

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ISSN 0203-4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЕЯ

1871



29
—
1988

УДК 597.553.1:577.3(262.54)

Ю. С. БЕЛОКОПЫТИН

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН И СКОРОСТНАЯ ВЫНОСЛИВОСТЬ АЗОВСКОЙ ХАМСЫ ПРИ ДВИЖЕНИИ

Реакция на течение и скорость движения хамсы при различных режимах плавания определяет особенность биологии этого вида. Знание скоростных характеристик облегчит изучение миграционных путей хамсы через Керченский пролив. Эти данные важны также для решения общих и прикладных вопросов биоэнергетики и гидродинамики.

Цель настоящей работы — определение крейсерских и бросковых скоростей хамсы и затрат энергии при этом, а также продолжительности плавания в разных режимах. Эти исследования могут быть использованы при составлении рекомендаций для создания оптимальных условий при прохождении хамсы через рыбопропускные сооружения будущего гидроузла в Керченском проливе.

Существуют различные определения скоростей плавания рыб: максимально доступные, бросковые или критические, максимальные, крейсерские или миграционные, оптимальные. Введен термин «плавательная способность» — это время, в течение которого рыба способна двигаться при данной скорости [7].

Бросковая скорость и максимально доступная развиваются в секунды и доли секунды. Они проявляются при погоне, убегании и при испуге. Максимальные скорости рыбы могут развиваться в течение минут или десятков секунд, а на крейсерских плавают часами. Все эти скорости не имеют резких переходов, и время, при котором рыба движется с той или иной скоростью, может меняться. В течение часа большинство рыб может выдерживать скорость 3,5—4,5 длин тела в секунду ($L \cdot c^{-1}$) [10]. Многие рыбы могут плыть при скорости 3—6 $L \cdot c^{-1}$ в течение длительного времени [9]. Скорости движения зависят от физиологического состояния, упитанности, индивидуальных особенностей и размеров рыб [1]. Скорости, развиваемые рыбами в разных режимах плавания, различны (от нескольких сантиметров до нескольких десятков метров в секунду) [6, 7].

В основу данного исследования положены результаты, полученные при изучении активного обмена у хамсы во время двух весенних и одной осенней экспедиции в районе Керченского пролива в 1982—1983 гг. Приводятся данные, полученные при погружении с аквалангом в зоне действия орудий лова, и материалы наблюдений с воздуха на самолетах авиаразведки управления «Югпромрыбразведка».

Материал и методика. Хамсу отбирали сачком из ставника (весна) или кошельковой сети (осень) и доставляли на берег в пластмассовом бидоне (60 л) в аквариальную АзчерНИРО. Измерения энергетического обмена проводили в гидродинамической трубе типа трубы Ковалевской после предварительного выдерживания рыб в рабочей камере прибора в течение 2—3 ч в проточной воде. Опыты ставили на стайках рыб и одиночных взрослых рыбах при закрытом протоке воды в трубе. Содержание растворенного в воде кислорода определяли полярографически (с помощью платино-серебряного электрода и контролировали по методу Винклера) при дозированных физических нагрузках в тече-

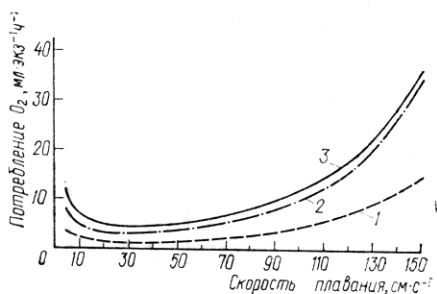
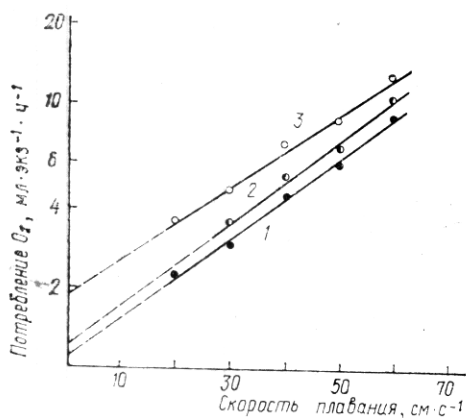


Рис. 1. Зависимость общего энергетического обмена у хамсы трех размерных групп от скорости движения. Здесь и на рис. 2:

по оси абсцисс — скорость плавания (v), $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ (простая шкала), по оси ординат — потребление кислорода (O_2), $\text{мл} \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (логарифмическая шкала); 1 — масса 1 экз. 6 г, 2 — 8, 3 — 12 г

