

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



10

1982

8. Marshall S. M., Orr A. P. The biology of a Marine Copepod. — New York: Springer Verlag, 1972. — 195 p.
9. Strickler S. R. Observation of swimming performances of coplanctonic Copepods. — Limnol. and Oceanogr., 1977, 2, N 1, p. 165—170.

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

Поступила в редколлегия 23.01.81

B. V. KURBATOV, L. S. SVETLICHNY

**KINEMATICS AND
HYDRODYNAMICAL RESISTANCE
OF CALANUS
HELGOLANDICUS (CLAUS)
THORACIC LIMBS**

Summary

Biomechanics of swimming limbs is described for *Calanus helgolandicus*. Five pairs of its thoracic limbs represent an integrated kinematic chain of the locomotory apparatus possessing two stable positions depending on the relative position of the thoracic segments.

Hydrodynamic resistance of the *C. helgolandicus* swimming limb is studied by means of its enlarged model in a special hydrodynamic trough. It is revealed that resistance of the limb is dependent on its position in the flow, profile, relative position of segments and availability of hairs.

УДК 594.58:591.1(261)

Ю. С. БЕЛОКОПЫТИН

**ИЗУЧЕНИЕ СКОРОСТИ ПОТРЕБЛЕНИЯ КИСЛОРОДА
У КАЛЬМАРОВ ТРОПИЧЕСКОЙ ЗОНЫ
АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА**

Работа выполнена в 36-м рейсе НИС «Михаил Ломоносов» в сентябре — октябре 1978 г. Исследовали энергетический обмен моллюсков по интенсивности потребления кислорода в зависимости от размеров тела.

Многосуточное содержание кальмаров в стационарных условиях (на берегу — в хорошо оборудованных бассейнах) не вызывает особых затруднений [11]. Пелагические океанические кальмары выживают хуже, по известным нам работам содержание кальмаров более 20 ч в судовых аквариумах пока не удавалось [8, 9]. Исследований по скорости потребления кислорода различными видами кальмаров тоже немного [1, 2].

Материал и методы. Объектом исследований служили три вида кальмаров [6]:

1. *Крылорукий кальмар* (*Sthenoteuthis pteropus* St.). Распространен в тропической части Атлантического океана. Обитает в водах с температурой 17—30° С, главным образом выше 19—20°. Максимальные размеры мантии 60—65 см. Один из массовых видов эпипелагических районов Атлантики. Быстрые и активные пловцы. Днем держатся на глубинах до 1500 м и ниже, ночью поднимаются к поверхности.

2. *Кальмар Бартрама* (*Ommastrephes bartrami* Les.). Океанический нектонный вид, населяющий умеренные и субтропические воды обоих полушарий Мирового океана. Верхний предел температуры обитания 22—23°. Максимальный размер мантии 80—90 см. Кальмары этих видов двигаются при помощи мантийно-вороночного аппарата.

3. *Кальмар Ромб* (*Thysanoteuthes rhombus* Tr.). Океанический вид, живет в тропических и, в меньшей мере, субтропических водах

Мирового океана. Обитает в приповерхностных слоях, ночью поднимается к поверхности. Днем кальмары держатся на глубине 40—50 м. Плавают небольшими стайками, чаще парами. Двигаются в основном с помощью плавников, реже — гидрореактивной тягой. Размер мантии до 80 см.

Кальмары вылавливались на ночных световых станциях на специальный крючок — джиггер и накидной сеткой. После вылова они немедленно переносились в пластмассовые садки с закругленными стенками объемом около 40 л и содержались там до опыта при постоянном протоке воды. Садки закрывались крышками, и кальмары большую часть времени спокойно держались у дна.

