

УДК 597-11

СКОРОСТЬ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ У МОЛОДИ НЕКОТОРЫХ СРЕДИЗЕМНОМОРСКИХ РЫБ

К. Д. АЛЕКСЕЕВА

(Институт биологии южных морей АН УССР, Севастополь)

Изучены разные формы обмена (общий, основной и активный) и общая подвижность у молоди средиземноморских рыб: барабули, угря, кефали и атерины. Затраты энергии на активный обмен определены в условиях, приближающихся к естественным, без применения специальных приборов. Основываясь на полученных результатах по величинам энергозатрат, подвижности и скоростям плавания у молоди исследованных видов установили, что уровень обмена у мальков угря значительно ниже уровня обмена у барабули и кефали и это, несомненно, связано с экологическими различиями указанных видов.

До недавнего времени ряд исследований в области гидробиологии и физиологии водных животных был посвящен изучению так называемого стандартного обмена, т. е. обмена при минимальной активности животных. И лишь в последние два десятилетия, особенно с развитием бионики, исследователи в этой области столкнулись с необходимостью изучения обмена веществ и энергии у рыб и других водных животных при активном движении. Большую важность такого рода работ отмечали многие ученые [6, 7, 21].

Стандартный обмен складывается из основного обмена, т. е. затрат энергии на поддержание жизнедеятельности организма, и минимального активного обмена — затрат энергии на мышечную деятельность при минимальных движениях.

При изучении различных видов рыб сопоставление данных, опирающихся только на знание стандартного обмена, в большинстве случаев не выявляет тех экологических различий, которые могут иметь место в природных условиях. Это связано с тем, что постановка опытов по определению стандартного обмена происходит без учета произвольных движений животных, когда затраты энергии на активный обмен не могут быть оценены отдельно от общих ее затрат.

Различная естественная подвижность рыб, оцениваемая в большинстве случаев визуально, оказывает существенное влияние на результаты измерений стандартного обмена, давая в ряде случаев значительную «прибавку» к величинам основного обмена. Величина этой прибавки зависит от ритма подвижности, ее продолжительности и интенсивности у исследуемых объектов. У так называемых подвижных рыб, как лососевые, прибавка составляет около 40—50% общей величины обмена [6], в то время как у малоподвижных рыб (морской ерш) стандартный обмен практически равен основному [5].

Известно, что основной обмен у рыб не может быть непосредственно измерен без постановки специальных экспериментов, связанных с обездвиживанием животных. В то же время определение энергозатрат на обеспечение мышечной деятельности возможно только в специальных биогидродинамических респирометрах, количество которых во всем мире не превышает пока одного-двух десятков.

Сложности, связанные с их созданием, помимо чисто технических трудностей, обуславливаются еще и тем, что разнообразие форм и размеров исследуемых объектов и гидродинамические требования, предъявляемые к потоку воды в респирометрах, не дают возможности использовать для этих целей один универсальный прибор, а вызывают необходимость конструирования серии их. В силу указанных причин сведения по энергетике рыб во время плавания крайне ограничены, а литература по морским рыбам весьма скудная. Исследования в этом направлении представлены в нескольких научных центрах.

Работы канадской школы физиологов, начатые Фраем и его сотрудниками [20, 21], нашли свое продолжение в большой серии исследований под руководством Бретта [16, 17, 18]. В СССР основные результаты по активному обмену у рыб получены в лабораториях, руководимых В. В. Шулейкиным [10, 14, 15] и В. С. Ивлевым [2—4, 7—9]. В последнее время вопросы энергетики рыб при различных скоростях движения разрабатываются в Институте физиологии Сибирского отделения АН СССР [11, 12].

Из проведенных исследований со всей очевидностью вытекает необходимость дальнейшего изучения энергетических затрат в зависимости от скорости движения у экологически различных видов рыб. Значительный интерес представляют максимальные скорости плавания, при которых расход энергии связан с мобилизацией всех ресурсов организма, подвергшегося экстремальным воздействиям. Не меньшее значение, однако, имеет изучение энергетики рыб, находящихся в обычных условиях, когда их движения адекватны естественному комплексу раздражителей. Это и стало темой наших исследований на молоди некоторых видов рыб, ибо подобные данные почти полностью отсутствуют, за исключением известной работы В. С. Ивлева по энергетике мальков балтийского лосося [8].

