

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 2010

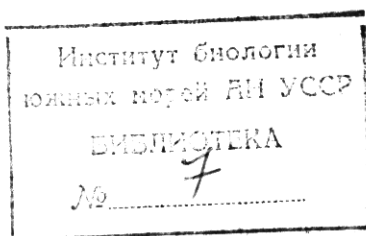
БИОЛОГИЯ МОРЕЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

ВЫПУСК 46

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ
В СВЯЗИ С ТЕМПЕРАТУРОЙ
СРЕДЫ ОБИТАНИЯ



КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1978

К. Д. Алексеева, В. Ф. Перешивайло

ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБМЕНА, ПОДВИЖНОСТЬ И СКОРОСТЬ ПЛАВАНИЯ МОЛОДИ ЛАСКИРЯ

Изучению энергетики плавания рыб уделяется в последнее время все больше внимания в связи с возросшими требованиями народного хозяйства к вопросам воспроизводства рыбных запасов, а также в связи с дальнейшим развитием бионики.

Обычно такого рода исследования осуществляют в специальных биогидродинамических стендах с принудительным потоком воды [6, 2, 7, 10]. Мы использовали для этих целей естественную активность животных. Применяя разработанную ранее методику [3], основанную на одновременном определении обмена, подвижности и скорости движения, мы определяли уровни обмена у молоди рыб. Настоящая работа выполнена на молоди черноморского ласкиря *Diplodus annularis* L. и является частью исследований, посвященных изучению энергетики молоди рыб разных экологических групп.

Отловленную молодь ласкиря адаптировали к лабораторным условиям в течение 7—10 дней, при температуре воды 19—22° С. Все эксперименты осуществляли при постоянной температуре воды, равной $20 \pm 2^\circ$ С. Накануне опыта мальков рассаживали в респирометры, по одному экземпляру в каждый, используя параллельно 4 сосуда. Пятый респирометр применяли в качестве контроля. Все 4 респирометра размещали с таким расчетом, чтобы сохранить зрительный контакт между рыбами. Респирометрами служили плоские прямоугольные сосуды с прозрачными стенками, позволяющие проводить киносъемку для измерения скорости движения мальков.

Скорости плавания измеряли во время естественной активности мальков при экспозиции общего обмена. Одновременно проводили хронометрирование периодов движения и покоя для определения подвижности рыб. При определении основного обмена применяли уретановый наркоз в сочетании с затемнением респирометров.

Эксперименты проведены на 61 экз мальков ласкиря, массой от 0,340 до 8,460 г и длиной 2,2—7,0 см. В результате экспериментов определена интенсивность разных форм энергетического обмена — общего, основного, активного; измерены общая подвижность и скорость движения при произвольном плавании молоди ласкиря. Энергетический обмен выражен в единицах потребления кислорода, подвижность в процентах от времени общей экспозиции, скорость плавания в сантиметрах в секунду. Полученные результаты представлены в табл. 1. Для облегчения пользования таблицей, молодь рыб объединена в размерные группы, для которых даны средние значения приводимых величин и крайние пределы колебаний.

Если проследить изменения ряда величин по мере увеличения размеров молоди (табл. 1), можно отметить, что интенсивность общего и основного обмена (потребление кислорода на единицу массы) заметно снижается с возрастом массы тела. Так, при увеличении средней массы тела от 0,598 до 8,460 г, интенсивность общего обмена падает с 0,457 до 0,258 мл $O_2 \cdot g^{-1} \cdot ч^{-1}$, а интенсивность основного обмена — с 0,286 до 0,151 мл $O_2 \cdot g^{-1} \cdot ч^{-1}$.

Данные измерений общего и основного обмена у молоди ласкиря статистически обработаны; в результате получена зависимость этих величин от массы тела, выраженная степенным уравнением типа

$$R = AW^{\kappa}. \quad (1)$$

Таблица 1

Средние значения размеров тела и обмена у молоди ласкиря (экспериментальные данные)

