

Ю. С. Белокопытин

Энергетический
ОБМЕН
МОРСКИХ
РЫБ

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А.О.КОВАЛЕВСКОГО

Ю. С. Белокопытин

Энергетический
обмен
морских
рыб

Киев Наукова думка 1993

ВВЕДЕНИЕ

Уровень энергетического обмена – важнейший биологический показатель, характеризующий интенсивность основных жизненных функций и общую активность животных. Определение элементов энергетического обмена у рыб представляет большой теоретический интерес, поскольку позволяет более точно оценить пути энергетических превращений в организме. Внимание, которое в последние десятилетия уделяется изучению энергетического, в особенности активного, обмена рыб, связано с решением ряда проблем, имеющих и практическое значение.

Одной из таких проблем в области гидробиологических исследований является изучение биологической продуктивности. Усилия исследователей направлены на выяснение закономерностей распределения потока вещества и энергии в водоеме, изучение пищевых потребностей водных животных и путей использования пищи для роста и других физиологических процессов.

Еще в прошлом веке при исследовании интенсивности дыхания у рыб было замечено, что потребление кислорода на единицу массы обратно пропорционально их размерам [205]. Впоследствии данную закономерность подтвердили многие авторы, и в настоящее время она не вызывает сомнений. Пытаясь объяснить это, некоторые авторы считали указанную закономерность проявлением действия "закона поверхности" Рубнера [225], согласно которому интенсивность обмена у животных разных размеров пропорциональна условной величине поверхности, за которую принимают квадрат кубического корня из массы тела в квадрате $\sqrt{W^2}$, т.е. массы, возведенной в степень $2/3 = 0,67$. В приближенном виде поверхность тела рыбы можно вычислить путем умножения массы в степени $2/3$ на коэффициент пропорциональности a , равный поверхности тела рыбы данной формы при массе 1 г.

Оказалось, что коэффициент пропорциональности a для разных видов рыб сильно колеблется, иногда более чем в 2 раза [196]. Таким образом, применение закона поверхности при сравнении обмена у разных рыб может дать различающиеся величины даже тогда, когда обмен строго пропорционален величине поверхности. В соответствии с законом поверхности сравнимые величины обмена будут получены лишь в тех случаях, когда можно пренебречь различиями формы тела, как, например, при сравнении возрастных размеров рыб в пределах одного вида [34].

Связь обмена с размерами тела животного гораздо точнее выражается как функция массы тела животного, а не его поверхности. Неоднократно было показано [34], что зависимость обмена от массы хорошо передается уравнением параболы, которое имеет вид $Q = a W^k$, где Q — скорость потребления кислорода или какой-либо другой количественный показатель обмена, отнесенный к целому организму и к единице времени; W — масса животного; a — коэффициент, численно равный скорости обмена у животного, масса которого равна единице; k — коэффициент, показывающий скорость и направление изменения обмена при увеличении массы тела. Обмен, отнесенный к единице массы, выражается уравнением

$$\frac{Q}{W} = a W^{k-1}.$$

При $k = 1,0$ обмен возрастает пропорционально массе, интенсивность обмена остается постоянной ($\frac{Q}{W} = a$) и не зависит от массы животного. В случае, если обмен всего организма возрастает медленнее, чем масса, коэффициент $k < 1$. Чем больше k отличается от единицы, тем сильнее изменяется обмен в зависимости от массы.

Л.Берталанфи [161, 162] считает, что разным пойкилотермным животным свойственны три значения коэффициентов зависимости обмена от массы. Для рыб, мидий, нематод k равно 0,67, для некоторых насекомых и их личинок k имеет значение 1,0, и третья промежуточная группа, к которой относится, например, моллюск рода *Planorbis*, имеет параметр k в пределах 0,67–1,0. Л.Берталанфи связывает величину этих коэффициентов с темпом роста животных. Для первой группы характерно развитие по экспоненциальной кривой до достижения постоянно размера тела, второй группе свойственно равномерное развитие во времени с последующей линькой, третьей — развитие по сигмоидальной кривой.

Е.Цейтен [264] связывает значения коэффициента k с размерами животных. Он полагает, что существуют два типа животных: одни крупных размеров, растут медленно и характеризуются замедленным обменом, другие малых размеров, растут быстро и имеют интенсивный обмен. По Е.Цейтену, значение коэффициента k непостоянно и для разных животных колеблется от 0,55 до 1,0.

В отличие от цитированных авторов М.Клайбер [209, 210] и затем А.Хеммингсен [202] приходят к заключению, что зависимость обмена от массы характеризуется большим постоянством в пределах всего животного мира. А.Хеммингсен считает, что для всех пойкилотермных и гомойотермных животных коэффициент k имеет значение, равное 0,75. Обмен у разных животных различается лишь его уровнем при постоянном наклоне кривой в системе координат. Почти одинаковые величины коэффициента k и незначительно отличающиеся значения a , по мнению

В.С.Ивлева [51], свидетельствуют, что уровень энергетического обмена для крупных систематических групп порядка классов в высокой степени постоянен для всех животных, составляющих данную группу. Основной обмен консервативен и изменяется незначительно в ряду животных от ракообразных до высших млекопитающих. Далее В.С.Ивлев высказывает предположение, что "генеральный путь эволюционного процесса проходил в направлении приспособительных изменений активного обмена. Последний, являясь функцией двигательных реакций животного, непосредственно определяет его образ жизни и характер поведения, интегрируя физиологические закономерности и воздействие внешней среды" [51, с.100].

Проведено большое число фундаментальных исследований, в которых были обоснованы закономерности изменения энергетического обмена в зависимости от массы тела у различных групп животных [36, 48, 49, 97, 131, 138].

Известно, что общий энергетический обмен Q_w складывается из затрат энергии на основной Q_b и активный обмен Q_v ; $Q_w = Q_b + Q_v$ [53].

Основной обмен Q_b , или обмен покоя, обеспечивает затраты энергии на поддержание жизнедеятельности организма при полном отсутствии движения в условиях среды, близким к оптимальным. Это работа внутренних органов: сердца, легких, органов пищеварения и др. [175]. Основной обмен изучен наиболее слабо ввиду методических трудностей и кажущейся малой значимости этого компонента энергетического обмена. Между тем знание уровня основного обмена у рыб разной подвижности необходимо, в частности, для определения истинной величины активного обмена.

Под стандартным обменом (Q_s) понимают те энергетические затраты, которые практически измеряются при реально достижимой в опыте неподвижности рыбы, иначе говоря, при минимальном уровне мышечной активности. Стандартный обмен отличается большой неравномерностью и в экспериментальных условиях подвержен значительным колебаниям. Он превышает основной обмен на некоторую величину, являющуюся результатом спонтанных движений рыбы, от которых в обычных экспериментах нельзя избавиться. На наш взгляд, именно эта величина представляет чрезвычайный интерес и гораздо больший, чем сам стандартный обмен, хотя ему посвящено большинство работ по энергетике рыб. В так называемом стандартном обмене присутствует значительная доля активного обмена, неодинаковая у рыб разных экологических групп и подвижности. Неверная оценка указанной выше величины может привести к значительным ошибкам при расчетах балансов вещества и энергии. В связи с этим вызывают сомнение соотношения общего и стандартного обмена $Q_w/Q_s = 2$, т.е. коэффициент $Q_s \times 2$, и правомерность продукционных расчетов с использованием данного коэффициента во всех случаях.

Активный обмен Q_v — это энергия, расходуемая животным на

внешнюю мышечную работу — движение [52]. Такое определение активного обмена отличается от принятого канадской школой исследователей [32, 156, 168—171, 187, 203], которые под активным обменом понимают всю энергию, затрачиваемую организмом при активной мышечной работе. Следует отметить, что в терминологии канадской школы (очень много сделавшей в исследовании энергетического обмена) и отечественной существуют и другие расхождения, требующие разъяснения.

Разницу между общим (или активным — по терминологии канадских исследователей) обменом и стандартным: $Q_w - Q_s$ Ф.Фрай называет размахом активности, т.е. это то, что В.С.Ивлев определяет как активный обмен. Кроме того, предложено различать стандартный и рутинный обмен. Первый представляет собой минимальное значение обмена в течение суток при предельно достижимой в опыте неподвижности рыбы. Очевидно, эта величина будет очень близка к основному обмену. Второй является средней величиной, представляющей собой совокупность результатов отдельных измерений обмена за тот же срок. Эта величина, вероятно, будет несколько выше стандартного обмена (в нашем понимании), поскольку в разное время суток рыбы проявляют неодинаковую активность.

Удовлетворительное сопоставление интенсивности обмена может быть осуществлено лишь в том случае, если материалом сравнений будут не результаты отдельных измерений обмена, а уровни последнего, установленные для больших групп рыб, относящихся к данному виду или иной систематической категории. По определению В.С.Ивлева [54], уровнем обмена называется его скорость, выраженная в количественной форме и справедливая для всех животных данной группы.

Изучение активного обмена помогает решать многие вопросы биоэнергетики рыб, особенно плавания рыб разных формы и размеров, и представляет значительный интерес для разработки общих вопросов энергетики активного обмена водных животных. Энерготраты животного, находящегося в движении, складываются из затрат энергии на основной обмен Q_b и энергии, расходуемой непосредственно на движение — Q_v . Следовательно, уровень энергетического обмена у рыб при плавании, или активный обмен, можно рассчитать, измерив энерготраты на общий обмен Q_w и вычтя из него энергию основного обмена: $Q_v = Q_w - Q_b$ [53].

Естественная двигательная активность рыб, а также температура обитания являются, вероятно, главными факторами, влияющими на интенсивность обменных процессов. Ею обусловлен разный уровень всех элементов энергетического обмена у рыб различных экологических групп. Двигательная активность и связанная с нею интенсивность обмена зависят и от физиологического состояния организма (что необходимо учитывать в экспериментах), определить которое можно по морфофизиологической характеристике крови.

Практически все работы по энергетике рыб выполнены в лабораторных условиях. Естественно, их результаты в какой-то мере отличаются от тех, которые могут быть получены в природной обстановке. Связать энергетiku и поведение рыб в эксперименте со скоростью их плавания в море в разное время суток и определить действительные затраты энергии в природных условиях удастся очень редко. Попытки такого рода на отдельных видах черноморских рыб сделаны Ю.С.Белокопытиным [22–24] и на ряде популяций — Г.Е.Шульманом и С.Ю.Урденко [146]. Сложность заключается в том, что поведение и двигательная активность многих рыб в аквариуме и в природных условиях различны.

Цель настоящей работы состояла в том, чтобы на основании всестороннего изучения в экспериментальных условиях всех элементов энергетического обмена у рыб различной двигательной активности в сочетании с наблюдениями непосредственно в море и применения расчетных методов попытаться получить в первом приближении истинные энергозатраты рыб в природной обстановке. Для этого нужно было определить затраты энергии на основной, общий и активный обмен у рыб разных экологических групп в зависимости от массы и размеров, скорости плавания и температуры воды; провести сравнительное изучение поведения, суточных ритмов двигательной активности и скоростей плавания в аквариуме и море; оценить физиологическое состояние рыб в покое и при мышечной нагрузке различной интенсивности. Все эти исследования, в свою очередь, позволили рассчитать энергетическую стоимость плавания рыб, а затем подойти к понятию "предпочитаемая скорость плавания" (ее же можно назвать оптимальной) и определить ее в эксперименте.

В работе использованы результаты, полученные за период 1968–1988 гг. в аквариальных и полевых условиях в исследованиях на рыбах Черного и Азовского морей и в экспедиционных рейсах на судах АН Украины в Средиземное море, Тихий и Атлантический океаны.

ГЛАВА 1 ОСНОВНОЙ ОБМЕН РЫБ

Большой эмпирический материал, полученный при изучении энергетического обмена у рыб, находящихся в состоянии относительно покоя, позволил сделать ряд принципиальных обобщений и получить количественные показатели в отношении не только отдельных систематических групп, но и всего класса рыб в целом [34, 35, 50, 51, 53]. В большинстве случаев эти показатели метаболизма относятся к стандартному обмену, уровень которого зависит от подвижности рыб и может отличаться у отдельных видов в 2—3 раза [63, 104, 105, 112, 130, 148]. Сведения такого рода дают представление об основном обмене лишь у малоподвижных рыб: камбалы, морского ерша и др. При измерении основного обмена у активных быстроплавающих рыб исследователи сталкиваются со значительными трудностями, поскольку достичь неподвижного состояния животного в эксперименте при обычных условиях практически не удается. Предприняты лишь отдельные попытки определения основного обмена, выполненные на единичных экземплярах золотой рыбки [186, 237] и на некоторых других рыбах [151, 195].

Для того чтобы измерить обмен у рыб в состоянии полного покоя, некоторыми исследователями были использованы наркотические вещества. Однако полученные результаты оказались противоречивыми и не привели авторов к единому мнению. Одними исследователями показано, что и наркотизированные уретаном, и нормальные рыбы потребляют одинаковое количество кислорода [186]. Другие считают, что интенсивность дыхания рыб в состоянии наркоза падает ниже основного уровня [207]. В то же время есть данные о том, что у рыб, наркотизированных ацетон-хлороформом, газообмен выше, чем у контрольных [230]. Возникает предположение, что в некоторых случаях может иметь место угнетение обмена, связанное с подавлением жизненно важных функций кровообращения и дыхания в результате передозировки наркотика. При этом, по-видимому, не учитывались специфичность действия наркотических веществ и изменения, происходящие в организме при их продолжительном воздействии. Этим может объясняться разноречивость результатов, представленных в литературе [15].

Существуют и другие методики определения основного обмена. Путем круглосуточного измерения потребления кислорода можно определить его минимальную и максимальную величины [155, 189].

Некоторые исследователи пытались установить уровень основного обмена с помощью экстраполяции величин общего обмена при движении с различной скоростью к нулевой скорости [156, 168, 237].

1.1. МЕТОДИКА НАРКОТИЗАЦИИ РЫБ

Ввиду слабой изученности вопроса о влиянии наркотических веществ на двигательную активность и некоторые другие функции рыб прежде чем приступить к измерениям основного обмена предстояло разработать методику наркотизации и исследовать поведение рыб под наркозом. В опытах использовано шесть видов черноморских рыб разных экологических групп, различающихся двигательной активностью: ставрида, смарида, кефаль-сингиль, мерланг, султанка и скорпена. Для наркотизации использованы химически индифферентные вещества, вызывающие в организме обратимое подавление нормальной жизнедеятельности: уретан, хлоралгидрат, барбитал и хинальдин [13, 14, 16].

Опыты проводили в кристаллизаторах емкостью 4 л. Наркотические вещества растворяли в воде не менее чем за полчаса до того, как в опытный сосуд помещали рыб. В процессе наркотизации вели наблюдения за поведением и физиологическим состоянием рыб. О степени анестезии судили по реакции подопытных животных на свет, колебания воды и механические раздражения. Изменения дыхательного ритма отмечали по количеству движений жаберных крышек за 1 мин. Состояние рыбы под наркозом оценивали по степени нарушения координации движений, потере равновесия, по подвижности и скорости потребления кислорода. Как только рыбы впадали в наркоз требуемой глубины, их переносили в свежую воду, где они приходили в нормальное состояние.

Каждое наркотическое вещество было испытано в трех-пяти различных концентрациях, что позволило установить минимальные, эф

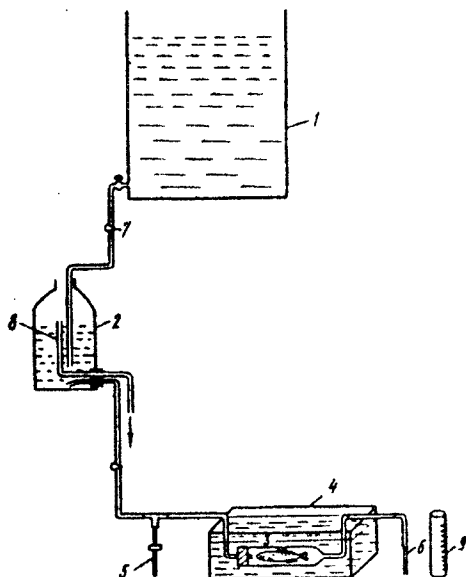


Рис. 1. Схема установки для изучения дыхания рыб в проточной воде:

1 - резервуар с водой, 2 - стабилизатор уровня воды, 3 - дыхательная камера, 4 - ванна-термостат, 5, 6 - сифоны для взятия проб воды на входе и выходе, 7 - винтовой зажим, 8 - уровенная трубка, 9 - мензурка для определения скорости протока воды

	Султанка									
	<i>Myllus barbatus</i>									
	<i>proticus</i> E.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Морская ласточка									
	<i>Chromis chromis</i> (L.)		+							+
	Морская собачка									
	<i>Blennius sanguinolentus</i> P.		+							+
	Зеленушка									
	<i>Stenilabrus tinca</i> (L.)		+							+
	Губан глазчатый									
	<i>Stenilabrus ocellatus</i> (F.)		+			+				+
	Морской налим									
	<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (L.)		+							+
	Морской кот									
	<i>Dasyatis pastinaca</i> (L.)		+							+
	Мерланг									
	<i>Odonotodus melangus</i>									
	<i>euxinus</i> (H.)	+		+	+	+	+			+
	Скорпена									
	<i>Scorpaena porcus</i> L.	+	+	+		+	+			+
Средиземное море	Скумбрия									
	<i>Scomber scombrus</i> L.		+					+	+	
	Ставрида									
	<i>Trachurus mediterraneus</i> (S.)	+	+	+				+	+	+
	Сериолла									
	<i>Seriola dumerilii</i> R.		+					+	+	
	Смарида									
	<i>Spicara maena</i> (L.)	+				+	+	+	+	+
	Карась									
	<i>Diplodus sargus</i> (L.)	+				+	+	+	+	

Место обитания	Вид	Сезон года				Характер исследования						
		весна	лето	осень	зима	Энергетический обмен				Двигательная активность		
						стандартный	основной	активный	общий	эксперимент	море	
Атлантический океан	Летучая рыба											
	<i>Echsoetus volitans</i> L.		+			+	+	+	+			
	Летучий полурып											
	<i>Oxyporhamphus micropterus similis</i> (Val.)		+			+	+	+	+			
	Зубарик											
	<i>Puntazzo puntazzo</i> (C.)		+			+						
Тихий океан	Морской петух											
	<i>Trigla gairardus</i> L.					+						
	Спинорог											
	<i>Balistes capricus</i> G.		+			+						
	Летрин											
	сем. <i>Lethrinidae</i>		+					+	+			
	Лушжан											
	сем. <i>Lutjanidae</i>		+					+	+			
Морской карась												
сем. <i>Sparidae</i>		+						+	+			
Прилигала												
сем. <i>Echeneidae</i>		+						+	+			

фактивные и летальные дозы для различных видов рыб. Опыты проводили на рыбах разной массы и при различной температуре воды для установления влияния этих факторов на продолжительность и дозировку наркоза.

Скорость потребления кислорода наркотизированными и контрольными рыбами измеряли методом замкнутых сосудов и методом проточной воды в респирометре типа Крога (рис. 1). Содержание кислорода в воде определяли по Винклеру. Общий объем всех представленных в данной работе исследований указан в табл. 1.

1.2. ПОВЕДЕНИЕ РЫБ ПОД НАРКОЗОМ

Результаты экспериментов (табл. 2) позволяют заключить, что хотя все испытанные вещества вызывают примерно одинаковую реакцию у различных видов рыб, для достижения у них одного и того же уровня наркоза требуются разные дозы наркотических веществ. Самым сильнодействующим наркотиком оказался хинальдин: его эффективная доза — $0,1 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$ воды. Хлоралгидрат вызывает сходное состояние лишь в дозе $1,5\text{--}2,5 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ и за более продолжительное время. В связи с этим большое значение приобретает установление коэффициента безопасности (КБ), характеризующего соотношение летальной (ЛД) и эффективной (ЭД) доз:

$$\text{КБ} = \frac{\text{ЛД}}{\text{ЭД}}.$$

Для хинальдина значение КБ чрезвычайно низкое, в связи с чем применение этого наркотика требует большой осторожности. Кроме того, хинальдин оказывает угнетающее действие на дыхание, замедляя его ритм и уменьшая амплитуду [229].

Среди других наркотиков наиболее сильнодействующими являются барбитал и хлоралгидрат, а затем уретан. Для наркотизации рыб избран уретан, который характеризуется мягким действием и высоким КБ. Продолжительность уретанового наркоза легко увеличивать, т.е. можно продлевать ту или иную его стадию путем повторных дозировок наркотика по мере его расходования. В связи с наличием в молекуле уретана амидо-группы он не оказывает угнетающего влияния на деятельность органов кровообращения и дыхания рыб [13].

Сходство характера воздействия наркотиков на различных рыб позволило выделить несколько стадий наркоза.

1. *Покой*. Рыба спокойно держится в толще воды. Движения ее вялы, реакция замедленная. Отсутствует реакция испуга. Дыхательный ритм нормальный.

II. *Потеря равновесия*. Движения становятся неkoordinированными. Рыба при плавании вращается вокруг продольной оси тела или плыв-

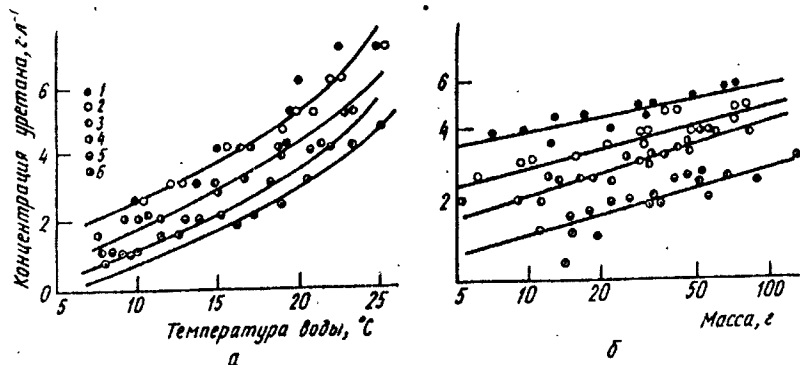


Рис. 2. Зависимость эффективных доз уретана от температуры воды — а (масса рыб 30 г, II стадия) и от массы рыб — б (II стадия; 15 °С): 1 — ставрида, 2 — кефаль, 3 — мерланг, 4 — смарида, 5 — султанка, 6 — скорпена

Таблица 2. Наркотические дозы для рыб средней массы 30 г при температуре воды 15°С

Наркотическое вещество	Вид рыб	Минимальная доза (МД), г·л ⁻¹	Эффективная доза (ЭД), г·л ⁻¹	Летальная доза (ЛД), г·л ⁻¹	Коэффициент безопасности ЛД/ЭД
Уретан	Ставрида	2,0	5,0	60	12
	Кефаль	2,0	4,0	60	15
	Мерланг	2,0	3,0	36	12
	Смарида	1,0	3,0	36	12
	Султанка	1,0	2,0	30	15
	Скорпена	1,0	2,0	20	10
Хлоралгидрат	Кефаль	1,0	2,5	25	10
	Смарида	0,6	2,0	16	8
	Султанка	0,6	1,0	10	10
	Скорпена	0,3	1,5	12	8
Барбитал	Ставрида	1,0	2,0	12	6
	Кефаль	1,0	2,0	12	6
	Смарида	1,0	1,5	12	8
	Султанка	0,5	1,0	8	8
Хинальдин	Кефаль	0,02	0,20	0,6	3,0
	Мерланг	0,025	0,25	0,5	2,0
	Смарида	0,02	0,20	0,5	2,5
	Скорпена	0,01	0,04	0,2	5,0

вет вниз спиной. Дыхание учащается, оно неглубокое; степень подъема жаберных крышек уменьшается.

III. Потеря двигательных рефлексов. Полное отсутствие равновесия и прекращение плавательных движений. Рыбы, за исключением скорпены (которая остается в нормальном положении), опускаются на дно вниз спиной, мышцы расслаблены; извлеченные из воды рыбы кажутся безжизненными; они не реагируют ни на какие механические раздраже-

ния, кроме глубокого укола. Дыхательные движения становятся неравномерными и ритм дыхания снижается.

IV. *Глубокий наркоз*. Полное отсутствие реакции на раздражения. Частота дыхания быстро уменьшается. Амплитуда дыхательных движений увеличивается, жабры открываются очень широко.

Дальнейшее пребывание рыбы в растворе наркотика приводит к остановке дыхания и смерти. По данным В.Мак-Фарланда [217], сердце рыбы бьется еще несколько минут после остановки дыхания, затем наступает смерть, восстановление работы сердца и дыхания невозможно. Если же рыбу в конце IV стадии поместить в свежую воду, то еще можно вернуть ее в нормальное состояние.

На скорость достижения и глубину наркоза определенным образом влияют доза наркотика, температура воды, а также масса рыб и их видовой принадлежность, вернее, экологические особенности.

Эксперименты по изучению действия уретана на рыб при разной температуре воды показали, что чем ниже температура, тем быстрее они впадают в наркотическое состояние, и наоборот, с повышением температуры доза наркотика, необходимая для анестезии той же глубины, возрастает (рис. 2, а). Так, кефаль массой 30 г под воздействием $2,5 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ уретана впадает во II стадию наркоза при температуре воды 11°C , а для достижения такой же глубины наркоза при 20°C требуется доза в 2 раза больше. Опыты со смаридой и скорпеной дали подобные результаты.

Для выяснения зависимости между дозой наркотика и массой рыб (при неизменной температуре 15°C) были испытаны различные дозы уретана на рыбах массой от 6 до 130 г (рис. 2, б). Отмечено, что для достижения одинаковой глубины наркоза крупным рыбам нужна большая доза уретана, чем рыбам меньших размеров, однако на 1 г массы тела больших рыб наркотика требуется значительно меньше. Эту зависимость можно выразить степенным уравнением:

$$D = pW^R,$$

где D — эффективная наркотическая доза, $\text{г} \cdot \text{л}^{-1}$; W — масса рыбы, г, p и R — постоянные коэффициенты.

Методом наименьших квадратов рассчитаны коэффициенты p и R для трех видов рыб. Для кефали эта зависимость имеет вид:

$$D = 1,5 W^{0,26},$$

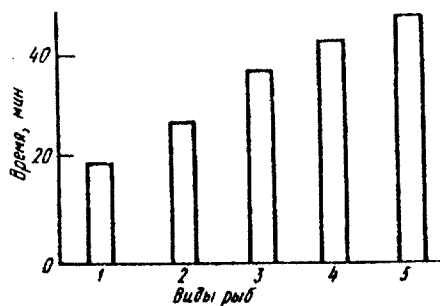


Рис. 3. Время наступления II стадии наркоза у рыб разной подвижности (доза уретана $2 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$):

1 — скорпена, 2 — султанка, 3 — смарид, 4 — кефаль, 5 — ставрида

для смариды и скорпены соответственно:

$$D = 1,0 W^{0,30} \text{ и } D = 0,8 W^{0,26}.$$

Пользуясь приведенными уравнениями и вводя поправку на температуру, можно рассчитать эффективную дозу уретана для рыб любой массы.

Установлено, что для достижения одной и той же глубины наркоза (см. табл. 2) рыбам разной двигательной активности требуются неодинаковые дозы наркотических веществ или разное время при одной и той же дозе. Так, если скорпена впадает во II стадию наркоза за 20 мин, то смарида, менее восприимчивая, достигает этой стадии за время в 2 раза большее (рис. 3).

1.3. ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА НАРКОТИЗИРОВАННЫМИ РЫБАМИ

Изучение газообмена у наркотизированных рыб проведено нами на смариде и скорпене. Контролем служили рыбы той же массы.

Проведено сопоставление потребления кислорода смаридой, контрольной и наркотизированной уретаном — в I стадии наркоза. Масса рыб 39 г; доза уретана $3 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$; температура воды 20°C . Измерения осуществляли через каждые 30 мин.

Как видно из рис. 4, газообмен у контрольной рыбы составляет в среднем $5,12 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1}$. Его колебания значительно больше, чем у наркотизированной рыбы, происходят за счет спонтанных движений и характеризуют стандартный обмен. Потребление кислорода наркотизированной рыбой (I стадия) может быть принято за норму основного обмена. Г.Г.Винберг [34] полагает, что основной обмен составляет примерно 60 % стандартного. В опыте потребление кислорода наркотизированной рыбой было равно $2,92 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1}$, т.е. 57 % стандартного обмена у той же рыбы.

Потребление кислорода подопытной смаридой во всех стадиях наркоза представлено на рис. 5 (масса рыбы 40 г; доза уретана $3 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$; $t = 20^\circ$). Еще не подвергнутая действию наркотика смарида совершает некоторые слабые плавательные движения или держится на месте в толще воды. В I стадии наркоза снижается обмен вследствие уменьшения реакции рыбы на внешние раздражения. Во II стадии обмен несколько возрастает, так как рыба теряет равновесие и начинает плавать вниз спиной или вращаясь. Замедление дыхательного ритма в III стадии можно рассматривать как результат снижения обмена в связи с потерей равновесия и мышечного тонуса. Транспортные функции крови, по данным Мак-Фарланда [217], сохраняются полностью. IV стадия характе-

ризуется дальнейшим ослаблением обмена ниже основного уровня, что выражается в явном замедлении и углублении дыхательных движений.

Многочисленные измерения на других видах рыб убеждают, что наркотические вещества, особенно уретан, могут быть использованы при измерении основного обмена у рыб. Значительно снижая или полностью снимая реакцию рыб на внешние раздражители, наркотики повышают точность и надежность измерения основного обмена.

Результаты проведенных нами измерений метаболизма наркотизированных

и контрольных скорпен совпадают (табл. 3). Это, во-первых, свидетельствует о том, что у таких малоподвижных рыб, как скорпена, стандартный и основной обмен находятся на одном уровне, или, иными словами, основной обмен равен стандартному; во-вторых, убедительно доказывает безвредность уретана в начальной стадии наркоза и возможность его применения при измерениях основного обмена, поскольку он не влияет на жизненно важные функции кровообращения и дыхания.

Изменение чувствительности рыб к наркотическим веществам в зависимости от температуры, массы и активности подтверждается и другими исследователями [217, 226, 233]. Показано, что при низкой температуре воды наркотическое вещество фенокситанол требуется в гораздо меньших концентрациях. Влияние температуры на продолжительность действия и глубину наркоза изучено недостаточно, и в ряде работ представлены противоположные результаты. В.Мак-Фарланд достигал более глубокого наркоза у *Fundulus* при высоких температурах. Аналогичные результаты получены в исследованиях на бычке [243] и карасе [258].

Чем можно объяснить противоречивость этих данных? Восприимчивость рыб к наркотическим веществам в зависимости от температуры воды выражается восходящей кривой (см. рис. 2), очень похожей на "кривую Крога", которая показывает изменение обмена организма в зависимости от температуры среды. Известно, что доза наркотика зави

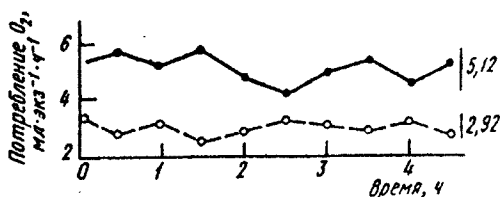


Рис. 4. Потребление кислорода смаридой (масса рыб 40 г, уретановый наркоз — $3 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$; 20°C).

Вертикальными линиями обозначен размах колебаний потребления O_2 ; цифры около них — среднее количество потребленного O_2 .

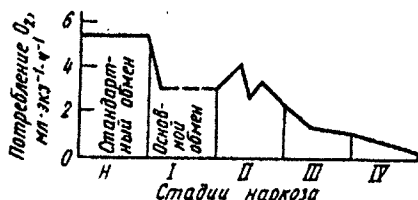


Рис. 5. Скорость потребления кислорода у смариды на разных стадиях наркоза (масса рыб 40 г)

Таблица 3. Потребление кислорода наркотизированными скорпенами

Масса рыб, г	Температура воды, °С	Концентрация уретана, г·л ⁻¹	Потребление O ₂ при 20° С, мл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹		
			контроль	I стадия	III стадия
14,5	19,8	1,5	0,82	0,80	0,36
20,3	18,8	2,0	1,32	1,35	0,70
34,6	14,4	2,0	2,76	2,80	1,52
40,6	20,0	2,5	2,16	2,15	1,34
45,0	24,8	3,0	2,25	2,20	1,12

сит от основного обмена [68]: чем выше обмен, тем устойчивее к наркотикам организм. С повышением температуры обмен возрастает и увеличивается устойчивость рыб к воздействию наркотических веществ. В наших опытах рыб содержали в аквариумах в течение длительного времени при температуре воды такой же, как в море. Влияние температуры на чувствительность рыб к наркотическим веществам изучали в разные сезоны при естественной смене температур, когда устанавливался уровень обмена, соответствующий той или иной температуре. Упомянутые авторы адаптировали рыб к определенной температуре, причем сроки адаптации они не указывают. Вероятно, она не была достаточно длительной, и в этих условиях уровень обмена еще не достигал стабильности.

Скорость наступления и глубина наркоза у млекопитающих в значительной степени зависят от их размеров [194]. Однако в опытах на рыбах эта зависимость мало изучена. В литературе нет достаточно полных данных о дозировке наркотиков для рыб разной массы. Авторы, приводящие дозы тех или иных наркотических веществ, зачастую не указывают при этом массы рыб. Те же, кто ее приводит, считают, что чем крупнее рыба, тем более чувствительна она к наркозу [207, 212]; другие, в противоположность им, не придают значения размерам рыб [150, 258].

Проведенные эксперименты позволяют заключить, что чувствительность к наркотикам зависит от интенсивности обмена и, следовательно, от массы рыб. Это характерно и для теплокровных животных: чем больше размеры тела, тем меньше требуется лекарственных или наркотических веществ на единицу массы.

Уровень обмена у активных быстроплавающих рыб (ставрида, кефаль и др.) выше [58]. Эти рыбы менее чувствительны к наркотикам по сравнению с малоподвижными рыбами с низким обменом (бычок, скорпена и др.). К.Немото [219] приводит случай, когда одна и та же доза барбитала (0,16 г·л⁻¹) оказалась эффективной для тилляпии и летальной для рыбы *Stoleforus*. А.Шпильман [236] приходит к тем же выводам и указывает, что наркотические дозы необходимо рассчиты-

вать в зависимости от вида рыбы. Согласно данным этого автора, карась оказался наиболее чувствителен к наркозу в противоположность другим более подвижным рыбам.

Сравнить результаты исследований основного обмена рыб можно только с немногочисленными данными нескольких авторов. В.Мак-Фарланд [217] измерил основной обмен у рыбы *Fundulus*, наркотизированной хлорбутанолом. Основной обмен у этой рыбы в I стадии наркоза составлял 70–75 % стандартного. Другие исследователи основной обмен определяли иными методами. Так, Ф.Фрай и Дж.Харт [189] за интенсивность основного обмена золотой рыбки принимали наименьшую скорость газообмена в течение суток. Она составила 63 % стандартного обмена. В.Спур [237], изучавший влияние обмена и степени активности рыб при разных скоростях движения, получил величину основного обмена путем экстраполяции скорости движения до нулевой. В данном случае обмен в состоянии покоя составил 60 % стандартного обмена.

Результаты, полученные разными авторами и принципиально различными методами, совпадают, что свидетельствует об их достоверности. Преимуществом метода наркотизации является его простота: он не требует ни сложных приборов, ни длительных многочасовых измерений. Определение основного обмена на I стадии наркоза дает надежные результаты.

Разработанная нами методика определения основного обмена успешно применялась другими исследователями [9, 129, 140]. Использование наркотических и анестезирующих веществ для различных исследовательских и рыбохозяйственных целей в последние годы получило широкое распространение [75, 100, 111, 214, 227, 229, 263].

ГЛАВА 2 СТАНДАРТНЫЙ ОБМЕН

2.1. СООТНОШЕНИЕ ОСНОВНОГО И СТАНДАРТНОГО ОБМЕНА

В предыдущей главе была показана возможность использования I стадии наркоза для определения основного обмена у подвижных рыб. Теперь представляет интерес сопоставить уровень обмена рыб, находящихся в полном покое (основной обмен) и, как принято считать, в относительном покое (стандартный обмен). Таким путем мы найдем величину надбавки к основному обмену, которая является результатом движений рыбы во время опыта.

Основными объектами исследования служили черноморские рыбы, обладающие разной двигательной активностью: кефаль-сингиль — подвижная рыба, хороший пловец; смарида — рыба прибрежной зоны, менее активная; султайка — еще менее активная и морской ерш-скорпена — малоподвижная донная рыба. Рыб отлавливали в Севастопольской бухте и перед опытом выдерживали в проточных аквариумах в течение 5—10 дней при регулярной подкормке рублеными мидиями. За сутки перед экспериментом кормление прекращалось. Измерения основного обмена проводили на первой стадии уретанового наркоза [14]. Интенсивность обмена у наркотизированных и контрольных рыб (ненаркотизированных) определяли по скорости потребления кислорода, которую измеряли двумя общепринятыми методами: в замкнутых сосудах и методом проточной воды в аппарате типа Крога. Оба метода дали хорошее совпадение результатов. Содержание растворенного в воде кислорода определяли методом Винклера. Скорость потребления кислорода выражали в мл·экз⁻¹·ч⁻¹. Полученные данные пересчитаны для температуры 20 °С путем введения поправок по таблице, рекомендованной Г.Г.Винбергом [34], и обработаны статистически.

Зависимость интенсивности обмена от массы тела наркотизированных рыб выражается обычным уравнением степенной зависимости $Q = aW^k$. На рис. 7—10 эта зависимость представлена в логарифмической системе координат. Так как экспериментальные точки при этом хорошо располагаются по прямой линии, соответствующей уравнению регрессии $\lg Q = \lg a + k \lg W$, то обмен данных рыб подобно обмену других групп животных подчиняется установленной закономерности. Коэффициенты a и k вычислены методом наименьших квадратов (табл. 4).

Таблица 4. Параметры уравнений степенной зависимости, связывающих обмен и массу тела у различных рыб

Вид	n	S _y	S _x	r	S _a	lg a	a	k + S _k
<i>Стандартный обмен</i>								
Кефаль	17	0,38	0,52	0,964	0,101	-0,2424	0,572	0,73±0,047
Смаридда	16	0,24	0,32	0,982	0,044	-0,4136	0,386	0,73±0,035
Султанка	16	0,28	0,34	0,962	0,077	-0,6069	0,247	0,79±0,056
Скорпена	15	0,29	0,32	0,951	0,090	-1,0782	0,084	0,86±0,072
<i>Основной обмен</i>								
Кефаль	15	0,40	0,55	0,998	0,022	-0,6358	0,231	0,72±0,010
Смаридда	16	0,27	0,35	0,944	0,087	-0,6744	0,212	0,71±0,062
Султанка	15	0,26	0,33	0,992	0,033	-0,7330	0,185	0,77±0,025
Скорпена	15	0,27	0,31	0,974	0,044	-1,0399	0,091	0,85±0,037
Скорпена*	30	0,28	0,31	0,962	0,076	-1,0578	0,088	0,85±0,044

Примечание. n — число рыб в опытах; S — стандартное отклонение; $a = Q \cdot W^k$; $Q = a/W^k$; S_a — стандартное отклонение коэффициента a ; S_k — стандартное отклонение показателя степени k . * Объединенное уравнение для основного и стандартного обмена.

Следует заметить, что разброс точек вокруг прямой, характеризующей уровень стандартного обмена (ненаркотизированные рыбы), во всех случаях оказался более значительным, чем данных, полученных в исследованиях на наркотизированных рыбах, обмен которых принимали за основной. Это объясняется тем, что рыбы под наркозом находились в состоянии, максимально приближающемся к полному покою, с замедленными реакциями на внешние раздражения. Степень снижения обмена у опытных рыб по сравнению с контрольными зависела от физиологических особенностей отдельных видов.

Опыты со скорпеной. Эти рыбы настолько неподвижны, что их потребность в кислороде можно принять за показатель основного обмена. Интенсивность обмена скорпены оказалась очень низкой. Уравнение регрессии, найденное методом наименьших квадратов, имеет следующий вид: $Q_b = 0,084 W^{0,86}$. Это уравнение характеризует уровень обмена ненаркотизированных рыб. Измерения потребления кислорода наркотизированными рыбами дали величины, практически совпадающие с его потреблением у контрольных экземпляров. Уравнение степенной зависимости имеет вид $Q_b = 0,091 W^{0,85}$.

Точки, выражающие ко

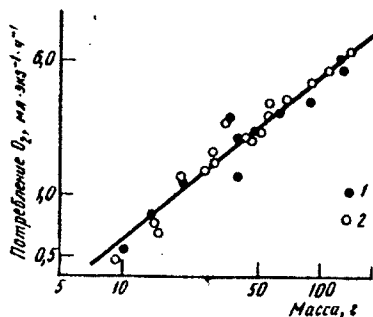


Рис. 6. Зависимость потребления кислорода от массы тела у скорпены:

1 — контрольные рыбы (без наркотоза) — стандартный обмен; 2 — наркотизированные — основной обмен

ния k для других изученных морских рыб, равного 0,79 [34]. Возможно, такое значение k связано с малой подвижностью этого вида, ведущего донный образ жизни. Впрочем, значительная величина ошибки $S_k = \pm 0,044$ не позволяет считать это отличие строго доказанным.