В экспериментальных условиях, приближенных к естественным, определяли общий, основной и активный обмен при свободном плавании молоди рыб без каких-либо дополнительных воздействий. Иными словами, была предпринята попытка подойти к количественной оценке различий в обмене, которые, по всей вероятности, имеются у рыб разных экологических групп.

Опыты проводили на молоди средиземноморских видов рыб — барабуле (*Mullus barbatus* L.), угре (*Anguilla anguilla* L.), кефали (*Mugil capito* Cuvier) и атерине (*Atherina bonapartei* Boulenger) — в судовой лаборатории НИС «Акад. А. О. Ковалевский».

Большая часть молоди была выловлена на свет на ночных станциях. Молодь кефали любезно предоставлена нам сотрудниками Андумской биологической станции.

Рыб, предназначенных для эксперимента, помещали в ванну с заборной проточной водой и адаптировали к этим условиям не менее 3—4 дней после вылова. В связи с уходом корабля из данного района лова молодь рыб продолжали содержать в ваннах в течение нескольких недель, постепенно используя ее для проведения соответствующей серии опытов. Во время адаптации рыб ежедневно кормили живым планктоном, червями или моллюсками. Кормление прекращали за 24 ч до начала эксперимента. Перед опытом рыб помещали в респирометры и выдерживали в условиях проточности в течение 1 ч. Таким образом, условия адаптации были идентичны для всех исследованных видов.

Респирометрами служили замкнутые сосуды, в которых рыбы могли свободно плавать. Объем респирометров и время экспозиции подбирали в каждом случае в зависимости от вида и размера мальков с таким расчетом, чтобы количество кислорода, потребляемое рыбой, составляло не менее 15% и не более 30% первоначального содержания его в воде — 100% воздушного насыщения. Содержание кислорода определяли по макро- и микрометоду Винклера. Температура воды во время опытов не отличалась от заборной и была в пределах 20—25° С.

Общий обмен определяли непосредственно по потреблению кислорода в течение опыта при естественных скоростях плавания рыб. В опытах участвовало одновременно от 4 до 6 особей, при этом каждую рыбу помещали в отдельный респирометр. Респирометры во время экспозиции ставили близко друг к другу для сохранения зрительного контакта между рыбами.

Основной обмен определяли после обездвиживания животных уретановым наркозом с одновременным затемнением респирометров. Дозу уретана подбирали заранее для каждого вида и размера рыб так, чтобы исключить двигательную активность, без нарушения других жизненных функций.

Активный обмен рыб вычисляли по разности между эмпирическими величинами общего и основного обмена.

Полученные данные обработаны статистически.

Для определения подвижности рыб, а следовательно, и доли затрат энергии непосредственно на мышечную работу при измерениях общего обмена вели наблюдения за поведением молоди рыб в респирометрах. Отрезки времени, в течение которых мальки двигались или находились в покое, фиксировали.

Скорости плавания рыб устанавливали методом кино съемки. Перед съемкой молодь помещали в кристаллизатор с невысоким уровнем воды, чтобы исключить движение рыбы в вертикальной плоскости. Кинокамеру устанавливали над кристаллизатором с рыбой, съемку вели в течение 10—15 сек. Время плавания рыб замеряли по секундомеру.

Изображение плывущей рыбы, полученное на киноплёнке, проецировали в натуральную величину на лист бумаги. Применяя покадровое прокручивание пленки, точками отмечали местоположение головы малька на очередном кадре, и таким образом воспроизводили на бумаге путь, пройденный рыбой за время съемки. Длину пути измеряли курвиметром. Зная длину пути и время прохождения его рыбой, вычисляли скорость движения мальков за единицу времени.

На основании полученных результатов проведена сравнительная оценка разных форм энергетического обмена, подвижности и скорости плавания молоди исследованных видов рыб (см. таблицу). Данные по обмену приведены к 20° С.

Скорость плавания, подвижность и скорость

Вид	Кол-во измерений	Температура, °С	Вес, г	Длина, см	Скорость		Числа Рейнольдса	Подвижность (время плавания в % к экспозиции)
					абсолютная, см·сек ⁻¹	относительная, l·сек ⁻¹		
	n	t	w	l	v	$\frac{v}{l}$	Re	
Барабуля	22	24,0	1,05	4,2	9,7	2,3	4,0 · 10 ³	67
Стандартное отклонение			0,232	0,27	0,98			
Угорь	18	21,0	0,42	7,2	6,6	0,9	4,7 · 10 ³	47
Стандартное отклонение			0,114	0,58	1,37			
Кефаль	10	21,0	3,52	5,8	8,4	1,4	4,8 · 10 ³	85
Стандартное отклонение			0,358	0,17	1,33			
Атерина	4	20,5	1,28	5,3	6,6	1,2	3,2 · 10 ³	—
Стандартное отклонение			0,496	0,77	2,35			

