали произвольно, периоды движения у них чередовались с периодами относительного покоя, поэтому необходимо знать подвижность рыб в опыте. Под подвижностью подразумевают длительность плавания рыб в течение экспозиции, отнесенную к единице времени и выраженную в процентах. С увеличением подвижности рыб растет величина активного обмена, полученная непосредственно в опыте (см. рис.). Обычно в экспериментах мальки угря вели себя спокойно и большую часть времени проводили в состоянии покоя. Подвижность угрей в течение экспозиции составляла в среднем около 37%, в то время как у молоди кефали — 84%, а у молоди ласкиря — 80%.

Отметим значительные различия в характере движения угрей и молоди других видов рыб. Так, у мальков угря подвижность нередко характеризуется змеевидными движениями туловища без поступательного движения. У молоди кефали преобладает поступательное перемещение, с увеличивающейся амплитудой волны от головы к хвосту, а для молоди ласкиря характерны частые повороты вокруг горизонтальной и вертикальной осей туловища. Молодь кефали плавает обычно длительное время без остановок, а молоди угря, так же как зеленушки и ласкиря, свойственны многократные чередования периодов движения и покоя (Алексеева, Перешивайло, 1978).

Затраты энергии, идущие на мышечную работу при плавании, рассчитаны по данным о затратах энергии на общий обмен, доле затрат от него на основной обмен и длительности плавания мальков в опыте. Эта величина названа нами теоретическим или ожидаемым ак-



Зависимость интенсивности активного (экспериментального) обмена от подвижности у молоди угря.

По оси абсцисс — подвижность, %; по оси ординат — логарифм интенсивности обмена $\frac{R}{W}$, $\text{мл O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$

тивным обменом в отличие от экспериментального активного обмена, получаемого из разности между общим и основным обменом в опытах. Теоретический активный обмен мальков угря возрастает при увеличении как массы, так и длины тела (L , см):

$$R_{ак} = 0,5849 \cdot W^{1,380 \pm 0,153},$$

$$R_{ак} = 0,00000018 \cdot L^{6,761 \pm 0,968}.$$

Зависимость между активным обменом и скоростью плавания (v , $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$) молоди угря рассчитали, используя собственные данные и данные Ивлева (1962, 1963):

$$R_{ак} = 0,0224 \cdot v^{2,210 \pm 0,174} \quad (5).$$

Из уравнения (5) следует, что с увеличением скорости плавания мальков возрастают значения активного обмена. Коэффициент корреляции между этими величинами ($r = +0,708$) средней силы; отклонения, вызывающие рассеивание экспериментальных точек вокруг линии регрессии, не превышают $\pm 15\%$. Возможно, что разброс экспериментальных точек обусловлен тем, что величина активного обмена при данной постановке опытов зависит от двух переменных — массы тела и скорости движения.

Попытки некоторых авторов установить зависимость активного обмена от двух переменных — массы тела и скорости плавания — в одном случае выявили независимость этой величины от массы (Job, 1955), в другом — привели к ряду эмпирических уравнений (Ивлев, 1962), достоверность которых подвергается сомнению самим автором из-за малого количества эмпирических точек.

Коэффициент A в уравнении (5) выражает собой величину трат энергии на движение при скорости, равной единице. При сопоставлении значения коэффициента A в уравнении (5) с аналогичными значениями для молоди других видов рыб (Алексеева, 1978) можно отметить, что наиболее низкое значение коэффициента A найдено у рыб, обладающих хорошими плавательными способностями. Из исследованных видов самое низкое значение коэффициента A отмечено у мальков кефали ($0,0039 \text{ мл} \text{O}_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$). У мальков угря коэффициент A значительно выше, чем у молоди кефали. Так, мальки угря, при скорости движения, равной $1 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, расходуют энергии почти в 6 раз больше, чем молодь кефали при той же скорости. Наиболее высокие коэффициенты A отмечены у ласкиря и зеленушки. Таким образом, самые высокие энергетические затраты на движение с одной и той же скоростью наблюдаются у молоди рыб, наименее приспособленных к длительному плаванию и имеющих гидродинамически наиболее невыгодную форму тела.

Значение параметра k для молоди угря (уравнение 5) близко к значениям коэффициента k для молоди лососевых (Ивлев, 1962). Однако следует учитывать, что значение k получено в опытах при плавании рыб в спокойном состоянии, при небольшом диапазоне скоростей, поэтому применение полученных уравнений ограничено областью невысоких скоростей плавания, не превышающих оптимальных. Весьма вероятно, что при анализе движения с более высокими скоростями, особенно при экстремальных условиях, параметры уравнений будут несколько иными. Скорости плавания молоди угря в опытах были невелики и в среднем составляли около $5 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ с пределами колебаний $1,2—9,1 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. Относительная скорость плавания (скорость, отнесенная к длине тела мальков) равна в среднем $0,66$ длины тела в секунду.