Совпадение скоростей потребления кислорода у наркотизированных и находящихся в нормальном состоянии рыб может служить еще одним доказательством возможности определения основного обмена на первой стадии наркотоза.

Опыты с султанкой. Это не очень подвижная рыба, ведущая придонный образ жизни. Но активность ее все же выше, чем у скорпены. Данные о скорости потребления кислорода наркотизированной и интактной султанки представлены на рис. 7, а.

И в этом случае полученные данные на логарифмическом графике хорошо располагаются по прямой у обеих групп исследованных рыб, но уровни стандартного и основного обмена существенно различаются. Уравнение стандартного обмена для султанки имеет вид: $Q_s = 0,247 W^{0,79 \pm 0,056}$. В соответствии с разбросом точек вокруг прямой, характеризующей уровень основного обмена, коэффициент корреляции очень высокий ($r = 0,992$) и коэффициент k определен с большой степенью достоверности. Обмен султанки в состоянии покоя характеризует следующее уравнение: $Q_b = 0,185 W^{0,77 \pm 0,025}$. Особый интерес представляют точки, обведенные кружком (см. рис. 7). На графике они расположены прямо по линии регрессии основного обмена, несмотря на то что измерения проводились на ненаркотизированных рыбах. В этом случае величины потребления кислорода получены путем длительных измерений обмена, когда подопытные экземпляры вели себя предельно спокойно. Все остальные показатели стандартного обмена в большей или меньшей сте-

пешество потребленного кислорода, расположены на графике (рис. 6) вокруг одной прямой. Это обстоятельство позволило объединить обе группы полученных данных и вычислить общее уравнение, характеризующее уровень основного обмена скорпены. Коэффициент корреляции оказался высоким ($r = 0,962$), что указывает на тесную связь между $\lg Q$ и $\lg W$. Объединенное уравнение имеет вид: $Q_b = 0,088 W^{0,85}$.

Высокое значение коэффициента регрессии k , равное 0,85, свидетельствует о слабой зависимости интенсивности обмена (Q/W) от массы тела рыбы и отличается от среднего значе-

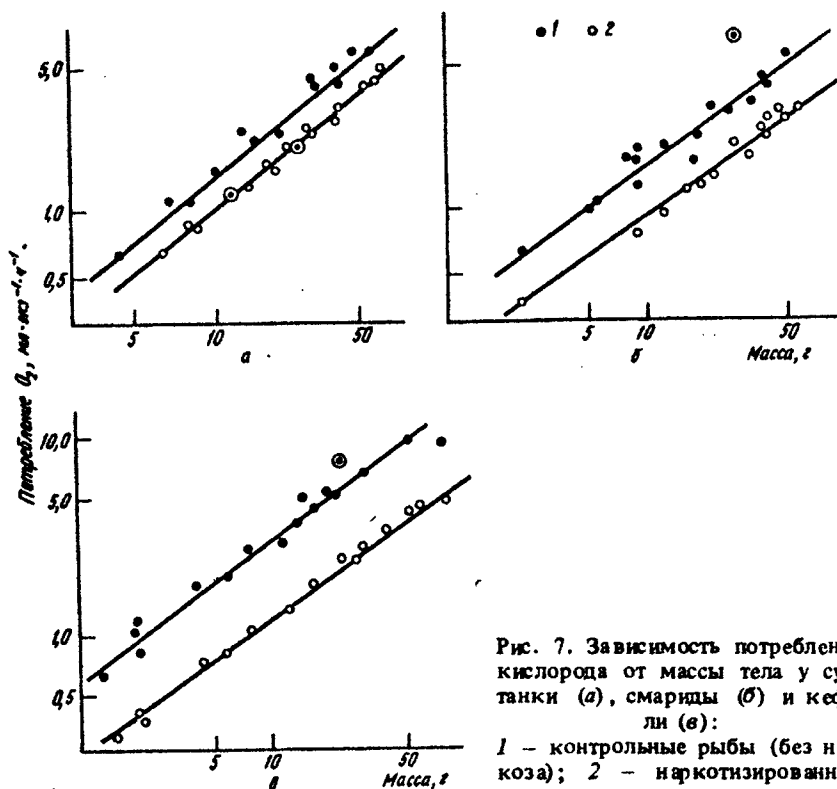


Рис. 7. Зависимость потребления кислорода от массы тела у сultanки (а), смирды (б) и кефали (в):

1 — контрольные рыбы (без наркоза); 2 — наркотизированные

пени превышают величины основного обмена наркотизированных рыб.

Разница в коэффициентах k в уравнениях стандартного и основного обмена статистически недостоверна, но средняя квадратическая ошибка k во втором уравнении меньше и поэтому можно принять, что k равен 0,77.

Опыт с смирдой. Измерения скорости потребления кислорода, проведенные на этой подвижной рыбе, показали, что смирда обладает довольно высоким уровнем стандартного обмена. Разброс точек оказался не очень значительным (рис. 7, б), а коэффициент корреляции — высоким ($r = 0,982$). По полученным данным $k = 0,73 \pm 0,035$ и $Q_s = 0,386 W^{0,73}$. Только одна из точек (обведена кружком) находилась намного выше линии регрессии. В этом случае измерения проводились при низкой температуре $11,2^\circ\text{C}$ и столь высокая величина получилась при пересчете скорости потребления кислорода для 20°C . Этот факт может служить подтверждением высокого уровня обмена при адаптации к низким температурам, равно как и неприменимость "нормальной кривой" в случае больших интервалов температур.

Уравнение степенной зависимости основного обмена смариды имеет вид: $Q_b = 0,212 W^{0,71}$. Точки компактно расположены вокруг прямой, и коэффициент корреляции $r = 0,944$. Низкое значение k свидетельствует о повышенной зависимости обмена от массы тела, т.е. количество поглощенного кислорода на единицу массы у этих рыб снижается с увеличением массы тела быстрее, чем, например, у скорпены. Предварительно скажем, что такое же низкое значение коэффициента k характерно и для кефали. В этом можно найти закономерность. У подвижных рыб обмен в большей степени зависит от размеров тела. Можно высказать предположение, что это связано с адаптивно более экономным расходом энергии у быстроплавающих рыб.

Опыты с кефалью. Эксперименты, проведенные с этой быстроплавающей активной формой, дали самые высокие значения скорости потребления кислорода. Результаты измерений представлены на рис. 7, в. Разброс точек на кривой у контрольных рыб несколько больше, чем у наркотизированных, но все же коэффициент корреляции высок ($r = 0,964$). Уровень стандартного обмена кефали выражается уравнением $Q_s = 0,572 W^{0,73}$.

Коэффициент корреляции между $\lg Q$ и $\lg W$ при измерении потребления кислорода наркотизированной кефалью оказался чрезвычайно высоким ($r = 0,998$). Разброс точек незначителен, вследствие чего коэффициент k определен с большой степенью достоверности. Уравнение основного обмена кефали выглядит так: $Q_b = 0,231 W^{0,72}$. В этом случае можно считать доказанным низкое значение коэффициента регрессии и, следовательно, более выраженную зависимость интенсивности обмена от размеров тела, чем у скорпены и султанки. Практически те же уравнения, что и в наших исследованиях, получены П.В.Шекком [140] для молодежи кефалей — лобана и остроноса — при основном и стандартном обмене, и их соотношение составляет соответственно 47 и 51 %.

Представляет интерес совпадение уровней основного и стандартного обмена у рыб разной подвижности. В.С.Ивлев [51] считает, что различия стандартного обмена могут обуславливаться разной степенью активности, в то время как уровень основного обмена не должен иметь значительных отличий. На рис. 8, а представлены данные, характеризующие стандартный обмен у всех исследованных рыб. Как видно из графика, во всех случаях прямые линии, выражающие зависимость потребления кислорода от массы рыб, располагаются в системе координат на разных уровнях. Крайние значения (кефаль, скорпена) различаются в 6,5 раза. Если не принимать во внимание данные для скорпены и сравнивать показатель для видов, активность которых достаточно высока (кефаль, смариды, султанка), то различия будут менее значительны. Уровень стандартного обмена у кефали выше, чем у султанки, в 2,3 раза.

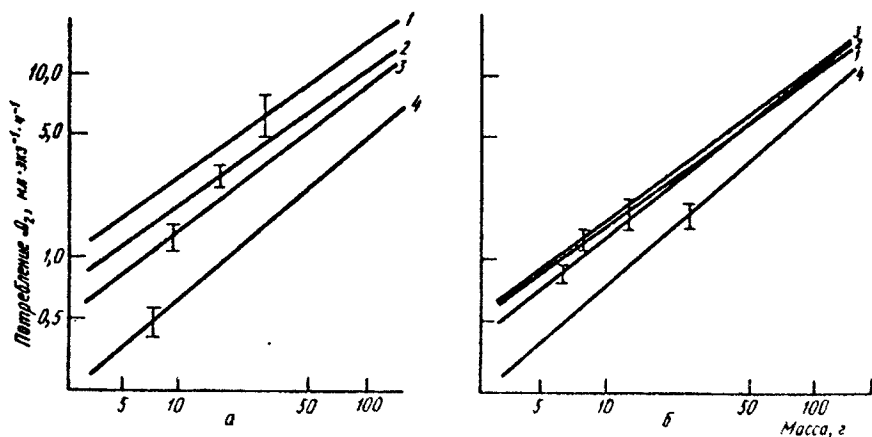


Рис. 8. Уровень стандартного (а) и основного (б) обмена у рыб различной активности:

1 — кефаль, 2 — смарида, 3 — султанка, 4 — скорпена

Сравнение полученных нами данных по уровням основного и стандартного обмена у одного и того же вида показало, что чем активнее и подвижнее рыба, тем в большей степени интенсивность стандартного обмена отличается от интенсивности обмена покоя, и, следовательно, тем меньше энергии тратится на основной обмен. Уровень основного обмена смариды составляет 55 % стандартного, что соответствует среднему отношению, установленному для всех рыб, — приблизительно 60 %. [34]. Основной обмен кефали не превышает 40 % стандартного и незначительно отличается от основного обмена смариды (рис. 8, б). У султанки 75 % стандартного обмена приходится на долю основного, в то же время уровень ее основного обмена очень близок к таковому у других указанных выше видов рыб. Исключение представляет скорпена. Обмен покоя у последней практически равен стандартному и, следовательно, составляет 100 %. Уровень основного обмена этой рыбы более чем в 2 раза ниже среднего уровня обмена других исследованных нами рыб. По данным А.А.Яржомбека и Л.Б.Кляшторина [149], стандартный обмен у рыб в 1,3 раза превышает обмен покоя. Увеличение обмена авторы связывают не с повышением двигательной активности, а с усилением тканевого обмена и его гуморальной регуляцией.

Экологически обусловленные различия энергетического обмена у рыб [58, 60, 176], относящиеся к стандартному обмену и еще в большей степени — к активному [188], должны в какой-то мере сказываться на интенсивности и основного обмена.

На основании полученных результатов можно предполагать, что уровень основного обмена у рыб разных систематических групп и подвижности различается не более чем в 1,5-2 раза. В то же время более

резкое снижение интенсивности обмена с увеличением размеров тела, о чем свидетельствует низкое значение коэффициента k , позволяет быстроплавающим рыбам экономнее расходовать энергию как на основной, так и на активный обмен.

Сравнение наших данных по дыханию скорпены с величинами обмена, полученными другими авторами, показывает, что столь низкие величины потребления кислорода характерны для этого очень малоподвижного вида. Наши данные хорошо совпадают с данными А.Ф.Карпевич [58] и некоторыми результатами К.Д.Алексеевой [4], но ниже величин, полученных другими авторами [191]. Ст.Джейлинео [191] адаптировал рыб к температуре 12–13 °С в течение 4 недель и проводил измерения скорости потребления кислорода при температуре 12,5 °С. При пересчете этих величин к температуре 20 °С данные могли получиться несколько завышенными. Учитывая данное обстоятельство, можно сказать, что результаты этого автора достаточно близки к нашим.

Принимая во внимание полученные здесь данные и сведения, имеющиеся в литературе, можно, очевидно, считать достоверным низкий уровень обмена у морского ерша — скорпены. Это свидетельствует о том, что у малоподвижных рыб интенсивность основного обмена ниже, чем у активных.

Малоподвижные рыбы должны отличаться от активных не только показателями обмена; по-видимому, должны существовать и другие критерии оценки энергетической обеспеченности организма.

При сравнении рыб разных образа жизни и подвижности по эколого-морфологическим особенностям выявлены значительные отличия. Основным потребителем кислорода в организме является мышечная масса животного. У таких подвижных рыб, как пелагида и форель, масса мускулатуры достигает соответственно 65,6 и 56,7 % массы тела. У других исследованных рыб (карась, карп, пескарь) масса мышц составляет менее 50 %. Эти рыбы являются, как известно, гораздо худшими пловцами. Количество крови и оснащенность организма гемоглобином также значительно больше у активных рыб. Соответственно и размеры сердца у быстроплавающих рыб наибольшие. Так, у пелагиды масса сердца равна 0,31 % массы тела, в то время как у пескаря и голяна — 0,10–0,12 %. На основании этого становится ясно, что у активных быстроплавающих рыб, имеющих большую мышечную массу и более мощную систему органов дыхания и кровообращения, затраты энергии на работу внутренних органов, т.е. на основной обмен, должны быть выше.

По данным М.Н.Егоровой [45] и Л.В.Ракицкой [110, 133] в крови рыб разных экологических групп содержится разное количество гемоглобина. Так, ставрида имеет 2,3; султанка — 1,8 и скорпена — 0,76 г гемоглобина на 1 кг массы тела. А.Л.Морозова [88] обнаружила точно такое же различие содержания фосфора у этих рыб. Фосфор играет важ-

ную роль в энергетических процессах, протекающих в организме. Автор, к сожалению, не приводит цифровых данных о содержании этого элемента, но указывает, что для ставриды характерно более высокое содержание фосфора, самое низкое — у скорпены, султанка же занимает промежуточное положение. В другой работе [89] А.Л.Морозова приводит данные о содержании гликогена в мышцах ставриды и скорпены, которого оказалось 125 и 56 мг/100 г соответственно.

Ф.Вернберг [2'7] исследовал дыхание тканей мозга, мышц и печени у специально подобранных трех видов рыб разной активности: активной *Brevoortia tyrannus*, промежуточной формы *Stenotomus chrysops* и медлительной *Orsallus tau*. Была отмечена положительная корреляция между степенью подвижности и интенсивностью обмена в мозговой ткани, но в то же время подобной разницы в обмене мышечной ткани не обнаружено.

В связи с этим следует отметить, что у диких животных обмен веществ всегда выше, чем у домашних; у спортсменов выше, чем у нетренированных людей такой же массы [33].

Различия основного обмена у животных невелики, но все же достаточно существенны у форм, резко отличающихся по подвижности. У активных и промежуточных видов они почти незаметны, что показано В.С.Ивлевым [50, 51] и Г.Г.Винбергом [34]. Результаты проведенных нами опытов по определению газообмена кефали, султанки и ставриды подтверждают результаты этих исследований.

Г.Г.Винберг [34], считая, что уровень основного обмена у большинства рыб очень высок, полагает, что он должен составлять в среднем 60 % стандартного. Если, однако, учесть, что стандартный обмен имеет разную величину у отдельных видов, то при этом и уровень основного обмена будет разным. Действительно, 60 % стандартного обмена лососевых $Q_s = 0,498W^{0,75}$ соответствует коэффициенту a , равному 0,299. Значение a у золотой рыбки по уравнению $Q_s = 0,174W^{0,81}$ равно 0,104. Таким образом, можно принять, что основной обмен у этих видов различается почти в 3 раза.

Быстроплавающие виды рыб в силу своих физиологических особенностей не могут подолгу оставаться без движения. Уровень стандартного обмена у таких рыб сильно зависит от их естественной активности, отсюда и значительные различия скорости потребления кислорода у подвижных и малоподвижных видов.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что отношение основного к стандартному обмену у разных рыб колеблется в пределах 40—100 % и разница тем больше, чем подвижнее рыба, т.е. зависит от дополнительной затраты энергии при спонтанных движениях. Уровень основного обмена оказывается очень сходным у многих рыб, за исключением малоподвижных донных рыб, например скорпены.

По мнению В.В.Шулейкина [143], при определенном значении ско-

рости движения рыбы (крейсерская скорость) на единицу пути расходуется минимальное количество окисляемого органического вещества. Иными словами, коэффициент полезного действия выше у рыб, способных развивать большие скорости, т.е. обладающих высоким уровнем обмена.

2.2. ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА У РЫБ АТЛАНТИЧЕСКОГО И ТИХОГО ОКЕАНОВ

Во время экспедиции в 24-м рейсе НИС "Михаил Ломоносов" были проведены измерения стандартного обмена у четырех видов рыб Атлантического океана (морской карась, спинорог, морской петух и прилипала). Результаты опытов и их статистическая обработка представлены в табл. 5. У спинорога, даже при пересчете для 20 °С, оказался очень высоким уровень стандартного обмена. Его величина в 4–5 раз выше среднего уровня обмена для всех морских рыб. Низкое значение коэффициента $k = 0,64$ указывает на сильно выраженную зависимость обмена от массы тела. Эта рыба, живущая в открытых просторах океана, довольно подвижная, чем можно объяснить высокий уровень обмена и резкое уменьшение его интенсивности с увеличением размеров тела.

У других исследованных нами рыб (рис. 9) обмен находится в пределах средних значений. Зависимость обмена у них от массы тела выражена слабее и наименее выражена она у прилипалы ($k = 0,94$); в противоположность наблюдаемой у спинорога такую зависимость можно объяснить пассивным образом жизни прилипалы, при котором увеличение интенсивности обмена не имеет особого значения.

Приведенные данные хорошо согласуются с результатами и выводами, полученными в исследованиях на рыбах Черного моря [20].

Общее уравнение стандартного обмена, рассчитанное для четырех видов рыб Атлантики при 20 °С ($Q_s = 0,321W^{0,87}$), почти полностью

Таблица 5. Параметры уравнений зависимости стандартного обмена от массы тела

Вид	n	$t, ^\circ\text{C}$	S_y	S_x	r	S_a	a	$a(25^\circ\text{C})$	$a(20^\circ\text{C})$	$k \pm S_k$
Морской карась	14	22,9	0,46	0,62	0,962	0,52	0,234	0,268	0,177	$0,76 \pm 0,022$
Морской петух	4	21,2	0,28	0,42	0,868	0,086	0,359	0,596	0,322	$0,78 \pm 0,034$
Спинорог	9	27,7	0,68	0,76	0,986	0,060	2,299	1,963	1,289	$0,64 \pm 0,056$
Прилипала	6	24,8	0,32	0,40	0,842	0,082	0,365	0,374	0,246	$0,94 \pm 0,044$

Примечание. n – число рыб в опытах; S – стандартное отклонение; $y = \lg Q$; Q – интенсивность обмена, мл $\text{O}_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$; $x = \lg W$; W – масса рыбы, г; r – коэффициент корреляции; $a = Q$ при $W = 1$; $Q = aW_k$; S_a – стандартное отклонение коэффициента a ; S_k – стандартное отклонение показателя степени k .

совпадает с аналогичным уравнением для черноморских рыб ($Q_s = 0,322 W^{0,78}$). Коэффициенты a в обоих уравнениях одинаковы, однако зависимость обмена от массы тела у черноморских рыб выражена сильнее, чем у тропических. Представляет интерес сравнить эти результаты с данными, полученными в опытах на рыбах Атлантического океана во время экспедиции на НИС "Академик Вернадский".

Объектом исследования служили представители четырех семейств рыб — обитателей коралловых рифов: летриновых (*Lethrinidae*), лудиановых (*Lutianidae*), морских карасей (*Sparidae*) и прилипаловых (*Echeneidae*). Рыбы были выловлены крючком в водах атолла Тарава у островов Гилберта, расположенных в Тихом океане вблизи экватора. Их выдержали в специальном бассейне с проточной морской водой.

Основной обмен у рыб определяли в специальной гидродинамической трубе двумя разными методами. В первом случае рыбу помещали в рабочую камеру прибора, где устанавливалась минимальная скорость течения (до $10 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$) для постоянной смены воды в камере. Рыбы не реагировали на такую скорость и не могли из-за своих размеров разворачиваться, поэтому спокойно держались на месте. По второму методу у рыб измеряли затраты энергии на общий обмен при 3–4 режимах плавания с различной скоростью (о чем подробнее будет сказано далее) и путем математической экстраполяции рассчитывали затраты энергии без движения. Оба метода дали хорошее совпадение результатов (табл. 6).

Уравнение, отражающее уровень основного обмена у исследованных рыб при температуре 24°C , имеет вид: $Q_b = 0,355 W^{0,82}$. В пересчете для 20°C коэффициент $a = 0,254$, что несколько ниже потребления кислорода тропическими рыбами Атлантического океана. Уровень основного обмена тихоокеанских рыб составляет 80 % стандартного обмена атлантических, что вполне соответствует общепринятым представлениям [34, 78, 135, 173].

Расход кислорода на основной обмен у прилипалы составляет $0,267 \text{ мл} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ при температуре опыта 24°C . При 20°C расход O_2 на основной обмен у нее равен $0,197 \text{ мл} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, что в 1,3 раза выше средних значений для морских рыб. Эти данные хорошо согласуются с по-

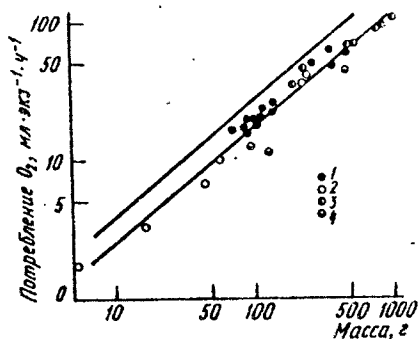


Рис. 9. Соотношение энергетического обмена и массы тела у некоторых тропических рыб Атлантического океана (нижняя прямая — уровень стандартного обмена при 20°C , верхняя — при 25°C): 1 — морская карась, 2 — прилипала, 3 — спинорог, 4 — морской петух

Таблица 6. Затраты энергии на основной обмен у тропических рыб Тихого океана

Объект исследования	Длина, см	Масса, г	Потребление O_2 при основном обмене, млэкз \cdot ч $^{-1}$	
			определено экспериментально	экстраполяция от общего
Lethrinidae,				
Lutjanidae (n = 3)	20,0	280	35,9	28,6
Sparidae (n = 3)	18,5	100	15,9	17,2
Echeneidae (n = 2)	16,0	32	8,6	7,4

Таблица 7. Параметры уравнений зависимости основного обмена от массы тела у некоторых рыб Черного и Средиземного морей

Объект исследования	n	S_y	S_x	r	S_a	a	$k \pm S_k$
Хамса (Ч.м.)	22	0,14	0,18	0,912	0,031	0,235	0,75 \pm 0,036
Ставрида (Ч.м.)	20	0,34	0,41	0,931	0,023	0,240	0,71 \pm 0,0041
Сериола (С.м.)	15	0,41	0,52	0,846	0,056	0,246	0,78 \pm 0,070
Скумбрия (С.м.)	14	0,25	0,37	0,904	0,060	0,242	0,75 \pm 0,058
Ласкирь (С.м.)	16	0,32	0,43	0,865	0,036	0,203	0,73 \pm 0,042
Мерланг (Ч.м.)	18	0,40	0,58	0,814	0,094	0,218	0,90 \pm 0,092

лученными для атлантической прилипалы со средней массой 20–50 г: при температуре опыта 26 °С интенсивность основного обмена у нее равна 0,248–0,270, а в пересчете для 20 °С – 0,163–0,178 мл $O_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$ [18].

В табл. 7 приведены параметры уравнений основного обмена в пересчете для 20 °С, полученные нами в разные годы для нескольких массовых видов рыб Черного и Средиземного морей. Все эти виды, хотя и относятся к разным экологическим группам, – хорошие пловцы. Уровень основного обмена у них различается незначительно. Потребление кислорода у ласкиря, судя по коэффициенту k , всего в 1,2 раза ниже, чем у пелагических видов – ставриды и сериолы. Обращает внимание высокое значение коэффициента k у мерланга (0,90 \pm 0,092). Следует отметить, что в некоторых сериях опытов мы получаем значения k даже больше 1,0. Это можно объяснить погрешностью опыта, но в то же время нельзя исключать и влияние низких температур. Большинство экспериментов с мерлангом проведено зимой и весной при температурах 7–10 °С. В.И.Чекунова и А.Г.Наумов [136] получили высокое значение коэффициента $k = 1,0$ у фолклендского шпрота при температуре 10 °С.

Еще низкое значение k свидетельствует об экономном расходе энергии, то высокое его значение, приближающееся к 1,0, говорит о слабой или вообще об отсутствии зависимости интенсивности обмена от массы тела. Можно предположить, что это является адаптацией к низким температурам обитания у холодолюбивых рыб, позволяющим сохранять обменные процессы на определенном уровне.

2.3. ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБМЕНА И ТЕМПЕРАТУРА ВОДЫ

Температурная зависимость энергетического обмена у водных эктотермов в последнее время снова привлекла к себе пристальное внимание. Теоретическая сторона этой проблемы подробно рассмотрена В.И.Ивлевой [55] и Г.Г.Винбергом [37]. Одним из прикладных ее аспектов является определение температурных коэффициентов и вычисление с их помощью показателей скорости энергетического обмена гидробионтов во всех температурных диапазонах обитания.

Доступный нам материал позволил рассчитать температурные коэффициенты Вант-Гоффа (Q_{10}) скорости потребления кислорода у ряда видов рыб, на которых в последнее время проводятся эколого-физиологические исследования, направленные на вычисление потоков вещества и энергии через популяции [144].

Естественно, что в таких исследованиях можно было использовать лишь данные, полученные на материале, охватывающем широкие размерно-массовые диапазоны рыб каждого вида, причем в исследованиях, исключаящих "острые опыты", т.е. при нормальных температурах обитания. Подобных данных не так уже много. К ним относятся результаты исследований, проведенных на рыбах Черного моря: молоди кефали — остроносе и лобане [139], смариде [93], мерланге (наши данные) и на рыбах Азовского моря: бычке-кругляке [122] и атерине [59].

Исходные материалы в использованных нами работах представлены в виде зависимости скорости потребления кислорода от массы тела животного: $Q = aW^k$ (так называемый стандартный обмен) при разной температуре. Известно множество математических формул для выражения влияния температуры на скорость биологических процессов, предложенных разными исследователями, однако единое уравнение до настоящего времени не найдено [55].

Наши попытки обработать представленные данные по известному уравнению Аррениуса: $Q = Q_1 e^{-\frac{A}{R} \frac{1}{T}}$ привели к тому, что после сложных и громоздких расчетов были получены (что обусловлено особенностями уравнения Аррениуса) снижающиеся величины Q_{10} . При расчете по показательной функции $Q = Q_0 a^k$ значения Q_{10} оказались постоянными, что также объясняется свойствами самого уравнения. Рассчитанные теоретические кривые, на наш взгляд, неудовлетворительно аппроксимировали полученные данные. Нам вообще представляется сомнительным нахождение какой-либо единой функции, достаточно корректно описывающей во всех случаях зависимость интенсивности энергетического обмена от температуры. В связи с этим скорость потребления кислорода была вычислена графически по приведенному выше уравнению стандартного обмена [28]. Обмен был рассчитан на среднюю массу, характерную для каждого вида (табл. 8). Полученные данные в виде количества потребленного кислорода на единицу массы нанесены на гра-

Таблица 8. Энергетический обмен и значения коэффициента Q_{10} , рассчитанного по экспериментальным данным

Вид рыб и средняя масса	Экспериментальные данные					Рассчитанные данные				
	Темпера- тура опыта, °C	Коэффициенты уравнения $Q = aWk$		Обмен, млO ₂ · экз·ч ⁻¹	Обмен, млO ₂ · г ⁻¹ · ч ⁻¹	Литера- тура	Теорети- ческая температу- ра, °C	Обмен при теорети- ческой темпера- туре	Разница темпера- тур $t_1 - t_2$, °C	Кoeffи- циент Q_{10}
		<i>a</i>	<i>k</i>							
Атерина (5 г)	9,5	0,166	0,939	0,75	0,150	[59]	x	x	x	x
	11,5	0,182	0,960	0,85	0,170		x	x	x	x
	14,5	0,266	0,961	1,25	0,250		5	0,102	x	x
	14,5	0,225	0,935	1,01	0,202		10	0,152	5,15	2,04
	18,0	0,313	0,912	1,36	0,272		15	0,208	10-20	1,74
	21,0	0,420	0,776	1,46	0,292		20	0,264	15-25	1,58
	21,0	0,365	0,731	1,18	0,236		25	0,330	x	x
	24,0	0,527	0,706	1,64	0,327		x	x	x	x
	25,0	0,481	0,734	1,57	0,314		x	x	x	x
	27,0	0,532	0,982	2,58	0,516		x	x	x	x
Бычок-кругляк (30 г)	2,5	0,080	0,840	1,39	0,046	[122]	x	x	x	x
	6,5	0,087	0,930	2,06	0,069		5	0,058	x	x
	10,0	0,158	0,800	2,40	0,080		10	0,096	5-15	2,34
	13,5	0,165	0,910	3,64	0,121		15	0,136	10-20	1,85
	18,5	0,208	0,900	4,44	0,148		20	0,178	15-25	1,69
	21,5	0,340	0,870	6,55	0,218		25	0,230	x	x
	24,5	0,370	0,810	5,82	0,194		x	x	x	x
	26,5	0,645	0,690	6,74	0,225		x	x	x	x
Кефаль-остро- нос (10 г)	5,0	0,150	0,620	0,62	0,062	[139]	x	x	x	x
	11,5	0,236	0,736	1,28	0,128		5	0,070	x	x
	14,5	0,291	0,847	2,04	0,204		10	0,120	5-15	2,60
	16,6	0,354	0,880	2,68	0,268		15	0,182	10-20	2,05
	17,0	0,362	0,842	2,52	0,252		20	0,246	15-25	1,74
	21,0	0,465	0,743	2,57	0,257		25	0,316	x	x
Смаида (30 г)	23,0	0,573	0,720	3,01	0,301	[93]	x	x	x	x
	26,0	0,637	0,695	3,16	0,316		x	x	x	x
	12,0	0,100	0,730	1,19	0,040		10	0,033	10-20	2,27
	20,0	0,200	0,071	2,24	0,075		20	0,075	x	x
Кефаль-лобан (10 г)	5,0	0,119	0,687	0,58	0,058	[140]	x	x	x	x
	11,5	0,208	0,819	1,37	0,137		5	0,060	x	x
	14,5	0,327	0,823	2,17	0,217		10	0,122	5-15	3,36
	16,6	0,366	0,682	1,76	0,176		15	0,202	10-20	2,46
	17,0	0,422	0,770	2,48	0,248		20	0,300	15-25	2,27
	21,0	0,523	0,755	2,97	0,297		25	0,460	x	x
	23,0	0,699	0,879	5,29	0,529		x	x	x	x
Мерланг (30 г)	26,0	0,751	0,752	4,24	0,424	x	x	x	x	
	9,0	0,100	0,900	2,13	0,071	Наши данные	10	0,080	10-20	2,74
	20,0	0,251	0,096	6,57	0,219	20	0,219	x	x	

Примечание. Здесь и в табл. 9 x — коэффициент Q_{10} не рассчитывали.

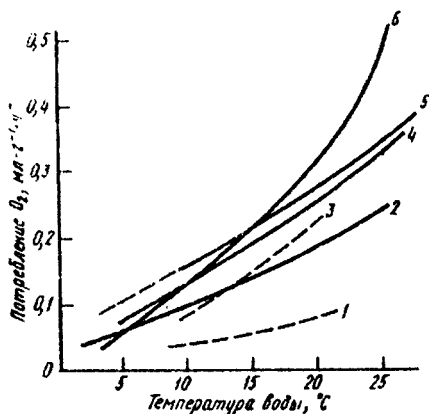


Рис. 10. Зависимость интенсивности энергетического обмена от температуры у различных видов рыб: 1 — смарида, 2 — бычок-кругляк, 3 — мерланг, 4 — кефаль-остронос, 5 — атерина, 6 — кефаль-лобан

У теплолюбивой атерины Q_{10} оказался почти в 1,5 ниже, чем у холодолюбивого мерланга. У промежуточной между тепло- и холодолюбивыми формами смариды Q_{10} выше, чем у более теплолюбивых кефаль-остроноса, атерины и кругляка. Однако для более определенных суждений материала пока недостаточно.

Гораздо более важным нам представлялось определение среднего температурного коэффициента для всех исследованных видов азово-черноморских рыб, который при 10–20 °C оказался равным 2,18, а при 5–25 °C — 2,14. Он практически не отличается от Q_{10} , предложенного Г.Г.Винбергом [37] для всех водных экзотермов — 2,25. Очевидно, этим коэффициентом и следует пользоваться при вычислении интенсивности энергетического обмена азово-черноморских рыб в природных условиях.

Почти такой же коэффициент Q_{10} , в среднем равный 2,29 в диапазоне температур от 2 до 24 °C, получен в опытах на большой группе акклимированной молодежи лососевых [125]. Авторы этой работы отмечают, что температурная зависимость хорошо аппроксимируется как уравнением Аррениуса, так и экспоненциальной зависимостью вида $Q = Q_0 e^{kt}$ и рекомендуют пользоваться последней.

Расчитанные таким способом параметры могут оказаться более точными, чем результаты многих экспериментальных работ. Вероятно, именно погрешностью в постановке экспериментов объясняются слишком высокие (3,0–6,0) значения Q_{10} в исследованиях П.Шоландера с соавт. [232] и Д.Уолшлага [260], подвергнутых обстоятельной критике И.В.Ивлевой [55].

Таблица 9. Средние видовые значения коэффициента Q_{10}

Вид рыб	Коэффициент Q_{10}	
	10–20 °C	5–25 °C
Атерина	1,74	1,78
Бычок-кругляк	1,85	1,96
Кефаль-остронос	2,05	2,13
Смарида	2,27	x
Кефаль-лобан	2,46	2,70
Мерланг	2,74	x
Среднее значение Q_{10}	2,18	2,14

2.4. ТЕМПЕРАТУРНЫЙ ШОК У РЫБ

О влиянии температуры на обменные процессы известно достаточно: мы не будем здесь упоминать эту обширную литературу. Ограничимся собственными данными о влиянии на рыб низких температур (и его прикладных аспектах) и сочетания низкотемпературного воздействия с наркотическими веществами.

Известно, что быстрое охлаждение рыб в воде от температуры обитания до температуры, близкой к 0°C , вызывает оцепенение и торможение всех физиологических функций. Это явление названо эффектом температурного шока рыб [118]. С целью выявления этого эффекта у теплолюбивых и холодолюбивых рыб было поставлено несколько опытов.

Объектом служили три вида черноморских рыб: ставрида, мерланг и морской ерш, или скорпена. Эксперименты проведены в специальной установке, состоящей из холодильника, блока управления и рабочего стола с аквариумами. Подопытных рыб из воды с температурой $20\text{--}25^{\circ}\text{C}$ помещали в воду, охлажденную до $0\text{--}2^{\circ}\text{C}$, и после наступления шока выдерживали (для установления границ обратимости этого явления) от 5 до 30 мин в состоянии оцепенения, а затем переносили в воду с температурой их прежнего содержания. Около 50% рыб не выживали в холодной воде свыше 5–10 мин. В некоторых случаях после пересадки они слабо и аритмично дышали и при выдерживании до 20 мин, но вскоре дыхание у них прекращалось и рыбы погибали. Скорпена хорошо переносила охлаждение и большинство рыб выживало даже при выдерживании в этих условиях до 30 мин. Опыты, проведенные в зимнее время с холодолюбивой рыбой мерлангом, выявили отсутствие температурного шока. Рыбы спокойно плавали, не проявляя заметных признаков угнетения, хотя дыхание и подвижность у них были несколько ниже нормы.

Нарушение жизнедеятельности можно частично устранить, предварительно затормозив центральную нервную систему наркотическими веществами. Эксперименты по охлаждению, проведенные на наркотизированных рыбах, дали положительный результат. Эти рыбы лучше переносили шок и могли находиться в таком состоянии до 25 мин, в то время как рыбы без наркотизации не выживали в холодной воде больше 10 мин.

Таким образом, применение наркотиков способствует выживанию животных в условиях охлаждения. Наркотические вещества предупреждают шокогенное действие охлаждения, снижают обмен веществ в клетках и тканях и предотвращают функциональные расстройства, возникающие при резком переохлаждении организма.

Успешные результаты при сочетании наркотизации углекислым газом с низкой температурой (4°C) получены в опытах [263] при дли-

тельной транспортировке живых карпов. А.Ю.Жуйков [46] полагает, что быстрое помещение рыб в воду с температурой 0°C оказывает действие, характерное для анестезии с применением наркотических веществ. Рыбы последовательно проходят все стадии наркоза, а при дальнейшем прогреве восстанавливают всю условно-рефлекторную деятельность. Способ опробован на различных пресноводных и морских рыбах.

Проведенные эксперименты позволяют считать, что эффект температурного шока наиболее четко проявляется при быстром и значительном перепаде температур, когда за короткий срок разность между температурой обитания и охлаждения достигает $15-20^{\circ}\text{C}$. Чем меньше эта разность или чем длительнее процесс охлаждения, тем слабее выражен эффект шока. В теоретическом и практическом плане для различных видов промысловых рыб важно установить критическую величину этой разности и определить другие сопутствующие факторы, усиливающие или ослабляющие эффект температурного шока.

Температурный шок при соблюдении необходимых условий исключает агонию животного при введении в состояние околочения, что обеспечивает сохранение внутренних энергетических резервов организма и возможность восстановления нормальной жизнедеятельности.

2.5. ВЫЖИВАЕМОСТЬ ПРИ БЫСТРОМ ОХЛАЖДЕНИИ ВОДЫ

В Азовском море известно такое явление, когда осенью в течение 1-2 дней, иногда и за меньшее время, температура воды резко понижается до $10-7^{\circ}\text{C}$. С целью выяснения влияния перепада температур на выживаемость хамсы была поставлена серия опытов.

Стайку хамсы (8-10 экземпляров) помещали вместе с аквариумом (80x80 см) с температурой воды 16°C в холодную комнату с постоянной температурой воздуха 0°C . В течение 10 ч происходило постепенное снижение температуры воды до 7°C . В течение всего опыта велось наблюдение за поведением рыб, и каждый час регистрировалась двигательная активность.

Результаты опытов представлены в табл. 10. В начале опыта хамса проявляет обычную для этого времени дня двигательную активность, иногда образует стаю. За первый час опыта температура быстро снижается на 3°C , т.е. до 13°C ; рыба приходит в возбужденное состояние, двигательная активность повышается. В течение первых 5 ч температура уменьшается до 10°C и двигательная активность хамсы снижается до первоначальной. Однако примерно 50% рыб начинают терять ориентацию, переворачиваются на бок и на спину, ложатся на дно, а затем снова продолжают плавать. Активность их замедляется в 2-3 раза. Дальнейшее понижение температуры до 7°C приводит их к гибели,

а пересаженные из воды с температурой 10 °С в воду с температурой 16 °С быстро приходят в норму.

Оставшаяся часть хамсы продолжает плавать, и ее двигательная активность при температуре ниже 10 °С еще более снижается. При уменьшении температуры до 7 °С с этими рыбами происходит то же, что и с предыдущими при 10 °С: потеря ориентации, опус-

Таблица 10. Двигательная активность азовской хамсы при охлаждении

Время суток, ч	Путь за 1 ч, м	Скорость, см·с ⁻¹	Температура воды, °С
11	600	16,6	16,0
12	924	25,0	14,0
13	686	19,0	13,0
14	492	14,0	11,5
15	698	19,0	10,0
16	533	15,0	9,0
17	473	13,0	8,5
18	283	8,0	7,8
19	130	4,0	7,0
20	213	6,0	7,0

кание на дно и т.д. Часть рыб погибает, а другая, пересаженная в воду с температурой 16 °С, приходит в норму значительно медленнее (и не все особи).

Гематологический анализ свидетельствует, что у рыб, подвергавшихся резкому охлаждению, все показатели, за исключением количества лейкоцитов, выше нормы [133].

При низких температурах воды происходит затруднение газообмена у рыб. В крови задерживается значительно больше углекислого газа, примерно в 2 раза — с 160 до 396 об. ед. [72]. Увеличение содержания углекислоты в крови существенно снижает возможность присоединения гемоглобином кислорода и отдачу его тканям. Организм испытывает частичную асфиксию, а при дальнейшем снижении температуры возможен летальный исход. В это время без усиления кроветворения увеличивается концентрация гемоглобина в крови, что подтверждается нашими данными. Это происходит, по-видимому, за счет депонирования крови в селезенке и частичного ее сгущения.

По данным Н.В.Лебедева [74], критическая температурная зона поведения хамсы в осенне-зимний период находится в районе 7 °С, а критическая зона для жизни — в районе 1 °С. Другие авторы отмечают, что критической температурой для хамсы является 5–6 °С, а при температуре 2–4 °С наступает гибель [117, 124]. Все это, вероятно, справедливо при медленном снижении температуры моря. Как показывают наши исследования, быстрое и внезапное охлаждение способно привести к гибели значительную часть хамсы при температуре воды в пределах 6–7 °С.