Рис. 2. Затраты энергии при движении на 1 км у хамсы трех размерных групп:
1 — 3 г, 2 — 6, 3 — 12 г

ние 10—30 мин и при ступенчатом увеличении скорости потока воды в пределах 20—120 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$. Затраты энергии при плавании рассчитывали по уравнению $Qw = qb^v$ [2], где Qw — количество потребленного кислорода, в $\text{мл} \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (общий обмен), v — скорость плавания рыбы, $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$, q и b — коэффициенты. При $v=0$, $b^v=1$ и, следовательно, $Qw=q$, т. е. коэффициент q — это затраты энергии на обмен покоя (основной обмен). На полулогарифмическом графике — это точка пересечения прямой с осью ординат (рис. 1). Коэффициенты q и b вычисляют методом наименьших квадратов [3]. Уравнение позволяет по общему расходу кислорода при движении рассчитать затраты энергии на основной и активный обмен при любой скорости плавания. Всего проведено около 100 опытов. Температура в экспериментах 14—16 °C.

Результаты и обсуждение. Исследованиями установлено, что около 50% рыб не реагирует на скорость потока до 40 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$. При увеличении скорости до 50—60 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ большинство рыб сносится течением. Скорость до 80 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ выдерживает половина оставшихся рыб (20—30% общего числа) в течение нескольких минут. Отдельные экземпляры (10—15%) выдерживают скорость до 100 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ в течение нескольких секунд. Измерение потребления кислорода у хамсы при плавании в трубе возможно лишь при экспозиции не менее 10—15 мин (чтобы уловить разницу в содержании O_2 до и после опыта). Вследствие этого мы не могли измерить энергозатраты рыб при скорости свыше 70—80 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$. Уравнения, связывающие энергетический обмен со скоростью плавания и массой тела рыбы, были рассчитаны отдельно для весенней (табл. 1) и осенней (табл. 2) хамсы.

На рис. 1 показана зависимость общих энергетических трат хамсы от скорости движения. Здесь проявляется четкая зависимость энергозатрат от скорости и массы тела. Принятая нами система обработки данных позволила рассчитать затраты энергии отдельно на основной, активный и общий обмен (табл. 3). В последней колонке показаны общие затраты энергии у хамсы при обычной скорости плавания, порядка 2 $\text{L} \cdot \text{с}^{-1}$. Эти затраты можно приравнять к затратам стандартного обмена, который в 2 раза превышает основной.

Если считать, что общие энергозатраты при миграции не более чем в 3—4 раза превышают уровень основного обмена, то в нашем случае скорость миграции для хамсы массой 6 г — 30—40 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ и 12 г — 40—50 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ (табл. 3). Скорости выше этих ведут к слишком большим затратам энергии, и рыбы не могут плыть долго. При скорости 70 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ потребление O_2 повышается незначительно, а в некоторых случаях даже

Таблица 1. Параметры уравнения ($Qw=qbv$) зависимости общего энергетического обмена от скорости плавания хамсы трех размерных групп (весна, температура 14 °C)

Масса, г	Длина, см	Количество опытов	Скорость, см·с ⁻¹	q	$\pm Sq$	b	$\pm Sb$	r
3,0	7,0	8	20—50	0,5353	0,1245	1,0341	0,0016	0,749
4,5	8,0	10	20—60	0,7527	0,1353	1,0333	0,0010	0,799
8,0	10,5	12	20—70	1,1889	0,1366	1,0307	0,0030	0,832

снижается (эти данные не вошли в расчеты уравнений). Такие рыбы быстро прибывались потоком воды к ограничительной решетке. Стандартный обмен хамсы при одиночном содержании (температура 17 °C, скорость плавания 27 см·с⁻¹) выражается уравнением $Q=0,831 W^{0,83}$ [8]. Рассчитав по этому уравнению обмен для хамсы массой 6 и 12 г, получим 3,6 и 6,5 мл O₂ соответственно. В наших опытах хамса подобной массы при скорости 30 см·с⁻¹ потребляла 3,07 и 4,90 мл O₂ при 16 °C. Как видно, эти данные вполне сопоставимы.

Исходя из того, что затраты энергии при максимальных скоростях плавания не могут более чем в 10—15 раз превышать уровень основного обмена [4, 10], можно по уравнению $Q_w=qbv$ рассчитать скорости для хамсы массой 6—12 г. Подставив значение скорости в степень, а коэффициенты q и b взяв из табл. 2, получаем, что для хамсы массой 6 г и длиной 8,0—8,5 см максимальная скорость будет 70—80 см·с⁻¹. При скорости 90—100 см·с⁻¹ рыба такого размера должна тратить энергию, в 20—30 раз превышающую затраты на основной обмен. Хамса массой 12 г и длиной 10—11 см может развивать максимальную скорость до 80—90 и бросковую — до 100—110 см·с⁻¹. Такие скорости рыбы могут выдерживать только несколько секунд. Так называемые максимально доступные скорости могут быть и выше, но они делятся доли секунды, так как требуют очень больших энергетических затрат.