В экспериментах выяснилось, что затраты энергии на основной и активный обмен у молоди изученных видов оказались примерно одинаковыми. Так, почти у всех видов мальков затраты энергии на основной обмен составляли около 40%, а на активный — около 60% общего обмена. Между тем средние величины интенсивности обмена у молоди угря примерно в 2—2,5 раза ниже, чем соответствующие величины у барабули и кефали. Это свидетельствует о том, что уровень энергетического обмена у мальков угря ниже, чем у молоди барабули и кефали. Поскольку средний вес мальков угря меньше среднего веса барабули и кефали, разница в уровнях обмена указанных видов молоди фактически будет еще больше, т. к. при уменьшении веса тела интенсивность обмена должна увеличиваться.

Для сравнения мы нанесли точки, полученные на основании экспериментальных данных по потреблению кислорода, на график в логарифмической шкале (см. рисунок). Сплошной линией изображена зависимость стандартного обмена от веса тела рыб, полученная из основного уравнения Винберга [6].

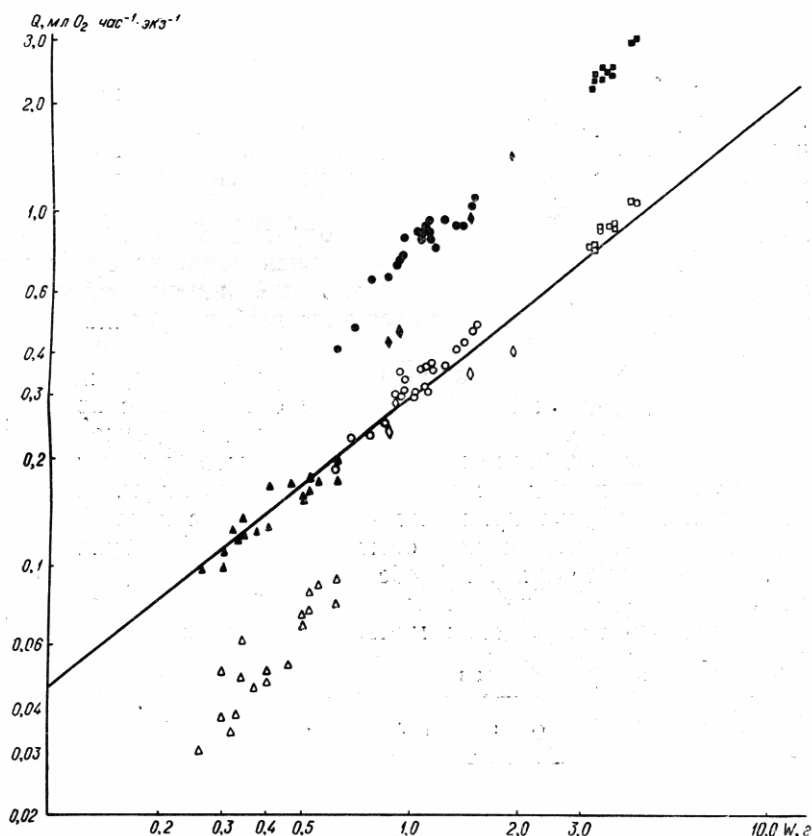
Характерно, что точки, отражающие затраты энергии на основной обмен у молоди барабули и кефали, почти совпадают с прямой Винберга, тогда как расположение точек, отражающих основной обмен мальков угря, оказалось более низким. Для общего обмена расположение точек по отношению к прямой Винберга было иным. Так, величины общего обмена у угря практически совпадали с прямой, в то время как точки, отражающие общий обмен у молоди барабули и кефали, легли значительно выше прямой Винберга.