Теперь, зная величины основного и стандартного обмена, их соотношение у рыб различных экологических групп и двигательной активности, можно приступить к основной задаче — исследованию энергетического обмена при плавании в условиях эксперимента.

ГЛАВА 3 ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН ПРИ ПЛАВАНИИ (ОБЩИЙ ОБМЕН)

Анализ существующих методов и приборов, предназначенных для измерения интенсивности основного, стандартного и частично активного обмена у различных видов рыб сделан Г.Г.Винбергом [34] и Н.С.Строгановым [130]. В книге В.А.Матюхина [86] рассматриваются основы биологической гидромеханики, методы изучения биоэнергетических характеристик движения рыб и коэффициенты полезного действия. Заслуживает большого внимания монография Н.В.Кокшайского [66], в которой дается критический анализ механики полета и плавания животных, рассматриваются эффективность локомоторных систем и энергетика плавания, обсуждаются бионические аспекты аэро- и гидродинамики. Л.Б.Кляшторин [61] на большом фактическом материале собственных и литературных данных провел обстоятельный анализ современных представлений о кислородных потребностях рыб разной экологии в различные периоды жизненного цикла.

Существует несколько типов приборов для изучения энергетики рыб. Помещенное в прибор животное выполняет определенную работу в потоке воды, потребление кислорода рассчитывают по изменению его концентрации в объеме всей камеры. Движение воды обеспечивается или вращением всего прибора, как в кольцевых респирометрах [189, 195, 259], или гребным винтом [64, 86, 166, 168]. Кроме этих устройств применяют аппараты, в которых движение объектов относительно неподвижной воды вызывается световыми или электрическими раздражителями [254, 255]. Применяются также приборы, основанные на принципе оптомоторной реакции [115, 178], и установки для измерения скоростей плавания рыб [152, 216].

Недостаточная изученность активного обмена у рыб связана с рядом физиологических и методических особенностей. В первую очередь это касается специальных приборов, позволяющих задавать определенный режим плавания, регулировать температурные условия и регистрировать физиологические показатели рыб в процессе эксперимента.

В большинстве работ при оценке энергозатрат у рыб во время движения не учитываются потери энергии на сопротивление воды, локомоторные движения, затраты на анаэробный обмен и продолжительность восстановительного периода, а также гидродинамическая характеристика потока воды в приборе. Все это может оказать существенное влияние на величину энергозатрат. Энергозатраты у рыб зависят также от

характера потока — ламинарного или турбулентного [154, 192, 220]. Рыба избирает наиболее приемлемые участки для движения. Плотва и карась предпочитают турбулизованный поток [222].

Важное значение при изучении скоростей движения рыб имеет число Рейнольдса (Re), характеризующее обтекающий тело поток (ламинарный или турбулентный). Это число представляет собой безразмерную величину и вычисляется по формуле $Re = \frac{vL}{\gamma}$, где v — скорость плавания, $см \cdot с^{-1}$; L — длина тела, $см$; γ — коэффициент кинематической вязкости, равный $0,01$ при $20^\circ C$. Различные рыбы плавают при числах Re $4,8 \cdot 10^4 - 4 \cdot 10^7$. Большинство рыб даже при высоких скоростях движения плавают при ламинарном режиме, т.е. при числе $Re < 5 \cdot 10^5$ [65]. У черноморских рыб при крейсерских скоростях плавания число Re достигает $5,8 \cdot 10^4$ — у морского карася, $6,5 \cdot 10^4$ — у смирды и $9 \cdot 10^4$ — у кефали [95].

Существуют различные определения скоростей плавания рыб: максимально доступные, бросковые, критические, максимальные, крейсерские, миграционные, оптимальные [114]. Авторы предлагают термин "плавательная способность" при определении скорости; под этим понимается время, в течение которого рыба способна двигаться при данной скорости. Максимально доступная скорость и бросковая развиваются в секунды и доли секунды. Эти скорости проявляются при погоне или убегании, при испуге. Максимальные скорости рыбы могут поддерживать в течение минут или десятков секунд, а на крейсерских плавают часами. Под критической скоростью Дж.Бретт [169] подразумевает максимальную скорость, с которой рыба может плыть в течение 1 ч без утомления. В течение этого времени большинство рыб может выдерживать скорость порядка $3,5-4,5$ длины тела в 1 с. Все эти скорости не имеют резких переходов, и время движения с той или иной скоростью у разных рыб различное [238—240, 257].

Естественно, что в таком разнообразии названий различных скоростей не так легко ориентироваться, тем более что разные авторы часто понимают эти скорости по-своему. В дальнейшем, чтобы не было путаницы в терминах и для облегчения сравнения скоростей разноразмерных рыб, наряду с абсолютной скоростью будем применять понятие относительная скорость и следующие названия.

1. Минимальная скорость — скорость плавания рыбы в одну длину тела за 1 с. В то же время это и есть относительная скорость [249].

2. Оптимальная скорость, или маршрутная, — максимальная скорость плавания при минимальных энергетических затратах. Обычно такая скорость составляет $2 L/с$ и рыбы с этой скоростью могут плыть неограниченно долго [256].

3. Крейсерская скорость, или миграционная, — скорость, которую рыбы могут поддерживать в течение многих часов и при этом не обры-

зуется кислородный долг. В большинстве случаев это 3–4 L/c [181, 200, 262].

4. Максимальная скорость — с такой скоростью рыбы могут проплывать сравнительно небольшие отрезки пути, несколько метров или несколько десятков метров в течение секунд и десятков секунд. Обычно это 5–10 L/c [190].

5. Бросковая скорость — предельно доступная скорость, которую рыба может развить за самый малый отрезок времени — доли секунды. Это скорости порядка 10–20 L/c и более [39].

У скумбрии длиной 30 см при температуре 12,5 °C зарегистрирована бросковая скорость плавания порядка 5,5 м·с⁻¹ (18 L/c). Мощность, рассчитанная по тяговому усилию, составляла около 5Вт. Считается, что такая скорость плавания находится на пределе физиологических возможностей скумбрии [250]. Быстрое развитие скорости, т.е. ускорение, не является функцией размера рыбы, но зависит от удельной массы мышц, формы тела и профиля плавников [251]. Оптимальный профиль тела, а следовательно, и лучшие гидродинамические качества имеют рыбы с высокими плавниками и большей удаленностью их от центра тяжести [252]. Личинки сельди и трески во время бегства при испуге в большинстве случаев развивали скорости до 5,7–8,6 L/c в течение 200 мс и до 12–16 L/c в течение 20 мс [261]. Приято считать, что максимальная скорость равна 10 длинам тела рыбы в 1 с. Многие рыбы могут плыть при скорости порядка 3–6 L/c в течение длительного времени [153]. На показатели скорости влияет степень тренированности рыбы, они развивают более высокие скорости и меньше утомляются [172]. Искусственно выращенная форель обладает меньшей выносливостью к скоростным нагрузкам, чем дикие особи того же вида [197, 248]. Скорости движения рыб зависят от физиологического состояния, упитанности, индивидуальных особенностей и, естественно, от размеров рыбы [12]. Диапазон развиваемых рыбами скоростей в различных режимах чрезвычайно обширен (от нескольких сантиметров до десятков метров в 1 с). Материалы многих работ по изучению скоростей морских и пресноводных рыб и методы их определения представлены в обзорных публикациях [67, 108, 109, 114].

Низкие и высокие температуры ограничивают крейсерскую скорость плавания. Лучшие скоростные характеристики наблюдаются при оптимальных температурах [157]. Наиболее высокий уровень активного обмена при плавании при температурах от 5 до 24 °C обнаружен Дж.Бреттом [168] у нерки при 15 °C. Исследования А.Я.Столбова [84, 127] по активному обмену, проведенные на байкальских рыбах — харнусае, омуле и на обском язе, показали, что при естественном повышении температуры у рыб увеличивались потребление кислорода, частота и глубина дыхания, но в области оптимальных температур эти

показатели изменялись незначительно. При бросковых скоростях также отмечается независимость скорости движения от температуры [157, 163, 167, 168, 201, 228].

Крейсерские скорости характеризуются равномерностью и имеют место при длительных миграциях. При этом затраты энергии в течение 6 ч составляют от 30 до 50 ккал·кг⁻¹ в день [204]. Минимальное превышение активного обмена над основным или стандартным отмечено у золотой рыбки (всего в 2 раза) при скорости плавания 15–45 см·с⁻¹ [189]. Самые большие затраты активного обмена, в смысле превышения его над стандартным, получены В.С.Ивлевым [52]. Мальки балтийского лосося при скорости движения 0,6–6,4 см·с⁻¹ развивали энергию, в 18–32 раза превосходящую энергию обмена покоя. По данным К.Д.Алексеевой [5], уровень активного обмена кефали в 3,5 раза превышал стандартный при скорости плавания от 60 до 100 см·с⁻¹. Показано, что быстроходные пелагические рыбы обладают меньшими затратами на активный обмен по сравнению с прибрежными видами и более экономичны, что обусловлено их гидродинамическими качествами [20, 63, 147].

При движении рыб с большими скоростями возникает так называемый кислородный долг вследствие повышенного расхода кислорода при больших нагрузках. По окончании плавания еще некоторое время (от одного до нескольких часов) наблюдается интенсивное потребление кислорода по сравнению с первоначальным состоянием покоя. Разница между потреблением кислорода при стандартном или основном обмене и его потреблением в период восстановления и есть кислородный долг. Количество кислорода, затраченное на выполнение определенной нагрузки, в сумме с кислородным долгом составляет кислородный запрос. Как правило, кислородный долг не возникает при небольших нагрузках и умеренных скоростях плавания в пределах крейсерских. Кислородный долг у мальков балтийского лосося составлял до 50 % общего обмена [52], у кефали он достигал 45 % стандартного и 11 % активного обмена [5]. По данным Дж.Бретта [168], у нерки после плавания со скоростью 70 см·с⁻¹ при температуре 15 °С кислородный долг составлял свыше 30 % стандартного обмена, а период восстановления продолжался более 3 ч. У хариуса и омуля при скорости плавания около 80 см·с⁻¹ в течение 5–7 ч отмечался постоянный и устойчивый уровень энергозатрат без кислородной задолженности. Кратковременное интенсивное плавание в течение 20 мин со скоростью около 100 см·с⁻¹ вызывает у этих рыб усиленное потребление кислорода, в 5–6 раз превышающее его потребление в относительном покое, что приводит к образованию кислородного долга и ограничивает возможность длительного плавания на такой скорости [127].

Многие исследователи данные по общим энергозатратам рыб при движении выражают как экспоненциальную функцию скорости, кото-

Таблица 11. Соотношения различных единиц скорости

Единицы	см·с ⁻¹	км·сут ⁻¹	м·мин ⁻¹	км·ч ⁻¹	фут·с ⁻¹	узлы	м·с ⁻¹
см·с ⁻¹	1	0,864	0,600	0,036	0,0328	0,0194	0,0100
км·сут ⁻¹	1,157	1	0,694	0,0416	0,0380	0,0224	0,0116
м·мин ⁻¹	1,566	1,440	1	0,060	0,0546	0,0322	0,0167
км·ч ⁻¹	27,78	24,0	16,66	1	0,911	0,539	0,278
фут·с ⁻¹	30,48	26,33	18,29	1,097	1	0,591	0,305
узлы	51,45	44,47	30,88	1,85	1,69	1	0,514
м·с ⁻¹	100	86,43	60,0	3,60	3,28	1,944	1

Таблица 12. Соотношение различных единиц энергии

Единицы	Дж	кал·ч ⁻¹	мгО ₂ ·ч ⁻¹	млО ₂ ·ч ⁻¹	ккал·сут ⁻¹	Вт
Дж	1	0,239	0,070	0,0492	0,0057	0,000278
кал·ч ⁻¹	4,184	1	0,294	0,206	0,0240	0,001162
мгО ₂ ·ч ⁻¹	14,22	3,40	1	0,700	0,0816	0,00395
млО ₂ ·ч ⁻¹	20,3	4,86	1,43	1	0,1166	0,00564
ккал·сут ⁻¹	174,2	41,68	12,26	8,58	1	0,0484
Вт	3600	861,7	253,2	177,3	20,7	1

рая на полулогарифмическом графике имеет вид прямой линии. Впервые это было показано П.Блажкой [166], который для своих расчетов применил уравнение $Q_w = a \cdot e^{bv}$, где Q_w — величина общего обмена при движении, мл или мг О₂ на 1 кг массы тела за 1 ч; v — скорость плавания, выраженная в длинах тела за 1 с или в см·с⁻¹; a, b, e — константы.

Дж. Бретт [168] установил, что потребление кислорода при плавании лосося находится в линейной зависимости от скорости движения, выраженной в длинах тела в 1 с. П.Титлер [245] показал, что такой же зависимости подчиняются энергозатраты трески при скорости плавания 2 длины в 1 с. Линейная зависимость логарифмов потребления кислорода и относительной скорости движения установлена для байкальских рыб хариуса и омуля [84, 127].

Энергозатраты только на активный обмен находятся в степенной зависимости от скорости плавания и обычно выражаются уравнением $Q_v = mv^n$, где Q_v — количество потребленного кислорода (например, в миллилитрах на 1 г); v — скорость движения; см·с⁻¹; m, n — коэффициенты. Показано, что степень при величине скорости обычно близка к 2 [5, 17, 52, 63]. Однако это уравнение имеет ряд неудобств и не всегда применимо, о чем будет сказано далее.

Встречающиеся в литературе единицы измерения скоростей движения очень разнообразны. Все скорости у мелких рыб и крейсерские измеряются в см·с⁻¹, максимальные и рывковые скорости часто выражают в м·с⁻¹, средние скорости при миграциях обычно приводятся в км·сут⁻¹. В некоторых работах данные о скорости плавания представлены в м·мин⁻¹, фут·с⁻¹ и даже в узлах. Все это создает известные

трудности при сравнении данных различных авторов. Для удобства пересчета одних единиц скоростей плавания в другие в табл. 11 указаны соотношения различных единиц.

То же относится к количественному выражению энергетических затрат в покое и при движении. Кроме единиц работы и энергии, принятых в международной системе единиц (СИ), в биологии широко используется множество единиц и эквивалентов. Чаще всего употребляются единицы потребленного кислорода (мл и мг O_2), иногда встречаются калории, джоули и ватты. В табл. 12 приведены соотношения различных энергетических единиц.

3.1. МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ АКТИВНОГО ОБМЕНА

Гидродинамическая труба для измерения затрат энергии у рыб при движении сконструирована в отделе физиологии ИнБЮМ (рис. 11). Это прибор типа трубы Л.А.Ковалевской [64], где движение потока воды создается с помощью гребного винта, приводимого в движение электромотором постоянного тока мощностью 1 кВт. Выпрямитель позволяет питать мотор от сети переменного тока. Количество оборотов мотора, а следовательно, и скорость потока воды могут изменяться в широких пределах. Это осуществляется тем же выпрямителем, который подает на двигатель ток напряжением 10–220 В.

Вся труба выполнена из винилпласта и имеет форму эллипсоидного тора с внутренним диаметром 16 см. В трубу вмонтированы три штуцера для поступления и удаления воды и для взятия проб воды на анализ. Для наблюдения за рыбой имеется боковой иллюминатор из оргстекла. Герметически закрывающаяся крышка также выполнена из оргстекла. В крышку вмонтированы кран для удаления воздуха и съемная трубка Пито–Прандтля для измерения скорости водяного потока. Рабочая камера имеет длину 48 см и ограничена с одной стороны мелкоячеистой стабилизирующей решеткой для выпрямления водяного потока, а с другой — ограничительной сеткой. Оба эти приспособления не позволяют рыбе уйти из рабочей камеры. Объем установки 28 л. Скорость потока воды в приборе была оттарирована с помощью трубки Пито–Прандтля, изготовленной в мастерских Санкт-Петербургского политехнического института.

Измерения обмена проводили после предварительного выдерживания рыб в рабочей камере прибора в течение 2–3 ч в условиях проточной воды. Опыты ставили на стайных и одиночных рыбах. Определяли потребление кислорода при дозированных нагрузках от 10 до 30 мин и при ступенчатом увеличении скорости движения в пределах 20–120 $см \cdot с^{-1}$. Содержание растворенного в воде кислорода определяли полярографически с помощью платиново-серебряного электрода и кон-

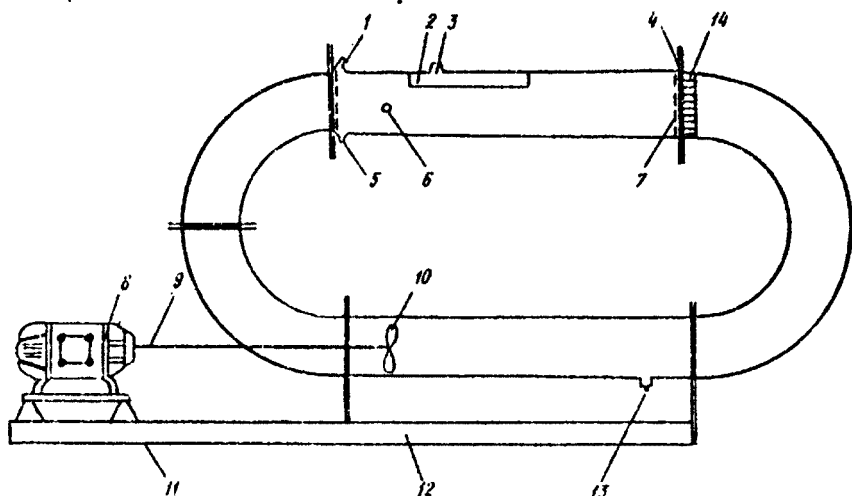


Рис. 11. Схема гидродинамической трубы:

1 – штуцер для выпуска воздуха, 2 – герметическая крышка, 3 – гнездо для съемной трубки Пито–Прангля и датчика кислорода, 4 – фланец, 5 – штуцер для спуска отходов, 6 – штуцер для взятия проб воды, 7 – ограничительная решетка, 8 – двигатель, 9 – вал двигателя, 10 – гребной винт, 11 – амортизатор двигателя, 12 – станция трубы, 13 – штуцер для спуска и наполнения воды, 14 – стабилизирующая решетка

тролировали по методу Винклера. Величину активного обмена вычисляли по разности между общим обменом при данной скорости движения и основным, который измеряли на наркотизированных рыбах, а также рассчитывали по экстраполяции экспериментальных данных до нулевой скорости. Величины потребления кислорода выражены в $\text{мл}\cdot\text{экз}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$. Все результаты обработаны статистически. Коэффициенты уравнений и другие показатели вычислены методом наименьших квадратов.

3.2. ЗАВИСИМОСТЬ ОБЩЕГО И АКТИВНОГО ОБМЕНА ОТ РАЗМЕРОВ РЫБ И СКОРОСТИ ДВИЖЕНИЯ

Опыты поставлены на кефали, морском карасе и горбыле [26]. Величины потребления кислорода представляют собой средние значения, полученные путем нескольких измерений, проведенных на одной рыбе при неизменной скорости движения.

На рис. 12 изображена зависимость общего обмена от массы тела у исследованных рыб при скорости движения $60 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ и средней температуре 22°C . Такая скорость выбрана потому, что в этом случае

у опытных рыб отмечены наиболее равномерное движение и самые устойчивые показатели потребления кислорода. Как видно

из рисунка, экспериментальные точки располагаются по прямой и могут быть описаны уравнением, которое применяют для расчета стандартного и основного обмена. Это уравнение для кефалей имеет вид: $Q_w = 0,764 W^{0,85}$, что в 3 раза превышает уровень основного обмена.

Уравнение зависимости активного обмена от массы тела у горбыля при той же скорости движения имеет вид: $Q_w = 0,614 W^{0,80}$. Таким образом, горбыль при одинаковой скорости движения тратит энергии в 1,2 раза меньше кефали. Это различие исчезает при сравнении энергозатрат исключительно на активный обмен, что объясняется большей интенсивностью основного обмена у подвижных быстроплавающих рыб.

Энергетический обмен у морского карася находится примерно на том же уровне, что и у горбыля при одинаковой скорости плавания — $60 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. Энергозатраты кефали трех размерных групп при разной скорости движения представлены в табл. 13 и на рис. 13. Зависимость общего энергетического обмена у кефали от скорости движения возрастает с увеличением скорости и имеет параболический характер. Графическая экстраполяция общего обмена до нулевой скорости и математический расчет дают цифры, близкие к величинам основного обмена у наркотизированных рыб.

Величины потребления кислорода у этой группы рыб при скорости 50 и $60 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ находятся на одном уровне. По-видимому, это свидетельствует о том, что для кефали массой 30 г такая скорость является крейсерской и составляет 4 длины тела в 1 с ($4L/c$). Уровень общего обмена при движении с этой скоростью в 5 раз превышает основной обмен, в то время как энергозатраты на активный обмен в 4 раза больше таковых на основной обмен.

Зависимость активного обмена от скорости движения (т.е. общий обмен минус основной обмен) носит несколько иной характер. Затраты энергии с увеличением скорости возрастают более резко. На рис. 14 изображена зависимость активного обмена от скорости движения у кефали средней массой 30 г. Прямая на графике построена по уравнению $Q_v = mv^n = 0,005v^{1,91}$.

Из этого уравнения следует, что затраты энергии у кефали при скорости движения $40-80 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ пропорциональны примерно квадрату скорости. У рыб, менее быстроходных и с более высоким телом (например, горбыль и карась), энергозатраты при активном плавании про-

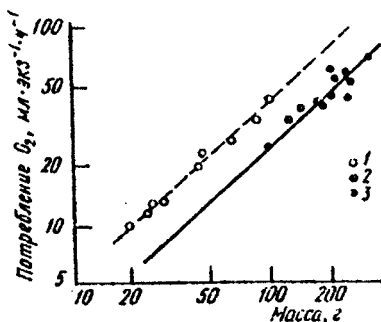


Рис. 12. Зависимость энергетического обмена от массы при движении у некоторых черноморских рыб (скорость плавания $60 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$): 1 — кефаль, 2 — ласкирь, 3 — горбыль

Таблица 13. Затраты энергии у кефали ($\text{мл O}_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) при различной скорости движения

Средняя масса, г	Средняя длина, см	Температура воды, °С	Потребление O_2 при общем обмене при различной скорости движения, $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$				Потребление O_2 при активном обмене при различной скорости движения, $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$						
			40	50	60	70	80	40	50	60	70	80	
30	16	15	9,2	13,3	14,3	22,7	27,1	2,7	6,5	10,8	11,6	20,0	24,4
50	18	20	—	16,6	20,8	25,7	—	3,9	—	12,7	16,9	21,8	—
100	22	20	—	29,2	36,2	41,5	—	6,4	—	22,8	29,8	35,1	—

порциональны числу, большему, чем квадрат скорости. Расчеты показывают, что при дальнейшем увеличении скорости движения до предельных для данного вида величин затрачиваемая энергия становится пропорциональной кубу скорости и тем выше, чем хуже гидродинамическая характеристика формы тела животного.

Параметры приведенных выше уравнений степенной зависимости энергетических затрат на движение рыб от массы тела и скорости потока воды представлены в табл. 14. Коэффициент корреляции во всех случаях высокий, и статистическая обработка данных показывает, что коэффициенты уравнений вычислены с большой степенью достоверности.

Степенной показатель скорости движения — коэффициент n для кефали равен $1,91 \pm 0,02$ и отличается от полученного К.Д.Алексеевой [7] в опытах на кефали сходных размеров ($n = 1,40$), но близок к коэффициенту, приведенному в другой ее работе [5] для кефали более крупных размеров ($n = 1,87$). Упомянутый автор считает, что такое различие свидетельствует о более резком возрастании расхода энергии у крупных рыб по сравнению с мелкими при увеличении скорости плавания.

Как было показано выше, расход энергии при движении подчиняется такой же зависимости от массы тела, как и в покое, т.е. расход на единицу массы снижается с увеличением размеров тела. Следовательно, интенсивность активного обмена у крупных рыб не может быть выше, чем у мелких. Поэтому более правильно было бы считать, что отмеченное выше различие объясняется не размерами животного, а диапазоном исследуемых скоростей, так как с увеличением скорости движения степенной показатель стремится к кубу.

Затраты энергии у мерланга при скорости движения до $70 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ в 3 раза превышают уровень основного обмена, который был установлен экспериментально и вычислен путем экстраполяции активного обмена. Величины

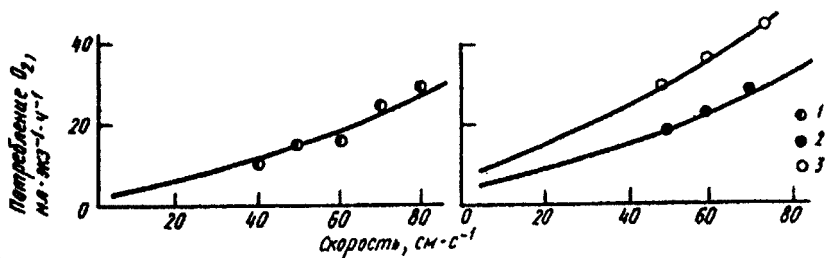


Рис. 13. Зависимость общего обмена от скорости плавания у кефали разных размерных групп:
1 — масса рыб 30 г, 2 — 50 г, 3 — 100 г

основного обмена, полученные этими двумя методами, одного порядка. У ласкиры при той же скорости движения активный обмен превышает основной в 4 раза. Затраты энергии у ставриды несколько меньше, чем у ласкиры и мерланга. При скорости плавания до 100 см·с расход энергии на активный обмен у ставриды в 5—6 раз превосходит уровень основного обмена.

В табл. 15 представлены результаты опытов по определению активного обмена у черноморской смариды, проведенных в осенний и весенний сезоны при средних температурах 12 и 18 °С. Следует отметить некоторое повышение активного обмена при более высоких температурах в весеннее время.

На рис. 15 и в табл. 16 приведены затраты энергии при плавании у некоторых тропических рыб Тихого океана. Наибольшее количество энергии расходуют при плавании рифовый окунь и летрин, которым как типичным обитателям коралловых зарослей, по-видимому, несвойственно движение с большой скоростью. Вследствие этого при крейсерской скорости плавания, равной 4—5 длинам тела в 1 с, у них не выработался экономичный режим движения. Уравнение активного обмена для этих рыб имеет вид: $Q_v = 0,0018v^{2,44}$.

Такой уровень обмена не может быть объяснен только высокой температурой, что в данном случае выразилось бы в увеличении коэффициента m , но не n . Подтверждается высказанное ранее предположение, что затраты энергии у плохо обтекаемых и тихходных рыб пропорциональны числу, которое больше квадрата скорости [17]. При дальнейшем увеличении скорости движения (до предельных для данно-

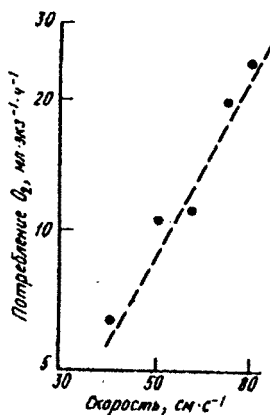


Рис. 14. Зависимость активного обмена от скорости плавания у кефали

Таблица 14. Параметры уравнений зависимости обмена от массы тела и скорости движения

Номер уравнения	Вид рыб	S_y	S_x	r	S_a	lga	a	$k \pm S_k$
(1)*	Кефаль	0,2066	0,2412	0,997	0,0163	-0,1169	0,764	0,85±0,022
(1)*	Горбыль	0,1245	0,1378	0,883	0,0584	-0,2118	0,614	0,80±0,014
(2)**	Кефаль	0,2081	0,1063	0,977	0,0440	-2,2686	0,005	1,91±0,018

* Скорость движения 60 см·с⁻¹; общий обмен. ** Масса 30 г, скорость движения 40–80 см·с⁻¹; активный обмен.

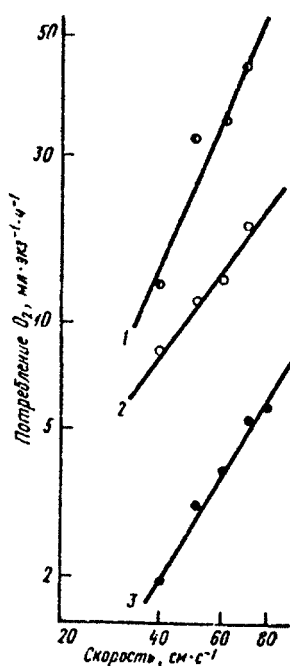


Рис. 15. Зависимость активного обмена от скорости плавания у некоторых тропических рыб Тихого океана:

1 — летрин, рифовый окунь, 2 — морской карась, 3 — прилипала

го вида величин) затрачиваемая энергия становится пропорциональна кубу скорости и она тем выше, чем хуже гидродинамическая характеристика формы тела животного. Энергетические затраты у морского карася с увеличением скорости движения возрастают незначительно, и расход энергии у него близок к такому у черноморской кефали [7].

Прилипала, или акуляя ремора, в гидродинамической трубе не плыла активно против потока, а "сидела", присосавшись к боковой стенке прибора. Это соответствует ее поведению в природных условиях: обычно она плывет вместе с какой-нибудь крупной рыбой (чаще с акулой), помещаясь у нее на боку или на спине. Естественно, что реморе приходится затрачивать неодинаковые усилия для того, чтобы удержаться на "хозяине" во время его движения с переменной скоростью. Как показали опыты, энергетический обмен у прилипалы при так называемом пассивном плавании выражается небольшой величиной. Как можно рассчитать по уравнению $Q_v = 0,004 v^{1,67}$, затраты на активный обмен у нее в 2 раза превышают затраты на основной лишь при скорости 150 см·с⁻¹, что составляет 10L/с (табл. 17). Эта скорость предельна для большинства рыб. Таким образом, прилипала характеризуется высоким уровнем основного обмена и низкими величинами потреб-

Таблица 15. Затраты энергии на движение у черноморской смариды в различные сезоны

Масса, г	Температура, °С	Весна				Масса, г	Температура, °С	Осень			
		Потребление O ₂ (мл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹) при различной скорости движения, см·с ⁻¹						Потребление O ₂ (мл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹) при различной скорости движения, см·с ⁻¹			
		50	60	70	80			50	60	70	80
54	18,0	—	27,1	—	30,6	44	13,0	14,2	14,2	14,7	17,1
56	17,8	—	21,8	29,4	39,9	56	11,0	13,7	—	—	—
58	18,2	—	23,3	25,6	38,4	66	12,8	—	16,8	20,4	27,7
62	15,8	22,8	28,5	—	—	72	12,4	—	20,9	21,1	—
72	17,8	25,6	32,0	—	—	86	13,6	15,2	—	29,9	41,3
74	17,8	25,1	33,5	—	—	86	12,5	13,3	17,1	18,5	38,5
94	16,4	23,8	31,4	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 16. Затраты энергии на основной и активный обмен у тропических рыб Тихого океана

Объект исследования	Средние		Основной обмен, мл O ₂	Активный обмен (мл O ₂) при скорости движения, см·с ⁻¹				
	длина, см	масса, г		40	50	60	70	80
Lethrinidae, Lutianidae (n = 3)	20,0	280	<u>35,86</u> 0,128	<u>12,36</u> 0,044	<u>34,20</u> 0,122	<u>37,88</u> 0,135	<u>52,49</u> 0,187	—
Sparidae (n = 3)	18,5	100	<u>15,86</u> 0,159	<u>8,13</u> 0,081	<u>11,61</u> 0,116	<u>13,19</u> 0,132	<u>18,69</u> 0,187	—
Echeneidae (n = 2)	16,0	32	<u>8,55</u> 0,267	<u>1,81</u> 0,057	<u>3,03</u> 0,095	<u>3,85</u> 0,12	<u>5,23</u> 0,163	<u>5,70</u> 0,178

Примечание. Данные приведены в расчете на 1 экз. (числитель) и на 1 г массы тела (знаменатель). Температура воды 24 °С.

Таблица 17. Параметры уравнений активного и основного обмена у тропических рыб Тихого океана

Объект исследования	S_Q	S_V	r	S_m	lgm	m	$n + S_n$
<i>Активный обмен</i>							
Lethrinidae, Lutianidae	0,235	0,091	0,942	0,079	-2,7459	0,0018	2,44±0,143
Sparidae	0,129	0,091	0,963	0,024	-1,3376	0,0460	1,40±0,129
Echeneidae	0,180	0,106	0,979	0,026	-2,3930	0,0040	1,67±0,111
<i>Основной обмен</i>							
	S_Q	S_w	r	S_a	lga	a	$k + S_k$
Усредненное (для трех видов)	0,169	0,205	0,983	0,019	-0,4500	0,355	0,82±0,038

Примечание. S – стандартное отклонение; r – коэффициент корреляции.

Таблица 18. Затраты энергии на движение у некоторых рыб Средиземного моря

Вид рыб	Масса, г	Длина, см	Температура воды, °C	Потребление O_2 (мл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹ ; калории) при различной скорости движения, см·с ⁻¹							
				40	50	60	70	80	90	100	110
Ставрида	40	18,5–20,0	25,5	–	–	17,8	21,4	28,0	36,1	–	–
						86,51	104,00	136,08	174,45		
	50	18,0–20,5	25,0	18,1	22,8	24,2	26,0	32,6	–	–	–
				87,87	110,91	117,61	126,36	156,44	–	–	–
	60	18,5–21,0	25,5	18,8	21,1	23,8	27,6	36,4	–	–	–
			91,37	102,55	115,67	134,14	176,90	–	–	–	
	70	20,0–22,5	24,0	–	–	24,3	–	35,4	–	45,1	37,4
						118,10	–	172,04	–	219,19	181,76
Скумбрия	80	20,5–23,0	25,5	–	25,1	28,0	35,4	38,9	–	–	–
	30	16,0–17,0	27,3	17,5	19,5	22,2	–	–	–	–	–
				84,08	94,77	107,89	–	–	–	–	–
	40	17,5–19,0	27,5	24,4	–	–	–	–	–	–	–
			118,58	–	–	–	–	–	–	–	
	50	18,0–19,5	22,5	–	22,7	24,6	25,7	–	–	–	–
Сериола					110,32	119,56	124,90	–	–	–	–
	50	15,0–16,5	26,2	22,3	24,9	27,8	30,9	34,2	41,2	–	–
				107,04	121,0	135,1	150,2	166,2	200,2	–	–
	60	16,0–17,5	26,2	–	–	–	35,6	48,0	54,6	49,9	49,9
							173,02	233,28	265,36	242,51	242,51

ления кислорода при пассивном передвижении вместе с "хозяйном".

Сравнительная оценка энергетических затрат у рыб, характеризующихся разной экологией, представляет значительный интерес во многих отношениях. Эти рыбы имеют различную гидродинамическую характеристику, а также способ передвижения; вероятно, это должно отражаться на количестве энергии, затрачиваемой ими при плавании.

Исследования проведены на шести видах рыб с различными естественной активностью и формой тела, обитающих в Черном (кефаль, ставрида, ласкирь) и Средиземном (скумбрия, ставрида, сериола) морях.

Экспериментальные данные представлены в табл. 18. У ставриды массой 70 г и сериолы — 60 г при увеличении скорости движения до $100 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ наблюдается снижение потребления кислорода. Это может быть связано с общей усталостью организма, снижением окислительно-восстановительных процессов и образованием кислородного долга. В связи с этим следует считать, что скорость плавания около $100 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ максимальна для рыб данных вида и размера.

Сравнение уровней общего обмена при движении у трех видов рыб средней массой 50 г (рис. 16) показывает, что наибольшие затраты энер-

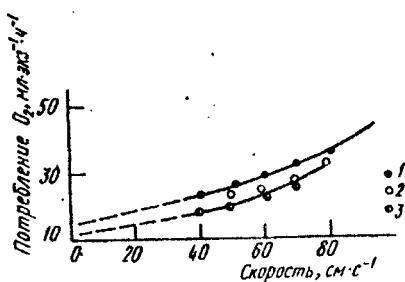


Рис. 16. Потребление кислорода при общем обмене различными видами рыб в зависимости от скорости плавания: 1 — сериола, 2 — ставрида, 3 — скумбрия

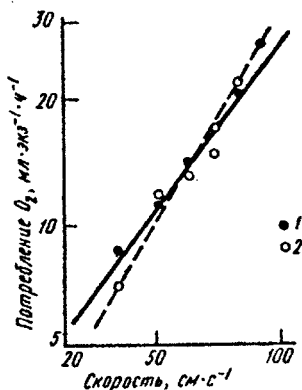


Рис. 17. Зависимость активного обмена от скорости плавания у сериолы (1) и ставриды (2) средней массой 50 г

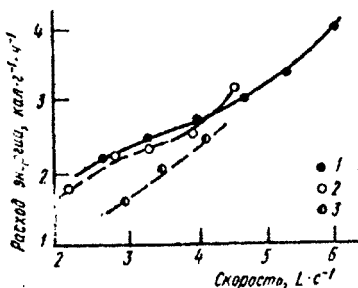


Рис. 18. Зависимость интенсивности общего обмена у различных рыб от относительной скорости плавания: 1 — сериола, 2 — ставрида, 3 — кефаль

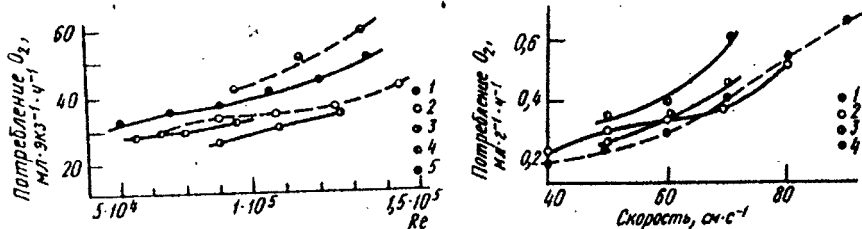


Рис. 19. Скорость потребления кислорода у некоторых морских рыб при различных числах Рейнольдса:

1 — сериола, 2 — ставрида, 3 — кефаль, 4 — скумбрия, 5 — ласкирь

Рис. 20. Зависимость интенсивности активного обмена от скорости плавания:

1 — сериола, 2 — ставрида, 3 — кефаль, 4 — смарида

гии наблюдаются у сериолы, а наименьшие — у ставриды и скумбрии. Однако необходимо учитывать, что при одинаковой массе ставрида имеет большую длину тела, чем сериола, и следовательно, относительная скорость плавания у нее меньше. Сравнивая относительную скорость движения и затраты энергии на активный обмен у этих рыб, приходим к выводу, что интенсивность обменных процессов у них примерно одинакова (рис. 17, 18).

При плавании рыб со скоростью 40–100 см·с⁻¹ числа Рейнольдса находились в пределах от $5 \cdot 10^4$ до $1,5 \cdot 10^5$, что соответствует ламинарному режиму плавания [65, 95]. На рис. 19 показана зависимость энергетического обмена при движении от числа Re. Скорость потребления кислорода возрастает с увеличением числа Re и выше у рыб большего размера и с более высоким телом.

На рис. 20 показана зависимость интенсивности активного обмена от скорости движения у рыб примерно одинаковой массы. Наибольшие затраты энергии отмечаются у смарида, наименьшие — у сериолы и ставриды. Кефаль занимает промежуточное положение до скорости движения 50 см·с⁻¹, а в дальнейшем, с увеличением скорости, затраты энергии у нее становятся выше, чем у двух последних рыб. На графике заметен некоторый изгиб кривой потребления кислорода у ставриды при скорости плавания около 60 см·с⁻¹. То же наблюдается у кефали при числах Re $9 \cdot 10^4$ — $1,3 \cdot 10^5$. Все это свидетельствует о том, что такая скорость является оптимальной, или крейсерской, для рыб данных вида и размера.

На основании этих данных можно сделать вывод, что быстроходные рыбы обладают меньшими энерготратами на активный обмен и, следовательно, более экономичны в расходовании энергии, что, по-видимому, связано с их гидродинамическими качествами.

3.3. РАСЧЕТ ЭНЕРГИИ, ЗАТРАЧИВАЕМОЙ РЫБАМИ ПРИ ПЛАВАНИИ

Для определения энерготрат при различных скоростях плавания нужна расчетная формула, объединяющая скорость движения рыбы и ее размеры (длину и массу).

Применяемое многими исследователями [6, 16, 52, 169] уравнение зависимости активного обмена от скорости движения: $Q_v = mv^n$, для сравнения использованное в настоящей работе, не удовлетворяет поставленным условиям.

Уравнение допустимо только для расчета энергетических затрат у рыб одной массы и в малом скоростном диапазоне, объединяющем три-четыре скорости. При меньших или больших скоростях коэффициенты уравнения имеют различную величину, а во всем диапазоне скоростей линия регрессии на двойном логарифмическом графике приобретает вид кривой и это уравнение становится вообще неприменимым (рис. 21, кривая А).