На основании экспериментальных данных о энерготратах хамсы при активном плавании можно рассчитать энерготраты на единицу пути.

На рис. 2 показаны энерготраты хамсы трех размерных групп на 1 км пути. В диапазоне 20—50 см·с⁻¹ расход энергии на преодоление единицы пути минимален и почти одинаков у всех рыб. Наименьшие затраты — при скорости 30 см·с⁻¹. Однако затраты в единицу времени при этих скоростях возрастают примерно в 3,5 раза, т. е. при движении с большей скоростью нагрузки на организм идет по возрастающей кривой. Если для хамсы массой 6 г траты энергии за единицу времени при скорости 20 см·с⁻¹ принять за 1, то при скоростях 40, 60, 80 и 100 см·с⁻¹ они будут соответственно 2; 3,8; 7,4; 14,5 единиц. В то же время расход энергии на единицу пути возрастает всего в 3 раза.

Расстояние в 1 км при скорости 20 см·с⁻¹ хамса преодолевает за 83, а при скорости 100 см·с⁻¹ — за 17 мин. В первом случае за 1 мин она потребит 0,04 мл O₂, во втором — 0,6 мл, или 36 мл O₂ за 1 ч. Это все расчетные величины, а на практике рыба просто не в состоянии окислить такое количество кислорода за то время, которое она плывет с максимальной скоростью.

Таблица 2. Параметры уравнения ($Qw=qbv$) зависимости общего энергетического обмена от скорости плавания хамсы трех размерных групп (осень, температура, 16 °C)

Масса, г	Длина, см	Количество опытов	Скорость, см·с ⁻¹	q	$\pm Sq$	b	$\pm Sb$	r
6,0	8,0	12	20—60	1,1272	0,1403	1,0344	0,0039	0,798
8,2	9,0	14	207—70	1,2743	0,1281	1,0350	0,0049	0,749
12,0	10,5	14	20—70	1,8994	0,1299	1,0316	0,0037	0,797

Таблица 3. Затраты энергии на основной, активный и общий обмен

Масса, г	Длина, см	Температура, °C	Основной обмен	Активный		
				20	30	
3,0	7,0	14	0,53	0,51	0,92	
4,5	8,0	14	0,75	0,69	1,24	
6,0	8,0	16	1,13	1,07	1,94	
8,0	10,5	14	1,19	1,00	1,78	
8,2	9,5	16	1,27	1,26	2,30	
12,0	10,5	16	1,90	1,67	3,00	
Соотношение активного и основного обмена				0,9	1,6	

Наши наблюдения за рыбами в природной обстановке показали, что пелагические виды (ставрида, атерина) в море ведут себя иначе, чем в аквариуме. Если в аквариуме они круглосуточно плавают, несколько снижая активность ночью, то в море в темное время суток они находятся в неподвижном состоянии, завсая в толще воды около дна в летнее время. Нам не встречалась хамса при подводных наблюдениях в ночное время, но ее можно сопоставить с атериной — рыбой, близкой хамсе по экологии и часто образующей совместные скопления. У них совпадают пики двигательной активности и потребления кислорода [5]. Днем в море обычная скорость передвижения у пелагических рыб в 2—3 раза выше, чем в аквариуме, и составляет 2—3 $L \cdot c^{-1}$. В среднем за сутки с учетом того, что значительную часть ночи эти рыбы находятся без движения, среднесуточная скорость плавания составляет 1,5—2,5 $L \cdot c^{-1}$.

Весной при погружениях с аквалангом в дневное время в районе ставниковой сети нами были зафиксированы скорости передвижения хамсы порядка 15—25 $cm \cdot c^{-1}$ или 2—3 $L \cdot c^{-1}$. Наблюдения за осенней миграцией хамсы в районе Керченского пролива и в предпроливье Черного и Азовского морей с разведочно-поискового самолета показали, что ее скорость на отдельных участках достигает 30—40 $cm \cdot c^{-1}$. Наиболее характерная скорость плавания 15—30 $cm \cdot c^{-1}$.

Выводы. 1. Хамса имеет индивидуальную реакцию на встречный поток воды. Около 50% рыб не реагирует на скорость течения 40 $cm \cdot c^{-1}$. При увеличении скорости такие рыбы сносятся потоком.

