

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



27
—
1987

Г. И. АБОЛМАСОВА, Ю. С. БЕЛОКОПЫТИН

ИЗУЧЕНИЕ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА У ЭПИПЕЛАГИЧЕСКОГО КАЛЬМАРА *STHENOTEUTHIS PTEROPUS* ST. ПРИ РАЗНЫХ СКОРОСТЯХ ПЛАВАНИЯ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Одним из важнейших физиологических показателей, применяемых для количественной оценки скоростей биологического продуцирования, является скорость энергетического обмена, позволяющая определить пищевые потребности животных, оценить их роль в общих процессах превращения вещества и энергии в экосистеме.

В последнее время такого рода исследования стали интенсивно проводиться на кальмарах, но они касаются главным образом некто-бентосных видов рода *Illex* и *Loligo* [8—12, 14], обитающих на шельфе северо-западной части Атлантического океана при невысоких температурах.

В отделе физиологии животных Института биологии южных морей АН УССР начаты исследования метаболизма двух наиболее массовых видов эпипелагических кальмаров рода *Sthenoteuthis*, обитающих в тропической зоне Атлантики (*St. pteropus*) и Индо-Пацифике (*St. oualaniensis*). Эти виды относятся к перспективным промысловым объектам. Они обитают при крайних температурах (28—30°C) в пределах биокинетической зоны, легко поддаются стрессу, что в значительной степени затрудняет их содержание.

До сих пор исследования общего энергетического обмена мы проводили при естественной подвижности кальмаров в кольцевом респирометре [1, 2, 7]. Как оказалось, уровень обмена у них очень высок. Цель данной работы — изучение общего и активного обмена *St. pteropus* при разных скоростях плавания. Эти исследования представляют большой интерес, поскольку кальмары быстроплавающие и маневренные животные, обладающие высокой функциональной активностью.

Материал и методика. Опыты проводили в 18 рейсе НИС «Профессор Водяницкий» в 1984—85 гг. в экваториальной части Атлантического океана. Кальмаров вылавливали на ночных световых станциях сачком¹. После вылова их по одному помещали в садки ограниченного объема, но с хорошим протоком воды. Садки закрывали крышками, и животных выдерживали там от 30 до 60 мин. Масса кальмаров колебалась от 17 до 306 г. Температура воды в опыте составляла 28°C.

Энергетику плавания кальмаров изучали в гидродинамическом респирометре, сконструированном в отделе физиологии ИнБЮМ. Это прибор типа трубы Ковалевской, где движение потока воды создается с помощью гребного винта. Вся труба, кроме рабочей камеры, выполнена из винипласта и имеет форму эллипсоидного тора с внутренним диаметром 12 см. Рабочая камера, длиной 60 см, выполнена из оргстекла. Камера ограничена с одной стороны стабилизирующей решеткой для выпрямления потока воды, с другой — ограничительной сеткой. Оба эти приспособления не позволяют животному уйти из рабочей камеры. Объем всего респирометра составляет 30 л. Скорость потока воды регулируется в пределах 0,1—1,0 м/с изменением оборотов гребного винта от электродвигателя постоянного тока.

Измерения скорости потребления кислорода проводили после предварительного выдерживания кальмаров в рабочей камере в течение 10—20 мин в условиях проточной воды. Опыты ставили на одиночных

¹ Отлов кальмаров проводил В. Н. Тюпа, за что авторы выражают ему благодарность.

Таблица 1. Траты энергии у кальмара при плавании (активный обмен)

Средняя масса, г	Средняя длина, см	Количество исследованных экземпляров	Потребление O_2 при основном обмене мл·экз. ⁻¹ ·ч ⁻¹	Потребление O_2 при плавании с различными скоростями (см/с) в мл·экз. ⁻¹ ·ч ⁻¹			
				10	15	20	25
23,4	11,0	5	16,4	8,4	13,7	20,9	—
54,6	13,0	3	36,5	11,7	16,0	26,4	—
103,4	16,5	9	71,7	22,1	28,4	57,9	60,6
148,5	18,5	13	87,7	18,9	46,8	58,6	76,1
194,8	20,0	11	103,4	28,7	62,2	89,4	99,3
242,7	22,0	4	118,8	45,0	91,2	149,0	158,4
299,3	24,5	3	162,7	64,1	92,5	174,3	194,3

кальмарах в положении хвостом вперед, в замкнутой системе, в темное время суток. Содержание растворенного в воде кислорода определяли полярографически, с помощью платиново-серебряного электрода по кислородомеру КЛ-115 (контролируемого по методу Винклера) при ступенчатом увеличении скорости плавания в пределах 10—25 см/с при дозированных нагрузках в течение 5—10 мин для каждой скорости.