Если же зависимость энергетического обмена от скорости движения изобразить на полулогарифмическом графике таким образом, чтобы на оси абсцисс была отложена скорость движения, а на оси ординат — логарифмы потребления кислорода (рис. 21, линия Б), то эта зависимость во всем диапазоне доступных скоростей будет выражена прямой линией. Подобная зависимость описывается уравнением в логарифмической форме: $\lg Q_w = \lg q + v \lg b$, а представленная в простой форме выражается показательной функцией $y = a^x$ и принимает вид:

$$Q_w = qb^v, \quad (1)$$

где Q_w — количество потребленного кислорода, мл·экз⁻¹ за 1 ч; v — скорость движения, см·с⁻¹; q — число, выраженное в мл·с·см⁻¹ и показывающее количество потребленного O_2 в отсутствие движения. При $v = 0$ величина $b^v = 1$ и q выражается в миллилитрах, так как $Q_w = q$. Таким образом, величина q представляет собой затраты энергии на основной обмен; b — коэффициент, показывающий, что энерго-

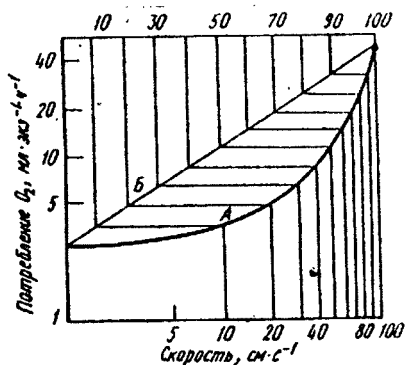


Рис. 21. Зависимость энергетического обмена при движении от скорости плавания.

По оси абсцисс нижней и по оси ординат — шкала логарифмическая, по оси абсцисс верхней — шкала простая; А — построено по уравнению: $Q_v = mv^n$; Б — построено по уравнению: $Q_w = qb^v$

траты при движении увеличиваются пропорционально величине b с увеличением скорости на каждый последующий $1 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ [19]. Размерность уравнения такова:

$$Q_w = q (\text{мл} \cdot \text{с} \cdot \text{см}^{-1}) b^y (\text{см} \cdot \text{с}^{-1}) = qb^y (\text{мл}).$$

Коэффициенты q и b вычисляют методом решения системы двух уравнений [19]. Но более удобно их рассчитать по следующим формулам [20]:

$$\lg q = \frac{\sum \lg Q - \sum v \cdot \lg b}{n},$$

$$\lg b = \frac{\sum (v \cdot \lg Q) n - \sum v \cdot \sum \lg Q}{\sum (v^2) n - (\sum v)^2}.$$

Затраты энергии на основной и стандартный обмен рассчитывают по уравнению $Q = aW^k$, а поскольку коэффициент q в уравнении (1) соответствует основному обмену, то

$$q = Q_b = aW^k. \quad (2)$$

Подставляя уравнение (2) в уравнение (1), получим

$$Q_w = aW^k \cdot b^y. \quad (3)$$

Величину активного обмена можно вычислить, подставив уравнения $Q_b = aW^k$ и $Q_w = aW^k \cdot b^y$ в уравнение $Q_v = Q_w - Q_b$. Получим

$$Q_v = aW^k \cdot b^y - aW^k. \quad (4)$$

Или, произведя для удобства элементарное преобразование, находим:

$$Q_v = aW^k (b^y - 1). \quad (5)$$

Выражение $b^y - 1$ в уравнении (5) показывает, во сколько раз возрастают энерготраты рыбы при данной скорости плавания.

Экспериментальным путем установлено, что у кефали массой 30 г. при температуре 20°C основной обмен соответствует 2,8 мл O_2 за 1 ч. При скорости $40-80 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ уровень активного обмена изменяется от 8,9 до 28 мл O_2 за 1 ч.

Решив уравнение $Q_w = qb^y$ в численном виде, получим: $Q_w = 2,91 \cdot 1,029^y$. Из этого следует, что основной обмен кефали эквивалентен первому коэффициенту q , т.е. 2,91. Подставляя любое значение скорости в данное уравнение, находим величину общего обмена. Далее, используя уравнение основного обмена: $Q_b = 231 W^{0,72}$ (см. табл. 4) и уравнение (3), получим $Q_w = 0,231 W^{0,72} \cdot 1,029^y$. Задавая требуемые значения W и y , можно вычислить уровень основного, активного и общего обмена для всех размерных диапазонов и любой доступной скорости плавания. Однако следует отметить, что это уравнение нуждается в некотором уточнении. Дело в том, что величина b не совсем постоянна. Она зависит от массы рыбы и уменьшается с увеличением ее раз-

Таблица 19. Параметры уравнений зависимости энергетического обмена у рыб при активном движении от скорости плавания

Вид рыб	Масса W , г	Длина L , см	Температура опыта, °C	Диапазон скорости движения рыб в опыте, см·с ⁻¹	Коэффициенты уравнения $Q_w = qb^y$		Уровень стандартного обмена по уравнению Винберга: $Q = 0,3W^{0,8}$	Литература	
					q	b			
Ксфаль	30,0	16,0	15,0	40-80	2,91	1,029	4,60	Наши данные	
	50,0	18,0	20,0	50-70	5,58	1,022	7,00		
	100,0	22,0	20,0	50-70	12,29	1,017	12,50		
	13,5	12,5	-	18-103	3,11	1,013	2,40		[7]
	22,5	14,5	-	18-103	4,19	1,010	3,55		[7]
Омуль	388,0	32,0	10,0	18-98	22,20	1,018	35,30	[84]	
Хариус	330,0	29,0	-	37-97	21,60	1,021	31,00	[85]	
Лосось	0,40	3,5	20,0	0,65-6,42	0,6	1,370	0,144	[52]	
	0,84	4,6	20,0	0,65-6,42	0,381	1,405	0,260		
	1,89	5,4	20,0	0,65-6,42	0,744	1,382	0,500		
	30,3	16,0	10,0	39-66	1,92	1,030	4,60		[168]
Ставрида	40,0	18,0	25,5	60-90	4,15	1,024	5,80	Наши данные	
	60,0	18,5	25,5	40-80	9,58	1,016	8,10		
	80,0	20,0	25,5	50-80	11,47	1,016	10,50		
Сериола	50,0	15,0	26,2	40-90	13,75	1,012	7,00	[85]	
	60,0	16,0	26,2	70-110	22,70	1,022	8,10		

Таблица 20. Значения коэффициента b для рыб разной массы

Масса рыбы, г	Получен опытно-расчетным способом	Рассчитан по формулам		
		$b = 1 + 0,4 \sqrt[3]{W}$	$b = 1 + 0,1 \sqrt{W}$	$b = 1 + 0,05 \sqrt{W}$
1	1,400	1,400	—	—
2	1,185	1,190	—	—
3	1,115	1,120	—	—
5	1,075	1,070	—	—
7	1,053	1,050	1,052	—
10	1,048	—	1,046	—
20	1,036	—	1,037	—
30	1,031	—	1,032	—
50	1,026	—	1,027	—
70	1,023	—	1,024	—
100	1,020	—	1,021	—
200	1,017	—	1,017	1,0173
300	1,016	—	—	1,0160
500	1,0145	—	—	1,0144
700	1,0140	—	—	1,0135
1000	1,013	—	—	1,0125

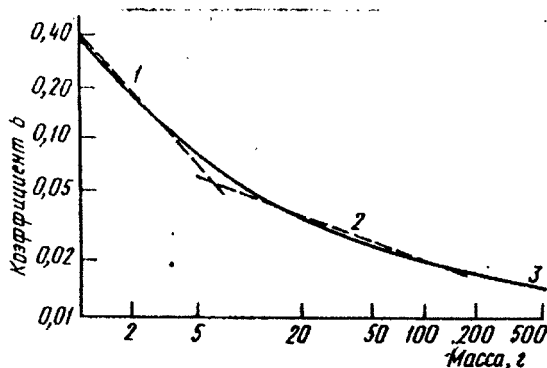


Рис. 22. Зависимость величины коэффициента b от массы рыбы:

1, 2, 3 — значения коэффициента b , вычисляемые для каждого размерного диапазона по отдельным формулам

массу W и, подставив эту зависимость в уравнение (3), освободиться от лишнего коэффициента.

На рис. 22 в двойной логарифмической системе координат показана связь коэффициента b с массой рыбы. Такую зависимость не представляется возможным выразить единым уравнением для всего размерно-массового диапазона. Однако можно заметить, что в пределах массы 1–7 г, 7–200 г и 200–1000 г величину b можно описать тремя довольно простыми формулами. В табл. 20 приведены значения коэффициен-

меров. Это видно из табл. 19, в которой представлены наши данные и соответствующим образом обработанные данные других авторов.

Значение коэффициента b в пределах массы от 1 до 1000 г изменяется от 1,4 до 1,013. Для вычисления скорости активного обмена у рыб разной массы можно воспользоваться значениями величины b , приведенными в табл. 20. Но еще лучше коэффициент b выразить через

та b , вычисленные по соответствующим формулам. Из таблицы видно, что рассчитанные по ним значения коэффициента b практически полностью совпадают с вычисленными по кривой на рис. 22. С нашей точки зрения, это существенно упрощает расчеты всех компонентов энергетического обмена рыб при плавании.

В большинстве случаев исследователи работают с рыбами сравнительно небольшой массы, а именно в пределах 10–200 г, так как по вполне понятным причинам они более удобны в различных экспериментах. Итоговая формула для расчета энергетических затрат на общий (Q_w), основной (Q_b) и активный (Q_v) обмен у рыб этой размерно-массовой группы имеет следующий вид:

$$Q_w = aW^k \cdot (1 + 0,1\sqrt[3]{W})^v. \quad (6)$$

Представляет интерес рассчитать затраты энергии при плавании на активный обмен, используя для сравнения два способа. Активный обмен можно вычислить по уравнению, приведенному в работах А.А. Яржомбека [147, 148] и Л.Б. Кляшторина [61, 63]: $Q_v = \gamma \frac{v^3}{L}$, где v – скорость плавания, $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$; L – длина рыбы, см ; γ – видоспецифический коэффициент, $\text{кал} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$; следует, однако, сказать, что не совсем ясно, каким образом получен этот коэффициент. Авторы отмечают, что он вычислен из этой же формулы. Тогда возникает вопрос, какие скорость и длина использовались в расчетах? Но, главное, чтобы вычислить коэффициент, должны быть известны энерготраты, а они рассчитываются с использованием этого коэффициента, который в свою очередь получают по уже известным затратам и т.д. Тем не менее, проведем такие вычисления.

Ставрида массой 70 г, длиной 20 см при скорости движения $60 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ ($3L/\text{с}$) расходует на активный обмен $1134 \text{ кал} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. В нашей работе и у большинства других авторов такие данные приводятся в миллилитрах кислорода на 1 г или на всю массу тела рыбы. Для перевода в сопоставимые величины умножим 1134 на $\frac{70}{4,86 \cdot 1000}$ и получим $16,3 \text{ мл } O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Расчет по нашему уравнению дает такие значения: $Q_w = 20,7$; $Q_b = 4,9$ и $Q_v = 15,8 \text{ мл } O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Для ставриды тех же массы и длины, но при скорости движения $40 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ или $2L/\text{с}$ (видоспецифический коэффициент здесь, как и в предыдущем примере, равен 6,3) затраты на активный обмен по Кляшторину составят $7,3 \text{ мл} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. По нашему уравнению общий обмен равен $12,8$, основной – $4,9$ и активный – $7,9 \text{ мл } O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Таким образом, величины активного обмена, рассчитанные двумя способами, практически одинаковы, но во втором случае мы получили и другие составные элементы энергетического обмена при мышечной нагрузке.

Вероятно, величину b можно назвать коэффициентом размерности, показывающим, с какой интенсивностью повышается обмен при

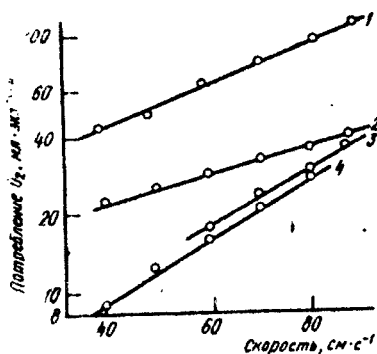


рис. 23. Зависимость общего энергетического обмена от скорости плавания (прямые рассчитаны по уравнению $Q_w = qb^v$):
1 — омуль, 2 — сериола, 3 — ставрида, 4 — кефаль

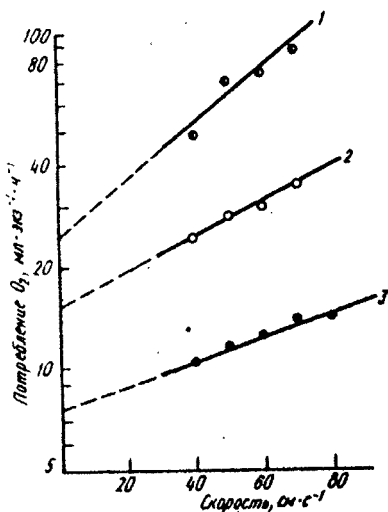


рис. 24. Зависимость общего энергетического обмена от скорости плавания у тропических рыб Тихого океана: 1 — летрин, рифовый окунь, 2 — морской карась, 3 — припала

движении у рыб разных массы и длины. При плавании энергозатраты возрастают пропорционально b , по показательной функции, что дает представление о том, во сколько раз увеличивается интенсивность общего обмена при возрастании скорости движения. Например, скорость $100 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ для рыбы длиной 25 см составляет 4 L/c, т.е. в пределах крейсерской [114], а для рыбы длиной 10 см — 10 L/c, т.е. близка к предельной [137]. Соответственно при предельных скоростях резко увеличиваются энергозатраты. Следовательно, у рыб небольших размеров обмен должен возрастать более резко, чем у крупных, что фактически и наблюдается в случае с изменением коэффициента b (см. табл. 19) — данные наши и В.С.Ивлева [52].

На рис. 23 изображена в принятой нами системе обработки зависимость между общим энергетическим обменом и скоростью движения у морских и пресноводных рыб. Сходный способ обработки данных по активному обмену применял Дж.Бретт [169]. Однако он выводил зависимость активного обмена от относительной скорости движения (в длинах тела в 1 с), а не общего обмена от абсолютной скорости, как это сделано в настоящей работе. Вследствие этого автор не пришел к единому уравнению, подобному выведенному выше.

Как показано на рисунке, все точки в каждом случае хорошо ложатся на прямую линию, отражающую характер зависимости энергетического обмена при плавании рыб от скорости движения. Линии регрессии находятся на разной высоте в соответствии с разным уровнем основного обмена исследованных

Таблица 21. Параметры уравнения зависимости общего энергетического обмена от скорости плавания

Вид рыб	Масса, г	Длина, см	Температура воды, °С	Скорость плавания, см·с ⁻¹	$Q = qb^y$		$Q = aW^k$	
					q	b	t опыта	20°С
Ставрида (Черное море)	30	13,5	23,0	80–120	10,58	1,014	3,34	2,6
	42,5	16,5	22,2	50–80	4,66	1,028	3,96	3,3
	47	16,5	22,5	50–110	7,08	1,020	4,43	3,6
	51	16,5	21,9	50–120	8,39	1,016	4,45	3,8
	59	17,5	21,4	70–130	5,63	1,020	4,72	4,2
	62	17,5	21,3	70–130	13,62	1,013	4,90	4,4
	64,5	19,0	21,1	50–100	7,84	1,020	4,93	4,5
Среднее	50,8	16,7	21,9		8,26	1,019		
Ласкирь	86	14,5	19,2	40–60	7,26	1,023	–	–
	127	18,0	16,3	40–70	19,39	1,012	–	–
	160	19,0	11,3	40–70	5,72	1,026	–	–
	190	20,0	12,2	40–70	15,79	1,014	–	–
Среднее	140	17,8	14,7		12,04	1,019		
Мерланг	34	17,0	7,7	50–70	1,86	1,031	4,25	–
	40	18,0	8,1	50–70	6,15	1,012	5,28	–
	45	20,5	11,0	40–70	3,57	1,024	5,50	–
	52	19,5	6,8	50–70	2,50	1,031	6,58	–
	68,5	21,0	8,8	50–70	7,19	1,014	8,56	–
Среднее	48	19,2	8,5		4,25	1,022		

Таблица 22. Параметры уравнений общего обмена у тропических рыб Тихого океана

Объект исследования	Скорость плавания, см·с ⁻¹	Общий и основной обмен (по уравнению $Q_w = qb^y$)		Основной обмен, мл $O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	
		q , мл $O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	$b \pm S_b$	рассчитанный по уравнению $Q = 0,355 W^{0,82}$	установленный экспериментально
Lethrinidae,	40–70	24,56	1,019±0,0013	36,05	35,86
Lutianidae	40–70	15,14	1,012±0,0004	15,50	15,83
Sparidae	40–70	7,61	1,008±0,0002	–	8,55
Echeneidae	40–80				

рыб. Угол наклона этих линий, определяемый коэффициентом b , практически одинаков у ставриды и кефали и несколько ниже у сериолы. Нам представляется, что меньшее значение b при сравнении обмена рыб разных видов одной массы свидетельствует о более экономном расходе энергии и может служить показателем энергетических возможностей организма. Подставив во все три уравнения величину предельной в опытах скорости – 90 см·с⁻¹, получим следующие значения общего обмена (мл $O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$):

кефаль	$5,58 \cdot 7,16 = 39,95$	} по уравнению (1).
ставрида	$4,15 \cdot 8,26 = 34,28$	
сериола	$13,75 \cdot 3,08 = 42,35$	

Используя уравнение (5), вычисляем, что величина активного обмена кефали в 6 раз превосходит величину основного обмена и составляет 34,37 мл $O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. У ставриды и сериолы превышение обмена равно 7 и 2 раза и уровень активного обмена составляет соответственно 30,13 и 28,60 мл $O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Обращает на себя внимание тот факт, что сериола, хороший пловец, тратит на активный обмен значительно меньше энергии, чем остальные рыбы, в то время как основной обмен у нее в 2–3 раза выше, чем у ставриды и кефали. Уровень основного обмена, полученный по нашей формуле, удовлетворительно совпадает с величинами, вычисленными по уравнению Г.Г. Винберга (см. табл. 19). В других случаях эти величины выше или ниже. Уровень основного обмена у различных рыб неодинаков, чем и объясняется расхождение этих показателей (у омуля и хариуса, с одной стороны, и у сериолы — с другой). Применение уравнений стандартного, а еще лучше — основного обмена, специально рассчитанных для данного вида, дает результаты, совпадающие гораздо полнее. В табл. 21 приведены параметры уравнений зависимости общего обмена от скорости движения для трех видов черноморских рыб различной массы.

Исследования по активному обмену, проведенные на тропических рыбах Тихого океана, показали такую же зависимость.

Как видно из рис. 24, все точки хорошо ложатся на прямую, которая отражает характер зависимости энергетического обмена при активном плавании рыб от скорости. Линия регрессии находится на разном уровне в соответствии с величиной основного обмена у рыб разной массы. Углы наклона прямых, определяемые коэффициентом b , также различны. Более низкое значение b свидетельствует об экономном расходовании энергии.

Используя приведенные в табл. 22 данные, можно рассчитать, что у летрина и рифового окуня затраты энергии при движении с крейсерской скоростью ($80 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, или 4 L/c) превысят величину основного обмена в 4,5, а у морского карася — в 2,6 раза.

Применяя уравнение $Q_w = qb^v$, можно также рассчитать максимальные скорости движения рыб исходя из того, что энерготраты не должны превышать таковые при активном обмене более чем в 10–15 раз [53, 168]. Расчет показывает, что для рифового окуня и летрина длиной 20 см максимально доступной будет скорость $130\text{--}140 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, а для карася той же длины — $200\text{--}230 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, что составляет соответственно 7 L/c и $10\text{--}11 \text{ L/c}$. Если считать максимальную скорость близкой к 10 L/c , то у рифового окуня затраты энергии должны в 43 раза превысить уровень основного обмена, что, конечно, невозможно.

3.4. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН У ЛЕТУЧИХ РЫБ

Представляют большой интерес данные по энерготратам на движение, полученные в исследованиях на летучих рыбах Атлантического океана. Область обитания летучих рыб ограничена водами, имеющими температуру не ниже 20°C . Они населяют все теплые моря и являются характерным и доминирующим элементом ихтиофауны тропического океана. Однако эколого-физиологические исследования летучих рыб почти отсутствуют, за исключением работ по изучению питания [78, 79] и скорости энергетического обмена молоди *Fodiator acutus* [128]. Исследования энергетического обмена при движении до сих пор не проводились. Это обусловлено методическими трудностями отлова и содержания летучих рыб и постановки экспериментов по определению активного обмена.

Сбор материала и постановку опытов проводили в 18-м рейсе НИС "Профессор Водяницкий" в 1984–1985 гг. в тропической зоне Атлантического океана. Три вида летучих рыб и летучего полурыла отлавливали сачком на ночных световых станциях [25].

Скорость потребления кислорода измеряли после предварительного выдерживания рыбы в рабочей камере в течение 20–30 мин в условиях проточной воды. По поведению рыбы было видно, что она приходила в норму после стрессового состояния во время вылова. Содержание растворенного в воде кислорода определяли полярографически, с помощью платиново-серебряного электрода по кислородомеру КЛ-115 при ступенчатом увеличении скорости плавания в пределах $10\text{--}50\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ и дозированных нагрузках в течение 10–15 мин для каждой скорости. Температура воды в опытах составляла 28°C . Масса рыб колебалась в пределах 40–210 г, длина 15–26 см (до развилки хвостового плавника). Величину основного обмена вычисляли по разности между общим обменом при данной скорости и основным, который рассчитывали путем экстраполяции экспериментальных данных до нулевой скорости. Всего поставлено 127 опытов (760 определений) на 35 летучих рыбах (в их числе 11 летучих полурылов). Все результаты обработаны статистически.

У летучих рыб отмечается хорошо развитая реакция на встречный поток воды начиная со скорости $15\text{--}20\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. Они плывут против течения в середине рабочей камеры или в ее переднем крае. По систематической принадлежности и размерам рыбы были разделены на 6 групп и в каждую из них входило от 3 до 8 экз. (табл. 23). Коэффициенты уравнений и другие статистические данные представлены в табл. 24.

На рис. 25 показана зависимость общего энергетического обмена летучих рыб от скорости плавания. Как видно из рисунка, здесь проявляется зависимость дыхания не только от скорости, но и от массы тела. На основании величин основного обмена, полученных путем математи-

Таблица 23. Затраты энергии у рыб отряда сарганообразных (Serganiformes) при движении (активный обмен)

Семейство	Средняя масса, г	Средняя длина, см	Количество исследованных экземпляров	Потребление O_2 при основном обмене, мл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	Потребление O_2 (мл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹) при плавании с различной скоростью, см·с ⁻¹				
					10	20	30	40	50
Летучие рыбы (Echocoetidae)	52,0	15,7	6	14,6	5,1	19,5	26,1	—	—
	88,8	18,6	7	17,1	6,6	22,4	32,6	—	—
	149,7	22,7	8	41,7	7,3	18,7	26,3	36,1	58,1
	200,7	25,3	3	44,9	8,2	14,9	27,6	—	—
Полурыловые Nemirhamphidae	28,2	13,7	5	13,5	4,2	10,9	17,8	—	—
	46,2	15,7	6	20,4	7,0	15,7	22,0	25,8	—

Таблица 24. Параметры уравнений зависимости общего обмена от скорости движения у летучих рыб

Виды	Масса, г	Диапазон скорости, см·с ⁻¹	n	S_y	S_x	r	q	S_q	b	S_b
Летучие рыбы	52,0	10-30	6	0,164	10,00	0,429	14,60	0,148	1,037	0,008
	88,8	10-30	7	0,165	10,10	0,651	17,15	0,125	1,038	0,007
	149,7	10-50	8	0,116	15,81	0,793	41,72	0,071	1,017	0,002
	200,7	10-30	3	0,068	10,00	0,660	44,88	0,051	1,016	0,003
Летучий полурыл	28,2	10-30	5	0,124	10,00	0,664	13,47	0,093	1,029	0,005
	46,2	10-40	6	0,134	12,91	0,703	20,42	0,095	1,022	0,004

Примечание. n — число рыб в опытах; $y = \lg Q$, где Q — обмен, мл O_2 ·экз⁻¹·ч⁻¹; $x = v$ — скорость плавания, см·с⁻¹; r — коэффициент корреляции; q — коэффициент, $q = Q$ при $v = 0$; b — коэффициент; $Q = qb^v$; S — стандартное отклонение.

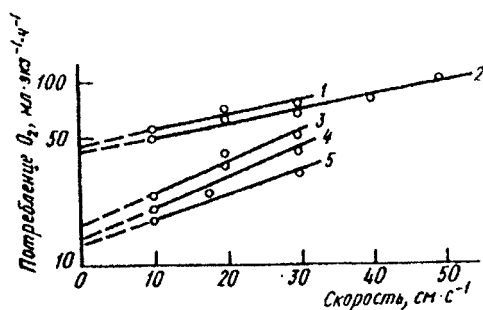


Рис. 25. Зависимость общего энергетического обмена от скорости плавания у летучих рыб разной массы:
1 — средняя масса 200 г, 2 — 150, 3 — 90, 4 — 50, 5 — 30 г

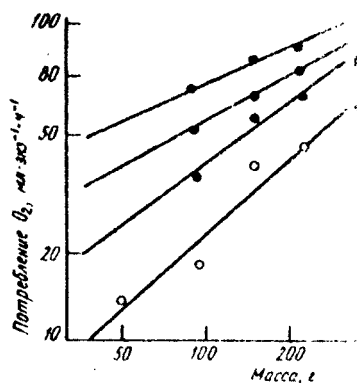


Рис. 26. Зависимость общего и основного обмена от массы рыб и скорости плавания:
1 — скорость 2 L/c; 2 — 1,5 L/c; 3 — 1 L/c; 4 — основной обмен (без движения)

ческой экстраполяции, для летучих рыб разной массы было рассчитано уравнение основного обмена, которое имеет вид $Q_b = 0,320M^{0,93}$ (рис. 26). При пересчете для 20°C коэффициент a равен 0,190. Это в 1,5 раза ниже, чем в среднем у морских рыб [34], но если учесть, что коэффициент k в нашем уравнении больше, то у летучих рыб массой более 20 г уровень основного обмена в целом будет выше.

По уравнению $Q_w = qb^v$ (1) для каждого размерного диапазона были рассчитаны затраты энергии при относительной скорости плавания и представлены в виде самостоятельных уравнений (табл. 25). Расчеты показывают, что энергозатраты у летучих рыб всех размерных групп при скорости плавания 1,0; 1,5 и 2,0 L/c возрастают соответственно в 1,5–2,0; 1,8–2,9 и 2,2–4,0 раза по сравнению с основным обменом.

Для ряда видов молоди пелагических рыб и летучего полурыла Н.Я. Липская [79] при температуре 28°C получила уравнение энергетического обмена $Q_s = 1,11W^{0,81}$. Рассчитав интенсивность обмена для рыбы массой 30 г, получаем, что при скорости движения 1,5 L/c, по нашему уравнению, она потребляет $24,2 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1}$, при скорости плавания 1,0 L/c — $16,6 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1}$, а по уравнению Липской — $17,6 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1}$. Таким образом, полученные величины достаточно близкие, хотя, на наш взгляд, для энергетических балансовых расчетов следует принять величину обмена при скорости плавания 1,5 L/c, поскольку скорость 1,0 L/c в меньшей степени отражает истинный энергетический обмен у рыб в естественных условиях. Это подтверждается и при сопоставлении на-

Таблица 25. Параметры уравнений зависимости основного и общего обмена от массы тела у летучих рыб

Вид обмена	<i>n</i>	<i>S_y</i>	<i>S_x</i>	<i>r</i>	<i>a</i>	<i>S_a</i>	<i>k</i>	<i>S_k</i>
Основной	24	0,254	0,258	0,716	0,320	0,177	0,934	0,344
Общий обмен при относительной скорости плавания, выраженной в длинах тела, <i>L/c</i> :								
1,0	24	0,196	0,258	0,740	1,311	0,132	0,749	0,256
1,5	24	0,170	0,258	0,747	2,652	0,113	0,654	0,219
2,0	24	0,146	0,258	0,741	5,375	0,098	0,559	0,191

Примечание. *a* – коэффициент; $a = Q$ при $W = 1$; *k* – коэффициент регрессии; $Q = aW^k$, $x = \lg W$; остальные обозначения те же, что в табл. 24.

ших данных с данными А.Я.Столбова [128]. Так, интенсивность общего энергетического обмена у молоди *Fodiator acutus* массой 9 г при свободном плавании в респирометре составляет $1,6 \text{ млO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. При скорости плавания 1,5 *L/c* при той же массе рыбы, исходя из нашего уравнения, интенсивность обмена исследованных нами видов равна $1,24 \text{ млO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$.

3.5. АКТИВНЫЙ ОБМЕН И ФОРМА ТЕЛА

Вернемся снова к уравнению (1). Оно удовлетворительно описывает элементы энергетического обмена у рыб всех размеров и формы тела, но не учитывает влияния самой формы. Для этого нужна некая поправочная величина, характеризующая гидродинамические качества рыбы относительно ее размеров – массы и длины. Применяемый в гидродинамике коэффициент сопротивления *S_f* [121] мало подходит, так как он не учитывает массу тела, а учитывает только его форму и к тому же довольно сложен в расчетах. Кроме того, как считает Ю.Г.Алеев [2], определение его методом расчетов [107], путем непосредственного замера силы сопротивления рыбы [85], а также прямые попытки определения *S_f* на живых организмах с помощью кино съемки [3, 87] дают очень приблизительные результаты.

Известно, что геометрически подобные фигуры, или иными словами изометрические, как двухмерные, так и трехмерные (кубы, конусы или другие, более сложной формы), имеют постоянные соотношения размерных показателей. Масса тела животного пропорциональна его длине в третьей степени $W \sim L^3$, поскольку и мелкие и крупные животные одного вида в сущности изометричны. Большинство рыб разных видов можно назвать изометрическими телами, но с некоторыми

Таблица 26. Элементы энергетического обмена черноморских рыб

Вид	Средняя масса, г	Средняя длина, см	Потребление O_2 , мл·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹		C_H	Коэффициент $C_M = (1 + \frac{W}{L^3}) \frac{W}{L}$ при разной относительной скорости плавания, L/c			Коэффициент $b = 1 + 0,1 \sqrt[3]{\frac{W}{L}}$	Общий обмен (мл O_2 ·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹) при разной относительной скорости плавания		
			Основной обмен $Q = aW^k$	Активный обмен		2	4	10				
				скорость 2L/c							скорость 4L/c	2L/c
Хамса	12	10	1,52	2,10	7,22	1,0120	1,0241	1,0489	1,1267	1,0437	3,62	8,74
Шпрот	9	10	1,22	1,93	6,98	1,0090	1,0181	1,0365	1,0937	1,0481	3,15	8,20
Стайрида	50	16	3,86	5,36	18,44	1,0245	1,0122	1,0497	1,1290	1,0271	9,22	22,30
Кефаль	45	16	3,58	5,22	18,16	1,0110	1,0221	1,0447	1,1154	1,0281	8,80	21,74
Мерланг	52	18	7,64	12,26	45,23	1,0089	1,0179	1,0361	1,0928	1,0268	19,90	52,87
Султанка	48	15	3,64	4,71	15,76	1,0142	1,0286	1,0581	1,1517	1,0275	8,35	19,40
Смарита	45	15	3,16	4,21	14,14	1,0133	1,0268	1,0544	1,1416	1,0281	7,37	17,30
Ласкирь	50	14	3,53	4,01	13,07	1,0182	1,0368	1,0749	1,1979	1,0271	7,54	16,60

допущениями. Поэтому отношение массы W , г к длине L , см — W/L^3 у рыб разных формы и размера будет несколько отличаться, что имеет в наших исследованиях определенный физический и биологический смысл; оно характеризует в числе прочих показателей сопротивление формы тела.

Мы убедились, что это отношение соблюдается во всем размерном диапазоне класса рыб, от мальков кефали ($W = 0,4$ г, $L = 2,5$ см) до гигантских акул ($W = 14$ т, $L = 12$ м), — в пределах от 0,026 до 0,008 соответственно. Внутри диапазона размеров данная величина может быть и больше и меньше, но это все числа одного порядка, что очень существенно. Предположим, что данная величина представляет собой некий коэффициент, показывающий, во сколько раз возрастает сопротивление движению, обусловленное формой тела, у различных рыб и, следовательно, энергетические затраты. Умножив коэффициент на величину затрат на активный обмен и сложив полученную величину с величиной W/L^3 , получим более точное значение этих затрат. Но можно поступить проще, что удобнее и, более того, необходимо для дальнейших расчетов. При этом данный коэффициент нужно представить так, чтобы он был больше 1. Обозначим отношение W/L^3 как C , энерготраты — Q_1 , а уточненную величину затрат — Q . Тогда решенные задачи запишем следующим

образом: $Q = Q_1 + Q_1 \cdot C = Q_1(1 + C)$. Следовательно, чтобы вычислить затраты энергии рыбы с учетом сопротивления формы тела, необходимо умножить их на величину $1 + C$, которую обозначим теперь как C_n . Тогда коэффициент приобретет нужный нам вид:

$$C_n = 1 + \frac{W}{L^3} \quad (7)$$

У рыбы округлой формы коэффициент C_n будет больше и соответственно меньше у прогонистой, имеющей поэтому более высокие гидродинамические качества. Умножив затраты энергии, вычисленные по уравнению активного обмена (5), на коэффициент C_n , получим более реальные значения энергетического обмена у рыб при плавании.

Принято считать, что сопротивление среды в основном в результате трения пропорционально квадрату скорости движения. При высоких скоростях не только изменяется коэффициент сопротивления трения, но и увеличивается сопротивление давления, что выражается сложными математическими функциями. Поэтому утверждение, что общее сопротивление потоку растет, как квадрат скорости, не совсем верно. Оно больше, и это отражается на энергозатратах при плавании [62, 149].

Целесообразно было бы еще преобразовать коэффициент C_n , чтобы он учитывал и скорость плавания рыбы. Мы не раз использовали понятие "относительная скорость плавания", которое во многих случаях более удобно, чем абсолютная скорость. Как упоминалось, энергозатраты рыбы во время движения возрастают пропорционально скорости плавания по показательной функции $y = a^x$. Затраты энергии, обусловленные формой тела, должны подчиняться той же зависимости. Исходя из этого возводим коэффициент C_n в степень, выраженную относительной скоростью плавания, и он приобретает окончательный вид

$$C_m = \left(1 + \frac{W}{L^3}\right)^{v/L} \quad (8)$$

Коэффициент C_m можно назвать метаболическим коэффициентом плавания или просто — метаболическим коэффициентом. Он может не столько служить объективной мерой при оценке гидродинамических характеристик рыб, сколько с эколого-физиологических позиций уточнить их энергетические возможности.

Единое уравнение, выражающее затраты энергии у рыб всех видов при движении с различной скоростью, выглядит следующим образом:

$$Q_w = qb^v \cdot C_m \quad (9)$$

или в развернутом виде записывается как

$$Q_w = aW^k \cdot (1 + 0,1 \sqrt[3]{W})^v \cdot \left(1 + \frac{W}{L^3}\right)^{v/L} \quad (10)$$

Несмотря на его внешнюю громоздкость, уравнение решается очень просто. Каждый из трех его членов может быть вычислен отдельно и иметь самостоятельное значение.

В табл. 26 представлены данные о параметрах энергетического обмена у массовых видов рыб Черного моря типичных размеров, рассчитанных по уравнению (9) и с использованием уравнений основного обмена из табл. 4 и 7. Названия видов рыб расположены в порядке убывания их естественной двигательной активности. Оценка их по коэффициенту C_n позволяет, за исключением мерланга, расположить их в таком же порядке. Как следует из табл. 26, коэффициент C_n меньше у быстроплавающих рыб с хорошо обтекаемым телом, как у ставриды или хамсы, и больше у таких высокотельных рыб, как ласкирь.

При оптимальной скорости плавания $2 L/c$ коэффициент C_m показывает незначительное (на 2–4 %) увеличение энерготрат на активный обмен у всех рыб. При крейсерских и максимальных скоростях плавания прирост энергетического обмена составляет 5–20 % и, естественно, он больше у тех рыб, у которых коэффициент C_n выше.

Использование выведенного нами уравнения дает возможность считать все параметры обмена при движении, не прибегая к дополнительным экспериментам по определению основного обмена. Можно также, не проводя эксперименты, получить приблизительную оценку энергетических возможностей рыбы при движении, вводя в уравнение имеющиеся в литературе многочисленные данные по другим рыбам, представленные как уравнения основного обмена в численном виде. Конечно, эти уравнения несколько нивелируют различия обмена у разных рыб, обусловленные другими гидродинамическими качествами. Расчеты могут в общих чертах дать представление об уровне обменных процессов у плывущих рыб.

ГЛАВА 4 СУТОЧНЫЕ РИТМЫ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ РЫБ

Изучение суточной двигательной активности представляет большой интерес для экологической физиологии и биоэнергетики рыб. Большинство исследований подобного рода посвящено ритмам суточной активности и мало затрагивает количественную сторону этих ритмов, т.е. скорость движения и расстояние, проходимое рыбой в разное время суток. При этом особый интерес вызывают проблемы сравнительного изучения двигательной активности рыб, принадлежащих к различным экологическим группам (донные, придонные, пелагические формы).

Биоэнергетика плавания рыб в последнее время изучается достаточно интенсивно. Известно большое количество работ, в которых рассматриваются основные вопросы биологической гидродинамики: методы изучения биоэнергетических характеристик движения рыб, коэффициенты полезного действия, эффективность локомоторных систем и т.д. Все эти вопросы разрабатываются в экспериментах на различного рода гидродинамических стендах. Хорошо изучены затраты энергии при плавании рыб различным способом. Получены также многочисленные данные о скоростях, развиваемых рыбами различных видов при крейсерских и бросковых режимах плавания. Литература, посвященная вопросам суточной двигательной активности и поведению рыб в естественных условиях, сравнительно немногочисленная [38, 81, 82, 90–92, 98, 99, 102, 103, 109, 208, 215, 224, 235].

Таким образом, с одной стороны, известно, с какой скоростью, как долго и с какими энерготратами может плыть рыба в эксперименте, а с другой — какие скорости она развивает в природных условиях.

Обычно натурные наблюдения проводятся при каком-то определенном режиме плавания, за сравнительно небольшой отрезок времени [67]. Данных о поведении, скорости и расстоянии, проходимом рыбами в море в течение суточного цикла, недостаточно.

Изучение суточной активности рыб в эксперименте проводится разными способами. Это наблюдения с зарисовкой траектории пути движения рыбы за определенное время [40, 41], наблюдения с помощью различных регистрирующих приборов механического типа [8, 81, 153].

В последнее время стали развиваться исследования с использованием приборов, работающих на фотодатчиках [120] или инфракрасных

светодиодах [177, 193]. Действие таких приборов основано на прекрывании светового луча при движении рыбы, что отмечается регистрирующим устройством на самописце или счетчике. Почти все подобные приборы дают информацию лишь о подвижности рыб в процентном отношении и не могут учесть расстояние, проходимое рыбой во время опыта. Пути миграции и скорости передвижения рыб в море изучаются визуально, с помощью кино-фотоаппаратуры [39, 96] и с применением различных ультразвуковых приемо-передатчиков [160, 223, 246].

С помощью телеметрических передатчиков измерена скорость плавания самцов кеты длиной 57,5 см и массой 2 кг. Средняя скорость движения рыб в течение часа в дневное время равнялась $0,8 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ и $0,7 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ ночью, что составляет 1,4–1,2 L/c [235]. По такой же методике была измерена средняя скорость плавания мигрирующей половозрелой нерки длиной 60–73 см, которая оказалась равной $67 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, а максимальная скорость — $155 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, т.е. несколько более 2 L/c [224].

Скорость миграции шеда контролировали по ультразвуковым меткам, помещаемым в желудок рыб и генерирующих индивидуально различные сигналы, которые воспринимала специальная аппаратура [206]. Зарегистрированы скорости плавания порядка $10\text{--}93 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ (до 2 L/c) в дневное время и почти в 2 раза ниже ночью — $8\text{--}54 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$.

Методом ультразвукового прослеживания определяли суточную двигательную активность озерного судака—стизостезиона [208]. Максимальная активность наблюдалась в сумеречное время суток, перед восходом и после захода солнца, и скорость плавания достигала 3–4 L/c. В остальное время, в большинстве случаев (87%), скорость передвижения рыб была менее 1 L/c.

Применяются также методы наблюдения с воздуха с использованием различной аппаратуры. Так, многодневные наблюдения с самолета за мигрирующей чавычей и кижучем, снабженных микропередатчиками, показали, что за день рыбы могут проплывать до 33 км, при средней скорости $38 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. За 4 мес они преодолели 500 км, что в пересчете на среднесуточную скорость плавания составляет $5 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ [199]. Скорость плавания косяков сардин, определенная с помощью аэрофотосъемки, была 1,2–4,0 L/c, или 0,4–1,5 узла, что составляет $0,21\text{--}0,78 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ [198].

4.1. СУТОЧНЫЕ КОЛЕБАНИЯ ПОДВИЖНОСТИ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА РЫБ В ЭКСПЕРИМЕНТЕ

Эти исследования проведены на 8 видах рыб Черного моря (атерина, хамса, ставрида, смарида, ласкирь, султанка, мерланг, скорпена) и двух видах рыб Эгейского моря (ставрида, скорпена). Опыты на берегу поставлены на рыбах, пойманных ставными сетями, опыты в судовых условиях — на рыбах, выловленных на крючок.