Зависимость скорости плавания от массы тела для мальков угря выражается следующим уравнением:

$$v = 7,9730 \cdot W^{0,602 \pm 0,114}.$$

Параметры уравнения несколько отличаются от приводимых в литературе (Blaxter, 1969). Это вызвано, по-видимому, ограниченной вари-

бельностью скоростей движения у исследованных угрей. Для удобства перерасчетов на длину тела использовали зависимость между массой и длиной тела:

$$w = 0,000049 \cdot L^{4,419 \pm 0,488}.$$

Европейский угорь имеет тело необычной для большинства рыб формы. Оно вытянуто в длину и почти круглое в поперечном сечении. Плавание угрей значительно отличается от движения рыб с обычной формой тела. Такой тип движения носит название ундулирующего. По туловищу плывущего угря в направлении, противоположном движению, пробегает волна с постоянной амплитудой колебаний; у рыб же с обычной формой тела амплитуда колебаний тела возрастает от начала туловища к хвосту (Шулейкин, 1968; Кокшайский, 1974). Ундуляция свойственна животным с сильно вытянутым телом, в отличие от движения scombroидного типа, характерного для рыб с телом обычной формы. Естественно, что в природе существует множество видов рыб, использующих при плавании оба типа движения. Гринберг (1950) относит угрей к третьей морфоэкологической группе рыб, отличающихся удлинённой формой тела и мелкой чешуей. Ундулирующий тип движения считается более древним по происхождению, однако он не дает возможности развивать высокие скорости плавания. Известно, что угри не могут плавать с большими скоростями даже при кратковременном движении. При движении к местам нереста скорость плавания угрей составляет в среднем 14 км/сут. Огромные расстояния в 4—7 тыс. км до места нереста угри преодолевают благодаря использованию мощных морских течений, во много раз ускоряющих их перемещение.

Считается (Алеев, 1963; Шулейкин, 1968), что ундулирующее движение является более экономичным, чем движение других типов. Однако расчеты коэффициента полезного действия для угревидного и scombroидного типов движения показали отсутствие существенной разницы КПД плавания рыб с разными типами движения. Так, КПД у рыб с угревидным типом движения равен 80%, а при плавании рыб с помощью взмахов хвостового плавника — 76—83% (Кокшайский, 1974).

Для европейского угря вытянутое тело и ундулирующий тип движения эволюционно и экологически связаны с тем, что в экстремальных условиях, в которых часто оказываются угри, особенно при передвижении по обмельчевшим или пересыхающим водоемам, угревидное движение является едва ли ни единственным возможным для сохранения вида. Таким образом, уровень энергетического обмена у молоди угря более низок, чем у исследованных ранее видов рыб (кефаль, барабуля, ласкирь, зеленушка). Это обусловлено экологическими особенностями данного вида.

Л и т е р а т у р а

- Алеев Ю. Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 247 с. Алексеева К. Д. 1972. Затраты энергии на движение у кефалей. — В сб.: Бионика, вып. 6. Киев: Наукова думка, с. 7—12. Алексеева К. Д. 1975. Методика определения активного обмена при произвольном плавании молоди рыб. — Вopr. ихтиол., т. 15, вып. 2, с. 369—371. Алексеева К. Д. 1978а. Уровни энергетического обмена у молоди рыб. — В сб.: Элементы физиол. и биохим. общего и активного обмена у рыб. Киев: Наукова думка, с. 64—86. Алексеева К. Д. 1978б. Уровень энергетического обмена молоди кефали. — В сб.: Биол. моря, вып. 46. Киев: Наукова думка, с. 60—69. Алексеева К. Д., Перешивайло В. Ф. 1978. Интенсивность обмена, подвижность и скорости плавания молоди ласкиря. — В сб.: Биол. моря, вып. 46. Киев: Наукова думка, с. 73—79. Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во БГУ, 253 с. Гринберг М. М. 1950. О зависимости размеров чешуи костистых рыб от формы тела и характера подвижности. — Зоол. ж., т. 29, вып. 5, с. 449—458. Ивлев В. С. 1962. Активный энергетический обмен у мальков балтийского лосося. — Вopr. ихтиол., т. 2, вып. 1, с. 158—168. Ивлев В. С. 1963. Расход энергии при движении креветок. — Зоол. ж., т. 42, вып. 10, с. 1465—1471. Кокшайский Н. В. 1974. Очерк биологической аэро- и гидродинамики. М.: Наука, 254 с. Шулейкин В. В. 1968. Физика моря. М.: Наука, 1083 с. Blaxter J. H. S. 1969. Swimming speeds of fish. — FAO Fish. Repts. v. 2, N 62, p. 69—100. Job S. V. 1955. The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*. — Univ. Toronto Biol. Ser., N 61, p. 1—39.

Поступила в окончательном варианте 1 X 1980