Тех животных, которые выживали в течение 0,5—1,5 ч и чувствовали себя нормально, т. е. у них сохранялись основные физиологические реакции (тактильные, световые и т. д.), пересаживали в респирометры для опытов по дыханию. Часть опытов по газообмену поставлена без предварительного выдерживания. Эксперименты проведены в стеклянных баллонах (емкостью 10,3 л) и полиэтиленовых баках (емкостью 57 л) по общепринятой методике замкнутых сосудов при экспозиции 15—60 мин. Опыты ставили на одиночных экземплярах. Содержание растворенного в воде кислорода определяли по Винклеру. Энергетический обмен рассчитывали по разности содержания кислорода в начале и конце опыта. Температура воды 27°C. Масса кальмаров 28,5—870 г. Все опыты проведены в ночное время¹.

Величины потребления кислорода выражены в мл·ч⁻¹·экз⁻¹. Все результаты обработаны статистически. Коэффициенты уравнений и другие показатели вычислены методом наименьших квадратов.

Результаты и их обсуждение. Поскольку в данной работе опыты по дыханию кальмаров ставили одновременно с изучением их выживаемости в неволе, изложение и обсуждение экспериментальных данных по этим двум разделам приведены вместе.

В таблице представлены данные о выдерживании кальмаров в аквариумах и респирометрах и потреблении ими кислорода. Если опыт по дыханию проходил успешно, то его повторяли после смены воды в течение 20—30 мин. Многие моллюски участвовали в опыте по 2—3 раза, а два кальмара — 4 и 8 раз. Суммарное время предварительного содержания животных и опытов по дыханию составляло время выживания. Как видно из таблицы, крылорукий кальмар в опыте 18 прожил 10,5 ч, кальмар Бартрама — 9.

Эксперименты показали, что кальмары хорошо переносят дефицит кислорода. Кислородный порог у них оказался очень низким — до 1 мл O₂ на 1 л воды. Многие выдерживали снижение кислорода до 1,5—2 мл/л (30—40% первоначального его содержания) и сохраняли все реакции. Некоторые моллюски, в большинстве самцы, погибали при хорошем протоке воды в течение нескольких минут после вылова. Молодь кальмаров размером до 10—11 см также плохо выживала в неволе и, за редким исключением, погибала через 5—10 мин.

На первый взгляд, низкий кислородный порог у кальмаров — подвижных быстроходных хищников с высоким уровнем обмена — может вызвать удивление. Но не исключено, что такая выносливость вызвана некоторыми особенностями их экологии.

О поведении кальмаров в дневное время известно мало. Если предположить, что днем они собираются большими стаями и зависают неподвижно в толще воды (как это наблюдается у многих отдыхающих рыб [7, 10]), на глубине многих сотен метров в сумеречной зоне, то

¹ Отлов кальмаров и биологический анализ с определением пола, стадии зрелости, массы и длины проводили Г. В. Зуев и В. Н. Никольский.

Время выдерживания и скорость потребления кислорода кальмарами

Опыт	Масса, г	Длина мантии, см	Пол, стадия зрелости	Объем сосуда, л	Время выдерживания		Потребление O_2 , мл·ч ⁻¹		Остаток O_2 после опыта и % начального содержания	Состояние кальмаров
					предварительное (ванна/респирометр), ч и мин	в опыте, мин	на организм	на 1 г массы		