Количество измерений	Характер измерений	Масса, г	Длина, см	Обмен				
				общий		основной		
				$O_2, \text{мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз}^{-1}$	$O_2, \text{мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-1}$	$O_2, \text{мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз}^{-1}$	$O_2, \text{мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-1}$	R_{oc}/W
n		W	l	$R_{об}$	$R_{об}/W$	R_{oc}		R_{oc}/W
16	Средняя величина Пределы колебаний	0,598 0,34—0,85	2,62 2,2—2,9	0,252 0,114—0,436	0,457 0,241—0,947	0,164 0,081—0,240		0,286 0,206—0,532
18	Средняя величина Пределы колебаний	1,436 1,13—2,99	3,58 3,0—4,1	0,476 0,274—0,651	0,335 0,226—0,466	0,268 0,194—0,394		0,188 0,157—0,248
17	Средняя величина Пределы колебаний	2,570 2,10—2,92	4,36 4,1—4,8	0,676 0,554—1,140	0,285 0,202—0,439	0,467 0,322—0,627		0,181 0,145—0,245
4	Средняя величина Пределы колебаний	3,235 3,18—3,35	4,60 4,2—4,8	0,640 0,721—1,078	0,281 0,226—0,322	0,546 0,467—0,600		0,169 0,147—0,187
4	Средняя величина Пределы колебаний	5,278 5,11—5,48	5,72 5,6—6,0	1,682 1,466—2,045	0,318 0,287—0,378	0,897 0,778—1,035		0,170 0,150—0,191
2	Средняя величина Пределы колебаний	8,425 8,39—8,46	6,90 6,8—7,0	1,924 1,603—2,245	0,224 0,191—0,258	1,272 1,270—1,275		0,150 0,150—0,151

Итого 61

В численной форме эти уравнения имеют следующий вид:

$$\text{общий обмен} — R_{\text{ог}} = 0,361 W^{0,80}, \quad (2)$$

$$\text{основной обмен} — R_{\text{ос}} = 0,225 W^{0,75}, \quad (3)$$

где R — скорость энергетического обмена, выраженная в мл $O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \times \text{ч}^{-1}$, W — масса тела в граммах, A и κ — коэффициенты. Параметры приведенных выше уравнений представлены в табл. 2.

Как видно из табл. 2, у молоди ласкиря наблюдается отчетливая коррелятивная связь между общим и основным обменом и массой тела, в обоих случаях коэффициент корреляции достаточно высок, рассеяние точек вокруг линии регрессии небольшое (рис. 1). Если сравнить уровни общего и основного обмена у молоди ласкиря и у молоди кефали [4], можно отметить, что уровни этих форм обмена у ласкиря ниже, чем у кефали, а коэффициенты A соответственно выше у кефали. Так, для общего обмена кефали коэффициент $A=0,459$, для основного обмена $A=0,272$.

Принимая во внимание, что в процессе эксперимента периоды плавания мальков чередовались с периодами покоя, была рассчитана подвижность каждой рыбы в опыте, на основании чего вычислена средняя величина подвижности для всей молоди ласкиря. В среднем подвижность мальков составляла около 80% общей экспозиции.

Попытка сопоставить активный обмен, полученный непосредственно в эксперименте, с подвижностью рыб, привела к выявлению заметной связи между этими величинами (рис. 2). Расположение точек на полулогарифмическом графике, при некотором рассеянии их, дает достаточно отчетливую картину повышения интенсивности обмена по мере возрастания подвижности.

Зная по разности между общим и основным обменом затраты энергии на выполнение мышечной работы при движении и учитывая подвижность мальков в опыте, были рассчитаны величины ожидаемого активного обмена, названного нами теоретическим, при измеренных в опыте скоростях плавания у молоди ласкиря. Все расчетные данные отражены в табл. 3.

Проследив за изменениями в затратах энергии, расходуемой на движение при увеличении размеров тела мальков, была получена зависимость активного теоретического обмена от массы тела, описываемая

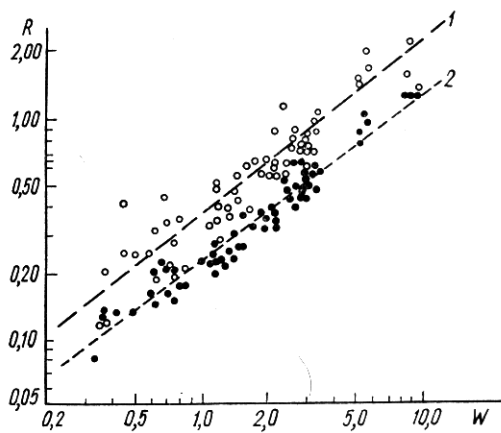


Рис. 1. Зависимость общего (1), основного (2) обмена от массы тела у молоди ласкиря. Шкала логарифмическая. (R , мл $O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, W , г).