В двух экспедициях на Карадаг поставлено 24 суточных опыта. В них использованы 3 атерины, 30 ставрид, 9 смарид, 12 ласкирей, 22 барабули, 3 мерланга, 12 скорпен. В экспедиции на НИС "Академик Ковалевский" проведено 8 суточных опытов (5 черноморских ставрид, 3 мерланга, 8 средиземноморских ставрид и 2 скорпены). Методика исследований была разработана совместно с Б.В.Выскребенцевым [41].

Несколько рыб, обычно в количестве 3–5, помещают в аквариум и устанавливают наблюдение. На листе бумаги рисуют проекцию аквариума в определенном масштабе (в данном случае 1:3). Из стайки рыб выбирают одну для наблюдения и все ее передвижения (траектория пути) вычерчивают на шаблоне аквариума. Наблюдение ведут в течение 2 мин каждые 30 или 60 мин круглосуточно. Передвижение рыбы в ночное время прослеживают по специальной светящейся метке (суспензия светокраски и клея циакрина), наносимой на голову рыбы, или при красном свете. В остальное время исследователь просто наблюдает за рыбой и отмечает ее поведение. Путь, пройденный рыбой за 2 мин, нанесенный на шаблон, измеряют циркулем, линейкой или курвиметром, умножают на соответствующий масштабный коэффициент и пересчитывают в метрах за 1 ч.

Преимущества данного метода изучения двигательной активности заключаются в отсутствии дополнительного освещения в ночной период. Сама метка не является раздражителем для партнеров по группе, поскольку имитирует свечение ночесветок в экспериментальном бассейне. Кроме того, процесс нанесения метки очень кратковремен (2–3 с) и мало травмирует рыб, что особенно важно для изучения их поведения. Использование метода позволяет получить абсолютные значения пути, проходимого рыбой за любой интервал времени, а также данные о скорости их движения. Это, в свою очередь, позволяет вести на базе такого рода экспериментов расчеты энергетического обмена в течение суток.

В пользу применения красного света при ночных наблюдениях за рыбами свидетельствует тот факт, что глаз рыбы наименее восприимчив именно к красному свету [106]. Наряду с этим известно, что более 50% энергии красного света поглощается уже на глубине 1 м.

Двигательная активность крупной хамсы (длина 8–9 см, масса 6–7 г) в наших экспериментах в весенний период характеризовалась величиной проходимого пути 10–11 км за сутки.

Средняя скорость движения — 1,0–1,5 длины тела в 1 с, или 10–12 см·с⁻¹; максимально развиваемые скорости в дневное время — до 15 см·с⁻¹; двигательная активность ночью также понижена (рис. 27, а). Стайный эффект отсутствовал.

Мелкая хамса размером до 7,5 см, массой 2,5–3,0 г была более активна, чем зимой. Проходимый за сутки путь составил 11,5–12,0 км. Среднесуточная скорость 13,0 см·с⁻¹, минимальная — до 9,0 см·с⁻¹.

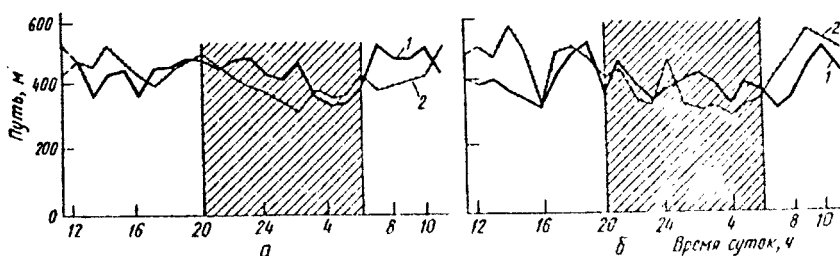


Рис. 27. Двигательная активность азовской хамсы в аквариуме в течение суток весной (а) и осенью (б).

Заштрихованная часть — темное время суток; 1 — мелкая хамса, 2 — крупная

Максимальный путь за 1 ч у крупной и мелкой хамсы одинаков и равен 500–550 м. Двигательная активность мелкой хамсы в течение суток примерно одинакова, она несколько снижается к концу ночи и повышается в первые утренние часы (см. рис. 27, а).

Хамса, мигрирующая на зимовку, т.е. осенняя, по уровню двигательной активности практически не отличается от весенней. Взрослая хамса несколько активнее молодн (рис. 27, б). Путь, проходимый за сутки, составляет 10–11 км, максимал. ые скорости движения $17\text{--}20\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, или $2,0\text{--}2,5\text{ Л/с}$. В отличие от весенней хамсы в аквариуме и даже в меньших по объему ванночках у осенней хамсы наблюдали четко выраженный стайный эффект. В ночное время стая распадалась, и рыбы рассредоточивались по всему аквариуму. Максимальный путь, проходимый за 1 ч, у взрослой хамсы составлял 600 м, минимальный — около 300 м, у молоди — соответственно 550 и 320 м.

Второе место по уровню двигательной активности занимает ставрида (масса 29 г, длина 14 см). Путь, пройденный ею за сутки, составил свыше 8 км. Среднесуточная скорость движения была невелика — $9,6\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, с колебаниями от $1,5$ до $19,2\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. Наибольшую активность ставрида проявляет днем с 14 до 16 ч (рис. 28, а). Путь, проходимый за 1 ч, составляет 600–700 м при относительной скорости $1,4\text{ Л/с}$. Ночью активность несколько снижается, хотя и остается на достаточно высоком уровне (скорость плавания $7,5\text{--}16\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$). Наименьшая активность наблюдается в сумеречное время суток — вечером и на рассвете. Скорость плавания в этих условиях снижается до $1,5\text{--}2\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$.

Мерланг таких же размеров за сутки проходит немногим более 6 км. Среднесуточная скорость движения $7,1\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. Наименьшая активность наблюдалась в то же время, что и у ставриды, — с 7 до 9 и с 17 до 19 ч. Скорость плавания при этом снижалась до $0,6\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. В противоположность ставриде в ночное время эта рыба более активна, чем днем. Скорость движения ночью возрастает до $16\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ и путь, проходимый за 1 ч, равен 500–600 м (рис. 28, б).

Четвертое место по двигательной активности занимает суданка (рис. 28, в). Рыба длиной 10–12 см проходит за сутки 4–5 км. Средне

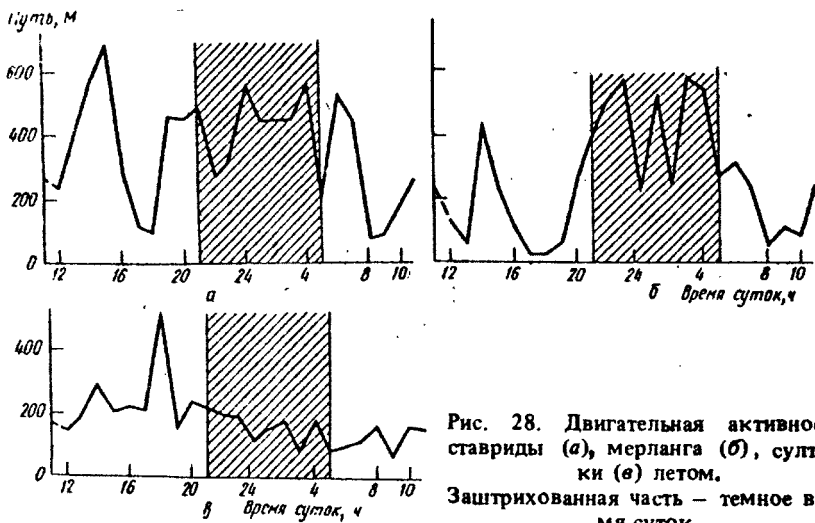


Рис. 28. Двигательная активность ставриды (а), мерланга (б), султанки (в) летом. Заштрихованная часть — темное время суток

суточная скорость плавания $5-6 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, или $0,5 \text{ L/c}$. У султанки, как и у других рыб, отмечены значительные индивидуальные колебания активности в разное время суток. Активность ночью все же существенно меньше, чем днем. Наибольшая активность наблюдается со второй половины суток до захода солнца. Скорость движения при этом до $15 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, или $1,5 \text{ L/c}$. Расстояние, проходимое за 1 ч, достигает 300–400 м. С наступлением темноты двигательная активность снижается.

Смарида за сутки проходит 3–5,5 км. Средняя скорость движения $3,5 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, наибольшая — около $10 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ ($0,4-1,5 \text{ L/c}$). Наименьшая двигательная активность отмечается в темное время суток (рис. 29, а).

Атерина в условиях аквариума ведет себя скованно. У рыбы длиной 12 см суточный путь составляет 3,6 км. Средняя скорость плавания $150 \text{ м}\cdot\text{ч}^{-1}$, или $4 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ ($0,35 \text{ L/c}$). Наибольшая скорость $360 \text{ м}\cdot\text{ч}^{-1}$, или $10 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ (1 L/c). С 22 ч и до рассвета активность падает до минимума (рис. 29, б).

Ласкирь обладает еще более низкой подвижностью. Путь, проходимый за сутки, составляет около 2 км. Среднесуточная скорость движения $2 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. Периоды наибольшей и наименьшей активности совпадают с таковыми у предыдущих рыб. В светлое время суток отмечаются два пика активности — от 6 до 10 ч утра и в 13 ч дня при скорости движения до $4 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ (рис. 29, в).

Скорпена характеризуется крайне низкой активностью. За время опыта рыба длиной 7,5 см проплыла всего 630 м. В течение светлого времени суток рыба сидит в углу аквариума и начинает двигаться только с наступлением сумерек. Наибольшая активность наблюдается в вечерние и предрассветные часы, и путь, проходимый за 1 ч, составляет 50–100 м (рис. 29, г).

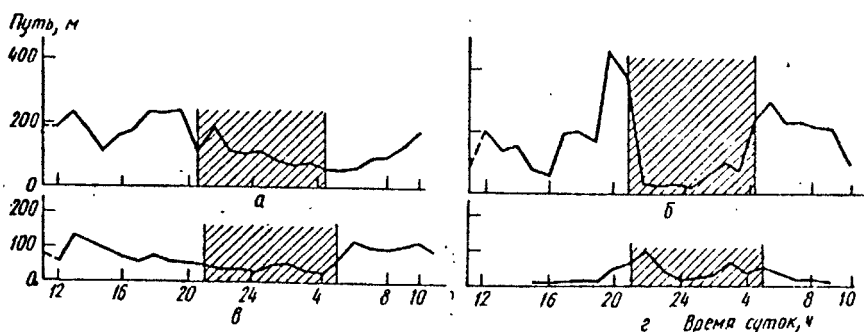


Рис. 29. Двигательная активность смариды (а), атерины (б), ласкиря (в), скорпены (г) летом.
Заштрихованная часть — темное время суток

О.Н.Кручинин и соавт. [70] выделяют три типа активности у дальневосточных видов морских рыб: монофазный с высокой активностью днем (пелагические виды); монофазный с утренней активностью (прибрежные виды); дифазный с утренней и вечерней активностью (донные виды).

Такая особенность циркадных ритм в отмечается не у всех рыб. В опытах на трех видах черноморской кефали — остроносе, сингиле и лобане — П.В.Шекк [140] показал, что суточные ритмы двигательной активности и скорости потребления кислорода имеют выраженный трехпиковый характер.

Изучение суточной двигательной активности с помощью специальной установки А.М.Свирский и В.Г.Терешенко [120] проводили на пресноводных рыбах. В.И.Крючков с соавт. [71] — на молоди зеркального карпа. Установлены различные циркадные ритмы активности рыб в зависимости от видовой принадлежности, интенсивности питания и особенностей поведения.

Двух- и трехпиковый характер суточной двигательной активности и связанный с ней пик потребления кислорода наблюдались и у других рыб: личинок ушастого окуня, канального сомика, полосатого и белого лаврака [182], гурами [218].

4.2. СУТОЧНЫЕ РИТМЫ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ РЫБ В МОРЕ

Изучение поведения и двигательной активности рыб в море проведено в районе Карадагского заповедника и бухты Ласпи¹. Наблюдения за

¹ В работе экспедиции в Карадаг принимала участие сотрудник отдела физиологии животных Л.С.Лыскова. В экспедиции в бухту Ласпи участвовали сотрудники группы гидробиологии ИнБЮМ В.В.Белыев и В.И.Наржунти, а также группа аквалангистов клуба "Ниппон" из г.Северодвинска. Автор благодарит всех участников этих экспедиции.

рыбой велись визуально и фиксировались кино- и фотоаппаратурой. Погружения проводили каждые 1–2 ч, в легководолазном снаряжении (акваланг или маска с трубкой) в течение светлого времени суток. Кроме того, осуществлено 15 погружений (10 ч) с фонарем в различное время ночи. Наиболее часто встречающиеся виды, за которыми было установлено круглосуточное наблюдение, следующие (список составлен в порядке убывающей естественной активности): атерина, ставрида, луфарь, кефаль, смарида, каменный окунь, морская ласточка, зеленушка, глазчатый губан, султанка, морской налим, морская собачка, морской кот, скорпена — всего 14 видов.

В районе Карадага наблюдения за рыбами вели в двух пунктах. На дно, на границе песка и водорослей, на глубине 4 м была положена двумя полосами белая клеенка (шириной 1 м и длиной 10 м) в виде буквы Т. Клеенка имела поперечную разметку черными линиями, через каждые 25 см. Скорость рыб измеряли по секундомеру в тот момент, когда они проплывали вдоль какой-нибудь полосы.

Второй пункт наблюдения был в районе ставника, находившегося на расстоянии 200 м от берега и на глубине 8 м. Рыбу фотографировали и снимали киноаппаратом около и внутри ставника, на фоне вертикально стоящей сети. Это давало возможность рассчитать скорость движения рыбы на основании скорости киносъемки и размера ячейки сети.

Третий пункт находился в районе бухты Ласпи. Здесь, среди нагромождения вблизи берега скал и больших камней, был выбран подводный полигон. Он представлял собой небольшую площадку со сравнительно ровным дном, огражденную со всех сторон, кроме узкого прохода в сторону моря, большими подводными валунами, расстояние между которыми было измерено. Наблюдатель, притаившись на одном из камней с маской и трубкой, по секундомеру замерял время передвижения рыб от одного ориентира к другому.

С большой точностью можно определить скорость плавания прибрежных рыб по разработанной нами методике киносъемки рыб, плывущих вдоль ставниковой сети. Полученные при киносъемке материалы обрабатывают по формуле: $v = \frac{Lpv_1}{k}$, где v — скорость плавания рыбы, $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$, L — размер ячейки сетки, см ; p — количество ячеек, вдоль которых проплыла рыба за время съемки, шт.; v_1 — скорость протяжки киноплёнки, $\text{кадр} \cdot \text{с}^{-1}$; k — количество отснятых кадров, шт. Например: размер ячейки 2 см, количество ячеек 12, скорость протяжки 16 кадров, количество кадров 15. Подставив эти значения в формулу, получаем скорость движения рыбы — $25,6 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$.

Во время каждого погружения записывали на специальный планшет видовой состав рыб, их количество, размеры, направление движения, глубину, а также их поведение и состояние. В некоторых случаях скорость плавания рыб измерялась относительно скорости передвижения наблюдателя. Это можно было сделать, когда человек и рыба

плыли рядом, параллельным курсом, или когда человек плыл за рыбой. Предельная скорость под водой среднего пловца в ластах достигает $1,5 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$, крейсерская — $0,7\text{--}0,8 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$. Таким образом были определены скорости плавания рыб в стае: атерины, ставриды, кефали и луфаря. Скорости остальных рыб определяли одним из перечисленных выше методов.

Переходим к изложению результатов отдельно по каждому виду рыб.

Атерина. Пелагическая стайная рыба. Летом держится в прибрежной части моря. Выдерживает температуру до $2\text{--}3^\circ\text{C}$. Длина до 15 см, обычно 8—12 см. Питается планктоном [119]. По данным К.С.Ткачевой [132], совершает регулярные суточные миграции в прибрежную зону, где встречается в большом количестве утром и вечером. По нашим наблюдениям, на рассвете в 5—6 ч молодь и взрослые рыбы скапливаются в большом количестве у берега. Отчетливо выраженных стай не образуют. При испуге дифференцируются: взрослые опускаются вниз, молодь поднимается к поверхности и начинает питаться. С восходом солнца приступают к кормлению и взрослые рыбы.

Рыбы постоянно находятся в движении, в поисках пищи и активно питаются на ходу. Они образуют большие разноразмерные стаи (длина тела от 4 до 14 см). Двигаются в разных направлениях. Развивают скорость до $1 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ при длине тела 10—12 см, что составляет 10 L/c, и до $0,6 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ при длине 4—7 см (10—15 L/c). Иногда за стай начинают гоняться луфаря, стая рассыпается и уплывает в разные стороны, но быстро собирается снова. При этом отмечены скорости движения до $1,5 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$, что составляет до 20 L/c. Так продолжается весь день до наступления сумерек. Период наибольшей активности атерин, как и других пелагических рыб, приурочен к светлому времени суток [77]. Перед заходом солнца в 20—21 ч взрослые рыбы длиной до 10 см почти перестают кормиться, молодь (до 3 см) продолжает активное питание. По мере снижения видимости и освещенности перестают питаться все рыбы и стаи начинают прижиматься к берегу. Косяки распадаются.

Как отмечает А.Д.Мочек [92], при наступлении сумерек атерина возвращается в море, где рассредоточивается и пассивно переживает ночь. По нашим наблюдениям, при наступлении темноты, начиная с 22 ч, в толще воды у берега встречаются одиночные рыбы и скопления, но не стаи. Атерина "стоит" на месте, плавники раскинуты в стороны, тело слегка наклонено вперед и на бок. Подпускает вплотную — рыба явно "спит". Реакция на свет подводного фонаря в центре светового пятна и по его краям отсутствует. В таком состоянии рыба находится до рассвета.

Ставрида. Стайный пелагический вид. Летом держится вблизи берега. Зимует косяками в ямах и почти не питается. Пищу составляют мелкая рыба и ракообразные. По данным А.Д.Мочека [92], в массовых количествах встречается в ранние часы и вечерние сумерки.

Как показали наши наблюдения, эта рыба в прибрежной зоне встречается гораздо реже атерины. Вероятно, места ее нагула расположены дальше от берега. Небольшие стаи молоди (4–6 см длиной) встречались в районе бухты Ласпи после 12 ч. Двигались со скоростью до $0,4 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. В 14–16 ч появлялись группы (по 3–5 экз.) более взрослых рыб. Плыли неторопливо. Ближе к вечеру рыба собиралась в большие стаи. Довольно много крупных экземпляров — до 20 см длиной. Ходили параллельно берегу, активно питались, скорость движения до $1 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. Молодь бродила небольшими стайками. Длина тела до 5 см. При вспугивании рыбы уходили рывком со скоростью до $0,75 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ (15 L/c). По мере наступления сумерек рыб становилось меньше. Стаи отходили от берега.

Н.В.Савченко [116] отмечает круглосуточную высокую двигательную активность ставриды, но это в большей степени относится к ее поведению в аквариуме. По нашим наблюдениям, вечером и с наступлением темноты рыба не встречается. Ночью от 0 до 2 ч было замечено несколько экземпляров спящей ставриды на склоне большого валуна, заросшего цистозирой. В остальное темное время суток рыба не встречалась. Можно предположить, что она "спит" подобно атерине, но дальше от берега и на больших глубинах.

Луфарь. Держится обычно стаями в открытых частях моря. У берегов Крыма встречается летом и осенью. Хищник. Питается рыбой, ракообразными, личинками моллюсков.

Нам встречался на рассвете около 6 ч. Рыбы в одиночку и парами активно охотились на атерину. В течение дня встречается редко. После 14 ч появляются небольшие стаи по 10–15 рыб, продолжается охота на атерину. Развивают скорость до $2 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ при длине тела около 20 см. В вечернее время попадаются одиночные рыбы. Плавают медленно у дна. Длина тела 25 см, скорость движения $0,8 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. Ночью не встречается.

Кефаль. Выдерживает большие колебания температуры и солености. Совершает значительные миграции вдоль берегов и на глубину. Взрослые рыбы питаются детритом, соскабливая его с камней. Молодь питается планктоном и мелкими личинками ракообразных и моллюсков.

Утром около 6 ч небольшие стайки молоди по 3–5 экз. встречаются близко у берега на малой глубине (до 0,5 м). Кормятся, роясь в гальке. Длина тела 8–10 см. Передвигаются со скоростью $0,5 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. После 8 ч появляются крупные взрослые рыбы длиной до 35 см. Плавают поодиночке или небольшими группами по 3–5 экз. Иногда стая идет по самой поверхности так, что головы выставлены из воды. В 14–16 ч встречаются большие стаи взрослых рыб, которые плавают вдоль берега в ту или другую сторону со скоростью $0,6 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ при длине тела 30 см. Останавливаются, чтобы пощипать обрастания на скалах. При испуге бросаются в сторону, скорость движения не более $1,5 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$.

Плавают и кормятся примерно до 20 ч. При наступлении сумерек начинают уходить в сторону моря.

Ночью иногда встречается небольшими группами "спящая" молодежь. В отличие от атерины "просыпается" от света фонаря и отходит на периферию светового пятна, движения вялые. Активизируется как только начинается рассвет, еще до восхода солнца.

Смарида. Встречается у берега при температуре воды 10–20 °С. При повышении или понижении температуры за эти пределы уходит от берега на глубину. Самки более теплолюбивы. Питается мелкими ракообразными, иногда рыбой и их икрой. Размеры самцов до 20 см, самок — 15 см. По нашим данным, молодежь в районе Карадага встречается на рассвете после 5 ч. Медленно плавает у дна. Длина тела 5–6 см, скорость $0,2 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. После 7 ч, когда солнце поднимается повыше, появляются взрослые рыбы, в основном поодиночке (длина тела до 18 см), начинают кормиться. Смарида — неплохой пловец. Как пишет А.Д.Мочек [92, с.69], "в процессе нашего слежения за отдельными стаями смариды перемещались на многие сотни метров в течение нескольких минут". К сожалению, более точные данные о скорости плавания рыб в работе не приведены. Но если на этом основании попытаться хотя бы приблизительно рассчитать скорость движения рыб исходя из общепринятых представлений, что несколько минут — это 3–4 мин, а многие сотни метров — порядка 500–700 м, то получим скорость в пределах $2\text{--}4 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. Такие скорости при учете размеров рыб близки к предельным и могут достигаться при испуге. По нашим наблюдениям, в этом состоянии смарида плывет со скоростью до $3 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, что составляет 15 Л/с . В течение всего дня смарида встречается редко. После полудня предпочитает держаться в тени. Питается все светлое время. С наступлением темноты рыба уходит поглубже в море. Ночью смариду не видели.

Каменный окунь. Хищник, размером до 25 см. Обитает вблизи берега среди камней и скал. Биология изучена мало. Питается рыбой и ракообразными.

Утром встречаются одиночные экземпляры у дна среди камней и зарослей цистозир. Обычно сидит в засаде или медленно плавает. При длине тела 15–20 см скорость движения — $0,3\text{--}0,5 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. К 12 ч количество рыб увеличивается, активность питания возрастает. При броске за добычей скорость составляет $1,5 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, или 15 Л/с . Активное питание продолжается до вечера. С наступлением сумерек окунь исчезает, по-видимому, прячется в щели и под камни. Ночью не замечен.

По данным А.Д.Мочека [92], окуни имеют индивидуальные укрытия, где проводят ночь и прячутся от врагов днем.

Султанка. Средние размеры 8–11 см. Зимует на глубине 60–70 м. К берегу подходит весной и остается до зимы. Питается мелкими ракообразными, молодежью моллюсков и рыб, полихетами.

Для султанки характерна групповая форма кочевок в поисках корма [92]. Н.Я. Липская [76] отмечает, что во все сезоны года максимальная пищедобывательная деятельность приурочена к светлomu времени суток.

По нашим наблюдениям, встречается преимущественно на песчаном грунте, иногда — среди камней. Появляется близко у берега небольшими группами начиная с 6 ч. Роемся в песке, кормится. Время от времени совершает небольшие передвижения по несколько метров и снова роется в песке. Скорость $0,15-0,20 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ при длине тела 5–6 см. Интенсивность питания возрастает после 12 ч, и количество рыб увеличивается. Такая картина сохраняется примерно до 18 ч. К вечеру рыба встречается очень редко. Ночью исчезает.

Морская ласточка. Встречается среди камней, заросших цистозирой. Зимой уходит от берега, так как погибает при температуре воды $5-6^\circ \text{C}$. Биология не изучена. Длина тела до 14 см, обычно 8–10 см.

Нам в районе Карадага и в особенности в районе бухты Ласпи эти рыбы встречались постоянно. Длина тела до 12 см, скорость движения $0,6-0,7 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$. Начинают появляться после 6 ч небольшими группами и поодиночке, спокойно плавают, не питаются. Ближе к полудню начинают собираться в большие стаи. Наряду с этим сохраняются и небольшие группы. Начинают питаться. Роятся среди зарослей цистозеры. Часто, поодиночке или группами, общипывают медуз. Активное питание продолжается до 18 ч. После этого количество рыб уменьшается. Интенсивность питания и двигательная активность также снижаются. Скорость плавания $0,3-0,4 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$. Рыбы начинают прятаться среди камней. С наступлением сумерек исчезают полностью.

А.Д. Мочек [92] относит морских ласточек к строго дневным видам. По его наблюдениям, ночью они встречались среди камней и зарослей цистозеры в неактивном состоянии. На луч подводного фонаря реагировали слабо.

Зеленушка. Прибрежная рыба, живет среди скал и россыпей камней, заросших цистозирой. Знует в тех же местах или глубже. Питается в основном двустворчатыми моллюсками.

Ранним утром в 5–6 ч плавают в одиночку у дна вблизи берега. Позже начинают питаться, роясь среди камней, и прячутся между ними при опасности. К 12 ч интенсивность питания возрастает и так продолжается до 16 ч, после чего интенсивность питания снижается и рыба начинает уходить глубже в море. С 18 до 22 ч зеленушка встречается редко и дальше от берега, чем утром. В вечернее время до 22 ч иногда можно встретить одиночные экземпляры. Движения вялые. При испуге рыба развивает скорость до $1 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$, что при длине тела 15 см составляет $7 \text{ L}/\text{с}$. Обычная скорость движения $2-3 \text{ L}/\text{с}$.

Ночью от 0 до 2 ч изредка встречаются "спящие" рыбы. "Спят" среди камней или в небольшой щели, иногда прислонившись боком к камню.

Глазчатый губан. Небольшая рыба длиной 6–8 см. Держится в прибрежной зоне, питается в основном моллюсками и ракообразными.

По нашим наблюдениям, очень многочислен в районе Ласпи. Держится обычно вместе с зеленушкой, но в отличие от нее образует небольшие стайки. Появляется вблизи берега после 6 ч и сразу начинает активно питаться. Длина тела 5 см, скорость плавания $0,2-0,3 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$. В стае по 25–30 экз., среди них обязательно попадает одна рыбка красного цвета. Кормление происходит у дна, среди камней. Так продолжается до 12 ч. После полудня стайки поднимаются к поверхности и исчезают. После 16 ч они появляются снова. На этот раз стаи большие, по 80–100 экз. Создается впечатление, что это объединились несколько маленьких стаяк. В больших стаях от 2 до 4 красных рыбок. Питаются и активно двигаются. К 19 ч интенсивность кормления снижается.

В сумерках, но еще при достаточной видимости, стайки начинают исчезать. К наступлению темноты все стаи уходят глубже и, вероятно, прячутся среди камней на ночевку. Ночью встречаются в "спящем" состоянии еще реже, чем зеленушки.

Морской налим. Живет обычно на небольшой глубине на каменистом грунте с растительностью. У берега встречается весь год. Питается мелкими рыбами и ракообразными. По нашим данным, утром не встречается, днем редок. Замечен в 15 ч у поверхности. Налим "висит" неподвижно в толще воды в 3 м от поверхности. Вечером другая рыба длиной 20 см спускалась от поверхности в глубину; скорость движения $0,4-0,5 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$.

Ночью встречается чаще, чем днем. Поведение вялое, плавает медленно, как и днем. Иногда встречается лежащим на уступе скалы и свернувшимся в кольцо. В этом случае до рыбы можно дотронуться руками. Такая поза может быть реакцией испуга на свет, хотя в другое время было замечено, что налим на свет реагирует слабо.

Морская собачка. У берегов встречается круглый год. Живет среди скал и камней в зарослях цистозиры. Питается водорослями, изредка — животной пищей. По нашим наблюдениям, наибольшая активность этой рыбы проявляется в ранние утренние и поздние вечерние часы.

На рассвете рыбы встречаются часто. Активно движутся и питаются. По мере приближения к 12 ч их численность и активность уменьшаются. После полудня наблюдается та же картина. Встречаются редко, большинство сидит на камнях. Иногда совершают небольшие передвижения со скоростью $0,3-0,4 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ при длине тела 15 см.

После 19 ч активность снова возрастает. Интенсивно кормятся, количество рыб увеличивается. Так продолжается до темноты. С наступлением полной темноты рыбы, по-видимому, прячутся в укрытия. При плавании с фонарем с 22 ч и позднее эти рыбы не встречались.

Таблица 27. Поведение в скорости плавания рыб в различные

Скорость плавания (см·с ⁻¹)										
12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
20-40				30-70				Ставр		
10-20		30-100		40-60		Не встре				
Сидит на грунте				10-20				Броски,		
Аква Ставр										
7,3	7,8	9,4	9,4	9,4	7,4	7,1	11,4	7,6	9,2	6,2
Сма										
5,1	6,4	4,9	3,3	4,7	5,1	6,5	6,4	6,7	3,1	5,2
Скор										
0	0	0	0,1	0,1	0,2	0,3	0,2	1,5	1,9	2,9

Примечание. Среднесуточная скорость плавания в море: ставрида - 20, смарида - на - 0,7 см·с⁻¹.

Морской кот (скат). Держится у дна, часто зарывшись в грунт. Теплолюбив, при 6-7 °С часто погибает. Летом подходит к берегу, при охлаждении воды уходит на глубину. Питается мелкой рыбой и ракообразными.

Нами встречался очень редко. До 12 ч наблюдался на дне, зарывшись в песок. Длина тела около 0,6 м. Попавшись в ставник, скат долго плавал вдоль стенок в толще воды по кругу. Движения неторопливые. В остальное время не встречался.

Скорпена. Обычно длина тела 7-13 см. Ведет оседлый образ жизни вблизи берега и до глубин 30-40 м. Предпочитает каменистое дно, заросшее водорослями, но встречается также на песке и ракушечнике. Зимой отходит от берега глубже, но недалеко. Питается рыбой и ракообразными.

Встречается с утра и целый день в неподвижном состоянии. Обычно сидит в засаде, но охотится редко. После 16 ч активность несколько увеличивается. Чаще происходят броски за добычей. По мере снижения освещенности активность рыб возрастает. Начинаются небольшие передвижения в поисках добычи. С наступлением темноты рыба почти все время находится в движении. Плавает в толще воды, скорость небольшая - 1-2 Л/с (0,2-0,3 м·с⁻¹). Иногда опускается на дно, в засаду или отдохнуть. На свет фонаря реагируют слабо. Охота продолжается всю ночь, до рассвета.

время суток в естественных и аквариальных условиях

по времени суток (ч)												
23	24	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Море												
рида												
Стоит в толще воды у грунта, 0				Встречается редко, 10-20				50-100				
рида												
чается				10-20		30-100		10-20				
пена												
плавает, 20-30		10-20		Сидит на грунте								
риум												
рида												
5,6	3,6	4,1	5,9	3,7	7,6	7,7	7,1	5,6	5,6	6,2	10,3	5,8
рида												
3,3	3,0	3,4	2,4	2,1	2,2	1,9	1,8	2,0	3,6	3,2	4,1	5,1
пена												
1,2	0,5	0,7	0,8	2,1	1,2	1,7	1,2	0,6	0,4	0,1	0	0

12, скорпена - 0,7 см·с⁻¹; в аквариуме: ставрида - 7,2, смарида - 4,0, скорпена

Повышенный уровень суточной активности в ночное время среди донных хищных рыб, к которым относится скорпена, отмечает и Н.В.Савченко [116].

Краткое описание видового поведения не затрагивает всего многообразия этологических реакций рыб, изучение которого и не входит в нашу задачу. Это лишь служит попыткой увязать их двигательную активность с обязательным учетом скорости плавания в природной среде с данными об энергетических затратах, полученными в эксперименте.

Сравнение поведения исследованных рыб в условиях аквариума и в море выявило значительную разницу (табл. 27).

Эксперименты в аквариуме по определению суточной двигательной активности рыб различных экологических групп показали, что в спокойном, свободно-подвижном состоянии рыбы развивают скорость порядка 0,2-1,0 длины тела в 1 с. Наибольшая скорость достигала 1,5 Л/с. При этом затраты энергии на движение находятся в пределах стандартного обмена. Среднесуточная скорость составляла 0,5-1,0 Л/с.

Пелагические рыбы - хамса, атерина, ставрида в аквариуме плавают круглосуточно, в то время как в природе в темное время суток они находятся в неподвижном состоянии. В море обычная скорость (маршрутная) днем у них в несколько раз выше, чем в аквариуме, и составляет 2-3 Л/с. В среднем же за сутки с учетом того, что большую

Таблица 28. Суточные затраты энергии у черноморских рыб

Вид	Средняя масса, г	Средняя длина тела, см	Основной обмен, мл·экз ⁻¹ ·сут ⁻¹	Стандартный обмен, мл·экз ⁻¹ ·сут ⁻¹	Общий обмен, мл·экз ⁻¹ ·сут ⁻¹ , при скорости плавания		Активный обмен при скорости плавания 2 L/c	
					1L/c	2L/c	мл·экз ⁻¹ ·сут ⁻¹	мл·г ⁻¹ ·сут ⁻¹
Хамса	12	10	36,5	82,6	56,4	87,9	51,4	4,3
Шпрот	9	10	29,3	71,7	47,5	76,3	47,0	5,2
Ставрида	50	16	92,6	232,0	143,8	223,3	130,7	2,6
Кефаль	45	16	86,0	221,0	135,3	213,2	127,2	2,8
Мерланг	52	18	183,4	369,2	295,1	483,6	300,2	5,8
Султанка	48	15	87,4	126,2	133,1	202,8	115,4	2,4
Смарида	45	15	75,8	149,0	116,5	178,8	103,0	2,3
Ласкирь	50	14	84,7	166,6	125,4	185,7	101,0	2,0
Омуль*	388	32	532,8	1172,0	862,8	1418,0	885,1	2,3
Кефаль**	3,5	6,8	17,6	34,3	38,9	86,2	68,6	19,6

* Данные В.А.Матюхина и др. [84].

** Данные К.Д.Алексеевой [9].

Таблица 29. Энерготраты различных видов рыб в естественных условиях (море)

Вид	Длина, см	Основной обмен, мл O ₂ ·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹ (Q _w = aW ^k)	Скорость среднесуточная, см·с ⁻¹ (L/c)	Активный обмен, мл O ₂ ·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹ (Q _v = qb ^v)	Общий обмен, мл O ₂ ·экз ⁻¹		Отношение элементов обмена	
					за 1 ч	за сутки	активный/основной	общий/основной
Скорпена	8,5	1,15	0,6	0,02	1,17	28,1	0,02	1,0
Султанка	11,5	1,86	15 (1,5)	1,21	3,07	73,7	0,65	1,6
Смарида	12,0	1,78	15 (1,5)	1,16	2,94	70,6	0,65	1,6
Ставрида	12,5	2,00	30 (3)	3,45	5,45	130,8	1,73	2,7

Примечание. Масса тела рыб 20 г.

Таблица 30. Энерготраты различных видов рыб в аквариальных условиях

Вид	Длина, см	Основной обмен, мл O ₂ ·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹ (Q _w = aW ^k)	Скорость среднесуточная, см·с ⁻¹ (L/c)	Активный обмен, мл O ₂ ·экз ⁻¹ ·ч ⁻¹ (Q _v = qb ^v)	Общий обмен, мл O ₂ ·экз ⁻¹		Отношение элементов обмена	
					за 1 ч	за сутки	активный/основной	общий/основной
Скорпена	8,5	Q _w = 0,09 W ^{0,85} (1,15)	0,2	0,008	1,16	27,8	0,007	1,0
Султанка	11,0	Q _w = 0,185 W ^{0,77} (1,86)	5 (0,5)	0,34	2,20	52,8	0,18	1,2
Смарида	12,0	Q _w = 0,212 W ^{0,71} (1,78)	5 (0,5)	0,32	2,10	50,4	0,18	1,2
Ставрида	12,5	Q _w = 0,240 W ^{0,71} (2,00)	10 (1)	0,80	2,80	67,2	0,4	1,4

Примечание. Масса тела рыб 20 г.

Таблица 30. Энерготраты различных видов рыб в аквариальных условиях

Вид	Длина, см	Основной обмен, мло. экз. ⁻¹ .ч. ⁻¹ ($Q_w = aW^k$)	Скорость сред. несуточная, см.с. ⁻¹ (L/c)	Активный об- мен, мло. экз. ⁻¹ .ч. ⁻¹ ($Q_v = qbV$)	Общий обмен, мл O ₂ .экз. ⁻¹		Отношение элементов обмена	
					за 1 ч	за сутки	активный/ос- новной	общий/ос- новной
Скорпена	8,5	$Q_w = 0,09W^{0,45}$ (1,15)	0,2	0,008	1,16	27,8	0,007	1,0
Султанка	11,0	$Q_w = 0,185W^{0,77}$ (1,86)	5 (0,5)	0,34	2,20	52,8	0,18	1,2
Смарида	12,0	$Q_w = 0,212W^{0,71}$ (1,78)	5 (0,5)	0,32	2,10	50,4	0,18	1,2
Ставрида	12,5	$Q_w = 0,240W^{0,71}$ (2,00)	10 (1)	0,80	2,80	67,2	0,4	1,4

Примечание. Масса тела рыб 20 г.

часть ночи эти рыбы неподвижны, скорость их плавания составляет 1,5–2,0 L/c.

Поведение прибрежных рыб – смариды и султанки – в аквариуме более приближается к их естественному поведению в море. Ночью в аквариуме двигательная активность этих рыб снижается сильнее, чем у пелагических. Среднесуточная скорость плавания в море, однако, выше, чем в аквариуме, и составляет 1,0–1,5 L/c.

Донные малоактивные рыбы, типа скорпены, в аквариуме и в море ведут себя примерно одинаково. Среднесуточная скорость движения очень незначительна – меньше 0,5 L/c.

Неподвижное состояние в ночное время у пелагических и прибрежных рыб внешне похоже на сон, как мы понимаемого у млекопитающих; в действительности же таковым не является [56, 57, 174, 183]. Но отдых (ночью или днем) рыбам необходим, как и всем животным. В то же время не совсем понятно, почему в аквариуме пелагические рыбы ночью все время в движении? Для выяснения этого вопроса необходимо продолжить наблюдения, однако уже сейчас можно высказать такое предположение. Для того чтобы поддерживать мышечный тонус (как бы сохранять "спортивную форму"), рыбам в аквариуме требуется определенное количество движения. Поэтому пелагические и прибрежные виды продолжают плавать и в ночное время из-за невозможности в условиях аквариума получить необходимую мышечную нагрузку

в дневное время. В результате в течение суток рыбы при содержании в аквариуме получают примерно такую же нагрузку, какую имели в море в течение светового дня [244].

В табл. 28 приведены среднесуточные затраты энергии у массовых видов рыб Черного моря при скорости плавания 1–2 L/c. Из данных таблицы следует, что у всех рыб общий энергетический обмен при скорости 1 L/c меньше стандартного. При увеличении скорости плавания до 2 L/c энерготраты возрастают всего в 1,5 раза, или на 50 %. Превышение общего обмена при скорости 2 L/c над стандартным составляет 10–15 %. Из этого следует, что стандартный обмен есть не что иное, как общий обмен при скорости плавания, равной примерно 2 L/c. Разумеется, все эти числа и соотношения будут иными для рыб различных массы и длины, но общая закономерность сохраняется, в чем мы не раз убеждались.

В спокойном, свободно-подвижном состоянии рыбы при плавании развивают небольшие скорости при незначительном расходе энергии — меньше так называемого "стандартного" обмена. Следует отметить, что многие исследователи часто смешивают понятия основной и стандартный обмен и иногда трудно разобраться, о каком виде обмена говорит автор [61, 86].

Из всего сказанного вытекает следующее. Для различных балансовых расчетов с выходом на популяционные, сезонные и другие уровни не следует пользоваться таким коэффициентом пересчета, как величина стандартного обмена, умноженная на 2 ($Q_s \times 2$). Как справедливо отмечают Г.Е.Шульман и С.Ю.Урденко [146], такая экстраполяция является самым ответственным моментом в балансовых расчетах. Применение $Q_s \times 2$ приводит к завышенным или искаженным результатам. За исходную величину для таких расчетов, по нашему мнению, нужно брать удвоенный уровень основного обмена или только стандартный обмен, без каких либо коэффициентов, но расчеты при этом будут менее точными. Коэффициенты для некоторых видов рыб различной активности, представляющие собой отношение общего обмена к основному, приведены в табл. 29.

Особенности поведения рыб в естественных условиях и в эксперименте находят отражение и в отношении общего и активного энергетического обмена при плавании к основному обмену в покое (см. табл. 29 и 30). Если основной обмен принять за 1, то у донных малоподвижных рыб (скорпиона) это отношение будет равно 1, у придонных (султанка и смарида) в море — 1,6, в эксперименте — 1,2. У пелагических рыб, например у ставриды, отношение общего к основному обмену составляет 2,7 — в море и 1,4 — в аквариальных условиях.