Величину активного обмена вычисляли по разности между общим обменом при данной скорости и основным, который рассчитывали экстраполяцией экспериментальных данных до нулевой скорости. Всего поставлено 164 опыта (1050 определений) на 48 кальмарах разной массы. Величины потребления кислорода выражены в мл O_2 ·экз.⁻¹·ч⁻¹. Все результаты обработаны статистически. Коэффициенты уравнений и другие показатели вычислены методом наименьших квадратов.

Результаты. Кальмары используют реактивный (водоветный) способ движения и плавают, в основном, хвостом вперед. Бросаясь на добычу, они плывут головой вперед, не разворачиваясь для изменения направления движения. Эта особенность плавания кальмаров создает некоторые трудности при изучении энергетики активного обмена в гидродинамической трубе. Посаженный в трубу кальмар не плывет с постоянной скоростью против потока, как рыба, а совершает периодические броски из одного конца рабочей камеры в другой (от 1 до 4 бросков в мин). В наших опытах кальмары практически не реагировали на скорость потока до 10 см/с и при этой скорости совершали наибольшее количество бросков. При скорости 15 см/с и выше кальмары плыли более равномерно и броски совершали реже.

Все исследованные кальмары распределены на 7 размерных групп (от 3 до 13 экз. в каждой) и результаты представлены в табл. 1. В полудулогарифмической системе координат зависимость энергетического обмена от скорости плавания во всем диапазоне скоростей выражена прямой линией [3]. Она описывается показательным уравнением $Q_w = qb^v$, где Q_w — количество потребленного кислорода в мл·экз.⁻¹·ч⁻¹; v — скорость плавания в см/с; q и b — коэффициенты. При $v=0$ величина $b^v=1$ и, следовательно, $Q_w=q$ и коэффициент q представляет собой затраты энергии на обмен покоя, т. е. основной обмен. На графике эта величина получается при пересечении прямой с осью ординат (рис. 1). Коэффициенты q и b вычисляются методом наименьших квадратов по уравнениям [4].

На рис. 1 показана зависимость общих энергетических трат кальмаров от скорости плавания. Как видно, здесь проявляется четкая зависимость не только от скорости, но и от массы тела. Принятая нами система обработки данных позволила рассчитать затраты энергии отдельно на основной, активный и общий обмен при разной скорости плавания.

Для кальмаров каждой размерной группы были рассчитаны уравнения общего обмена (табл. 2). По этим уравнениям можно рассчитать

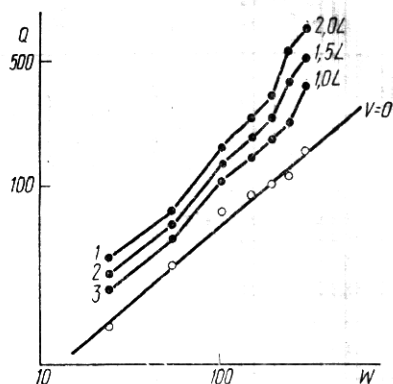
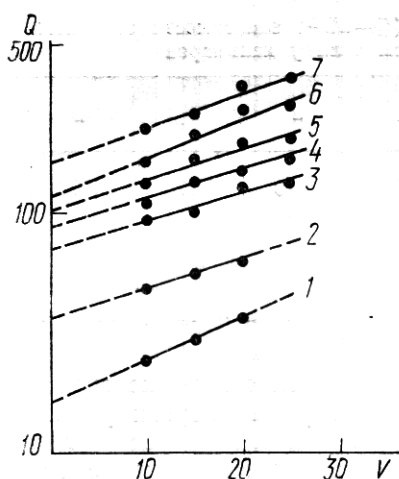


Рис. 1. Зависимость общего энергетического обмена у кальмаров от скорости плавания. Шкалы полулогарифмические. Скорость плавания v в см/с; потребление (Q) в O_2 , мл·экз. $^{-1}$ ·ч $^{-1}$:

1 — масса 23,4 г; 2 — 54,6; 3 — 103,4; 4 — 148,5; 5 — 194,8; 6 — 242,7; 7 — 299,3 г

Рис. 2. Зависимость общего энергетического обмена у кальмаров от массы тела и относительной скорости плавания. Масса животного (W) в г, потребление (Q) O_2 мл·экз. $^{-1}$ ·ч $^{-1}$

траты энергии при скоростях выше тех, при которых мы работали (критических или бросковых). По уравнению общего обмена $Q_w = qb^v$ получаем величины основного обмена в виде коэффициента q . Имея достаточный размерный диапазон, мы рассчитали уравнение основного обмена кальмаров $Q = aW^h$, которое в численном выражении имеет вид $Q = 1,129 \cdot W^{0,87}$ (табл. 3, рис. 2). Коэффициенты уравнения достаточно хорошо совпадают с полученными ранее [1, 5].