При сравнении величин активного обмена прежде всего необходимо отметить, что в поведении мальков разных видов наблюдались

обмена у молоди средиземноморских рыб

Общий обмен		Основной обмен			Активный обмен в опытах			Активный обмен теоретический	
$мл O_2 \cdot 3K3^{-1} \cdot ч^{-1}$	$мл O_2 \cdot 2^{-1} \cdot ч^{-1}$	$мл O_2 \cdot 3K3^{-1} \cdot ч^{-1}$	$мл O_2 \cdot 2^{-1} \cdot ч^{-1}$	В % к общему обмену	$мл O_2 \cdot 3K3^{-1} \cdot ч^{-1}$	$мл O_2 \cdot 2^{-1} \cdot ч^{-1}$	В % к общему обмену	$мл O_2 \cdot 3K3^{-1} \cdot ч^{-1}$	$мл O_2 \cdot 2^{-1} \cdot ч^{-1}$
$Q_{об}$	$\frac{Q_{об}}{w}$	$Q_{ос}$	$\frac{Q_{ос}}{w}$		$Q_{ак}$	$\frac{Q_{ак}}{w}$		$Q_{ак}$	$\frac{Q_{ак}}{w}$
0,803	0,764	0,331	0,316	41	0,472	0,447	59	0,704	0,667
0,158	0,065	0,072	0,022		0,103	0,072			
0,143	0,342	0,058	0,136	39	0,086	0,207	61	0,183	0,440
0,029	0,035	0,019	0,021		0,017	0,047			
2,462	0,679	0,885	0,251	37	0,578	0,428	63	1,856	0,504
0,272	0,012	0,097	0,006		0,182	0,014			
0,781	0,581	0,323	0,259	45	0,460	0,322	55		
0,421	0,092	0,071	0,049		0,355	0,139			

довольно существенные различия. Это выражалось как в длительности плавания, так и в скоростях движения во время экспозиции. Мальки барабули отличались наиболее высокой скоростью плавания, которая в относительных единицах равнялась $2,3 \text{ л} \cdot \text{сек}^{-1}$. Скорость плавания



Скорость общего (затусованные значки) и основного (светлые значки) обмена у молоди некоторых видов рыб. (Прямая вычерчена по основному уравнению Винберга).

Условные обозначения: Δ — угорь; $\circ$ — барабуля; $\square$ — кефаль; $\diamond$ — атерина.

молоди кефали была несколько меньше и составляла $1,4 \text{ л} \cdot \text{сек}^{-1}$; у мальков угря наблюдались наиболее низкие скорости движения — $0,9 \text{ л} \cdot \text{сек}^{-1}$. Отсюда следует, что относительная скорость плавания мальков угря примерно в 2,5 раза меньше таковой мальков барабули. Числа Рейнольдса были примерно одного порядка у всех исследованных видов — $4 \cdot 10^3$ (см. таблицу).

В то же время у мальков угря наблюдалась и наименьшая длительность плавания в процессе экспозиции. Так, если молодь кефали двигалась в течение 85% времени экспозиции, то мальки угря большую половину времени находились в неподвижном состоянии и плавали всего в течение 47% этого времени; мальки барабули двигались на протяжении около 67% времени экспозиции.

Таким образом, наблюдения за поведением рыб также свидетельствуют о том, что общий уровень энергетического обмена мальков угря ниже, чем уровень обмена у молоди барабули и кефали*.

* Поскольку мальки атерины довольно значительно отличались друг от друга по весу и с ними проведено только четыре опыта, данные по атерине в обсуждение не включены.

На основании полученных результатов рассчитаны затраты энергии на движение при непрерывном плавании мальков с естественными скоростями, установленными в опытах. Очевидно, что при этом соотношение затрат энергии на основной и активный обмен будет несколько иным, чем найденное в экспериментах, где движение сменялось периодами относительного покоя. Можно предполагать, что при равнозначных весах и скоростях движения рыб это соотношение будет отражать степень зависимости затрат энергии на движение того или иного вида рыб.

Общеизвестно, что угри по своему образу жизни, форме тела и типу движения довольно значительно отличаются от других видов рыб. Возможно, что более низкий уровень энергетического обмена у угрей обусловлен длительным приспособлением к обеспечению далеких миграций и связанной с этим высокой выносливостью к различным условиям окружающей среды.

Что же касается барабули — наблюдаемый относительно высокий уровень энергетического обмена характерен только для молоди рыб, и возможно, что он не будет так ясно выражен у взрослых особей. Вероятно, это связано с тем, что молодь барабули до определенного возраста ведет пелагический образ жизни, с присущей ему довольно высокой активностью. По форме тела молодь в этот период отличается от взрослых рыб; с переходом к донному образу жизни, т. е. при смене одной экологической ниши на другую, форма тела барабули значительно изменяется в гидродинамическом отношении [13].