Несмотря на неудобства содержания в аквариуме, рыбы тем не менее должны быть физически здоровы и необходимо, чтобы исследователь был уверен, что работает с полноценным материалом. Из 15 клинических показателей, используемых для оценки состояния здоровья рыб [126], семь относятся к показателям крови и еще шесть — к показателям плазмы крови.

ГЛАВА 5

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ РЫБ В ПОКОЕ И ПРИ МЫШЕЧНОЙ НАГРУЗКЕ

Изучение морфологического состава и физико-химических свойств крови дает углубленное представление о процессах, протекающих в организме как в спокойном состоянии, так и при движении. Концентрация гемоглобина и эритроцитов служит фоном, определяющим энергетические возможности рыб. Мышечная нагрузка является одним из факторов, изменяющих состав и свойства крови. Чем интенсивнее физическое напряжение, тем значительнее оно сказывается на картине крови.

В исследованиях на животных, в частности на лошадях [72], показано, что при мышечной работе в зависимости от ее интенсивности количество эритроцитов увеличивается на 25–50 %. Содержание гемоглобина также возрастает, но в меньшей мере — от 14,6 до 22,6 % нормы. У человека после небольшой нагрузки количество гемоглобина повышается на 4–10 %, число эритроцитов увеличивается на 10–20 %. Длительная и напряженная работа вызывает противоположный эффект. Количество эритроцитов уменьшается на 0,5 млн (на 10–15 % нормы), содержание гемоглобина также снижается в среднем на 10 % [42]. При достаточно напряженной мышечной работе изменяются и другие показатели крови, понижается щелочной резерв, повышается ее вязкость и плотность, ускоряется свертывание, уменьшается скорость оседания эритроцитов, изменяется лейкоцитарная формула [72]. Все эти изменения вполне закономерны, и их следует рассматривать как нормальную физиологическую реакцию организма на повышенные требования к транспортной системе крови во время движения.

Изменения, наступающие в крови, кровообращении и дыхании при мышечной работе, тесно взаимосвязаны. Зависимость между степенью активности рыб, мышечной нагрузкой и потреблением кислорода изучена достаточно хорошо. Данных по изменению гематологических показателей в связи с активным плаванием у рыб очень мало. Показано, что у радужной форели *Salmo gairdneri* Rich после 15 мин плавания количество гемоглобина увеличивается с 8 до 10 г/100 г, а содержание кислорода в крови, выраженное в миллилитрах кислорода на 100 мл крови, снижается с 1,56 до 0,11 [165]. При критической скорости движения потребление кислорода у форели возрастает в 7,5 раза, и сердечный выброс почти втрое превышает таковой при покое [211]. У камбалы *Platichthys stellatus* (Pall), при 10-минутном

изирующем (до утомления) плавании реакция крови повышается в кислую сторону и происходит увеличение парциального давления.

Данные, приведенные в настоящей главе, показывают изменения, происходящие в составе крови рыб при мышечной нагрузке различной интенсивности, и связь их со скоростью потребления кислорода в этом состоянии [27].

Исследования проведены летом 1978–1979 гг. на базе Карадагского отделения Института биологии южных морей АН Украины. Использовали свежевывловленную рыбу после суточной ее адаптации в проточных аквариумах. Опыты поставлены на двух видах рыб различной естественной активности: черноморской ставриде и черноморской барабуле (султанке). В опытах использовали 155 экз. ставриды, длина которых находилась в пределах 12,0–16,5 см, а масса составляла 30–50 г, и 152 экз. султанки длиной 10,0–14,5 см и массой 25–40 г.

Кровь для анализа брали из хвостовой артерии после отсечения хвостового стебля. Определение содержания гемоглобина проводили калориметрическим методом Сали. Для витальной окраски форменных элементов применяли растворы, предложенные Г.Г.Голодец [43]. Подсчет эритроцитов вели в камере Горяева. Гематокрит определяли в специально градуированных капиллярах гематокрита при центрифугировании в течение 3–4 мин со скоростью 3000 об·мин⁻¹.

Эксперименты с мышечной нагрузкой проведены на гидродинамическом стенде, опыты для определения потребления кислорода — в гидродинамической трубе при постоянной скорости плавания рыб. Для ставриды эта скорость составляла 1,1 м·с⁻¹, а для султанки — 0,85 м·с⁻¹. Температура воды в опытах колебалась в пределах 17,0–19,6 °С. В опыт брали группу не менее 5 одноразмерных рыб. По прошествии определенного запланированного времени плавания рыбу извлекали для анализа. Партию рыб после суточного выдерживания в проточном бассейне считали контрольной.

Существует четкая связь естественной активности рыб с концентрацией гемоглобина и количеством эритроцитов. Отмечается общая закономерность в изменении состава крови. У менее подвижных рыб с низким энергетическим обменом наблюдается уменьшение количества эритроцитов и концентрации гемоглобина [44]. Высокая же работоспособность рыбы требует постоянного притока значительных количеств кислорода.

Рыбы, хорошие пловцы, имеют большую кислородную емкость крови, т.е. количество кислорода, связываемое единицей объема крови. Кислородная емкость зависит от числа эритроцитов и количества гемоглобина, поскольку в плазме крови кислород растворяется незначительно.

Все исследованные нами в состоянии покоя гематологические показатели у ставриды оказались выше, чем у султанки. Ставрида — хо-

Таблица 31. Некоторые гематологические показатели ставриды при движении со скоростью $1,15 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ (температура $19,6^\circ \text{C}$)

Число рыб, экз.	Продолжительность плавания, ч	Концентрация гемоглобина, г/100 г	Число эритроцитов, млн/мм ³	Гематокрит, %
<i>Контроль</i>				
51	0	$12,5 \pm 0,2$	$2,3621 \pm 0,04$	$36,0 \pm 1,3$
<i>Опыт</i>				
17	0,5	$13,5 \pm 0,8$	$2,9408 \pm 0,43$	$38,1 \pm 2,9$
23	1,0	$13,9 \pm 0,2$	$2,8798 \pm 0,12$	$43,3 \pm 2,6$
11	1,5	$15,2 \pm 0,6$	$3,3095 \pm 0,373$	$46,3 \pm 1,7$
5	2,0	$14,5 \pm 0,5$	$2,3300 \pm 0,16$	$41,3 \pm 1,5$
8	2,5	$14,2 \pm 0,3$	$2,7400 \pm 0,17$	$41,3 \pm 1,6$
7	3,0	$14,9 \pm 0,4$	$2,8190 \pm 0,16$	$44,6 \pm 1,8$
5	4,0	$16,5 \pm 0,6$	$3,6660 \pm 0,21$	$51,0 \pm 2,7$
15	6,25	$14,7 \pm 1,4$	$2,7116 \pm 0,15$	$49,4 \pm 4,3$
8	10,5	$11,8 \pm 0,2$	$2,4080 \pm 0,18$	$29,4 \pm 1,4$
5	18,0	$11,3 \pm 0,3$	$2,2930 \pm 0,17$	$22,6 \pm 1,2$

роший пловец и может длительное время двигаться со скоростью около $1 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ без признаков утомления. Как нами принято, крейсерская скорость составляет 4–5 длин тела рыбы в 1 с. При такой скорости не происходит накопление продуктов обмена в организме и не образуется кислородный долг. Как показали наши опыты, в составе крови рыб изменений также не происходит. На основании этого нами была выбрана скорость плавания для опытных рыб несколько выше крейсерской.

Результаты опытов со ставридой представлены в табл. 31. Данные анализа крови, проведенного у рыб, содержащихся в бассейне, считали нормой и принимали за 100 % (рис. 30, а). Плавание рыб со скоростью $1,15 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ уже в течение 30 мин приводит к повышению всех показателей. Количество эритроцитов возрастает на 24 %, концентрация гемоглобина и гематокрит – на 8 и 6 % соответственно. При дальнейшем плавании до 1,5 ч показатели продолжают увеличиваться. Это происходит главным образом в результате перераспределения крови при мышечной работе и в меньшей степени вследствие выброса крови из кровяного депо. За указанное время рыба проплывает более 6 км. Затем, при дальнейшем плавании, наблюдается довольно резкое, даже несколько ниже нормы, уменьшение числа эритроцитов и менее значительное снижение концентрации гемоглобина и гематокрита. Вероятно, происходит разрушение старых эритроцитов (эритроцитоллиз), которое впоследствии компенсируется усилением функции кроветворных органов. К этому времени ставрида совершает путь свыше 8 км.

Продолжение плавания заставляет усиленно работать кровяное депо, что снова приводит к увеличению количества эритроцитов до 155 %, в основном за счет ретикулоцитов, т.е. молодых форм эритро-

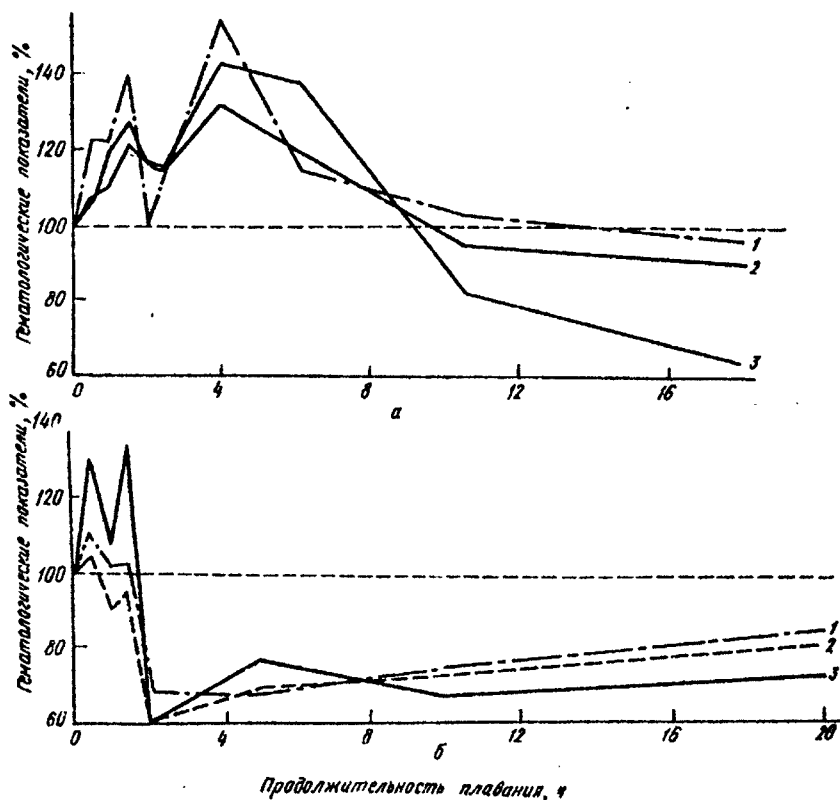


Рис. 30. Действие мышечной нагрузки на гематологические показатели ставриды (а) при скорости движения $1,15 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ и султанки при скорости движения $0,85 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ (б):

1 – содержание гемоглобина, 2 – количество эритроцитов, 3 – гематокрит

цитов. Концентрация гемоглобина в это же время повышается до 132%, поскольку в молодых эритроцитах содержится меньше гемоглобина. Отмеченные показатели достигают максимума после 4-часового плавания. За это время рыба проплывает 16,5 км.

В последующие часы состав крови меняется, начинается второе снижение числа эритроцитов, гематокрита и особенно резко – количества гемоглобина. После 9-часового плавания все показатели, за исключением числа эритроцитов, понижаются ниже нормы, а пройденный путь составляет 37 км. Относительная стабилизация показателей наступает в период между 11 и 18 ч плавания. Количество гемоглобина и эритроцитов снижается незначительно (на 4–6%). Гематокрит падает до 63%. Это свидетельствует о том, что такая нагрузка оказалась слишком тяжелой (к концу опыта рыбы проплывали свыше 70 км) и привела к усиленному процессу эритроцитоллиза.

Таблица 32. Некоторые гематологические показатели султанки при движении со скоростью $0,85 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ (температура 17°C)

Число рыб, экз	Продолжительность плавания, ч	Концентрация гемоглобина, г/100 г	Число эритроцитов, млн/мм ³	Гематокрит, %
<i>Контроль</i>				
46	0	$10,2 \pm 0,1$	$2,332 \pm 0,05$	$25,4 \pm 1,1$
<i>Дыт</i>				
23	0,5	$11,2 \pm 0,6$	$2,4194 \pm 0,18$	$33,3 \pm 3,7$
43	1,0	$10,3 \pm 0,9$	$2,1041 \pm 0,19$	$26,6 \pm 3,9$
9	1,5	$10,4 \pm 1,2$	$2,1805 \pm 0,42$	$34,1 \pm 4,9$
8	2,0	$6,8 \pm 0,2$	$1,375 \pm 0,11$	$14,9 \pm 2,6$
11	5,0	$6,8 \pm 0,1$	$1,594 \pm 0,13$	$19,0 \pm 2,4$
7	10,0	$7,5 \pm 0,2$	$1,652 \pm 0,91$	$16,8 \pm 1,8$
5	20,0	$8,6 \pm 0,3$	$1,893 \pm 0,11$	$18,4 \pm 1,7$

Следует отметить, что некоторые рыбы, вероятно травмированные, при вылове плавали вяло и отличались низким содержанием гемоглобина. У таких экземпляров, пливших в течение 15 ч, концентрация гемоглобина к концу опыта составляла $8,8 \text{ г}/100 \text{ г}$, или 70 % нормы, число эритроцитов равнялось 1,952 млн, что составляло 83 %. Результаты этих опытов в табл. 31 не приведены.

Результаты экспериментов на султанке представлены в табл. 32 и на рис. 30, б. В первые 30 мин плавания наблюдается картина, аналогичная той, которая отмечена в опытах со ставридой. Происходит увеличение гематокрита до 130 % нормы, содержания гемоглобина и в меньшей мере — числа эритроцитов. Через 1 ч плавания эти показатели снижаются почти до исходного уровня, а численность эритроцитов уменьшается еще в большей степени и становится ниже уровня контроля на 10 %. Султанка, не приспособленная к длительным скоростным нагрузкам, использует все резервы в первые 30 мин плавания и уже не может восстановить нужное число эритроцитов. В последующие 1,5 ч движения происходит незначительное увеличение количества гемоглобина и эритроцитов, уровень которых, однако, не достигает нормы. Гематокрит возрастает очень сильно, на $1/3$ исходной величины, что трудно объяснить при наличии такого числа эритроцитов. Можно предположить, что гематокрит повышается за счет большого количества гемолизированных эритроцитов и увеличения числа лейкоцитов. После 2-часового плавания происходит резкое падение всех показателей — значительно ниже нормы.

Следует заметить, что эти изменения почти в точности повторяют закономерности, описанные для ставриды, с той лишь разницей, что у султанки они происходят в несколько раз быстрее. Если у ставриды все существенные изменения в крови происходят в течение 10 ч, то у султанки данный процесс как бы сконцентрирован во времени и проис-

ходит за 2 ч. Пройденный за это время путь равен 6 км. После 3-часового плавания стабилизируется содержание гемоглобина, повышаются количество эритроцитов и гематокрит. Продолжение плавания до 20 ч приводит к снижению гематокрита и незначительному увеличению количества гемоглобина и эритроцитов.

Различный характер изменений гематологических показателей ставриды и султанки объясняется их принадлежностью к разным экологическим группам. Они ведут различный образ жизни и неодинаково приспособлены к плаванию. Султанка относится к рыбам с плохими гидродинамическими показателями формы тела, ставрида же, напротив, очень хорошо приспособлена к длительному и быстрому плаванию [1].

Потребление кислорода при движении у этих рыб также различно. Как показано нами, для быстроходных рыб характерны меньшие энергозатраты на активный обмен и, следовательно, они более экономичны в расходе энергии при мышечных нагрузках, что обусловлено их гидродинамическими качествами. Измерения скорости потребления кислорода, проведенные в гидродинамической трубе у ставриды массой 40 г при крейсерской скорости движения $0,85 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$, показали, что энергозатраты по кислороду составляют $31,2 \text{ мл } \text{O}_2$ в 1 ч, что в 7,5 раза больше обмена покоя. При скорости плавания $1,15 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ обмен возрастает вдвое и эквивалентен $63,5 \text{ мл } \text{O}_2$ в 1 ч. Султанка такой же массы при скорости выше крейсерской ($0,85 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$) расходует $39,6 \text{ мл } \text{O}_2$ в 1 ч, что в 12 раз превышает обмен покоя.

Таким образом, при одинаковой скорости движения ($0,85 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$) энергозатраты султанки на 27 % превышают расход энергии ставриды. Несмотря на то что энергетический обмен у ставриды при заданной для нее скорости движения $1,15 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ был, естественно, выше, чем у султанки при скорости $0,85 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$, данные проведенного нами гематологического анализа свидетельствуют о лучшей приспособленности быстроплавающих рыб к длительным мышечным нагрузкам.

В наших опытах султанка за 1 ч проплывала 3,06 км, что за 20 ч плавания составило 61,2 км. За это время рыба израсходовала 792 мл кислорода или $13,0 \text{ мл}$ на 1 км пути. Ставрида при скорости движения $4,14 \text{ км}\cdot\text{ч}^{-1}$ за 18 ч преодолела 74,52 км. Расход энергии у нее равнялся 1143 мл кислорода или $15,3 \text{ мл}$ на 1 км пути, т.е. больше, чем у султанки. Из этого следует, что такой режим плавания для ставриды энергетически невыгоден. Если бы она это расстояние проплыла при одинаковой с султанкой скорости, то расход энергии на 1 км пути составил бы $10,2 \text{ мл}$ кислорода. Такие значительные и, по-видимому, даже изнуряющие мышечные нагрузки, каким были подвергнуты рыбы обоих видов в наших опытах за все время плавания, вряд ли часто встречаются в природе.

Если судить по изменениям, наступающим в крови при мышечной нагрузке, то наибольший суточный путь, при котором все показатели

остаются в пределах физиологической нормы, для ставриды составляет 40 км, а для султанки — 6 км. Расчеты показывают, что ставрида средней длины (около 15 см) при скорости 3 L/c, или $0,45 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ за время непрерывного плавания в течение суток проходит такое же расстояние — 38,88 км. Напряженная мышечная работа кроме повышения интенсивности обмена и изменения морфофизиологического состава крови вызывает изменение химического состава мышечной ткани [185].

Большой интерес представляют данные по изучению влияния многодневного вынужденного плавания на мускулатуру кумжи *Salmo trutta* L. [180]. В этих опытах несколько групп рыб заставляли плавать в течение 28 дней со скоростью 1,5; 3,0 и 4,5 L/c при разовом кормлении до насыщения. Исследования показали, что у рыб первой группы (скорость 1,5 L/c) к концу опыта длина тела увеличилась на 11 %, масса — на 79 %, у рыб второй группы — соответственно на 1,4 и 7 %. Рыбы третьей группы выглядели нездоровыми, масса их уменьшилась. Контрольная группа рыб, содержащаяся в аквариуме, потребляла мало пищи и почти не изменила массу. Увеличение массы тела рыб происходило в результате накопления при малой скорости движения гликогена в белых и красных мышцах соответственно на 395 и 419 % по сравнению с контрольными рыбами. Повысилось также содержание липидов — на 33 и 57 % и белков — на 40 и 12 %. При средней скорости движения (3 L/c) запасы гликогена в белых и красных мышцах были выше, чем у контрольных рыб, на 290 и 251 %, а содержание липидов, служащих главным источником энергии, уменьшилось на 27 и 14 % соответственно. При высокой скорости движения (4,5 L/c) содержание всех энергетических субстратов в мышцах обоих типов снижалось: гликогена — на 84 и 77 %, липидов — на 60 и 85 %, белка — на 30 % (в белых мышцах).

Содержание гликогена в белых и особенно в красных мышцах ставриды резко снижается в первые 15 мин нагрузки при скорости движения $1,3 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ и продолжает снижаться в течение дальнейшего плавания [89]. К концу нагрузки, продолжавшейся 8–10 ч, гликоген в белых мышцах ставриды израсходовался на 50 %, в красных — на 96 %, у султанки — на 82 и 84 % соответственно. Это свидетельствует о чрезмерной продолжительности плавания, доводящей до утомления, чего и пытались достичь авторы работы [134].

Энергетические возможности организма и показатели крови, изменения которых не выходят за пределы физиологической нормы, свидетельствуют о том, что ставрида может без отдыха преодолеть расстояние 40 км, султанка — лишь 6 км. Оценка физиологического состояния и плавательной способности рыб по показателям морфологического анализа крови позволяет высказать предположение, что скорости плавания порядка 2 L/c энергетически выгодны многим рыбам.

ГЛАВА 6 ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ СТОИМОСТЬ ПЛАВАНИЯ РЫБ

Оценка плавательных способностей рыб, как и двигательной активности животных вообще, имеет принципиальное значение для физиологической и гидробиологической энергетики. Однако до настоящего времени в выборе критериев такой оценки существуют определенные трудности. Они связаны в первую очередь с необходимостью унифицированного подхода к количественному определению этих способностей. Так, для сравнения скоростей плавания рыб различных размеров, т.е. в том случае, когда нельзя использовать абсолютную скорость, применяют показатель относительной скорости — расстояние, соотносимое с длиной тела, пройденное в единицу времени (L/c). Вместе с тем данный показатель во многих случаях неприменим. При этом возможно сравнение преимущественно одноразмерных рыб, что часто не имеет смысла, а при сравнении разноразмерных рыб его использование не всегда целесообразно. Например, если взрослая кефаль может двигаться со скоростью $1 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, то для ее личинок и молоди такая скорость недостижима. И наоборот, личинки могут двигаться со скоростью $15\text{--}20 L/c$, что недоступно взрослой особи [52].

Использование коэффициента скорости v/\sqrt{L} [94] также имеет определенные ограничения, поскольку сравнение разноразмерных рыб возможно только при их геометрическом подобии, что наблюдается редко. Скоростные коэффициенты для рыб с резко различными формами тела (например, для ставриды и горбыля) трудно сопоставимы. Короткотелые рыбы при таком сравнении окажутся как бы более скоростными. Сравнение энергозатрат при плавании у рыб разных размеров и формы тела также представляется проблематичным. Рыбы одинаковой массы и разной длины при равной абсолютной скорости плавания имеют разную относительную скорость. При одинаковой относительной скорости движения более короткотелая рыба должна тратить меньше энергии. Сравнивая их скорость в длинах тела и на единицу массы, мы не получим различий, но при этом рыбы пройдут разное расстояние. Вместе с тем при сравнении рыб одной длины, но разной массы получим одинаковые абсолютную и относительную скорости плавания, и энергозатраты на единицу массы у более крупной рыбы будут меньше.

Таким образом, для сопоставления энергетических затрат при движении различных рыб можно сравнивать или одноразмерные рыбы

(по длине и массе тела) или разноразмерные, но по одному критерию — массе или длине тела — при одинаковых скоростях плавания. Иными словами, из трех переменных величин, влияющих на уровень энергозатрат (масса, длина тела, скорость движения), должна изменяться только одна, иначе можно прийти к неверным выводам.

Единственная возможность оценить истинные энергозатраты у рыб разных экологических групп при движении — это унификация всех показателей, приведенных к единице пути, например 1 км. Такую унификацию осуществил К.Шмидт-Ниельсен [141, 231], который ввел специальное понятие "энергетическая стоимость плавания" (ЭСП). Оно отражает количество энергии (кал), необходимое животному для перемещения единицы массы тела (1 г) на единицу расстояния (1 км). При этом К.Шмидт-Ниельсен считает, что энергетическая стоимость перемещения (бега или плавания) для каждого животного не зависит от скорости передвижения. Поэтому млекопитающих он сравнивал при скорости, которая естественна для каждого отдельного вида, а рыб — при скорости, равной 3/4 максимальной. Напомним, что критической скоростью для рыбы считается такая скорость, которая поддерживается в течение 1 ч [169].

6.1. ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ СТОИМОСТЬ ПЛАВАНИЯ ПРИ КРЕЙСЕРСКОЙ СКОРОСТИ

Используя свои материалы по 10 видам морских рыб [16, 20, 21, 25] и литературные данные для 11 видов морских и пресноводных рыб [61, 86, 158, 169], мы выполнили расчеты общих энергозатрат по переносу единицы массы тела (1 г) на единицу пути (1 км) [29]. Часть данных была рассчитана по уравнению $Q_w = qb^v$, а данные Л.Б.Кляшторина — по уравнению $Q_v = v^2\gamma/L$ [61]. Следует отметить, что одни и те же данные, рассчитанные по двум уравнениям, как правило, хорошо совпадали. Для сравнения энергозатрат у разноразмерных рыб был использован показатель энергетической стоимости движения при определенной относительной скорости плавания (L/c). Сама по себе относительная скорость малоинформативна, но примененная для расчетов энергетической стоимости движения, на наш взгляд, дает более объективную оценку стоимости. Затраты энергии на 1 км пути были рассчитаны отдельно по каждому виду рыб при скорости движения 0,5–8,0 L/c . Наибольший расход энергии у всех рыб наблюдается при малых (0,5–1,0 L/c) и больших скоростях (7–8 L/c) плавания. Самые низкие энергозатраты у хамсы и султанки отмечаются при скорости 3 L/c . У всех остальных рыб наименьшие затраты энергии наблюдаются при скорости 2 L/c (рис. 31).

Мы приняли, что скорость 5 L/c является скоростью плавания,

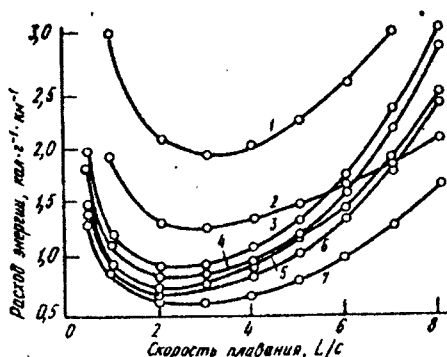


Рис. 31. Зависимость энергетической стоимости плавания рыб от скорости движения: 1 — хамса, 2 — нерка, 3 — ставрида, 4 — летучая рыба, 5 — кефаль, 6 — мерланг, 7 — смираида

[2] при скорости 2 L/c описываются уравнением $Q_w = 7,15W^{-0,22}$. Это уравнение в численном виде, выраженное в миллилитрах O_2 и рассчитанное на массу тела, принимает вид $Q_w = 0,35W^{-0,78}$. Нетрудно заметить, что оно близко к уравнению стандартного обмена $Q = 0,3W^{0,8}$, предложенному Г.Г. Винбергом [34]. На преодоление 1 км пути со скоростью 2 L/c рыбам приходится затрачивать около 60 мин. Это, естественно, связано с небольшими размерами рыб, использованных в наших экспериментах. Однако принято считать, что стандартный обмен отражает затраты энергии при спонтанной (неконтролируемой и неучитываемой) подвижности рыбы. Поэтому такое совпадение вполне объяснимо. Этим подтверждается высказанное нами ранее предположение [22], что стандартный обмен близок не к основному обмену, а к энергетическому обмену рыбы в активном состоянии, т.е. при движении.

Таким образом, не прослеживается сколько-нибудь заметной связи затрат энергии рыбой с ее экологическими особенностями или формой тела. В некоторых случаях для хороших пловцов (хамса) характерны более высокие затраты энергии по сравнению с рыбами, обладающими посредственными плавательными способностями (султанка). В то же время наблюдается четкая зависимость энергетической стоимости плавания от массы тела, на что обратил внимание К.Шмидт-Ниельсен [141, 231].

Попытаемся теперь подойти к этому вопросу с другой точки зрения. Для этого унифицируем рассматриваемые показатели по относительной скорости. Вернемся к табл. 28, где в последней графе приведены энергозатраты на активный обмен при оптимальной скорости плавания в единицу времени и на единицу массы (1 г). Появляется возможность объективно сравнить по этому показателю разноразмерные рыбы с различной скоростью плавания. Так, мы видим, что у хамсы или

близкой к 3/4 максимальной скорости в расчетах Ф.Биммша [158] и К.Шмидт-Ниельсена [142]. На рис. 32 представлены наши и литературные данные по энергетической стоимости плавания при движении рыб со скоростью 5 и 2 L/c. Верхняя прямая (а), соответствующая скорости 5 L/c, построена по уравнению $Q_w = 9,50W^{-0,19}$. Она хорошо совпадает с прямой (в), рассчитанной К.Шмидт-Ниельсеном [142] для рыб массой до 50 г. Координаты нижней прямой

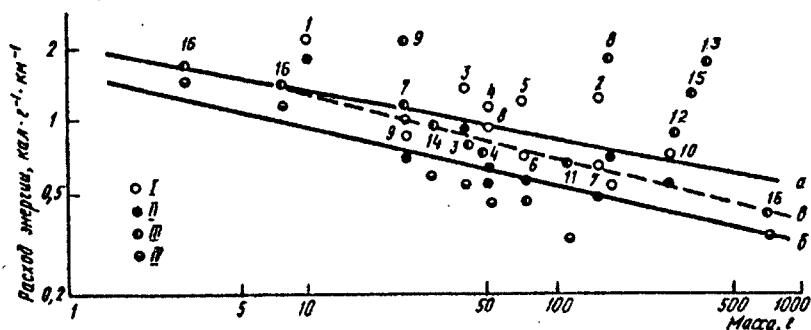


Рис. 32. Зависимость энергетической стоимости плавания рыб от массы тела и относительной скорости движения.

Все прямые построены по уравнению $Q = aWk^{-1}$; a – скорость 5L/c, b – 2L/c, c – по Ф.Бимишу [158]; I, II – наши данные; рассчитаны по уравнению $Q_v = qb^v$; I – скорость 5 L/c, II – 2L/c; 1 – азовская хамса, 2 – летучая рыба, 3 – ставрида, 4 – кефаль, 5 – менола, 6 – смарида, 7 – ласкирь, 8 – мерланг, 9 – султанка, 10 – луциан; III, IV – литературные данные; III – скорость 5 L/c, IV – 2 L/c; 14 – 16 – рассчитаны по приведенному выше уравнению; $3, 4, 7$ – $9, 11$ – 13 – рассчитаны по уравнению $Q = v^2 \gamma / L$, где Q – затраты энергии на чисто активный обмен при плавании, γ – видоспецифический коэффициент [61]; $3, 4, 7$ – 9 – то же, что и для I, II ; 11 – омуль, 12 – карась, 13 – карп, 14 – лосось, 15 – хариус, 16 – нерка; $3, 4, 7$ – $9, 11$ – 14 – по [169], 15 – по [86], 16 – по [158]

шпрота, масса которых почти в 40 раз меньше, чем у омуля, а абсолютная скорость – в 3 раза, интенсивность активного обмена больше лишь в 2 раза. Можно также проследить зависимость интенсивности активного обмена от массы, хотя это и не так заметно, как при оценке энергетической стоимости плавания. Установить какую-либо связь между энерготратами и гидродинамическими показателями или двигательной активностью рыб и в этом случае не удастся.

Трудно согласиться с К.Шмидтом-Нильсеном, утверждающим, что энергетическая стоимость плавания рыб не зависит от скорости. Наши данные (см. рис. 31 и 32) свидетельствуют о противоположном. По-видимому, К.Шмидт-Нильсен не сравнивал рыб одного и того же вида, плывущих с разными скоростями, а обращал основное внимание на массу тела, влияние которой при сравнении рыб разных видов особенно существенно.

В последнее время опубликована работа В.Е.Занки и Н.П.Макаровой [47], в которой авторы на основании только литературных данных, в том числе и наших [29], приходят к выводу о независимости энергетической стоимости плавания от скорости. Они считают, что если эта зависимость и проявляется, то только в случае оценки валовых (общих) энерготрат на движение и не наблюдается при затратах на чисто активный обмен. Однако из представленного в их статье рисунка следу-

Таблица 33. Энергетическая стоимость плавания ЭСП "средней" особи в популяциях черноморских рыб

Вид	Время исследования	Масса, г	Путь, км	ЭСП, $\text{кал} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{км}^{-1}$
Хамса	Май	10,5	23	4,36
	Октябрь	10,3		
Ставрида	Август	33,8	28	2,40
Смарида	Июль	14,3	8	0,96
Султанка	Июль	22,6	6	0,86
Мерланг	Февраль	28,2	5	0,19

ет, что в обоих случаях такая зависимость все же существует. Энергетическая стоимость плавания действительно выявляется более четко при оценке общих энерготрат в случае разных скоростей движения, но и при учете затрат только на активный обмен энергетическая стои-

мость плавания в 1,5–2,5 раза превышает первоначальный уровень.

До сих пор нами рассматривались данные, полученные в опытах на отдельных экземплярах рыб ("физиологический" уровень). Представляет несомненный интерес расчет энергетической стоимости плавания ("средней" особи) в популяциях черноморских рыб (экологический уровень). Расчет проведен с учетом размерно-возрастного состава популяций и энергетической стоимости плавания различных размерных групп.

В табл. 33 приведены данные о средней массе тела и среднесуточном пути для популяций пяти видов черноморских рыб. На популяционном уровне также прослеживается установленная на организменном уровне зависимость энергетической стоимости плавания от массы тела. Однако обращает на себя внимание то, что популяции наиболее активных рыб (хамса, ставрида) характеризуются самой высокой энергетической стоимостью плавания. Это свидетельствует о том, что высокая подвижность, способствующая освоению широких ареалов, у популяций рыб обеспечивается повышением энергетической стоимости активного метаболизма. Подобная тенденция отчетливо проявляется, несмотря на то что популяционные расчеты при наблюдении за двигательной активностью рыб в природных условиях выполнены в разные месяцы года. Так, наиболее высокая температура воды в Черном море в июле 23°C , но энергетическая стоимость плавания у "средних" особей в популяциях ставриды в августе (при температуре 20°C) и хамсы весной и осенью (при температуре 16°C) значительно выше, чем у смарида и султанки в июле. Естественно, что в эти же месяцы энергетическая стоимость плавания ставриды и хамсы должна быть еще выше.

6.2. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН И СКОРОСТНАЯ ВЫНОСЛИВОСТЬ ПРИ ОПТИМАЛЬНОЙ СКОРОСТИ ДВИЖЕНИЯ

Существует теоретическое предположение, что при миграциях рыбы стремятся к оптимизации энергетических затрат и увеличению КПД

Таблица 34. Зависимость энергетического обмена от массы тела при оптимальной скорости плавания 2 L/c

Вид	Длина, см	Масса, г	Температура воды, °C	Потребление O ₂ , мл·ч ⁻¹	
				на массу тела	на 1 г массы тела
Шпрот	9,5	6,9	17,5	2,52	0,36
	9,5	7,0	17,7	2,82	0,40
	9,5	7,3	19,0	1,37	0,19
Мерланг	6,5	3,2	19,0	1,20	0,37
	10,0	15,0	18,2	4,0	0,27
	10,5	16,0	18,6	4,20	0,26
	12,5	25,0	18,6	4,60	0,18
	13,0	26,0	18,5	5,00	0,19
	14,0	20,0	18,6	4,81	0,24
Смарида	10,0	12,0	24,0	3,40	0,28
	16,0	35,0	24,0	7,50	0,21
	18,0	60,0	24,0	9,24	0,15
	20,0	100,0	24,0	21,2	0,21

движения [253]. Для этого они избирают такую скорость плавания, при которой активный обмен превышает стандартный в $2 \pm 0,3$ раза. Автор приводит уравнение, связывающее крейсерскую скорость (v , м·с⁻¹) с длиной тела (L , м): $v = 0,5 L^{0,43}$. Нетрудно рассчитать, что для рыб массовых размеров 0,1; 0,3 и 0,5 м крейсерские скорости будут соответственно равны 0,2; 0,3 и 0,4 м·с⁻¹, или 2,0–0,8 L/c. Вероятно, такие небольшие скорости нельзя называть крейсерскими и для них больше подходит термин "оптимальные", что вполне согласуется с нашими представлениями.

В то же время при длительных миграциях энергетические затраты на единицу пути не всегда достигают минимальных значений. В одной из работ [164] показано, что во время продолжительных и трудных миграций рыбы более полно используют энергетические ресурсы, т.е. затраты энергии у них выше теоретического оптимума.

Мы провели серию опытов на холодолюбивых рыбах Черного моря: донном виде — мерланге и придонно-пелагическом виде — шпроте. В Эгейском море опыты поставлены на прибрежном виде — смарида,

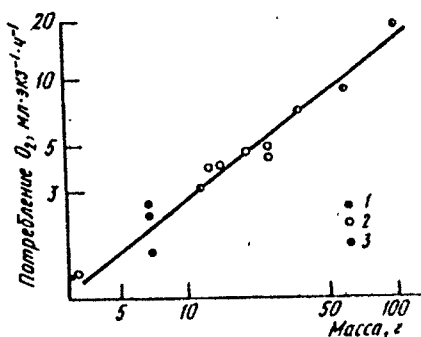


Рис. 33. Зависимость потребления кислорода при общем обмене от массы тела при скорости плавания 2L/c: 1 — шпрот, 2 — мерланг, 3 — смарида

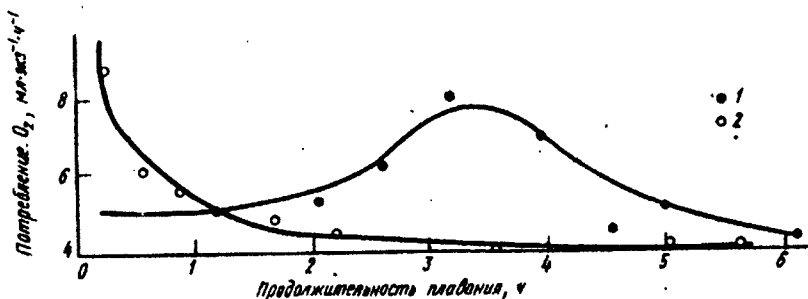


Рис. 34. Потребление кислорода при продолжительном плавании со скоростью 2 L/c:
1 — мерланг, 2 — смарида

который встречается и в Черном море. Для шпрота выполнено 25 определений, для мерланга — 60 и для смарида — 30.

Эксперименты по определению энергетического обмена при активном плавании проведены при постоянной скорости плавания 2 L/c. Вся рыба для опытов была выловлена тралом. Перед опытами рыбу в течение нескольких часов (до суток) выдерживали в проточных ваннах объемом около 50 л. Опыты, за исключением опытов на шпроте, ставили на одиночных экземплярах.

Шпрот, хотя и неплохой пловец в естественной среде обитания, не реагирует в отличие от большинства рыб на течение в гидродинамической трубе. Все наши попытки заставить плыть эту рыбу против течения к успеху не привели. Он не реагирует на течение до $30 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, т.е. до 3 L/c, плавая в рабочей камере в разных направлениях, а при дальнейшем увеличении скорости сносится потоком воды. Вследствие этого мы были вынуждены измерить стандартный обмен при свободном перемещении рыбы в рабочей камере гидродинамической трубы. Не обладая реофильной реакцией, шпрот плавал в камере прибора без течения в разных направлениях, развивая при этом, как и другие рыбы, скорость порядка 1,5–2 L/c. В отличие от шпрота мерланг и смарида имеют хорошую реофильную реакцию и сразу плывут против течения начиная с его скорости $10 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. Рыбы разных размерных групп испытывались при одинаковой относительной скорости течения — 2 L/c, что в абсолютном выражении составляло 15–40 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$.

Полученные в этих опытах результаты представлены в табл. 34. Прямая на рис. 33 построена по уравнению $Q_s = 0,473 W^{0,73}$; $r = 0,89$. Это уравнение можно сравнить с усредненным для всех рыб уравнением стандартного обмена $Q_s = 0,3 W^{0,8}$, и оно очень близко к такому же уравнению для не очень быстроходных рыб типа кефали или черноморской смарида.

Представляло интерес сравнить скоростную выносливость при длительном многочасовом плавании двух таких различных рыб, как мерланг и смарида. На рис. 34 представлены средние данные о потреблении

кислорода обоими видами рыб при плавании с оптимальной скоростью 2 л/с, или 25–30 см·с⁻¹.

В начале опыта смарида как более крупная рыба потребляет больше O₂ (8,2 мл), чем мерланг (6,1 мл). При дальнейшем плавании, по мере вработывания, обмен рыбы снижается почти в 2 раза (4,5 мл за 1 ч) и остается в течение нескольких часов неизменным. Затем рыба утомляется, и ее прибывает потоком воды к ограничительной сетке рабочей камеры. Мерланг в начале опыта имеет более низкое потребление O₂, чем смарида, затем в течение 1-го часа обмен у него снижается. После 2-часового плавания потребление O₂ остается на таком же уровне, как у смариды, — 5 мл за 1 ч. В последующие 2 ч у него наблюдается резкое возрастание обмена — в 1,5–2 раза выше первоначального. К концу 6-часового плавания происходит снижение обмена до уровня обмена смариды. Утомленная рыба не может плыть далее и прибывает к стенке. Все это свидетельствует о том, что мерланг обладает меньшей скоростной выносливостью, чем смарида.

До сих пор мы оцениваем энерготраты рыб по результатам, полученным на гидродинамических стендах различных типов конструкции при той или иной скорости плавания, задаваемой исследователем. Сама же рыба лишена возможности выбрать скорость, отвечающую ее эколого-физиологическим возможностям и общему состоянию. Если бы рыба получила такую возможность, то выбранную ею скорость можно было бы назвать предпочитаемой скоростью плавания.