Таблица 2

Параметры степенных уравнений, связывающих общий и основной обмен с массой тела молоди ласкиря

Уравнение	n	σ_y	σ_x	r	$\lg A$	A	$S_{\lg A}$	κ	S_{κ}
(2)	61	0,289	0,335	0,930	—0,4415	0,361	0,106	0,802	0,041
(3)	61	0,263	0,335	0,959	—0,6470	0,225	0,074	0,754	0,028

следующим уравнением:

$$R_{ак(τ)} = A W^κ, \tag{4}$$

в графическом виде представленная на рис. 3. Из графика видно, что рассеяние точек вокруг линии регрессии вполне удовлетворительное и коэффициент корреляции между обменом и массой тела относительно высок, $r=0,877$ (табл. 4).

Интересно проверить наличие связи между теоретическим активным обменом и скоростью плавания мальков. Авторами работ [5, 9, 11]

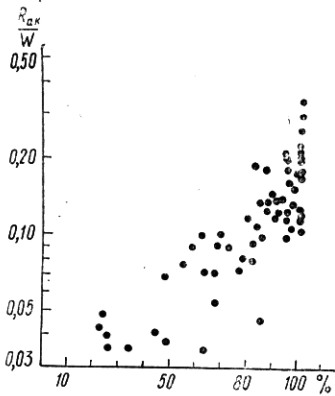


Рис. 2. Зависимость интенсивности активного обмена (R/W , мл $O_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$) от подвижности (в % от времени экспозиции) у молоди ласкиря.

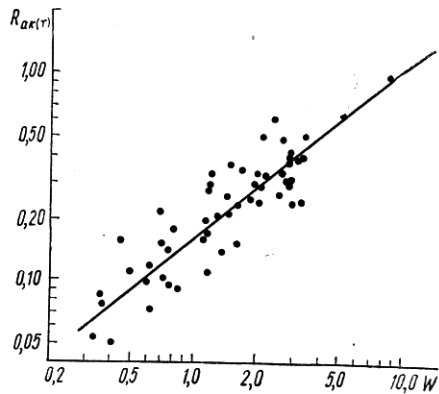


Рис. 3. Зависимость активного теоретического обмена от массы тела у молоди ласкиря. Шкала логарифмическая. ($R_{ак(τ)}$, мл $O_2 \cdot экз^{-1} \cdot ч^{-1}$, W , г).

Таблица 3

Средние значения подвижности, скорости плавания и теоретического активного обмена у молоди ласкиря (расчетные данные)

Количество измерений	Характер измерений	Подвижность, %	Теоретический активный обмен		Скорость плавания		
			$O_2, \text{мл} \cdot \text{ч}^{-1} \times \text{экз}^{-1}$	$O_2, \text{мл} \cdot \text{ч}^{-1} \times \text{г}^{-1}$	Количество измерений	Абсолютная, $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$	Относительная, $l \cdot \text{с}^{-1}$
			$R_{ак}(\tau)$	$R_{ак}(\tau)/W$			
					n	v	v/l
16	Средняя величина	75,0	0,111	0,190	14	3,20	1,20
	Пределы колебаний	23,7—100,0	0,050—0,213	0,105—0,352		1,6—5,9	0,61—2,11
18	Средняя величина	81,4	0,239	0,166	12	3,33	0,93
	Пределы колебаний	45,7—100,0	0,112—0,369	0,092—0,277		2,1—4,8	0,59—1,54
17	Средняя величина	81,0	0,334	0,132	13	3,31	0,57
	Пределы колебаний	27,0—100,0	0,134—0,629	0,056—0,265		1,7—8,1	0,39—1,68
4	Средняя величина	84,9	0,391	0,126	4	3,40	0,75
	Пределы колебаний	49,8—100,0	0,243—0,508	0,076—0,173		1,8—4,8	0,38—1,01
4	Средняя величина	94,4	0,832	0,157	4	3,62	0,63
	Пределы колебаний	86,3—99,0	0,658—1,020	0,129—0,189		3,1—4,1	0,55—0,72
2	Средняя величина	61,8	1,138	0,136	2	3,90	0,56
	Пределы колебаний	26,0—97,5	0,995—1,281	0,153—0,118		3,1—4,7	0,46—0,67
Итого 61		80,0	—	—	49	—	—

показано, что зависимость активного обмена от скорости движения является показательной функцией и описывается степенным уравнением типа

$$R_{ак} = A v^{\kappa}. \tag{5}$$

Нами рассчитано подобное уравнение применительно к молоди ласкиря:

$$R_{ак(т)} = 0,0735 v^{1,06}. \tag{6}$$

Параметры уравнений, связывающих активный теоретический обмен с массой и со скоростью плавания, представлены в табл. 4. При сопоставлении коэффициента A в уравнении (6) для молоди ласкиря, с таковым для других видов мальков, в частности для кефали, следует

отметить, что коэффициент A наиболее высок у молоди ласкиря. Последнее означает, что на преодоление одной и той же скорости, молодь ласкиря и молодь кефали тратят разное количество энергии. Величина A почти в 18 раз выше у молоди ласкиря, чем у молоди кефали [4].