Крылорукий кальмар

1	28,5	9,5	—	I	10,3	1 ч 0/20	63	10,1	0,351	4,0—78	++
2	28,5	9,5	—	I	10,3	1 ч 0/20	60	6,8	0,240	3,9—96	—
3	37,0	11,0	—	I	10,3	50/	50	29,8	0,805	2,6—52	++
4	37,0	11,0	—	I	10,3	50/2ч 30	63	19,3	0,521	3,0—60	++
5	38,0	10,7	—	I	57,0	/1ч 00	100	36,2	0,951	3,7—78	++
6	51,0	12,0	—	II	10,3	30/	50	40,6	0,796	1,8—35	++
7	70,0	14,0	—	II	10,3	5/10	30	51,9	0,741	1,5—37	+
8	84,0	14,0	—	I	57,0	30/40	60	64,4	0,767	3,4—74	++
9	84,0	14,0	+	—	57,0	30/2ч 40	47	76,4	0,910	3,7—77	+++
10	102	15,0	+	IV	10,3	30/	30	75,0	0,735	1,4—28	+
11	125	15,0	+	—	10,3	1 ч 0/10	17	93,1	0,745	1,0—26	++
12	125	15,5	—	—	57,0	/35	60	104,9	0,840	3,0—60	++
13	140	16,0	—	V	57,0	50/15	46	79,8	0,570	3,5—75	++
14	170	17,0	—	I	57,0	/35	60	136,2	0,801	2,0—45	++
15	188	17,5	+	—	57,0	1 ч 30/	50	178,4	0,949	2,4—47	++
16	188	17,5	—	I	57,0	1 ч 30/65	47	136,8	0,728	3,1—61	++
17	188	17,5	+	—	57,0	1 ч 30/3 ч 20	60	108,3	0,576	2,1—50	++
18	188	17,5	+	—	57,0	1 ч 30/9 ч 00	52	70,7	0,376	2,9—70	++
19	195	18,0	+	—	57,0	2 ч 40/	46	36,5	0,187	4,0—89	—
20	215	18,5	—	I	57,0	10/40	55	147,1	0,684	2,1—46	+
21	240	18,5	+	—	57,0	Б/в	46	214,9	0,895	2,2—43	++
22	240	18,5	+	—	57,0	/1 ч 15	60	163,0	0,679	2,1—41	++
23	270	19,2	—	—	57,0	20/30	55	131,1	0,485	2,3—51	+
24	285	21,0	—	V	57,0	1 ч 0/15	48	248,0	0,870	1,9—36	+++
25	295	21,0	+	—	57,0	30/40	50	171,6	0,582	1,6—38	+
26	300	21,0	+	—	57,0	15/30	40	197,8	0,600	2,6—52	++
27	330	20,5	+	—	10,3	1 ч 0/	22	120,0	0,364	0,9—18	+
28	345	21,0	+	—	57,0	30/	50	186,4	0,540	1,6—37	++
29	415	25,0	—	V	57,0	15/30	40	223,4	0,538	1,5—36	++
30	425	24,0	—	—	10,3	Б/в	15	71,1	0,167	0,9—34	—
31	430	22,5	+	—	10,3	33/	15	174,9	0,407	0,8—17	+
32	460	24,0	+	—	57,0	30/	60	181,3	0,394	1,6—33	+++
33	505	25,0	—	V	10,3	1 ч 0/	20	133,1	0,263	0,9—16	—
34	560	25,5	+	—	57,0	Б/в	25	396,7	0,708	2,2—43	++
35	600	25,5	—	V	10,3	40/	14	193,2	0,322	0,7—14	+
36	870	28,5	—	V	57,0	1 ч 0/	40	354,0	0,407	1,4—26	++
37	870	28,5	+	—	57,0	1 ч 0/2ч 20	37	377,9	0,434	1,7—29	++

Кальмар Ромб

38	265	19,0	—	—	57,0	1 ч 0/30	54	144,8	0,546	2,2—48	++
39	265	19,0	—	—	57,0	1 ч 0/2 ч 0	49	143,1	0,540	2,8—57	++
40	265	19,0	—	—	57,0	1 ч 0/3 ч 30	26	141,4	0,533	3,7—77	++

Кальмар Бартрама

41	540	—	+	—	I	57,0	2 ч 0/	25	316,9	0,587	3,1—57	++
42	540	—	+	—	I	57,0	2 ч 0/50	22	303,8	0,563	3,5—64	++
43	540	—	+	—	I	57,0	2 ч 0/1 ч 30	20	269,7	0,499	3,6—69	++
44	540	—	+	—	I	57,0	2 ч 0/2 ч 20	21	292,4	0,542	3,5—66	++
45	540	—	+	—	I	57,0	2 ч 0/3ч 20	32	249,7	0,462	2,9—55	++
46	540	—	+	—	I	57,0	2 ч 0/4ч 40	25	271,9	0,504	3,3—62	++
47	540	—	+	—	I	57,0	2 ч 0/6ч 00	32	275,3	0,510	2,7—50	++
48	540	—	+	—	I	57,0	2 ч 0/7ч 00	40	247,4	0,458	2,3—44	++

Примечание. Состояние отличное: очень бодрый, все реакции в норме (+++); состояние хорошее: реакции ослаблены, менее подвижен, чем предыдущий (++); живой, но несколько вялый в движении (+); во время опыта летальный исход (—); помещен в опыт по дыханию без предварительного выдерживания (б/в).