6.3. ПРЕДПОЧИТАЕМАЯ СКОРОСТЬ ПЛАВАНИЯ

Определение и изучение предпочитаемой скорости плавания рыб представляет большой интерес для экологической физиологии, этологии и биогидродинамики, а также имеет несомненное практическое значение. Понятие "предпочитаемая скорость" совпадает по смыслу и содержанию с предпочитаемыми температурой, освещенностью, соленостью. Во всех этих случаях можно говорить об оптимальном значении каждого параметра. Поэтому предпочитаемую скорость мы отождествляем с оптимальной скоростью плавания, под которой понимаем наибольшую скорость при наименьших энергетических затратах.

Во всех применяемых исследователями гидродинамических устройствах рыба вследствие реофильного рефлекса располагается головой против потока и плывет со скоростью, соответствующей движению потока воды, т.е. с той, которую устанавливает экспериментатор. Этим способом можно определить либо максимальную скорость рыбы, либо время, в течение которого рыба способна плыть с заданной скоростью. Однако таким методом нельзя определить ту скорость, с которой рыба сама предпочитает плыть в данной ситуации. Желательно найти способ,

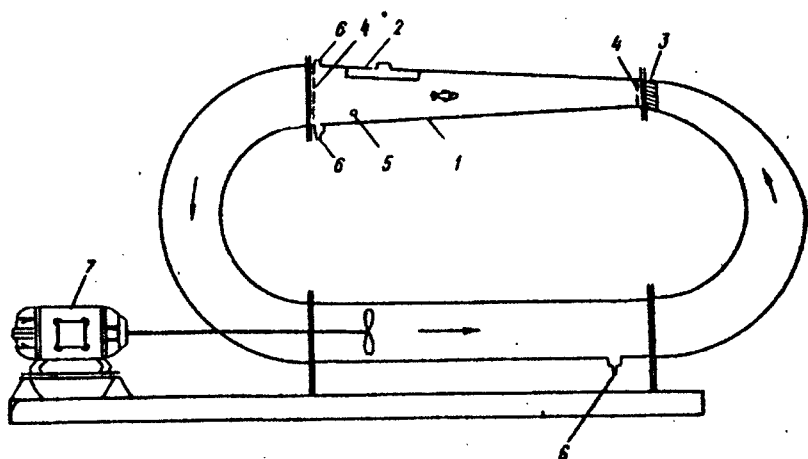


Рис. 35. Схема гидродинамического респирометра для определения предпочитаемой скорости плавания:

1 – рабочая камера, 2 – герметичный люк с крышкой, 3 – ламинирующая решетка, 4 – ограничительная решетка, 5 – кран для взятия проб воды, 6 – патрубки для наполнения, слива воды и создания протока, 7 – электродвигатель с гребным винтом

который обеспечивал бы рыбе условия для выбора предпочитаемой скорости, а исследователю – возможность определения этой скорости.

До настоящего времени такой методики или способа не существовало. Испытывая настоятельную необходимость в получении данных о предпочитаемой скорости плавания, мы разработали способ создания градиента скоростей в гидродинамической трубе. Достигается это тем, что рабочая камера трубы выполнена в виде конуса переменного сечения с постепенным изменением диаметра по всей его длине [30].

Использование замкнутой гидродинамической трубы с рабочей камерой указанной формы позволяет получить устойчивые разные скорости потока воды в начале и в конце камеры. На всем протяжении камеры скорость потока плавно изменяется от большей к меньшей в зависимости от соотношения сечений начального и конечного ее участков и скорости самого потока воды, создаваемой гребным винтом. Рыба, помещенная в поток с градиентом скоростей, имеет возможность выбрать ту из них, которая для нее наиболее предпочтительна. О выбранной скорости плавания можно судить по скорости потока в том участке рабочей камеры, в котором рыба останавливается (т.е. плывет на месте) и находится длительное время.

На рис. 35 изображена схема гидродинамического респирометра для определения предпочитаемой скорости плавания рыб с одновременным измерением интенсивности потребления кислорода. Мы рассчитали, что оптимальным соотношением диаметров начального и конечного

участков рабочей камеры будет 1:2; тогда площади сечений этих участков относятся как 1:4. В соответствии с законами гидродинамики скорость потока воды в начале камеры в 4 раза выше, чем в конечном ее участке. Чем длиннее рабочая камера, тем более плавное изменение потока достигается на всей ее протяженности. Градиенты скоростей можно устанавливать в широких пределах, изменяя скорость вращения гребного винта, — 10–40 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$, 20–80 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ и т.д.

Рабочая камера нашего гидродинамического респирометра, выполненная из оргстекла, имеет длину 80 см, диаметр начального участка 6 см, конечного — 12 см. Камера расчерчена по наружной поверхности на четыре равных по длине участка (зоны) для удобства визуального наблюдения при определении скорости потока. Эксперименты по определению предпочитаемой скорости плавания проведены на двух видах рыб разных размеров: молодь азовской хамсы и ставриды длиной 5–6 см, взрослые особи хамсы длиной 10 см и ставриды — 12–15 см.

Опыты ставили на одиночных экземплярах и группах из трех-четырех рыб. Потребление кислорода определяли полярографическим методом с помощью кислородомера КЛ-115 с контролем по Винклеру. Для адаптации рыбу помещали в респирометр на 30–40 мин, где она свободно плавала по всей длине рабочей камеры при постоянном потоке воды. Затем плавно включали двигатель, и гребной винт начинал разгонять воду по всему прибору. Рыба сначала пыталась удержаться против потока, но ее сносило к широкому концу камеры, где течение самое медленное. Она оставалась там некоторое время, продолжая ориентироваться на течение, а затем начинала двигаться вперед. При градиенте скорости 10–40 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ рыба заплывала в середину камеры, где скорость потока воды составляла 20 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$, и продолжала двигаться дальше. При заходе в III и IV участки со скоростью потока 30–40 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ она быстро возвращалась назад. Сделав несколько бросков, рыба (длиной 10 см) обычно останавливалась во II участке (скорость потока 20 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$) или на границе II и III, иногда — в I участке. Стайки рыб из нескольких экземпляров длиной до 10 см располагались чаще всего во II участке. Иногда отдельные рыбы предпочитали I или III участок.

Характер распределения рыб по градиенту скоростей потока изображен на рис. 36. Рыбы длиной 10 см предпочитали скорость 20–30 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$. Ставрида длиной 12–15 см выбирала скорость потока преи-

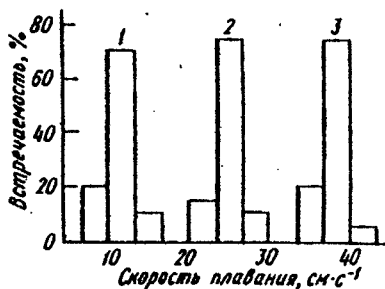


Рис. 36. Предпочитаемая скорость плавания у некоторых видов рыб: 1 — молодь хамсы (длина 5–6 см), 2 — взрослая хамса (10 см), 3 — ставрида (12–15 см)

мущественно 30–40 см·с⁻¹. Молодь хамсы и ставриды длиной 5–6 см держалась в I участке, где скорость течения составляла 10–15 см·с⁻¹. Таким образом, эксперименты показали, что рыбы в большинстве случаев (70–75 %) выбирали те участки рабочей камеры гидродинамической трубы где скорость потока воды составляла 2–3 длины их тела в 1 с (2–3 L/c). Такая скорость соответствует понятию оптимальной скорости [148].

Литература по изучению предпочитаемой скорости плавания рыб практически отсутствует. Нам известна лишь одна работа [242], где в опытах по определению двигательной активности ослепленных серебряных карасей и пещерных рыб в обычных прямоугольных аквариумах отмечен эффект предпочитания определенных скоростей плавания. Рыбы с меньшим поперечным сечением тела предпочитали плавать с более высокими скоростями, чем крупные особи того же вида и такой же длины. По мнению автора, это обеспечивает оптимальную структуру пограничного слоя воды вокруг тела рыбы.

Наши эксперименты показали, что потребление кислорода у хамсы массой 12 г, длиной 10 см при предпочитаемой скорости плавания 20 см·с⁻¹ (2 L/c) составляло 3,86 мл·экз⁻¹·ч⁻¹. В опытах, проводимых в обычной гидродинамической трубе при заданной скорости плавания 20 см·с⁻¹, энерготраты хамсы тех же размеров составляли 3,6–4,0 мл O₂·экз⁻¹·ч⁻¹, т.е. энергетический обмен находился на том же уровне.

Данные, полученные в экспериментах по определению предпочитаемой скорости плавания, полностью совпадают с результатами наблюдений за рыбами в природной обстановке. Черноморские прибрежно-пелагические рыбы плавают с различными скоростями в зависимости от времени суток, состояния насыщения и других факторов. В дневное время многие виды, в частности ставрида, при свободном плавании в большинстве случаев развивают скорость порядка 2–3 L/c.

Исследования предпочитаемой скорости плавания рыб дают возможность глубже раскрыть механизм их поведения в потоке воды, выявить эколого-физиологические различия и дать практические рекомендации по обоснованию выбора скорости течения в рыбопропускных устройствах гидротехнических сооружений.

На основании анализа литературных данных и результатов собственных экспериментов по определению энергетического обмена в покое и при движении, показателей морфологического состава крови и потребления кислорода при активном обмене, энергетической стоимости локомоции и предпочитаемой скорости плавания, а также экспериментов по исследованию суточной двигательной активности рыб в аквариуме и наблюдений непосредственно в море считаем, что скорости плавания порядка $2,0 \pm 0,5$ L/c наиболее свойственны и энергетически выгодны многим рыбам.

Следует отметить, что нам удалось в течение 3 лет подряд, весной и осенью, провести в комплексе эти исследования на одном виде — азовской хамсе.

ГЛАВА 7 ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ И ПЛАВАТЕЛЬНЫХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ РЫБ (НА ПРИМЕРЕ АЗОВСКОЙ ХАМСЫ)

Азовская хамса является типичным представителем рыб-мигрантов и служит одним из важнейших объектов промысла в Азово-Черноморском бассейне [83]. Осенняя миграция хамсы изучена достаточно хорошо и подробно рассмотрена в многочисленных работах, приводить которые здесь нет необходимости. Весенняя миграция изучена слабее, но именно она интересует нас гораздо больше, в частности миграция хамсы через Керченский пролив. Массовый ход начинается в III декаде апреля, при некотором превышении температуры воды Азовского моря над температурой воды Черного моря. Интенсивность хода повышается во время северных ветров при Азовском течении, которое служит ориентиром. Первыми идут рыбы с трших возрастов, последними — годовики.

По данным Э.Н.Альтмана [10], наиболее характерное, часто повторяющееся весеннее течение имеет скорость $0,1-0,3 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$; черноморское течение такой скорости встречается несколько чаще — в 82,3 %, азовское — в 77,2 % случаев. Такое встречное течение хамса всех размеров преодолевает легко [74]. В табл. 35 [31] приведены многолетние данные о средней скорости миграции азовской хамсы. Средняя скорость миграции за 10 лет, по этой таблице, равняется $0,25 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ с колебаниями $0,1-0,66 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ (следует учесть, что последняя цифра $0,66 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ для 1957 г. неверна и исходя из представленных в таблице данных равна $0,4 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$). Д.Я.Беренбейм [31] отмечает, что направление течения оказывает слабое влияние на миграцию хамсы. В 53 % случаев наблюдается заход ее при азовском течении, в 33 % — при черноморском течении и в 14 % случаев — при смещенном течении. Скорость миграции от мест зимовки у кавказских берегов до Керченского пролива на всем протяжении пути на разных его участках различна. Средняя продолжительность миграции составляет $17,7+5,3$ сут.

Скорость миграции хамсы в спокойной воде составляет $15-25 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ [73]. По данным Д.Я.Беренбейма [31], средняя скорость миграции равна $10-30 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. При испуге (звуковой сигнал) хамса может развивать скорость до $1,0-1,5 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ [73]. Примерно такие же скорости отмечены при вертикальном передвижении хамсы в толще воды при испуге [12]. Хамса реагирует на течение в зависимости от его силы. Она практически не реагирует на скорости до $10 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. Может идти против течения $25-35 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ при собственной скорости до

Таблица 35. Расчет скорости весенних миграций азовской хамсы в Черном море по Д.Я.Беренбейму [31]

Год	Северная граница зимовки хамсы	Расстояние до г. Керчи, мили	Дата		Средняя скорость миграции		
			начала хода (данные Юл-рыбпромразведки)	принятая для расчетов	появления хамсы в Керченском проливе	км·сут ⁻¹	м·с ⁻¹
1952	г. Мысхако	58*	14.IV	14.IV	18.IV	27	0,30
1953	г. Туапсе	159	25-31.III	27.IV	25.IV	10	0,10
1954	пос. Джубга	150	Конец марта	30.III	9.IV	21	0,26
1957	пос. Головинка	184	15.III	15.IV	25.IV	34	0,66
1958	ст. Лазаревская	176	Конец марта - начало апреля	1.IV	19.IV	18	0,19
1963	пос. Идокопс	128	20-25.IV	20.IV	27.IV	34	0,36
1964	г. Мысхако	78	Первая половина апреля	8.IV	27.IV	9	0,10
1968	г. Новороссийск	100	28.III	28.III	13.IV	12	0,13
1970	г. Геленджик	106	16.III	16.III	6.IV	10	0,11
1971	пос. Джубга	150	24.III	24.III	4.IV	25	0,28

* Скорость миграции хамсы в 1952 г. рассчитана для расстояния от г. Мысхако до пос. Железный Рог.

20 см·с⁻¹, т.е. практически сносится течением, но скопленный при этом не образует [12].

Как показали исследования В.Л.Пентегона и соавт. [101], главным источником энергии при миграции рыб служит жир. Лососи расходуют до 90 % жира и 60 % общего белка, что составляет около 50 ккал·кг⁻¹·сут⁻¹, или порядка 3-4 ккал кг⁻¹·ч⁻¹. Интенсивность обмена в это время во много раз превышает уровень стандартного обмена. Например, у кеты - в 7-8 раз при скорости движения 130 см·с⁻¹ и в 4-5 раз - у нерки [34].

Г.Е.Шульман и соавт. [145] получили сходные результаты при изучении энерготрат у ставриды при плавании в гидродинамической трубе. Ставрида массой до 15 г при плавании со скоростью 80 см·с⁻¹ в течение 13 ч расходовала жировые запасы, эквивалентные количеству энергии 3 ккал·кг⁻¹·ч⁻¹.

По данным Г.И.Луца и С.Ф.Рогова [80], расход жира у хамсы во время зимовки и весенней миграции составляет 49-90 %, что связано с большой протяженностью миграционных

путей и тратой жировых запасов на развитие половых продуктов.

Хамса значительную часть годового цикла проводит в миграции и для нее очень важное значение имеют энергетический потенциал и высокая двигательная активность. Энергетический потенциал можно оценить по уровню жировых запасов, физиологическому состоянию и способности к утилизации кислорода. Эти показатели в свою очередь определяют скоростную выносливость рыбы и ее способность к длительной миграции и преодолению встречных течений [113].

Суточные опыты по изучению двигательной активности в аквариальных условиях выявили примерно одинаковую активность хамсы весной и осенью (см. главу 4).

Весной при погружении с аквалангом в дневное время в районе ставниковой сети нами были зафиксированы скорости передвижения хамсы порядка $15-25 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, или $2-3 \text{ л/с}$. 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 $30-40 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. Наиболее характерная скорость плавания $15-30 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ [23].

Экспериментами установлено, что поведение и реакция хамсы на течение весной и осенью одинаковы, за одним исключением. В осеннее время в условиях аквариума у нее наблюдалось более четко выраженное стремление к образованию стаи. В гидродинамической трубе хамса в оба сезона вела себя одинаково, поэтому мы не будем выделять какое-либо время года, тем более что температура воды была одинаковой.

Помещенная в трубу в количестве 5–10 экз. хамса по-разному относится к потоку и разделяется на две группы. Первая (примерно 50 %) не реагирует на скорость течения до $30-40 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ и плывет в потоке в разных направлениях. Вторая группа плывет против течения в струе потока. При увеличении скорости до $50-60 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ первая группа сносится потоком, а вторая продолжает плыть. При дальнейшем увеличении скорости течения 25–30 % оставшихся рыб в течение 1–2 мин выдерживают скорость до $80 \text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ (рис. 37). Около 10–15 % общего числа рыб в течение нескольких секунд выдерживает скорость до

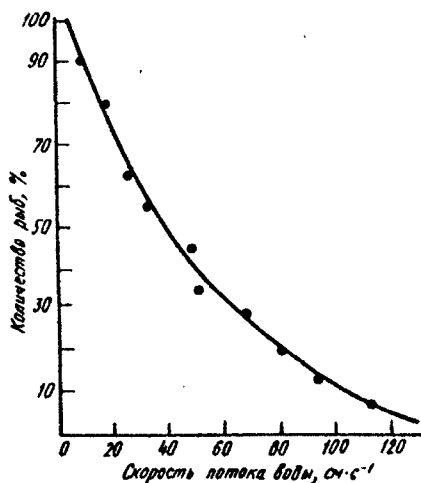


Рис. 37. Скоростная выносливость азовской хамсы

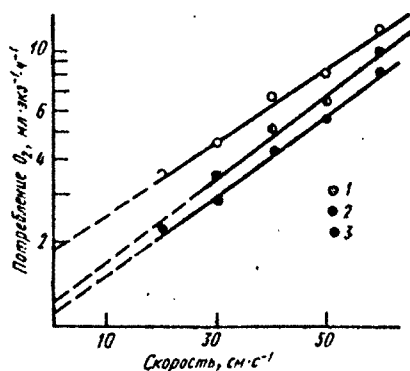


Рис. 38. Зависимость общего энергетического обмена у азовской хамсы от скорости плавания (16°C):
1 — масса 12 г, 2 — 8 г, 3 — 6 г

костью плавания и массой тела рыбы, были рассчитаны отдельно для весенней и осенней хамсы (табл. 36).

На рис. 38 показана связь общих энергетических затрат хамсы и скорости движения. Наблюдается довольно четкая зависимость интенсивности обмена 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 (табл. 37). В последних двух колонках таблицы указаны затраты энергии у хамсы при обычной скорости плавания порядка $2L/c$. Это уровень стандартного обмена и он превышает основной обмен в 2 раза.

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 будет равна $30\text{--}40\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, а

Таблица 36. Параметры уравнения ($Q_w = qb^v$) зависимости общего энергетического обмена от скорости плавания хамсы трех размерных групп

Масса, г	Длина тела, см	Количество опытов	Скорость плавания, $\text{см}\cdot\text{с}^{-1}$	q	$\pm S_q$	b	$\pm S_b$	r
<i>Весна, 14°C</i>								
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
<i>Осень, 16°C</i>								
6.0	8.0	12	20—60	1,1272	0,1403	1,0344	0,0039	0,798
8.2	9.0	14	20—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 37. Затраты энергии на потребление кислорода на основной, активный и общий обмен у аздовской хамсы (весна + осень)

Масса, г	Длина тела, см	Температура, °С	Основной обмен, мл O ₂ экз ⁻¹ ·ч ⁻¹	Активный обмен (мл O ₂ экз ⁻¹ ·ч ⁻¹) при скорости плавания, см·с ⁻¹					Общий (стандартный) теоретический обмен при скорости плавания 2 L/c
				20	30	40	50	60	
3,0	7,0	14,0	0,53	0,92	1,50	2,31	—	14	0,85
4,5	8,0	14,0	0,75	1,24	2,00	3,06	4,53	16	1,27
6,0	8,0	16,0	1,13	1,94	3,16	4,87	7,25	16	1,94
8,0	10,5	14,0	1,19	1,78	2,84	4,28	6,23	20	2,18
8,2	9,0	16,0	1,27	2,30	3,77	5,84	8,76	20	2,53
12,0	10,5	16,0	1,90	3,00	4,80	7,28	10,67	20	3,54

Отношение активного обмена к основному

0,9 1,6 2,7 4,0 6,0 8,5

для хамсы массой 12 г — 40–50 см·с⁻¹. Скорости плавания выше этих значений приводят к слишком большим затратам энергии и рыбы не могут плыть долго.

При скорости 70 см·с⁻¹ потребление O₂ повышалось очень незначительно, а в некоторых случаях даже снижалось (данные не вошли в расчеты уравнений). Такие рыбы быстро прибывались потоком к решетке. При этом мышечное напряжение было чрезмерным для организма, энергетические ресурсы которого исчерпаны, а механизм переноса кислорода не мог обеспечить требуемое его количество. Это приводило к образованию кислородного долга и утомлению, что характерно для скоростей движения, превышающих крейсерские [238, 239].

По данным Е.П.Сказкиной [123], энергетический обмен хамсы при одиночном содержании (скорость плавания 27 см·с⁻¹) выражается уравнением $Q_w = 0,831 W^{0,83}$. 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 примерно такой же массы при скорости 30 см·с⁻¹ потребляла 3,07 и 4,90 мл кислорода. Следовательно, эти данные вполне сопоставимы.

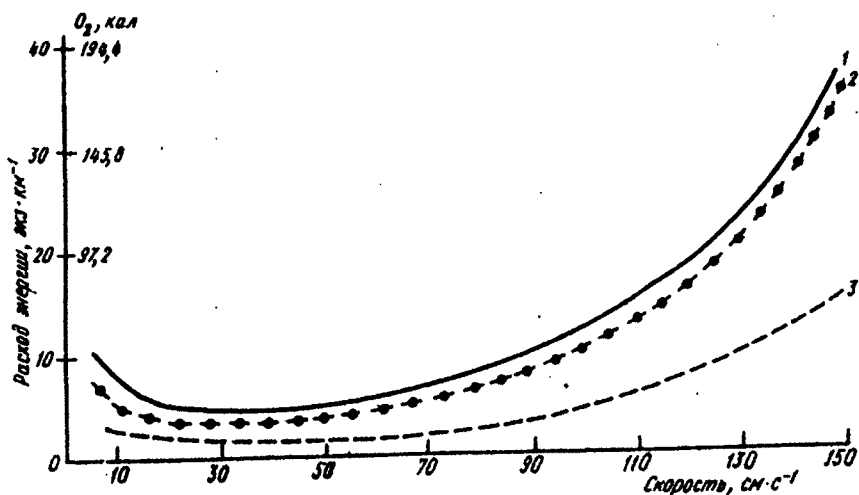


Рис. 39. Затраты энергии при движении на 1 км пути у азовской хамсы трех размерных групп:
1 — масса 12 г, 2 — 6 г, 3 — 3 г

По энергетическим возможностям хамсу трудно сравнить с другими пелагическими рыбами ввиду ее небольших размеров, но по затратам на основной обмен она находится в одном ряду с такими хорошими пловцами, как ставрида и другие быстроплавающие рыбы.

Предположив, что затраты энергии при максимальных скоростях не могут более чем в 10–15 раз превышать уровень основного обмена [53, 168], можно по уравнению $Q_w = qb^v$ рассчитать такие скорости для хамсы массой 6–12 г. Подставив значения скорости в степень и значения коэффициентов q и b , которые указаны в табл. 36, получим, что для хамсы массой 6 г и длиной 8,0–8,5 см максимальная скорость плавания будет находиться в пределах 70–80 $\text{см}\cdot\text{с}^{-1}$. При скорости 90–100 $\text{см}\cdot\text{с}^{-1}$ 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 $\text{см}\cdot\text{с}^{-1}$ и бросковую до 100–110 $\text{см}\cdot\text{с}^{-1}$. Естественно, что такие скорости рыбы могут выдерживать только в течение нескольких секунд. Так называемые максимально доступные скорости могут быть и выше, но они делятся доли секунды, поскольку требуют очень больших энергетических затрат.

На основании результатов наших экспериментов можно полагать, что при постоянной скорости течения в Керченском проливе до 40 $\text{см}\cdot\text{с}^{-1}$ только половина всей хамсы пройдет в Азовское море. Это предположение согласуется с данными Н.В. Лебедева [73], который показал, что на скорость течения 0,6 $\text{м}\cdot\text{с}^{-1}$ хамса не реагирует, скорость 0,65 $\text{м}\cdot\text{с}^{-1}$ играет ориентировочную роль, течение 0,8 $\text{м}\cdot\text{с}^{-1}$ она преодо-

лежит плохо, а при скорости свыше $0,8 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ сносится потоком. Иными словами, у хамсы имеется индивидуальная реакция на течение. Встречный поток воды скоростью $0,3-0,6 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ у всех рыб вызывает неодинаковую реакцию. Часть хамсы может быть снесена этим течением, а для другой течение служит ориентиром направления движения.

Известно, что косяк хамсы проходит Керченский пролив за сутки, а весь нерестовый ход продолжается в среднем 16 сут. За это время скорость и направление течения в проливе многократно меняются [11], благодаря чему та часть хамсы, которая не может двигаться против течения, проходит пролив с попутным потоком и, в конце концов, вся хамса заходит в Азовское море. При этом может до некоторой степени нарушиться структура нерестовой популяции стада хамсы вследствие неравномерности ее захода. Но это, по-видимому, не имеет особого значения и прежняя структура быстро восстанавливается.

Таким образом, мы приходим к заключению, что скоростные возможности и скоростная выносливость хамсы позволяют проходить Керченский пролив при встречном течении, скорость которого не превышает $20 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ для младших возрастных групп и $40 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ — для старших. Представляет интерес на основании экспериментов по энерготратам хамсы при активном плавании рассчитать энергетическую стоимость единицы пути и ее энергетический потенциал по уровню жировых запасов.

На рис. 39 представлены данные о энерготратах хамсы трех размерных групп на 1 км пути. Мы видим, что в диапазоне скорости плавания $30-50 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ расход энергии на преодоление единицы пути минимален и почти одинаков у всех рыб. Наименьшие затраты отмечаются при скорости $30 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. Однако следует учитывать, что затраты энергии в единицу времени при этом диапазоне скоростей увеличиваются примерно в 3,5 раза, т.е. при движении с большей скоростью нагрузка на организм непрерывно возрастает.

Если для хамсы массой 6 г затраты энергии в единицу времени при скорости $20 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ принять за 1, то при скорости 40, 60, 80 и $100 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ они будут соответственно равны 2,0; 3,8; 7,4 и 14,5. В то же время расход энергии на единицу пути возрастает всего в 3 раза.

Расстояние 1 км при скорости движения $0,2 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ хамса преодолевает за 83 мин, а при скорости $1 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ ей понадобится 17 мин. В первом случае за 1 мин она потребляет 0,04 мл O_2 , а во втором — 0,6 мл O_2 или 36 мл за 1 ч. Ясно, что организм не в состоянии окислить такое количество кислорода, вследствие чего образуется большой кислородный долг и с такой скоростью рыба может плыть лишь несколько минут или даже несколько десятков секунд.

Энергетический потенциал хамсы можно рассчитать, используя данные многолетних исследований уровня ее жировых запасов [80] и наши данные о потреблении кислорода при движении и о содержании гемоглобина.

Таблица 38. Энергетический потенциал хамсы при весенней миграции

Длина тела, см	Масса, г		Жирность		Количество O_2 , эквивалентное кол-ву жира, мл	Характеристика плавания	Скорость плавания, м·с ⁻¹	Потребление O_2 , мл·мин ⁻¹	Кислородная емкость крови, мл O_2 · мин ⁻¹	Расход энергии за сутки, ккал, мл O_2	Расстояние, пройденное за сутки, км	Продолжительность пути при оптимальной скорости плавания, сут	Обеспеченность продолжительности миграции по жировым запасам, сут
	г	г	%	г									
7,0	3,0	3,4	0,10	0,10	191	$v_{мин} = 1L/c$	0,06	0,011	15,84	5,2	20	9	
						$v_{опт} = 2L/c$	0,15	0,015	21,6	13,3			
8,5	6,0	4,6	0,28	536	536	$v_{макс} = 10L/c$	0,60	0,067	—	—	16	9	
						$v_{мин}$	0,08	0,028	40,32	6,9			
10,5	12,0	6,0	0,72	1378	1378	$v_{опт}$	0,20	0,041	59,04	17,1	13	14	
						$v_{макс}$	0,80	0,307	61,92	8,6			
						$v_{мин}$	0,10	0,043	99,36	21,7			
						$v_{опт}$	0,25	0,069	—	—			
						$v_{макс}$	1,00	0,711	—	—			

Известно, что 1 г жира эквивалентен 9,3 ккал, 1 мл O_2 — 4,86 кал. Следовательно, 1 г жира соответствует ≈ 1900 –1913,6 мл O_2 ; 1 г гемоглобина за 1 мин связывает и переносит 1,36 мл O_2 . По нашим данным, в теле хамсы в среднем содержится 8 г/100 г гемоглобина и 5 % крови к массе тела. Эти данные представлены в табл. 38.

Из таблицы следует, что затраты энергии при максимальных скоростях движения от 6 до 20 раз превышают энергозатраты при минимальной скорости (максимальная скорость принята как 10:1 по отношению к минимальной — 1 L/c). Кислородная емкость крови может обеспечить достаточное снабжение организма кислородом только при скорости 2 L/c, которая для рыб всех размеров находится в диапазоне 15–25 см·с⁻¹ и названа оптимальной. При скорости 3 L/c, или 20–30 см·с⁻¹ хамса может плыть длительное время, но при этом образуется кислородный долг (впрочем, незначительный и быстро восстанавливаемый).

Как упоминалось, при оптимальной скорости движения 2 L/c рыбы могут плыть без остановки продолжительное время, при этом питаются и прибавляя в массу. Из табл. 38 видно, что хамсе первых двух размерных групп жировых запасов явно недостаточ-

но (если даже допустить, что весь жир у нее расходуется на движение, но это, естественно, не так) для преодоления миграционного пути длиной 270 км [31]. Поэтому во время весенней нерестовой миграции хамсы должна интенсивно питаться, особенно годовики и рыбы средних возрастных групп. В связи с этим становится понятным, почему первыми в Азовское море приходят рыбы старших возрастных групп. У них скорость движения больше и жировые запасы позволяют меньше времени тратить на питание. Хамсе младших возрастов жирового запаса хватает лишь на половину пути, примерно на 130–160 км.

Таким образом, экспериментально полученная оптимальная скорость плавания хамсы находится в пределах $20\text{--}50\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, вместе с тем с учетом энергетического потенциала она составляет $15\text{--}25\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. На этом основании можно принять, что наиболее энергетически выгодные оптимальные скорости движения хамсы для всей размерно-возрастной структуры популяции находятся в пределах $20\text{--}35\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, или $2\text{--}3\text{ Л/с}$.

Допустим, что сильное встречное течение будет воздействовать на мигрирующую через Керченский пролив хамсу на протяжении 10 км. При скорости встречного течения $40\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ и выше хамса не сможет пройти пролив. При скорости течения $30\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ рыбы старших возрастов будут проходить пролив со скоростью $40\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$ (но по отношению к течению скорость ее будет лишь $10\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$). Если при спокойной воде хамса может пройти это расстояние с такой скоростью за 7 ч, то при наличии течения время прохождения возрастет в 4 раза, соответственно возрастут и энергозатраты с 46 до 184 мл O_2 . Обеспеченность продолжительной миграции по жировым запасам составит около 10 сут, т.е. энергетических резервов у нее останется более чем достаточно.

Для хамсы младших и средних возрастных групп оптимальная скорость движения по отношению к встречному течению должна быть не менее $10\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$. Время и затраты энергии на преодоление такого расстояния возрастают в 2–3 раза, но энергетический запас по жиру позволяет успешно пройти этот путь. Используя данные табл. 38, можно рассчитать любую реальную ситуацию прохождения хамсы через пролив при различной скорости течения.

* * *

Учитывая особенности поведения хамсы, реакцию на течение и энергетические возможности, можно попытаться прогнозировать ее судьбу в случае зарегулирования Керченского пролива. Если в проектируемом Керченском гидроузле будут предусмотрены рыбопропускные сооружения с переменными течениями, при которых скорость азовского течения не будет превышать $10\text{--}30\text{ см}\cdot\text{с}^{-1}$, то имеются основания считать,

что вся популяция азовской хамсы в обычный срок пройдет Керченский пролив к месту нереста.

В случае строительства гидроузла в Керченском проливе режим водообмена между Черным и Азовским морями может полностью измениться. Превышение уровня Азовского моря над уровнем Черного моря будет возрастать. Оба моря в течение нескольких лет могут иметь разные уровни и в этих условиях миграция будет невозможна. "Шлюзование" хамсы через рыбопропускные сооружения, как показал опыт других подобных пропускников, настолько неэффективно, что на него рассчитывать нельзя. Пропуск хамсы через рыбопропускные сооружения возможен лишь при выравнивании уровней Азовского и Черного морей. При этом могут возникнуть такие сильные азовские течения, что хамса будет не в состоянии их преодолеть.

Таким образом, полный пропуск мигрирующей хамсы в Азовское море в условиях действующего гидроузла возможен при благоприятной гидрологической обстановке — или при попутных черноморских течениях, или при слабых азовских ($0,1-0,3 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$).

Разработка эффективных конструкций рыбозащитных и рыбопропускных устройств Керченского гидроузла — одно из главных направлений сохранения и воспроизводства запасов азовской хамсы. Эта проблема может быть успешно решена только совместными усилиями представителей различных областей науки: физиологии рыб, гидробиологии, экологии, гидравлики, гидрологии, а также других специалистов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Количественная оценка потребления кислорода у рыб в покое и при движении в экспериментальных условиях позволила установить ряд закономерностей и соотношений отдельных элементов энергетического обмена.

Несмотря на кажущуюся простоту определения основного обмена (обмена покоя), нам пришлось преодолеть ряд трудностей, связанных именно с созданием условий, при которых рыба находится в покое. Разработанный метод наркотизации дал возможность измерить скорость потребления кислорода в состоянии полной неподвижности. Установив, что рыба в процессе наркотизации последовательно проходит четыре стадии и любую стадию можно задерживать и продлевать, было решено остановиться на первой стадии. Физиологическое состояние рыб в этой стадии наркоза соответствует полному покою, когда отсутствует двигательная активность и снижены реакции на внешние раздражители, а функции дыхания не проявляют признаков угнетения. Первая стадия наркоза является единственно приемлемой для измерения основного обмена. Разноречивость результатов других исследований при измерении потребления кислорода у наркотизированных рыб объясняется тем, что не всегда удавалось проводить определение в первой стадии наркоза.

Регистрируемые с использованием данного метода показатели основного обмена у рыб разных экологических групп и двигательной активности опровергли широко распространенное убеждение [34, 51], что основной обмен у рыб самых различных видов очень сходен.

Если основной обмен для медицины представляет определенный интерес (например, для диагностики), то для рыб сам по себе он не так уж важен. Знание энерготрат на обмен покоя нужно для того, чтобы вычленив из величины общего обмена затраты на активный обмен и учесть затраты на стандартный обмен (и, вообще, понять, что представляет собой разница между стандартным и основным обменом).

Малоподвижные донные рыбы, такие как скорпена, имеют низкий уровень основного обмена, в 2–3 раза ниже, чем у более подвижных видов (смарида, ставрида). У рыб — активных плывцов — энерготраты на основной обмен отличаются на 20–30%. У рыб разной двигательной активности затраты энергии на основной обмен составляют 40–100% затрат на стандартный обмен. Чем активнее и подвижнее рыба, тем больше энергии расходуется на стандартный обмен.

Предложенное нами единое уравнение для расчета энерготрат на общий обмен при плавании: $Q_w = qb''$ позволяет определить также затраты на основной и активный обмен.

Данные по энергетическому обмену, полученные в эксперименте, часто, без каких-либо оговорок, используют в различных балансовых расчетах для водоемов. Известно, однако, что поведение любого животного в неволе и в природной среде неидентично. Для выявления степени этого несоответствия мы провели несколько серий наблюдений за рыбами непосредственно в море. На основании результатов, полученных при использовании разработанных нами методик определения суточной двигательной активности и скоростей плавания в аквариуме и прибрежной части моря, были установлены не только качественные, но и количественные различия поведения многих видов рыб Азовского, Черного и Средиземного морей. Эти различия проявляются по-разному у рыб пелагических, прибрежных и донных. Более всего отличается поведение пелагических рыб (ставрида). В море они днем плавают, ночью зависают у дна в неподвижном состоянии. В аквариуме рыбы плавают круглые сутки, но с меньшей скоростью. Прибрежные виды (смарида) днем плавают, ночью прячутся и, по-видимому, тоже "спят". В аквариуме эти рыбы ведут себя более естественно, чем пелагические, но в ночное время все же плавают, хотя реже и медленнее, чем днем. Донные рыбы (скорпена) в море и аквариуме ведут себя одинаково. Почти весь день "сидят" неподвижно на дне, ночью часто плавают. Среднесуточные скорости движения в море у прибрежных и пелагических рыб вследствие отсутствия движения в ночное время выравниваются и приближаются к среднесуточным, наблюдаемым в аквариуме.

Мышечная нагрузка при движении влияет на физиологическое состояние и биохимический состав мышечной ткани и, естественно, тем сильнее, чем больше работа. Рыбы, обладающие разной плавательной способностью, по-разному переносят и физическое напряжение. Результаты гематологического анализа показывают, что длительное плавание со скоростью, в 1,5 раза выше крейсерской, является изнуряющим. Это приводит к угнетению нормального физиологического состояния, выражающемуся в снижении гематологических показателей, которое наступает: для ставриды — после 9 ч плавания (путь 40 км), для султанки — после 2 ч (путь 6 км). В условиях двигательной нагрузки у ставриды при 24-часовом непрерывном плавании со скоростью 3 л/с (путь 40 км) все гематологические показатели остаются в пределах нормы; это свидетельствует о том, что такая скорость близка к оптимальной.

Оценка плавательной способности рыб имеет принципиальное значение для физиологической и гидробиологической энергетики. Однако при этом возникают определенные трудности, связанные с разными размерами, массой, формой тела и скоростью движения сравниваемых видов. В настоящее время считается, что наиболее удобным и объек-

тивным критерием такой оценки является энергетическая стоимость плавания, позволяющая рассчитать количество энергии, необходимое животному для перемещения единицы массы на единицу расстояния. Как показали наши исследования, использование этого критерия не позволяет выявить различия энергозатрат у рыб, отличающихся экологическими особенностями или формой тела, но позволяют установить четкую зависимость энергетической стоимости плавания от массы, на что указывал и К.Шмидт-Ниельсен [231]. Оценивая энергетическую стоимость плавания при разной относительной скорости плавания (оптимальная — 2 L/c, крейсерская — 4 L/c и максимальная — 10 L/c), мы получили интересные результаты. Оказалось, что энергетическая стоимость плавания все же зависит от скорости (при оценке как общих затрат, так (хотя и в меньшей мере) и затрат только на активный обмен), и цена локомоции у многих рыб, исследованных нами и другими авторами, наименьшая при скорости плавания 2 L/c.

Все исследования по энергетике плавания рыб проводятся в гидродинамических стендах — респирометрах различных конструкций, где рыба может плыть только с той скоростью, которую ей задает экспериментатор. Сконструированный нами специальный гидродинамический респирометр позволил определить скорость, которую рыба сама выбирает в условиях эксперимента. Эту скорость можно назвать предпочитаемой. Она же является оптимальной, поскольку проведенные нами опыты показали, что рыбы предпочитали держаться в тех участках прибора, где скорость течения воды составляла 2 длины тела в 1 с.

В различных экспериментах на многих видах рыб нами показано, что величина общего энергетического обмена при скорости плавания 2 L/c примерно в 2 раза выше основного обмена и равна величине стандартного обмена, а иногда на 10–15 % превышает его. Другими словами, стандартный обмен представляет собой общие энергетические затраты при скорости плавания, равной 1,5–2,0 длины тела в 1 с.