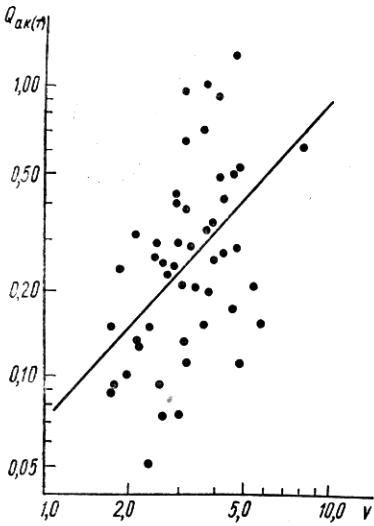


Рис. 4. Зависимость активного теоретического обмена от скорости плавания у молоди ласкиря. Шкала логарифмическая. ($R_{ак(т)} \cdot \text{м.л. O}_2 \text{ экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, v , $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$.)

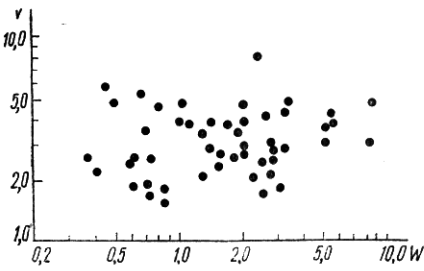


Рис. 5. Связь между скоростью плавания и массой тела у молоди ласкиря. Шкала логарифмическая. (v , $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$, W , г.)

Нанесение экспериментальных точек, на основании которых рассчитано уравнение (6), на график (рис. 4) дало картину значительного рассеяния их вокруг линии регрессии, что нашло отражение и в слабой коррелятивной связи ($r=0,507$) между активным теоретическим обменом и скоростью движения. Слабая коррелятивная связь между активным обменом и скоростью плавания, по всей вероятности может быть

Таблица 4

Параметры степенных уравнений, связывающих активный теоретический обмен с массой тела и скоростью плавания молоди ласкиря

Уравнение	n	σ_y	σ_{x_1}	r	$\lg A$	A	$S_{\lg A}$	κ	S_{κ}
(4)	61	0,314	0,355	0,882	-0,7932	0,1610	0,148	0,825	0,056
(6)	49	0,321	0,153	0,507	-1,1337	0,0735	0,277	0,063	0,258

частично объяснена несоответствием методики измерения скоростей движения характеру плавания мальков ласкиря.

Молодь ласкиря, как и взрослые рыбы, имеет округлую, сильно уплощенную в вертикальной плоскости форму тела. Ласкири относятся к рыбам, обитающим в прибрежных зарослях, по образу жизни они

очень подвижны и отличаются высокой маневренностью. Наибольшую активность проявляют в светлое время суток, днем собираются в небольшие подвижные стайки. Ласкирь, так же как и кефаль, относится к рыбам, ведущим дневной образ жизни, в отличие от угля, проявляющего наибольшую активность в ночное время. Далеких миграций ласкири не совершают и, несмотря на высокую активность, не способны к длительному плаванию без перерывов.

В экспериментах ласкири также отличались высокой активностью, и подвижность их, как отмечалось выше, составляла 80%. Тем не менее,

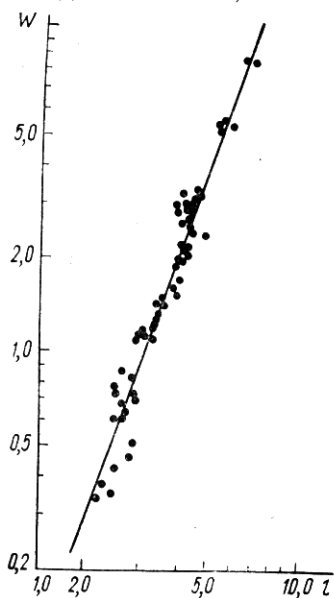


Рис. 6. Зависимость между массой и длиной тела у молоди ласкиря. Шкала логарифмическая. (W , г, l , см).