По уравнению $Q_w = qb^v$ для исследуемого размерного диапазона были рассчитаны затраты энергии при относительной скорости плавания тела в секундах — L/c^1 (табл. 3). Коэффициент a оказался ниже, чем при основном обмене, а коэффициент h значительно увеличился, что связано с более быстрым ростом трат энергии на дыхание у животных крупных размеров при увеличении скорости плавания, чем у мелких. При несколько необычном виде этих уравнений, выражающих не уровень обмена покоя, а уровень обмена при активном плавании,

Таблица 2. Параметры уравнений ($Q_w = qb^v$) зависимости общего обмена от скорости плавания кальмаров

W, г	Диапазон скорости см/с	n	S_y	S_x	r	q	S_q	b	S_b
23,4	10—20	5	0,089	5,00	0,665	16,43	0,066	1,042	0,005
54,6	10—20	3	0,060	5,00	0,656	36,46	0,044	0,027	0,005
103,4	10—25	9	0,076	6,45	0,710	71,72	0,054	1,026	0,004
148,5	10—25	13	0,079	6,45	0,731	87,72	0,054	1,028	0,004
194,8	10—25	11	0,083	6,45	0,723	103,41	0,058	1,029	0,004
242,7	10—25	4	0,106	6,45	0,721	118,80	0,074	1,037	0,006
299,3	10—25	3	0,094	6,45	0,729	162,74	0,065	1,033	0,005

Примечание. n — количество исследованных экземпляров, $y = \lg Q$, Q — обмен, мл O_2 ·экз. $^{-1}$ ·ч $^{-1}$, $x = v$, v — скорость плавания, см/с, r — коэффициент корреляции, q — коэффициент, $q = Q$ при $v = 0$, b — коэффициент размерности, S — стандартное отклонение.

¹ Длину тела кальмаров измеряли вместе с головой, в отличие от общепринятой — длины мантии. Мы считаем, что для энергетических и гидродинамических расчетов такое измерение более правильно.

Таблица 3. Параметры уравнений ($Q=aW^k$) зависимости основного и общего обмена от массы тела у кальмаров

Обмен	Скорость плавания, L/c	S_y	S_x	r	a	S_a	k	S_k
Основной Общий		0,342	0,393	0,853	1,129	0,178	0,866	0,171
	1,0	0,402	0,393	0,853	0,960	0,210	1,017	0,201
	1,5	0,434	0,393	0,850	0,890	0,121	1,092	0,220
	2,0	0,467	0,393	0,844	0,820	0,250	1,168	0,241

Примечание. $x=lgW$. W — масса одного экземпляра, a — коэффициент, $a=Q$ при $W=1$, k — коэффициент; $n=48$. Остальное, как в табл. 2.

они вполне пригодны для различных энергетических расчетов и сопоставлений. Из уравнений следует, что затраты энергии у кальмаров всех размерных групп при скорости 1,5 и 2 L/c возрастают соответственно в 1,4—2,2; 1,7—3,3 и 2,0—4,9 раза по сравнению с основным обменом (рис. 2).