2. Оптимальные миграционные скорости (они же крейсерские) хамсы всех возрастных групп находятся в пределах 15—25 $cm \cdot c^{-1}$. Затраты энергии при этом в 2—2,5 раза превышают таковые при основном обмене.

3. При бросковых скоростях порядка до 100 $cm \cdot c^{-1}$ хамса средних размеров может плыть несколько секунд, затрачивая при этом энергию, в 20—30 раз превышающую уровень основного обмена.

4. Минимальные затраты энергии (по интенсивности потребления кислорода на единицу пути) у хамсы всех размеров происходят при скорости плавания 20—50 $cm \cdot c^{-1}$. Активный обмен превышает основной в 3 раза.

1. Асланова Н. Е. Изучение поведения рыб в зоне действия орудий лова // Тр. ВНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. — 1958. — 36. — С. 33—51.
2. Белокопытин Ю. С. Методы определения и способы обработки данных по основному и активному обмену у рыб // Бионика, 1977. — № 11. — С. 77—82.
3. Белокопытин Ю. С. Уровни энергетического обмена у взрослых рыб. — Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — Киев: Наук. думка, 1978. — С. 46—63.
4. Ивлев В. С. Активный энергетический обмен у мальков балтийского лосося (*Salmo salar* L.) // Вопр. ихтиологии. — 1962. — 2. — Вып. 2. — С. 158—166.
5. Кловач Н. В. Энергетический обмен и пищевые потребности атерины в Азовском и Каспийском морях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1980. — 23 с.

у хамсы (потребление O_2 , мл.экз. $^{-1}$ ч $^{-1}$) при скорости 20—70 см.с $^{-1}$

обмен, мл O_2				Общий обмен (теоретический) при скорости 2L.с $^{-1}$
40	50	60	70	
1,50	2,31	—	—	0,85
2,0	3,06	4,53	—	1,27
3,16	4,87	7,25	—	1,94
2,84	4,28	6,23	8,88	2,18
3,77	5,84	8,76	12,88	2,53
4,80	7,28	10,67	15,33	3,54
2,7	4,0	6,0	8,5	

6. Радаков Д. В., Протасов В. Р. Скорости движения и некоторые особенности зрения рыб. — М.: Наука, 1964. — 48 с.
7. Сабуренков Е. Н., Сбикин Ю. Н., Павлов Д. С. О скоростях движения рыб // Поведение рыб в зоне гидротехнических сооружений. — М.: Наука, 1967. — С. 124—136.
8. Сказкина Е. П. Энергетический обмен хамсы при групповом и одиночном содержании и наркотизировании хинальдином // Докл. АН СССР. — 1975. — 225, № 1. — С. 238—240.
9. Bainbridge R. Speed and stamina in three fish // J. Exp. Biol. — 1960. — 37. — P. 129—153.
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.

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

Поступила 30.01.87

Yu. S. BELOKOPUTIN

ENERGY METABOLISM AND RATE ENDURANCE OF THE AZOV ANCHOVY DURING MOTION

Summary

Studies in the rate and duration of anchovy swimming in the hydrodynamic pipe have revealed that about 50% of fishes do not respond to the flow rate of 30-50 cm/s. Active metabolism at the optimal swimming rate of 15-25 cm/s for anchovy of average size with weight of 8-10 g is 2-2.5 times higher than the basic one. When the swimming rate in these fish is about 30 cm/s energy expenditures per the way of 1 km are minimal.

УДК 594.5:591.12

А. Я. СТОЛБОВ

ДЫХАНИЕ МОЛОДИ КРЫЛОРУКОГО КАЛЬМАРА (STHENOTEUTHIS PTEROPUS STEENSTRUP) ИЗ ТРОПИЧЕСКОЙ АТЛАНТИКИ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ КОНЦЕНТРАЦИЯХ КИСЛОРОДА В ВОДЕ

В системе тропической эпипелагиали океанические кальмары рода *Sthenoteuthis* (St.) занимают доминирующее положение по биомассе среди других видов кальмаров и являются потенциально промысловыми объектами. Этим обуславливается интерес и необходимость проведения исследований метаболизма и потребности в кислороде данной группы животных. Основная цель настоящего исследования заключалась в определении у молоди кальмара интенсивности обмена в зависимости от концентрации кислорода в воде.

Работа была выполнена во время экспедиционного рейса нис «Академик Вернадский» в апреле 1982 г. в центрально-восточной Атлантике между 8—10 °С с. ш. Объектом эксперимента была молодь океаниче-