в таком случае приспособленность к низкому содержанию кислорода является просто необходимостью.

При многочасовом содержании в аквариуме потребление кислорода у кальмаров неуклонно снижается при достаточном его количестве в воде (рис. 1). В некоторых случаях при повторных опытах наблюдалось увеличение газообмена (см. таблицу, опыты 9 и 37).

Ч. М. Нигматуллин [8] предлагает выделить четыре стадии состояния кальмаров при содержании их в аквариуме: адаптация, активный

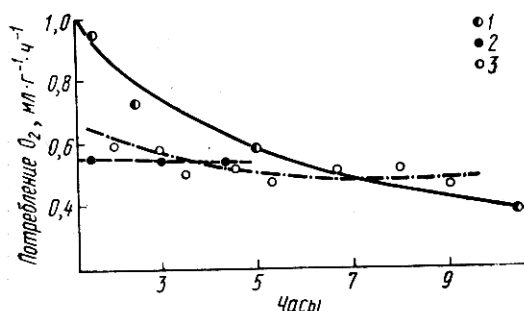


Рис. 1. Соотношение интенсивности потребления кислорода и времени выдерживания кальмаров перед опытом.

Виды кальмаров: 1 — крылорукий, 2 — Ромб, 3 — Бартрама.

период, снижение активности и предсмертный период. В этой классификации нет четких разграничений стадий. Переход между ними незаметен и по интенсивности дыхания, которое монотонно падает. Пожалуй, четко можно выделить только стадию адаптации (по Нигматуллину), которая на самом деле является стадией возбуждения и длится несколько минут и больше (в зависимости от индивидуальных особенностей моллюсков).

Именно поэтому в наших опытах кальмары, посаженные

в респирометр без предварительной выдержки, показали потребление кислорода выше среднего уровня (см. таблицу, опыты 3, 5, 15, 34 и др.). Следующий активный период и есть стадия адаптации, длящаяся от 1 до 6 ч или больше, как у кальмара Бартрама (см. рис. 1). Далее наступает период снижения активности. Таким образом, с учетом интенсивности дыхания в состоянии кальмаров в садке можно выделить три стадии: возбуждение (повышенная активность, высокий уровень обмена), адаптация (нормализация всех реакций) и пониженная активность (по существу является началом угасания жизненных функций).

Наши опыты показали, что потребление кислорода кальмарами в стадии адаптации находится в степенной зависимости от размеров тела и описывается общеизвестным уравнением $Q = aW^{\kappa}$, где Q — потребление O_2 , мл·ч⁻¹; W — масса животного, г; a и κ — коэффициенты. Достаточная разница в массе исследуемых кальмаров (в 30 раз) позволила рассчитать коэффициенты уравнения: $Q = 0,940 W^{0,92}$. Связь между дыханием и массой тела достаточно тесная ($r = 0,97$). Для расчета использованы все данные, вошедшие в таблицу, за исключением данных о кальмарах, погибших и ослабленных в конце опыта. В опытах с последними содержание в воде кислорода падало ниже 1 мл/л (рис. 2, 7). Не вошли в расчет и данные, полученные на кальмаре Бартрама, потому что эксперименты с ним проведены при температуре 22,5°.

Многие точки, нанесенные на график (рис. 2), являют собой результаты нескольких измерений на одном экземпляре. Особый интерес представляют данные о кальмарах массой 125 г. Это средний результат по двум разным моллюскам (см. таблицу, опыты 11 и 12). Они выдерживались разное время в двух различных по объему сосудах и показали очень близкие значения количества потребленного кислорода. Это подтверждает верность выбранной методики и достоверность полученных данных.