Обсуждение. В результате проведенных исследований полученные данные позволяют составить более или менее верное представление об особенностях энергетического обмена при плавании кальмаров с различными скоростями. Эти данные можно сопоставить с результатами, полученными на других видах кальмаров: *Illex illecebrosus* [8], которых помещали в обычный респирометр, при этом активность плавания выражали в процентах, и *Loligo opalescens* [14], у которого измеряли обмен при разных скоростях плавания в туннельном респирометре Бретта. Величины обмена получены при 14°C (*L. opalescens*) и 15°C (*I. illecebrosus*) и выражены в мл $O_2 \cdot kg^{-1} \cdot ч^{-1}$. К сожалению, авторы не приводят уравнений, что не позволяет рассчитать обмен на грамм массы и мы вынуждены были для сопоставления выразить интенсивность обмена *St. pteropus* в тех же единицах. Приняв величину $Q_{10}=2,25$, мы получили все виды обмена *St. pteropus* при $T=14^\circ C$ (табл. 4). Сопоставление данных показало хорошую их сходимость. Общий обмен при максимальных скоростях у *L. opalescens* превышает основной в 4,6; у *I. illecebrosus* в 4 и *St. pteropus* в 6 раз. Величина активного обмена у *L. opalescens* в 1,8; у *I. illecebrosus* в 3 и у *St. pteropus* в 2,8 раза превышает величину основного обмена. Однако в своей работе ДеМонт и О'Дор [9] отмечают, что скорость обмена *I. illecebrosus* значительно выше, чем у других видов кальмаров, и коэффициент Q_{10} составляет 6—7, в то время как для целого ряда головоногих [13—15] он не превышает 3. Как известно, на основании обобщения большого количества данных по измерению скорости обмена от температуры, проведенному Г. Г. Винбергом, оказалось, что средняя величина коэффициента может быть принята равной 2,25 [6].

Сопоставление величин, полученных при равных температурных условиях и одинаковой подвижности (табл. 5), еще раз подтверждает очень близкий уровень обмена у исследованных видов. Сходство уровня обмена с учетом температуры и подвижности указывает на функциональное единство кальмаров, являющихся активными пелагическими

Таблица 4. Сравнительные данные интенсивности энергетического обмена трех видов кальмаров

Вид	Т, °C	Обмен (Q) мл $O_2 \cdot kg^{-1} \cdot ч^{-1}$			
		Основной	Общий	Общий при максимальных скоростях	Активный
<i>L. opalescens</i>	14	234	664	1075	430
<i>L. illecebrosus</i>	15	228	—	918	690*
<i>St. pteropus</i>	14	158	532	825	374

* При максимальных скоростях.

Т а б л и ц а 5. Сравнительные данные интенсивности основного обмена у разных видов кальмаров

Вид	Т, °С	Масса кальмара, г	Активность	Q, мл O ₂ ·г ⁻¹ ·ч ⁻¹	Литературный источник
I. illecebrosus	10	100,0	0	0,178	[10]
L. opalescens	10	38,2	0	0,142	[14]
I. illecebrosus	11	100,0	Минимальная	0,195	[11]
St. pteropus	10	100,0	0	0,141	Наши данные

ми хищниками. В этом отношении они, пожалуй более однородны в эколого-физиологическом плане по сравнению с пелагическими рыбами.

Важной задачей при изучении кальмаров является оценка величины пищевых потребностей этих животных в природной обстановке. При одинаковой температуре и скорости плавания 1,5 L/с величины оказались довольно близкими (табл. 6). Обращает внимание, что при измерении скорости общего обмена у птеропуса при свободном плавании в 153-литровом респирометре [1] величина поддерживающего рациона аналогична полученным при скорости плавания 1,5 L/с. Это свидетельствует, на наш взгляд, о том, что скорость плавания 1,0—1,5 L/с является наиболее оптимальной для кальмаров.

Таким образом, дифференцированный подход к изучению энергетического обмена (основной, общий и активный) у кальмаров является, несомненно, важным этапом на пути количественного анализа расхода энергии на движение применительно к степени активности кальмара в естественных условиях. В спокойном состоянии кальмарам не требуется больших энергетических затрат, но при максимальных скоростях плавания общий обмен, как показано выше, может превышать основной в 4—6 раз. Этот тип адаптации, вероятно, выработался в процессе приспособления к суточным миграциям из глубинных холодных вод в теплые приповерхностные для активной охоты.

Учет естественной подвижности кальмаров, скоростей их плавания и соответствующей доли активного обмена в общем энергетическом обмене организма позволяет более точно определить суточные рационы и подойти к расчету баланса вещества и энергии в популяции.