«подвижность» молоди ласкиря в опытах во многом отличается от «подвижности» молоди кефали. Поведение ласкиря прежде всего можно охарактеризовать частой сменой периодов покоя и плавания, короткими промежутками двигательной активности, в то время как у кефали эти чередования редки и отличаются более длительными периодами плавания. Помимо того, у молоди ласкиря в опытах наблюдалась значительная подвижность, сопровождаемая поворотами вокруг оси в вертикальной плоскости с незначительным поступательным перемещением, а движение кефали отличалось стабильным перемещением в горизонтальной плоскости.

Заметные различия существуют и в скоростях плавания указанных видов. Средние скорости плавания молоди ласкиря ниже средних скоростей плавания молоди кефали.

Как видно из приведенных данных (табл. 3), средние величины абсолютной скорости движения у молоди ласкиря невелики и практически не изменяются с увеличением массы тела, относительная скорость движения, т. е. скорость, отнесенная к длине тела, заметно снижается с увеличением массы тела с $1,20 \text{ л} \cdot \text{с}^{-1}$ до $0,56 \text{ л} \cdot \text{с}^{-1}$, т. е. более чем в 2 раза.

Попытка установить связь между абсолютной скоростью плавания и массой тела молоди ласкиря не привела к положительным результатам. При нанесении экспериментальных данных на график (рис. 5), расположение точек, при значительном их рассеянии, было параллельно оси абсцисс, что свидетельствует об отсутствии зависимости между скоростью плавания и массой тела молоди ласкиря.

Имея значительное количество данных по измерению массы и размеров подопытных рыб, была прослежена связь между массой и длиной тела молоди ласкиря. Выразив массу тела как функцию размера, мы рассчитали уравнение зависимости массы от длины

$$W = 0,0404 l^{2,80}, \quad (7)$$

параметры которого приведены ниже:

n	σ_y	σ_x	r	$\lg M$	M	$S_{\lg M}$	κ	S_A
61	0,335	0,117	0,975	-1,3933	0,0404	0,0738	2,797	0,080

Графическое изображение уравнения (7) представлено на рис. 6. Таким образом, в результате исследований на молоди черноморского ласкиря *Diplodus annularis* L., массой 0,340—8,460 г, получены

зависимости общего, основного и активного энергетического обмена от массы тела, выраженные уравнениями типа $R = AW^*$.

Определена подвижность мальков в опытах, показано, что она составляет в среднем около 80% общей экспозиции. Измерены средние скорости движения мальков при произвольном плавании.

На основании подвижности рассчитаны ожидаемые величины активного обмена, названного теоретическим, при измеренных скоростях плавания молоди. Рассчитана зависимость активного теоретического обмена молоди ласкиря от скорости плавания, описываемая степенным уравнением $R_{ак(т)} = 0,0735 v^{1,06}$.

Найдена связь между массой и длиной тела молоди ласкиря, представленная уравнением $W = 0,0404 l^{2,80}$.

На основании полученных результатов и анализа экологических условий обитания установлено, что молодь ласкиря относится к рыбам со средним уровнем энергетического обмена. Несмотря на высокую подвижность и маневренность, молодь ласкиря обладает посредственными плавательными возможностями и не приспособлена к длительному непрерывному движению. Известно [1, 8], что ласкири занимают почти крайнее положение в группе рыб, расположенных в порядке ухудшения их плавательных способностей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М., Изд-во АН СССР, 1963, 247 с.
2. Алексеева К. Д. О методе измерений энергозатрат на движение у морских рыб.— В кн.: Проблемы бионики. М., 1973, с. 447—451.
3. Алексеева К. Д. Методика определения активного обмена при произвольном плавании молоди рыб.— *Вопр. ихтиологии*, 1975, 15, вып. 2, с. 369—371.
4. Алексеева К. Д. Уровень энергетического обмена молоди кефали.— *Настоящий сборник*, с. 60—69.
5. Ивлев В. С. Активный энергетический обмен у мальков балтийского лосося.— *Вопр. ихтиологии*, 1962, 2, вып. 1, с. 158—168.
6. Ковалевская Л. А. Энергетика движущейся рыбы.— *Тр. Мор. гидрофиз. ин-та*, 1966, 7, с. 161—165.
7. Матюхин В. А., Хаскин В. В., Столбов А. Я. Установка для комплексного изучения энергетики и физиологии плавания рыб.— *Вопр. ихтиологии*, 1970, 10, вып. 5, с. 181—185.
8. Салехова Л. П. Возрастные изменения морфологии некоторых придонных и придонно-пелагических рыб и их функциональное значение.— *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 1960, 13, с. 166—179.
9. Шулейкин В. В. Энергетика морских животных.— *Докл. АН СССР*, 1965, 163, № 3, с. 754—757.
10. Brett J. R. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon.— *J. Fish. Res. Board Can.*, 1964, 21, N 5, p. 1183—1226.
11. Fry F. E. J. The aquatic respiration of fish.— In: *The physiology of fishes*. Vol. 1. Ed. M. E. Brown. New York, Acad. press., 1957, p. 1—64.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Поступила в редколлегию
25.V 1977 г.