Из уравнения видно, что стандартный обмен у крылоруких кальмаров довольно высок: коэффициент $a = 0,94 \pm 0,10$. Для массовых ви-

дов морских рыб a в среднем равен 0,3—0,4 [5]. У наиболее подвижных видов a доходит до 0,6 [4]. Нужно, однако, учитывать, что все измерения проведены при высокой температуре (28°), в то время как для рыб эти коэффициенты рассчитаны при 20°.

Сопоставление наших данных с результатами, полученными Н. Я. Липской и представленными в работе Г. И. Аболмасовой [1] на тихоокеанским кальмаре *Sthenoteuthis oulaniensis* при той же температуре, показывает, что они довольно близки.

Уравнение параболы для этого кальмара имеет вид $Q = W^{0,96}$. Нами представляется, что эти данные несколько завышены, как и данные Г. И. Аболмасовой [1], полученные на средиземноморских кальмарах двух видов при 18—19°: *Onychoteuthis banksii* и *Todorodes sagittatus*. Общее уравнение для этих кальмаров $Q = 1,09 W^{0,84}$. Если для приближенного сравнения привести наши данные и данные Н. Я. Липской по «нормальной кривой Крюга» [5] к 20°, то коэффициенты a примут значения соответственно 0,508 и 0,635, что вполне сопоставимо с уровнем обмена быстроходных рыб. На наш взгляд, завышены также величины, полученные в работе Г. Е. Шульмана и Ч. М. Нигматуллина [9]. Авторы пытались оценить интенсивность энергетического обмена кальмара *Sthenoteuthis oulaniensis* на основании данных об изменении массы печени при голодании. При пересчете на калории кальмары средней массой 100 г расходовали 4,39 кал·г⁻¹·ч⁻¹, в наших опытах — 3,18 кал·г⁻¹·ч⁻¹ (при одинаковой температуре 27—28°).

Неравнозначность полученных данных может быть объяснена различными условиями эксперимента, недостаточной адаптацией подопытных животных и эколого-физиологическими различиями исследованных видов.

Потребление кислорода у кальмара Бартрама (масса 540 г, температура 22,5°) составило 278,4 мл/ч (рис. 2, 5), т. е. примерно такое же, как у крылорукого кальмара при 28°. У кальмара Бартрама 22,5° С является верхней предельной температурой обитания, и этим можно объяснить такой высокий результат, полученный в эксперименте.

Показатели энергетического обмена кальмара Ромб не отличаются от таковых крылорукого кальмара, хотя первый в эксперименте ведет себя спокойнее. Достоверных различий в обмене у самцов и самок крылорукого кальмара не обнаружено, однако у самцов кислородный порог выше.

Высокий показатель степени ($k = 0,92 \pm 0,05$) свидетельствует о слабой зависимости энергетического обмена от массы тела. Подобные величины k отмечены у малоподвижных рыб типа скорпены [3]. К сожалению, мы еще мало знаем биологию океанских кальмаров и, особенно, их дневной образ жизни, чтобы делать по этому поводу какие-либо выводы.

В первую очередь следует расширить эколого-физиологические эксперименты с кальмарами разных видов, для чего необходима мето-

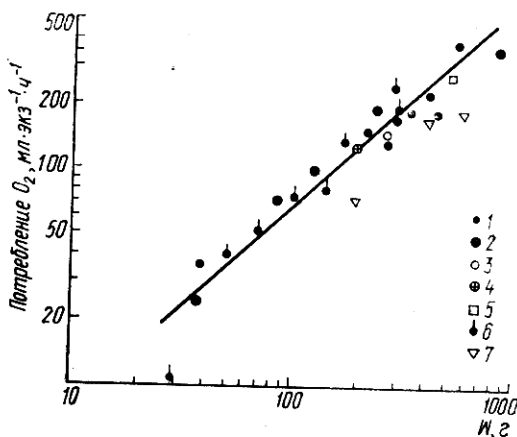


Рис. 2. Потребление кислорода у кальмаров в зависимости от массы тела (шкалы логарифмические).