Т а б л и ц а 6. Среднесуточный поддерживающий рацион у некоторых видов кальмаров

Вид	Масса кальмара, г	Скорость плавания, L/с	Минимальный (поддерживающий) рацион, %	Литературный источник
-----	-------------------	------------------------	--	-----------------------

При температуре 14°C

L. opalescens	40	1,5	11	[15]
St. pteropus	40	1,5	13	Наши данные
" "	40	Свободное плавание в 153-литровом респирометре	12,4	[1]

При температуре 15°C

I. illecebrosus	230	1—1,5	6,7	[11]
St. pteropus	230	1,5	7,6	Наши данные
L. pealei	75	1,5	9,3	[12]
St. pteropus	75	1,5	9,5	Наши данные

1. Аболмасова Г. И. Скорость энергетического обмена кальмара *Sthenoteuthis pteropus* St. из Атлантического океана в экспериментальных условиях // Экология моря. — 1984. — Вып. 18. — С. 67—70.
2. Аболмасова Г. И. Скорость энергетического обмена и некоторые элементы баланса энергии кальмара *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson) из Индийского океана // Там же. — 1985. — Вып. 19. — С. 104—110.
3. Белокопытин Ю. С. Методы определения и способы обработки данных по основному и активному обмену у рыб // Бионика. — 1977. — Вып. 10. — С. 57—59.
4. Белокопытин Ю. С. Зависимость общего и активного обмена от размеров и скорости движения // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — М.: Наука, 1978. — С. 52—63.
5. Белокопытин Ю. С. Изучение скорости потребления кислорода у кальмара тропической зоны Атлантического океана // Экология моря. — 1982. — Вып. 10. — С. 82—87.
6. Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биологии. — 1983. — 44, № 1. — С. 31—42.
7. Шульман Г. Е., Аболмасова Г. И., Муравская З. А. Физиолого-биохимические принципы исследования особенностей кальмаров эпилагиали Мирового океана (на примере рода *Sthenoteuthis*) // Там же. — 1984. — 45, № 5. — С. 631—652.
8. DeMont M. E. The effects of activity temperature and mass on the metabolism of the squid *Illex illecebrosus*: M. Sc. Thes. // Dalhousie Univ. Halifax. — Nova Scotia, Canada, 1981. — 83 p.
9. DeMont M. E., O'Dor R. K. The effects of activity, temperature and mass on the respiratory metabolism of the squid *Illex illecebrosus* // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. — 1984. — 64, N 3. — P. 535—543.
10. Hirtle R. W. M., DeMont M. E., O'Dor R. K. Feeding, growth and metabolic rates in captive short-finned squid *Illex illecebrosus*, in relation to the natural population // J. Shellfish res. — 1981. — 1, N 2. — P. 187—192.
11. Kao M. Studies on respiration of the Ommastrephid squid *Illex illecebrosus*: M. Sc. Thes., Memor. Univ. Newfoundland. — Canada, 1970. — 52 p.
12. Macy W. K. The ecology of the common squid *Loligo pealei* (Lesueur) in Rhode Island Waters: Thes., Univ. Rhode Island. — Kingston, U. S. A. — 1980. — 236 p.
13. Maginnis L., A., Wells M. J. The oxygen consumption of *Octopus cynea* // J. Exp. Biol. — 1969. — 51. — P. 607—613.
14. O'Dor R. K. Respiratory metabolism and swimming performance of the squid *Loligo opalescens* // Can. J. Fish. and aquat. Sci. — 1982. — 39, N 4. — P. 580—587.
15. Redmont J. R., Bourne G. B., Johansen K. Oxygen uptake by *Nautilus pompilius* // J. Exp. Zool. — 1978. — 205, N 1. — P. 45—50.

Ин-т биологии юж. морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР
Севастополь

Получено
18.02.86

G. I. ABOLMASOVA, Yu. S. BELOKOPYTIN

STUDY OF ENERGY METABOLISM IN EPIPELAGIC STHENOTEUTHIS PTEROPUS ST. WITH DIFFERENT RATES OF SWIMMING UNDER EXPERIMENTAL CONDITIONS

Summary

The rate of total energy metabolism in *St. pteropus* with different rates of swimming has been studied. Equations of basal, total and active metabolism are calculated. The values of total metabolism with different relative rate (lengths of the body in seconds) of swimming are obtained. It is shown that the rate of 1.5 L/s is optimal and energy losses with this rate reflect most completely metabolism of *St. pteropus* under natural conditions.

УДК 595.2.34:591.173:577.475.260

Л. С. СВЕТЛИЧНЫЙ, Б. В. КУРБАТОВ

ВЛИЯНИЕ РАЗМЕРОВ ТЕЛА НА ПРОСТРАНСТВЕННО- ВРЕМЕННЫЕ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ВЕРТИКАЛЬНОГО ПЕРЕДВИЖЕНИЯ КОПЕПОД

Для организмов, обитающих в условиях пелагиали, наиболее характерно формирование комплекса приспособлений к пассивному и активному вертикальному перемещению. Исследование такого комп-