K. D. Alekseeva, V. F. Pereshivajlo

METABOLISM INTENSITY, MOBILITY AND SWIMMING SPEED OF DIPLodus ANNULARIS L. FRY

Summary

Intensity of total basic and active metabolism, mobility and swimming speed of the *Diplodus annularis* L., Fry, the mass being 0.340-8.460 g, were studied on the basis of natural fish activity.

Coming from the obtained results the *Diplodus annularis* L., Fry belongs to the fish with a moderate level of energy metabolism. In spite of high mobility and manoeuvrability, *Diplodus annularis* L., Fry possesses mediocre swimming abilities and cannot move for a long time without breaks.

УДК 597.5+577.3

В. В. Беляев

МОДЕЛЬ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА РЫБ. СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД

Энергетическое взаимодействие животных (в том числе и рыб) с окружающей средой, обеспечивающее жизнедеятельность организма, является одним из важнейших биологических показателей. Сведения об энергетическом обмене необходимы для решения многих вопросов экологической физиологии, эволюции, практики рыболовства и рыбоводства.

К настоящему времени накоплен огромный эмпирический материал по энергетическому обмену рыб, находящихся в состоянии относительного покоя или активного движения, а также предпринято множество попыток установить общие закономерности и разработать математическую модель энергетического обмена [2—4, 7]. Однако, как указывают сами авторы, достигнут лишь частичный успех в установлении качественных зависимостей, которые «могут в общих чертах дать представление об уровне обменных процессов плывущих рыб» (цит. по [2]). Причина неудач кроется в несовершенстве используемой модели: $Q_{\text{общ}} = Q_{\text{осн}} + Q_{\text{акт}}$, где $Q_{\text{общ}}$, $Q_{\text{осн}}$, $Q_{\text{акт}}$ — количество кислорода, потребляемого в единицу времени при общем, основном и активном обмене, в которой $Q_{\text{осн}}$

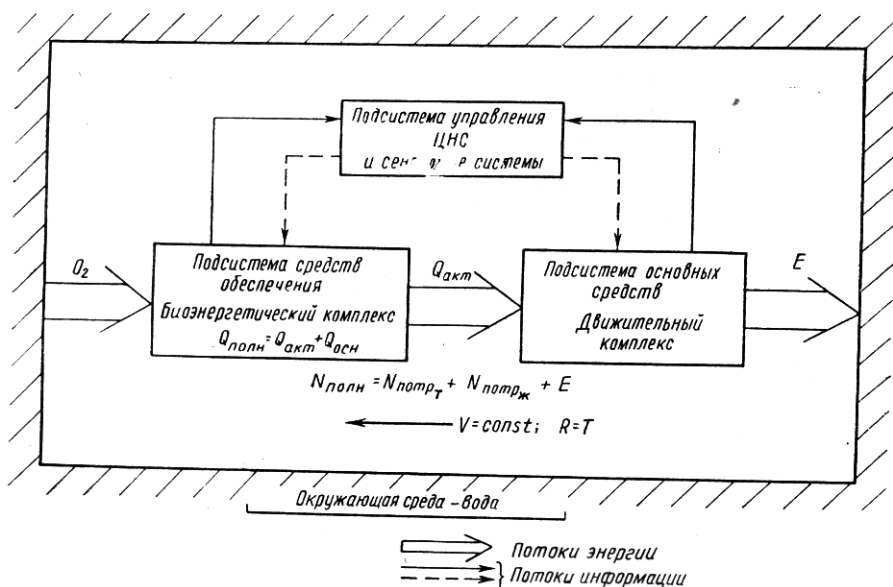


Рис. 1. Схема энергетического обмена модели системы рыба — среда.

в действительности является нелинейной функцией $Q_{\text{акт}}$. Поэтому всевозможные преобразования модели на основе эмпирических данных не смогли привести к успеху. Очевидно, для установления закономерностей необходима некоторая общая стратегия типа системного подхода.

В соответствии с существующими представлениями об анализе