Молодь кефали, с которой проводили эксперименты, была крупнее молоди других исследованных видов. По форме тела она мало отличалась от взрослых рыб. По показателю формы корпуса Алеев [1] относит весь род *Mugil* к рыбам, занимающим промежуточное положение по гидродинамическим качествам среди подвижных рыб. И хотя у молоди кефали наблюдались более низкие скорости плавания, чем у барабули, доля затрат энергии на активный обмен компенсировалась относительно большей подвижностью.

Таким образом, основываясь на полученных результатах по величинам энергозатрат, подвижности и скоростям плавания у молоди исследованных видов рыб, можно заключить, что общий уровень обмена у мальков угря значительно ниже уровня обмена у молоди барабули и кефали, что, несомненно, связано с экологическими различиями этих видов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алеев Ю. Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. Изд-во АН СССР, М.
2. Алексеева К. Д. 1964. Интенсивность дыхания некоторых морских рыб при активном движении. «Тр. Севастопольск. биол. ст.», 15.
3. Ее же. 1967. Влияние мышечной работы на энергетический обмен у рыб. В сб.: «Обмен веществ и биохим. рыб», изд-во «Наука», М.
4. Ее же. 1972. Затраты энергии на движение у кефалей. В сб.: «Бионика», 6, изд-во «Наукова думка», К.
5. Белокопытин Ю. С. 1969. Уровень основного и стандартного обмена у морских рыб различной подвижности. Автореф. дисс., Л.
6. Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд-во БГУ, Минск.
7. Ивлев В. С. 1959. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена. «Ж. общ. биол.», 22, 2.
8. Его же. 1962. Активный энергетический обмен у мальков балтийского лосося. «Вопр. ихтиол.», 2, 1.
9. Его же. 1964. Интенсивность обмена и скорость движений личинок некоторых черноморских рыб. «Вопр. ихтиол.», 4, 1.

10. Ковалевская Л. А. 1956. Энергетика движущейся рыбы. «Тр. Морск. гидро-физ. ин-та», 7, М.
11. Матюхин В. А., Столбов А. Я., Аликин Ю. С. 1969. Газообмен у рыб при мышечной нагрузке. «Рефер. научн. сообщ. 4 конф. физиол. Ср. Азии и Казахст.», Новосибирск.
12. Матюхин В. А., Хаскин В. В., Столбов А. Я. 1970. Установка для комплексного изучения энергетики и физиологии плавания рыб. «Вопр. ихтиол.», 10, 5.
13. Салехова Л. П. 1960. Возрастные изменения морфологии некоторых придонных и придонно-пелагических рыб и их функциональное значение. «Тр. Севастопольск. биол. ст.», 10.
14. Шулейкин В. В. 1965. Энергетика морских животных. ДАН СССР, 163, 3.
15. Егоров. 1966. Энергетика и скорости миграции рыб, дельфинов, китов. Тр. ВНИРО, 60, М.
16. Brett J. R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 21, 5.
17. Brett J. R. 1965. The swimming energetics of salmon. «Sci. Americ.», 213, 2.
18. Brett J. R. 1967. Swimming performance of sockeye salmon in relation to fatigue time and temperature. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 24, 8.
19. Fry F. E. J. 1947. Effects of the environment on animal activity. «Univ. Toronto Stud.», biol. seria, 55.
20. Fry F. E. J. 1957. The aquatic respiration of fish. In M. E. Brown (ed.) «The physiology of fishes». 1. Metabolism. «Acad. Press.», New—York.
21. Fry F. E. J., Hart J. S. 1948. The relation of temperature to oxygen consumption in goldfish. «Biol. Bull.», 94, 1.
22. Job S. V. 1955. The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*. «Univ. Toronto, Stud.», biol. seria, 61.

Поступила 21. VI 1971 г.

THE RATE OF METABOLISM IN SOME MEDITERRANEAN YOUNG FISH SPECIES

K. D. ALEKSEYEVA

(Institute of the Southern Seas Biology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Sevastopol)

Summary

The paper deals with different forms of metabolism (general, essential, active), with general mobility and swimming speed of young *Mullus barbatus* L., *Anguilla anguilla* L., *Mugil capito* Cuv. and *Atherina bonapartei* Boul. Energy expenditure for swimming under conditions, similar to natural, have been determined without the aid of special installation.

The expenditure ratio for essential and active metabolism to the general energy outflow occurred to be nearly equal in all young species investigated (40 and 60 per cents respectively).

Average values of the metabolism intensity in young *A. anguilla* are 2 to 2.5 times lower than in *M. barbatus* and *M. capito*.