Виды кальмаров: 1 — крылорукий (1 опыт); 2 — крылорукий (2 опыта); 3 — Ромб (3 опыта); 4 — крылорукий (4 опыта); 5 — Бартрам (8 опытов); $t = 22,5^\circ$; 6 — самцы крылорукого; 7 — величины, не использованные для расчета уравнения.

дика многосуточного содержания кальмаров в аквариумных условиях с обязательным кормлением.

Выводы. 1. Продолжительность выживания кальмаров зависит прежде всего от их физиологического состояния. Моллюски выдерживают большой дефицит кислорода и имеют низкий кислородный порог — до 1 мл/л. При содержании в садках с проточной водой кальмары живут до 11 ч.

2. В поведении и состоянии кальмаров при содержании их в аквариальных условиях можно выделить три стадии: возбуждение, адаптация и пониженная активность.

3. Потребление кислорода крылоруком кальмаром при 28°C (стандартный обмен) находится в степенной зависимости от массы тела и описывается уравнением $Q=0,940 W^{0,92}$, что согласуется с данными о кальмарах других видов. Это величины одного порядка и сопоставимы с уровнем стандартного обмена быстроходных морских рыб.

1. Аболмасова Г. И. Скорость обмена у некоторых видов беспозвоночных из Средиземного моря. — Биология моря, 1978, вып. 46, с. 25—29.
2. Алексеева К. Д., Перешивайло В. Ф. Уровни стандартного обмена у некоторых морских животных. — В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном море в 1971 г. Киев: Наук. думка, 1973, с. 16—25.
3. Белокопытин Ю. С. Уровень основного обмена у некоторых морских рыб. — Вопр. ихтиологии, 1968, 8, вып. 2, с. 382—385.
4. Белокопытин Ю. С. Исследования основного обмена у черноморских рыб. — В кн.: Энергетический обмен водных животных. М.: Наука, 1973, с. 117—128.
5. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. — Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1956. — 253 с.
6. Зуев Г. В., Несис К. Н. Кальмары (биология и промысел). — М.: Пищ. пром-сть, 1971. — 360 с.
7. Зуссер С. Г. Суточный ритм поведения рыб. — В кн.: Изучение поведения рыб в связи с совершенствованием орудий лова. М.: Наука, 1977, с. 52—59.
8. Нигматуллин Ч. М. Опыты по содержанию кальмаров. — В кн.: Отчет III рейса НИС «Профессор Водяницкий», 1977. Фонд науч. арх. ИнБИОМ, № 638, с. 39—41.
9. Шульман Г. Е., Нигматуллин Ч. М. Изменение индексов печени у кальмара *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson) из тропической зоны Индийского океана в экспериментальных условиях. — Экология моря, 1981, вып. 5, с. 95—103.
10. Luckhurst B. E., Luckhurst K. Nocturnal observations of coral reef fishes along depth gradients. — Can. J. Zool., 1978, 56, N 2, p. 155—158.
11. O'Dor R. K., Durward R. D., Balch N. Maintenance and maturation of couid (*Illex illecebrosus*) in a 15 meter circular pool. — Biol. Bull, 1977, 153, N 2, p. 322—335.

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

Поступила в редколлегию 09.09.80

Уч. С. БЕЛОКОПЫТИН

STUDIES OF OXYGEN UPTAKE RATE IN SQUIDS FROM THE ATLANTIC TROPICAL ZONE

Summary

It is shown that the life time of squids in special fish-ponds depends on their physiological state. Cephalopoda can endure large oxygen deficiency (to 20% of the initial saturation) and have a low oxygen threshold (to 1 ml·l⁻¹ of water). Oxygen uptake in the species of concern is in exponential dependence on the body mass and is expressed by the equation $Q=0.940 W^{0.92}$. This is a one-order value and, though a little higher, it is comparable with the standard metabolism level in fast marine fishes.