Ввиду того, что среднесуточные скорости рыб в море составляют $2 \pm 0,5$ L/c, их общие среднесуточные энергозатраты находятся в пределах стандартного обмена. Из этого следует, что для балансовых энергетических расчетов с выходом на популяционные и другие уровни не следует пользоваться коэффициентом пересчета: стандартный обмен, умноженный на 2 ($Q_s \times 2$). За исходную величину следует принимать или основной обмен ($Q_b \times 2$), или, что проще, стандартный обмен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1 *Алеев Ю.Г.* Функциональные основы внешнего строения рыбы. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 247 с.
- 2 *Алеев Ю.Г.* Нектон. — Киев : Наук. думка, 1976. — 391 с.
- 3 *Алеев Ю.Г., Курбатов Б.В.* Гидродинамическое сопротивление живых рыб и некоторых других нектеров на участке инерционного движения // *Вопр. ихтиологии.* — 1974. — 14, № 1 (84). — С.173—176.
- 4 *Алексеева К.Д.* Интенсивность обмена при групповом и одиночном содержании некоторых морских рыб // *Тр. Севастоп. биол. ст.* — 1959. — 12. — С.380—395.
- 5 *Алексеева К.Д.* Влияние мышечной работы на энергетический обмен у рыб // *Обмен веществ и биохимия рыб.* — М.: Наука, 1967. — С.193—198.
- 6 *Алексеева К.Д.* Активный обмен у некоторых черноморских рыб // *Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов.* — М.: Наука, 1968. — С.220—223.
- 7 *Алексеева К.Д.* Затраты энергии на движение у кефалей // *Бионика.* — 1972. — № 6. — С.7—12.
- 8 *Алексеева К.Д.* Методика определения активного обмена при произвольном плавании молоди рыб // *Вопр. ихтиологии.* — 1975. — 15, вып. 2 (91). — С.369—371.
- 9 *Алексеева К.Д.* Уровни энергетического обмена у молоди рыб // *Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб.* — Киев : Наук. думка, 1978. — С.64—86.
- 10 *Альтман Э.Н.* К вопросу об изменчивости расходов воды в Керченском проливе (по натурным наблюдениям) // *Тр. ГОИН.* — 1976. — Вып. 132. — С.17—28.
- 11 *Альтман Э.Н.* Особенности гидрологических условий выхода хамсы из Азовского моря в Керченский пролив // *Там же.* — 1978. — Вып. 145. — С.35—39.
- 12 *Асланова Н.Е., Голенченко А.П., Тараненко Н.Ф.* Поведение Азовской хамсы в период ее зимовки в 1952 г. в Черном море // *Рыб. хоз-во.* — 1953. — № 10. — С.15—18.
- 13 *Белокопытин Ю.С.* Действие наркотических веществ на двигательную активность рыб // *Вопросы морской биологии : Тез. Симпоз. молодых ученых.* — Киев, 1966. — С.10—11.
- 14 *Белокопытин Ю.С.* О возможности измерения основного обмена у рыб // *Гидробиол. журн.* — 1968. — 4, № 3. — С.16—23.
- 15 *Белокопытин Ю.С.* Уровень основного обмена у некоторых морских рыб // *Вопр. ихтиологии.* — 1968. — 8, вып. 2 (49). — С.382—389.
- 16 *Белокопытин Ю.С.* Исследование основного обмена у черноморских рыб // *Энергетический обмен водных животных.* — М., 1973. — С.117—128.
- 17 *Белокопытин Ю.С.* Потребление кислорода при активном плавании у некоторых рыб Средиземного моря // *Экспедиционные исследования в Средиземном море в июле—сентябре 1973 г.* — Киев, 1975. — С.20—24.
- 18 *Белокопытин Ю.С.* Интенсивность дыхания некоторых рыб тропической части Атлантического океана // *Биология моря.* — Киев, 1976. — Вып. 37. — С.45—48.
- 19 *Белокопытин Ю.С.* Методы определения и способы обработки данных по основному обмену у рыб // *Бионика.* — 1977. — Вып. 11. — С.77—82.

20. *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.
21. *Белокопытин Ю.С.* Затраты энергии у рыб коралловых рифов Тихого океана в покое и при движении // Гидробиол. журн. — 1979. — 15, № 4. — С.86–90.
22. *Белокопытин Ю.С.* Поведение и скорости плавания рыб в аквариальных условиях и в море // Прикладная этология : Материалы 3-й Всесоюз. конф. по поведению животных. — М., 1983. — Т. 3. — С.153–154.
23. *Белокопытин Ю.С.* Скоростные и энергетические возможности азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maoticus* во время миграции // Вопр. ихтиологии. — 1988. — 28, № 6. — С.1038–1041.
24. *Белокопытин Ю.С.* Биоэнергетика и суточные ритмы двигательной активности морских рыб в эксперименте и природе // Биоэнергетика гидробионтов. — Киев : Наук. думка, 1990. — С.149–160.
25. *Белокопытин Ю.С., Аболмасова Г.И.* Энергетический обмен летучих рыб тропической части Атлантики при разных скоростях плавания // Вопр. ихтиологии. — 1988. — 28, № 2. — С.334–337.
26. *Белокопытин Ю.С., Ракицкая Л.В.* Интенсивность энергетического обмена морских рыб при активном плавании // Биология моря. — 1978. — Вып. 46. — С.69–72.
27. *Белокопытин Ю.С., Ракицкая Л.В.* Гематологические показатели морских рыб разной экологии — ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* Al. и барабули *Mullus barbatus ponticus* Esipov в покое и при мышечной нагрузке // Вопр. ихтиологии. — 1981. — 21, вып. 3. — С.504–511.
28. *Белокопытин Ю.С., Шульман Г.Е.* О температурной зависимости энергетического обмена у рыб Черного и Азовского морей // Гидробиол. журн. — 1987. — 23, № 2. — С.61–64.
29. *Белокопытин Ю.С., Шульман Г.Е.* Об энергетической стоимости плавания рыб // Журн. общ. биологии. — 1989. — 50, № 6. — С.836–840.
30. *Белокопытин Ю.С., Комаров В.Т., Шенкин В.Я.* Предпочитаемая скорость плавания рыб // IX Укр. конф. по бионике, Черновцы, 1993 г. — Киев, 1993.
31. *Беренбейм Д.Я.* Гидрометеорологические закономерности преднерестовых подходов и сроков начала нереста азовской хамсы // Вопр. ихтиологии. — 1977. — 17, вып. 1(12). — С.140–147.
32. *Бретт Д., Гроувс Т.* Физиологическая энергетика // Биоэнергетика и рост рыб. — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — С.203–274.
33. *Быков К.М., Владимиров Г.Е., Делов В.Е., Слоним А.Д.* Учебник физиологии. — М., Медгиз, 1955. — 891 с.
34. *Винберг Г.Г.* Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. — Минск : Изд-во Белорус. ун-та, 1956. — 253 с.
35. *Винберг Г.Г.* Новые данные об интенсивности обмена у рыб // Вопр. ихтиологии. — 1961. — Вып. 1(18). — С.157–160.
36. *Винберг Г.Г.* Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общ. биологии. — 1976. — 37, № 1. — С.56–70.
37. *Винберг Г.Г.* Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Там же. — 1983. — 44, № 1. — С.31–42.
38. *Выскребенцев Б.В.* Сравнительно-экологический принцип исследования поведения рыб // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. — М.: Изд-во МГУ, 1975. — С.28–30.
39. *Выскребенцев Б.В.* Особенности поведения рифовых рыб Карибского бассейна по данным водолазных наблюдений // Тез. докл. I Всесоюз. конф. по морской биологии. — Владивосток, 1977. — С.33–35.

- 40 *Выскребенцев Б.В., Савченко Н.В.* Новая этологическая метка для рыб // *Природа*. – 1973. – № 4. – С.103–104.
- 41 *Выскребенцев Б.В., Савченко Н.В., Белокопытин Ю.С.* Оценка двигательной активности рыб трех видов с использованием светящейся метки // Особенности поведения рыб в эксперименте и естественных условиях: Материалы Всесоюз. конф. – М., 1983. – С.14–20.
- 42 *Гандельсман А.Б.* Функция системы крови и мышечная деятельность // *Физиология мышечной деятельности труда и спорта*. – Л.: Наука, 1969. – С.242–251.
- 43 *Голодец Г.Г.* Лабораторный практикум по физиологии рыб. – М.: Пищепромиздат, 1955. – 90 с.
- 44 *Джелинео С.* Активность морских рыб и концентрация гемоглобина у них // *Экология водных организмов*. – М.: Наука, 1966. – С.155–161.
- 45 *Егорова М.Н.* Объем крови и насыщенность организма гемоглобином у некоторых морских рыб // *Обмен веществ и биохимия рыб*. – М.: Наука, 1967. – С.156–159.
- 46 *Жуйков А.Ю.* Способ анестезии рыб // *Рыб. хоз-во*. – 1989. – № 5. – С.57.
- 47 *Заика В.Е., Макарова Н.П.* Валовая и чистая цена локомоции животных в связи со скоростью горизонтального движения // *Журн. общ. биологии*. – 1991. – 52, № 2. – С.273–279.
- 48 *Зотин А.И.* Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения. – М.: Наука, 1974. – 184 с.
- 49 *Зотин А.И.* Термодинамическая основа реакций организмов на внешние и внутренние факторы. – М.: Наука, 1988. – 272 с.
- 50 *Иелев В.С.* Зависимость интенсивности, обмена у рыб от веса их тела // *Физиол. журн.* – 1954. – № 65. – С.717–721.
- 51 *Иелев В.С.* Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена // *Журн. общ. биологии*. – 1959. – 20, № 2. – С.94–103.
- 52 *Иелев В.С.* Активный энергетический обмен у мальков балтийского лосося (*Salmo salar L.*) // *Вопр. ихтиологии*. – 1962. – 2, вып. 1. (22). – С.158–168.
- 53 *Иелев В.С.* Физиологические предпосылки изменений величины тела животных в филогенетических ветвях // *Физиол. журн.* – 1962. – 48, № 11. – С.1427–1430.
- 54 *Иелев В.С.* О параметрах, характеризующих уровни энергетического обмена животных // *Применение математических методов в биологии*: Сб. 2. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1963. – С.146–151.
- 55 *Иелева И.В.* Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. – Киев: Наук. думка, 1981. – 231 с.
- 56 *Карманова И.Г.* Эволюция сна. Этапы формирования цикла "бодрствование – сон" в ряду позвоночных. – Л.: Наука, 1977. – 174 с.
- 57 *Карманова И.Г., Титков Е.С., Попова Д.И.* Видовые особенности суточной периодики двигательной активности и покоя у черноморских рыб // *Журн. эволюц. биохимии и физиологии*. – 1976. – 12, № 5. – С.486–488.
- 58 *Карпевич А.Ф.* Потребление кислорода морскими рыбами при различном их физиологическом состоянии // *Вопр. ихтиологии*. – 1958. – 10. – С.131–138.
- 59 *Кляшторин Н.В.* Влияние температуры и сезона года на уровень обмена атерины Азовского моря // *Биол. науки*. – 1983. – № 7. – С.58–63.
- 60 *Кляшторин Л.Б.* Зависимость уровня дыхания от содержания кислорода у черноморских рыб разной экологии // *Экология*. – 1977. – № 2. – С.39–44.
- 61 *Кляшторин Л.Б.* Водное дыхание и кислородные потребности рыб. – М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1982. – 168 с.
- 62 *Кляшторин Л.Б., Яржамбек А.А.* Гидродинамические характеристики рыб по данным энергетики активного плавания // *Океанология*. – 1973. – 13, вып. 6. – С.1104–1107.

63. *Кляшторин Л.Б., Яржомбек А.А.* Количественные подходы к оценке активного обмена у рыб // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — Киев : Наук. думка, 1978. — С.7–21.
64. *Ковалевская Л.А.* Энергетика движущейся рыбы // Тр. МГИ АН СССР. — 1956. — 7. — С.161–165.
65. *Кокшайский Н.В.* О диапазоне чисел Рейнольда у биологических объектов // Вопросы бионики. — М.: Наука, 1967. — С.543–549.
66. *Кокшайский Н.В.* Очерк биологической аэро- и гидродинамики. — М.: Наука, 1974. — 254 с.
67. *Комаров В.Т.* Скорости движения нектонных животных. — Киев : Наук. думка, 1976. — 99 с.
68. *Колсанов Н.А.* Основной обмен и потребление кислорода при эндотрахеальном эфирно-кислородном наркозе // Тр. Центр. ин-та усовершенствования врачей. — 1963. — 59, № 3. — С.37–46.
69. *Коржув П.А.* Эколого-физиологические особенности некоторых видов рыб // Труды совещания по физиологии рыб. — М., 1958. — С.365–371.
70. *Кручинин О.Н., Кузнецов В.А., Сорокин М.А.* Суточный ритм активности некоторых дальневосточных видов рыб // Вopr. ихтиологии. — 1981. — 21, вып. 1 (126). — С.134–140.
71. *Крочков В.И., Касимов Р.Ю., Цониф Б.Ф., Мамедова Т.А.* Суточный ритм двигательной активности молоди зеркального карпа *Cyprinus carpio* при различных режимах освещения и температуры // Там же. — 1989. — 29, № 4. — С.667–671.
72. *Кудрявцев А.А., Кудрявцева Л.А., Привольнев Т.И.* Гематология животных и рыб. — М.: Колос, 1969. — 320 с.
73. *Лебедев Н.В.* Опыты над отношением хамсы к течению и их значение для объяснения миграций // Рыб. хоз-во. — 1939. — № 9. — С.15–16.
74. *Лебедев Н.В.* Элементарные популяции рыб. — М.: Пищ. пром-сть, 1967. — 196 с.
75. *Лиманский В.В., Артемьянов В.И.* Определение глубины наркоза у рыб с помощью метода электрокардиографии // 6-я Всесоюз. конф. по экологии, физиологии и биохимии рыб (Вильнюс, сент. 1985 г.) : Тез. докл. — Вильнюс, 1985. — С.119.
76. *Липская Н.Я.* Суточный и сезонный ритм питания барабули (*Mullus barbatus ponticus* Essipov) // Тр. Севастоп. биол. ст. — 1959. — 11. — С.213–228.
77. *Липская Н.Я.* Суточный и сезонный ритм питания черноморского шпрота (*Spratus phalericus Risso*) // Там же. — 1960. — 13. — С.190–203.
78. *Липская Н.Я.* Энергетические траты на обмен и пищевые потребности у некоторых видов тропических рыб разных экологических групп // Тр. ВНИРО. — 1975. — 96, вып. 4. — С.86–91.
79. *Липская Н.Я.* Питание и пищевые потребности молоди летучего полурыла *Oxurorhamphus micropterus micropterus* (Val) сем. Hemirhamphidae // Вopr. ихтиологии. — 1980. — 20, вып. 4. — С.670–678.
80. *Луц Г.И., Рогов С.Ф.* Динамика жирности и формирование запасов тольки и хамсы в Азовском море в зависимости от термического режима зимы // Гидробиол. журн. — 1978. — 14, № 2. — С.31–35.
81. *Мантейфель Б.П.* Изучение поведения и ориентации рыб в СССР // Биологические основы управления поведением рыб. — М.: Наука, 1970. — С.5–12.
82. *Мантейфель Б.П.* Экология поведения животных. — М.: Наука, 1980. — 220 с.
83. *Марги Ю.Д.* Миграции морских рыб. — М.: Пищ. пром-сть, 1980. — 247 с.
84. *Матюхин В.А., Столбов А.Я.* Потребление кислорода байкальским омулем (*Coregonus autumnalis migratorius* G.) и хариусом (*Thymallus arcticus* P.) в зави-

- симости от скорости плавания // Адаптация водных животных. Адаптация к условиям гор и гипоксии : Материалы симпоз. – Новосибирск, 1970. – С.147–149.
- 85 *Матюхин В.А., Турецкий В.И.* Динамика формирования зоны плато оптимальных КПД при плавании байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis*) с различными скоростями // Энергетические аспекты роста и обмена водных животных: Материалы симпоз. – Киев : Наук. думка, 1972. – С.132–135.
- 86 *Матюхин В.А.* Биознергетика и физиология плавания рыб. – Новосибирск: Наука, 1973. – 154 с.
- 87 *Мордвинов Ю.Е.* О гидродинамическом сопротивлении некоторых вторично-водных нектонных животных // IV Всесоюз. конф. по бионике. – Т. 6: Биомеханика. – М., 1973. – С.78–82.
- 88 *Морозова А.Л.* Содержание общего и неорганического фосфора в крови и мышцах некоторых черноморских рыб // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по экологии и физиологии рыб. – М., 1966. – С.98–99.
- 89 *Морозова А.Л.* Некоторые особенности углеводно-фосфорного обмена в мышцах рыб разной экологии // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. – 1973. – Вып. 18. – С.128–136.
- 90 *Мочек А.Д.* Поведение рыб в прибрежной зоне Черного моря // Зоол. журн. – 1980. – 59, вып. 7. – С.1060–1066.
- 91 *Мочек А.Д.* Этологическая структура внутривидовых отношений у прибрежных рыб // Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. – Пушкино, 1984. – С.135–143.
- 92 *Мочек А.Д.* Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. – М.: Наука, 1987. – 270 с.
- 93 *Муравская З.А., Белокопытин Ю.С.* Влияние активности движения на экскрецию азота и потребление кислорода у смирды // Биология моря. – 1975. – № 5. – С.39–44.
- 94 *Никольский Г.В.* Экология рыб. – М.: Высш. шк., 1974. – 366 с.
- 95 *Овчаров О.П.* О вихреобразовании в гидродинамическом следе рыбы при движении // Зоол. журн. – 1971. – 50, № 12. – С.1766–1769.
- 96 *Овчинников В.В.* Миграции и стайное поведение туицов // Поведение промысловых рыб. – М., 1985. – С.101–111.
- 97 *Озернюк Н.Д.* Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. – М.: Наука, 1985. – 175 с.
- 98 *Павлов Д.С.* Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. – М.: Наука, 1970. – 148 с.
- 99 *Павлов Д.С.* Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. – М.: Наука, 1979. – 319 с.
- 100 *Павлова Е.В., Минкина Н.И.* Оценка величин основного энергетического обмена у морских копепод // Докл. АН СССР. – 1982. – 265, № 4. – С.1017–1019.
- 101 *Лентегов В.П., Ментов Ю.Н., Курнаев Е.Ф.* Физико-химическая характеристика нерестово-миграционного голодания кеты // Изв. Тихоокеан. наук.-пром. ст. – 1928. – № 1. – С.1–168.
- 102 *Поддубный А.Г.* Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. – Л.: Наука, 1971. – 312 с.
- 103 *Поддубный А.Г., Малинин Л.К., Спектор Ю.И.* Биотелеметрия в рыбохозяйственной науке и практике. – М.: Пищ. пром-сть, 1979. – 191 с.
- 104 *Привольнев Т.И.* Изменение дыхания в онтогенезе рыб при различном парциальном давлении кислорода // Изв. ВНИОРХ. – 1947. – 25, № 1. – С.57–112.
- 105 *Привольнев Т.И.* Дыхание рыб как фактор, обуславливающий распределение их в водоеме // Там же. – 1948. – 25, № 2. – С.125–148.
- 106 *Протасов В.Р.* Поведение рыб. – М.: Пищ. пром-сть, 1978. – 206 с.

107. *Пятецкий В.Е.* Гидродинамические характеристики плавания некоторых быстроходных морских рыб // Бионика. — 1970. — Вып. 4. — С.20–27.
108. *Радakov Д.В., Протасов В.Р.* Скорости движения и некоторые особенности зрения рыб. — М.: Наука, 1964. — 48 с.
109. *Радakov Д.В.* Стайность рыб как экологическое явление. — М.: Наука, 1972. — 174 с.
110. *Ракицкая Л.В.* Сезонная динамика гематологических показателей у черноморских рыб разной экологии // Экология моря. — 1982. — Вып. 10. — С.90–93.
111. *Рывалина И.В., Батухтина Н.Г.* Методика применения анестезирующих препаратов при работе с производителями // Типовые методы исследований продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. — Вильнюс, 1985. — Ч.5. — С.51–57.
112. *Рыжков Л.П.* Влияние различных кормов на интенсивность потребления кислорода у мальков севанской форели // Физиологические основы экологии водных животных: Тез. докл. науч. сов. — Севастополь, 1965. — С.84–85.
113. *Рыжков Л.П., Полина А.В.* Динамика содержания жира и энергетический потенциал некоторых лососевидных рыб // Гидробиол. журн. — 1987. — 23, № 3. — С.62–66.
114. *Сабуренков Е.Н., Сбикии Ю.Н., Павлов Д.С.* О скоростях движения рыб // Поведение рыб в зоне гидротехнических сооружений. — М.: Наука, 1967. — С.124–136.
115. *Сабуренков Е.Н., Павлов Д.С.* Скорости движения рыб // Всесоюз. конф. по вопросу изучения поведения рыб в связи с техникой промысла. — Мурманск, 1968. — С.179–184.
116. *Савченко Н.В.* Суточная двигательная активность рыб разных экологических групп // Управление поведением животных. — М.: Наука, 1977. — С.259–260.
117. *Сальников Н.Е.* О случаях гибели хамсы в Азовском море // Вопр. ихтиологии. — 1957. — Вып. 9. — С.129–132.
118. *Самохвалова Г.В.* К вопросу о влиянии низких температур на рыб // Докл. АН СССР. — 1938. — 20, № 6. — С.475–479.
119. *Светovidов А.Н.* Рыбы Черного моря. — М.; Л.: Наука, 1964. — 551 с.
120. *Саврский А.М., Терещенко В.Г.* Установка для изучения циркадных ритмов при свободном выборе рыбами фотопериода // Биология внутр. вод. — 1979. — № 42. — С.43–46.
121. *Седов Л.М.* Методы подобия и размерности в механике. — М.: Наука, 1977. — 438 с.
122. *Сказкина Е.П.* Исследование энергетики азовских бычков в связи с их пищевыми потребностями и распределением в условиях дефицита кислорода: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1969. — 24 с.
123. *Сказкина Е.П.* Энергетический обмен хамсы при групповом и одиночном содержании и наркотизировании хапальдином // Докл. АН СССР. — 1975. — 225, № 1. — С.238–240.
124. *Смирнов А.Н.* Поведение хамсы на местах зимовки в Черном море // Рыбхоз-во. — 1948. — № 9. — С.23–27.
125. *Смирнов Б.П., Барыбина И.А., Кляшторин Л.Б.* Уравнение зависимости стандартного обмена от температуры для молоди лососевых // 6-я Всесоюз. конф. по экологии, физиологии и биохимии рыб (Вильнюс, сент. 1985 г.): Тез. докл. — Вильнюс, 1985. — С.230–231.
126. *Смит Л.С.* Введение в физиологию рыб. — М.: Агропромиздат, 1986. — 166 с.
127. *Столбов А.Я.* Влияние дозированных нагрузок на интенсивность газообмена у некоторых видов байкальских рыб // Энергетические аспекты роста и обмена водных животных: Материалы симпозиума. — Киев: Наук. думка, 1972. — С.209–211.

128. *Столбов А.Я.* Зависимость обмена от концентрации кислорода в воде у летучей рыбы *Fodiator acutus* из тропической Атлантики // Биология моря. — 1984. — № 6. — С.57–58.
129. *Стребкова Т.П.* Применение анестезирующих средств с целью увеличения плотности посадок рыб при их транспортировке // Тр. ВНИРО. — 1970. — 76, вып. 3. — С.244–253.
130. *Строганов Н.С.* Экологическая физиология рыб. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962. — 444 с.
131. *Суцеля Л.М.* Интенсивность дыхания ракообразных. — Киев: Наук. думка, 1972. — 195 с.
132. *Ткачева К.С.* К биологии атерины Черного моря // Тр. Карадаг. биостанции. — 1950. — Вып. 9. — С.81–94.
133. *Тоцилина Л.В.* Морфофизиологическая характеристика крови морских рыб // Биоэнергетика гидробионтов. — Киев: Наук. думка, 1990. — С.166–177.
134. *Трусевич В.В.* Определение содержания гликогена в тканях средиземноморских рыб // Экспедиционные исследования в Средиземном море (72-й рейс НИС "Ак. Ковалевский"). — Киев, 1975. — С.14–16.
135. *Чекунова В.И.* Энергетический обмен некоторых донных и придонных рыб юго-восточной части Тихого океана // Тр. ВНИРО. — 1978. — 20. — С.103–112.
136. *Чекунова В.И., Наумов А.Г.* Энергетический обмен фолклендского шпрота *Sprattus fulgensis jenyns* // Вопр. ихтиологии. — 1977. — 17, № 2. — С.338–344.
137. *Честной В.Н.* Максимальные скорости движения рыб // Рыб. хоз-во. — 1961. — № 9. — С.22–27.
138. *Шатуновский М.И.* Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. — М.: Наука, 1980. — 283 с.
139. *Шекк П.В.* Об энергетическом обмене и пищевых рационах остроноса в условиях зимовки // Физиологические основы воспроизводства морских и проходных рыб. — М.: Лег. и пищ. пром-сть. — 1983. — С.81–85.
140. *Шекк П.В.* Суточная ритмика интенсивности потребления кислорода и двигательная активность молоди черноморских кефалей остроноса *Liza saliens* (Risso), сингиля *L. laigata* (Risso) и лобана *Mugil cephalus* L. // Вопр. ихтиологии. — 1986. — 26, № 3. — С.464–469.
141. *Шмидт-Ниельсен К.* Физиология животных. Приспособление и среда. — Кн. 1. — М.: Мир, 1982. — 414 с.
142. *Шмидт-Ниельсен К.* Размеры животных: почему они так важны? — М.: Мир, 1987. — 259 с.
143. *Шулейкин В.В.* Энергетика и скорости миграций рыб, дельфинов, китов // Тр. ВНИРО. — 1966. — 60. — С.27–39.
144. *Шульман Г.Е.* Вещественно-энергетические подходы в экологической физиологии и биохимии рыб // Материалы 5-й Всесоюз. конф. по экологии, физиологии и биохимии рыб. — Киев.: Наук. думка, 1982. — Ч. 4. — С.37–39.
145. *Шульман Г.Е., Сигаева Т.Г., Щепкин В.Я.* Затраты жира как показатель уровня активного обмена ставриды во время плавания // Докл. АН СССР. — 1973. — 211, № 6. — С.1482–1484.
146. *Шульман Г.Е., Урденко С.Ю.* Продуктивность рыб Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1989. — 187 с.
147. *Яржомбек А.А.* Скорости и энергетика движения рыб в экспериментальных условиях, в естественной среде и зоне орудий лова. — М.: ВНИРО, 1974. — 52 с.
148. *Яржомбек А.А.* Скорости миграций рыб с точки зрения энергетической оптимальности // Рыб. хоз-во. — 1975. — № 5. — С.33–34.
149. *Яржомбек А.А., Кляшторин Л.Б., Подражанская С.Г.* Активный обмен у рыб // Экология. — 1977. — № 1. — С.65–75.
150. *Adams R., Ridoal E.K., Burnett W.B., Jenkins R.I., Dreger E.E.* Chemical consti-

- tution, physiological action and physical properties in a series of alkyl para-amino-benzoates // *J. Amer. Chem. Soc.* - 1926. - 48, N 1. - P.1758-1770.
151. *Adkins M.* A method for determining basal metabolism of fishes // *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.* - 1930. - 28. - P.259-263.
 152. *Bainbridge R.* The speed of swimming of fish as related to size and to the frequency and amplitude of the tail beat // *J. Exp. Biol.* - 1958. - 35, N 1. - P.109-133.
 153. *Bainbridge R.* Speed and Stamina in three fish // *Ibid.* - 1960. - 37, N 1. - P.129-153.
 154. *Bainbridge R.* Problems of fish locomotion // *Vertebrate Locomotion : Symp. Zool. Soc. Lond.* - 1961. - N 5. - P.13-32.
 155. *Basu S.P.* Active respiration of fish in relation to ambient concentrations of oxygen and carbon dioxide // *J. Fish. Res. Board. Can.* - 1959. - 16, N 2. - P.175-212.
 156. *Beamish F.W.H.* Influence of starvation on standard and routine-oxygen consumption // *Trans. Amer. Fish. Soc.* - 1964. - 93, N 1. - P.103-107.
 157. *Beamish F.W.H.* Swimming endurance of some northwest atlantic fishes // *J. Fish. Res. Board. Can.* - 1966. - 23, N 3. - P.341-347.
 158. *Beamish F.W.H.* Swimming capacity // *Fish physiology. Locomotion.* - London: Acad. press, 1978. - Vol. 7. - P.101-189.
 159. *Beamish F.W.H.* Swimming performance and metabolic rate of three tropical fishes in relation to temperature // *Hydrobiologia.* - 1981. - 83, N 2. - P.245-254.
 160. *Bercy C., Vigneron J., Gondran B., Mitson R.* Localisation automatique de poissons par triangulation ultrasonore // *Rev. trav. Inst. peches mar.* - 1976. - 40, N 3/4. - P.493-495.
 161. *Bertalanffy L.* Tissue respiration and body size // *Science.* - 1951. - 113, N 2943. - P.599-600.
 162. *Bertalanffy L. von, Estwick R.R.* Tissue respiration to body size // *Amer. J. Physiol.* - 1953. - N 173 (1). - P.58-60.
 163. *Bernatchez L., Dodson J.J.* Influence of temperature and current speed on the swimming capacity of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and sisco (*C. artedii*) // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* - 1985. - 42, N 9. - P.1522-1529.
 164. *Bernatchez L., Dodson J.J.* Relationship between bioenergetics and behavior in anadromous fish migrations // *Ibid.* - 1987. - 44, N 2. - P.399-407.
 165. *Black E.C., Manning G.L.T., Koichuro H.* Changes in levels of hemoglobin, oxygen, carbon dioxide, pyruvate and lactate in venous blood of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, during and following severe muscular activity // *J. Fish. Res. Board. Can.* - 1966. - 23, N 6. - P.783-795.
 166. *Blazka P., Volf M., Cepela M.* A new type of respirometer for the determination of the metabolism of fish in an active state // *Physiol. Biochem.* - 1960. - 9. - P.187-199.
 167. *Blaxter J.H.S., Dickon W.* Observations on the swimming speeds of fish // *J. Cons. Int. explor. mer.* - 1969. - 24. - P.472-479.
 168. *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.
 169. *Brett J.R.* The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *Ibid.* - 1965. - 22, N 6. - P.1491-1497.
 170. *Brett J.R.* Energy expenditure of Sockeye salmon during sustained performance // *Ibid.* - 1973. - 30, N 12. - P.1799-1809.
 171. *Brett J.R.* Life energetics of Sockeye salmon // *Behavioral energetics.* - Columbus: Ohio State Univ. press, 1983. - P.29-63.
 172. *Brett J.R., Holland M., Alderdice D.R.* The effect of temperature on the crying speed of young sockeye and coho salmon // *J. Fish. Res. Board. Can.* - 1958. - 15, N 8. - P.587-605.
 173. *Brill R.W.* On the standard metabolic rates of tropical funas, including the effect

- of body size and acute temperature change // *Fish. Bull.* - 1987. - 85, N 1. - P.25-35.
174. *Brichard P.* Notes sur le comportement nocturne de certaines especes de poissons petricoles du lac Tanganyka // *Rev. Zool. Afr.* - 1978. - 92, N 1. - P.187-190.
 175. *Brown M. (Ed.)* The physiology of fishes. - New York: Acad. press, 1957. - 542 p.
 176. *Clausen R.G.* Oxygen consumption in fresh water fishes // *Ecology.* - 1936. - 17. - P.216-226.
 177. *Cripe C.R., Cripe J.H., Livingston R.J.* Apparatus for the quantitative determination of locomotor activity patterns of aquatic organisms using infrared light-emitting diodes // *J.Fish. Res. Board. Can.* - 1975. - 32, N 10. - P.1884-1886.
 178. *Dabrowski K.R.* A new type of metabolism chamber for the determination of active and postprandial metabolism of fish, and consideration of results for coregonid and Salmon juveniles // *J.Fish. Biol.* - 1986. - 28, N 1. - P.105-117.
 179. *Dabrowski K.R.* Energy utilization during swimming and cost of locomotion in larval and juvenile fish // *Z. Angew. Ichthyol.* - 1986. - 2, N 3. - P.110-117.
 180. *Davison W., Goldspink G.* The effect of prolonged exercise on the lateral musculature of the brown trout (*Salmo trutta*) // *J. Exp. Biol.* - 1977. - 70. - P.1-12.
 181. *Davie P.S., Wells R.M.G., Tefens W.* Effects of sustained swimming on rainbow trout muscle structure, blood oxygen transport, and lactate dehydrogenase isozymes: evidence for increased aerobic capacity of white muscle // *Ibid.* - 1986. - 237, N 2. - P.159-171.
 182. *Doyle R.T., Wallace D.N., Dias R.K., Merriner J.V.* Laboratory study of the swimming ability and behavior of fish larvae // *N.Y. Fish and Game.* - 1984. - 31, N 2. - P.196-216.
 183. *Dunkel U.* Schlafen auch die Fishen? // *Öster Fierschutzzeitung.* - 1979. - N 10. - P.24-26.
 184. *Dunn J.F.* Muscle metabolism in Antarctic fish // *Comp. Biochem. and Physiol.* - 1988. - B 90, N 3. - P.539-545.
 185. *East P., Magnan R.* The effect of locomotor activity on the growth of brook char, *Salvelinus fontinalis* Mitchell // *Can. J. Zool.* - 1987. - 65, N 4. - P.843-846.
 186. *Ege R., Krogh A.* On the relationship between the temperature and the respiratory exchange in fishes // *Int. Rev. Ges. Hydrobiol. und Hydrolog.* - 1914. - 7. - P.48-55.
 187. *Fry F.E.J.* Effect of the environment on animal activity // *Univ. Toronto Stud. Biol. Ser.* 55, publ. Ontario Fish. Res., Lab. - 1947. - 68. - P.1-52.
 188. *Fry F.E.J.* The aquatic Respiration of fish // *The physiology of fishes.* - Vol. 1, - New York: Acad. press, 1957. - P. 1-63.
 189. *Fry F.E.J., Hart J.S.* The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish // *Biol. Bull.* - 1948. - 94, N 1. - P.66-77.
 190. *Gang Z., Arimoto T., Inoue M.* The measurements of swimming speed in jack mackerel *Trachurus japonicus* // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* - 1988. - 54, N 9. - P.1493-1497.
 191. *Gelineo St.* Activite spontanee des poissons de mer et consommation d'oxygene a la temperature d'adaptation de 12,5 °C // *C. r. Soc. Biol.* - 1957. - 151, N 6. - P.1239-1251.
 192. *Gero D.R.* The hydrodynamic aspects of fish propulsion // *Amer. Mus. Novit.* - 1952. - N 1601. - P.1-32.
 193. *Godin J.G., Groot C., Armstrong M.C.* Description and evaluation of a photoelectric system for monitoring the locomotor activity of a pelagic fish // *Can. J. Zool.* - 1978. - 56, N 7. - P.1412-1419.
 194. *Goodman L.S., Gibman A.* The pharmacological basis of therapeutics. - New York: Mac-Milan, 1955. - 215 p.
 195. *Graham I.M.* Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of the speckled trout, *Salvelinus fontinalis* // *Can. J. Res.* - 1949. - 27, N 5. - P.270-288.

196. Gray I.E. Comparative study of the gill area of marine fishes // Biol. Bull. - 1954. - 107. - P.219-225.
197. Green D.M. A comparison of stamina of brook trout from wild and domestic parents // Trans. Amer. Fish. Soc. - 1964. - 93. - P.96-100.
198. Hara I. Swimming speed of sardine school on the basis of aerial survey // Bull. Jap. Soc. Fish. - 1987. - 55, N 2. - P.223-227.
199. Haynes J.M., Keleher C.J. Movements of pacific salmon in lake Ontario in spring and summer evidence for wide dispersa // J.Freshwater Ecol. - 1986. - 3, N 3. - P.289-297.
200. He P., Wardle C.S. Endurance at intermediate swimming speeds of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L., herring, *Clupea harengus* L. and saithe, *Pollachius virens* L. // J.Fish. Biol. - 1988. - 33, N 2. - P.255-266.
201. Heap S.P., Goldspink G. Alternations to the swimming performance of carp, *Cyprinus carpio*, as a result of temperature acclimation // Ibid. - 1986. - 29, N 6. - P.747-753.
202. Hemmingsen A.M. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution // Rep. Steno. Mem. Hosp. and Nord. Insulin Lab. - Copenhagen, 1960. - 9, pt 2. - P.1-110.
203. Job S.V. The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis* // Univ. Toronto Biol. Ser. - 1955. - 61. - P.1-39.
204. Johanson W.E., Groot G. Observation on the migration of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerca*) through a large, complex lake system // J.Fish. Res. Board. Can. - 1963. - 20. - P.919-938.
205. Jolyet F., Regnard P. Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques // Arch. physiol. et norm. path. - 1877. - N 4. - P.44-62.
206. Katz H.M. Migrational swimming speeds of the American shad, *Alosa sapidissima*, in the Connecticut River, Massachusetts, USA // J.Fish. Biol. - 1986. - 29, suppl A. - P. 189-197.
207. Keys A.B., Wells N.A. Amytal anesthesia in fishes // J.Pharmacol. - 1930. - N 40. - P.115-128.
208. Kelso J.R.M. Diel movement of walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*, in west Blue Lake, Manitoba, as determined by ultrasonic tracking // J.Fish. Res. Board. Can. - 1976. - 33, N 9. - P.2070-2072.
209. Kleiber M. Body size and metabolic rate // Physiol. Rev. - 1947. - 27. - P.511-541.
210. Kleiber M. The Fire of life. An introduction to animal energetics. - New York : Wiley, 1961. - 454 p.
211. Kiceniuk J.W., Jones D.R. The oxygen transport system in trout (*Salmo gairdneri*) during Sustained exercise // J.Exp. Biol. - 1977. - 69. - P.247-260.
212. Kochman M. Beiträge zur Pharmakologie der Mischnarkose. Wirkungen von Narkotikagemischen auf poikilotherme Wasserthiere // Z.exp. Pathol. und Ther. - 1913. - N 12. - P.328-340.
213. Krogh A. The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals // Int. Z. Physic-Chem. Biol. - 1914. - N 1. - P.491-508.
214. Lanzing W.J.R. Effects of some anaesthetics on laboratory reared *Tilapia mossambica* (Cichlidae) // Copeia. - 1971. - N 1. - P.182-185.
215. Luckhurst B.E., Luckhurst K. Nocturnal observations of coral reef fishes along depth gradients // Can. J. Zool. - 1978. - 56, N 2. - P.155-158.
216. MacLeod J.C. A new apparatus for measuring maximum swimming speeds small fish // J.Fish. Res. Board. Can. - 1967. - 24, N 6. - P.1241-1251.
217. McFarland W.N. A study of the effects of anesthetics on the behavior and physiology of fishes // Pub. Inst. Marine Sci. - 1959. - N 6. - P.23-55.
218. Natarajan G.M. Diurnal rhythm of bimodal oxygen consumption in the gouramy, *Ophormenus olfax* (Day) // Comp. Physiol. and Ecol. - 1984. - 9, N 1. - P.38-40.
219. Nemoto C.M. Experiments with methods for air transport of live fish // Progr. Fish. Cult. - 1957. - 19. - P.147-157.

220. *Nursall J.* Swimming and the origin of paired appendages // *Amer. Zoologist.* - 1962. - N 2. - P.127-141.
221. *Nixon A.J., Gruber S.H.* Diel metabolic and activity patterns of the lemon shark (*Negaprion brevirostris*) // *J.Exp. Zool.* - 1988. - 248. - N 1. - P.1-6.
222. *Ohmler W., Schwartzkopff H.* Schchwimmgeschwindigkeiten von fishen aus stehenden Binnengewässern // *Naturwissenschaften.* - 1959. - 46, N 10. - P.362-363.
223. *Prince E.D., Maughan O.E.* Ultrasonic telemetry technique for monitoring bluegull movement // *Progr. Fish. Cult.* - 1978. - 40, N 3. - P.90-93.
224. *Quinn T.P.* Estimated swimming speeds of migrating adult Sockeye Salmon // *Can. J.Zool.* - 1988. - 66, N 10. - P.2160-2163.
225. *Rubner M.* Über den Einfluss der Körpergröße auf Stoff und Kraftwechsel // *Z.Biol.* - 1883. - 19. - P.535-562.
226. *Sado E.K.* Influence of the anaesthetic quinaldine on some tilapias // *Aquaculture.* - 1985. - 46, N 1. - P.55-62.
227. *Saxena R.K.* Effect of anaesthetic intraval sodium on fingerlings and hatchings of fish // *Proc. Nat. Acad. Sci. India.* - 1986. - 56, N 2. - P.211-218.
228. *Schaefer K.M.* Lethal temperatures and the effect of temperature change on volitional swimming speeds of chub mackerel, *Scomber japonicus* // *Copeia.* - 1986. - N 1. - P.39-44.
229. *Schoettger R.A., Steucke E.W.* Quinaldine and MS-222 as spawning aids for northern pike, muskellunge and walleyes // *Progr. Fish. Cult.* - 1970. - 32, N 4. - P.199-201.
230. *Schmeing-Engberding F.* Die Vorzugstemperaturen einiger Knochenfischen und ihre physiologische Bedeutung // *Z.Fish.* - 1953. - 2. - P.125-155.
231. *Schmidt-Nielsen K.* Locomotion: energy cost of swimming, flying, and running // *Science.* - 1972. - 177, N 4045. - P.222-228.
232. *Scholander P.F., Flagg W., Walters V., Irving L.* Climatic adaptation in arctic and tropical poikilotherms // *Physiol. Zool.* - 1953. - 26, N 1. - P.67-92.
233. *Sehdev H.S., McBride J.R., Fagerlung U.H.* 2-Phenoxyethanol as a general anaesthetic for sockeye salmon // *J.Fish. Res. Board. Can.* - 1963. - 20. - P.1435-1440.
234. *Smith K.L.* Energy transformation by the sargassum fish, *Histrio histrio* // *J.Exp. Mar. Biol. and Ecol.* - 1973. - 12, N 3. - P.219-227.
235. *Soeda H., Yoza K., Shimamura T., Hasegawa E.* On the swimming behavior of chum salmon in early migratory season off the coast of Hokkaido, Okhotsu sea // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* - 1987. - 53, N 10. - P.1827-1833.
236. *Spilman A.* L'employ anesthésiques dans le transport des poissons // *Sci. et nature.* - 1958. - 26. - P.37-39.
237. *Spoor W.* A quantitative study of the oxygen consumption and activity of the goldfish and its application to the measurement of respiratory metabolism in fishes // *Biol. Bull.* - 1946. - 91, N 3. - P.312-325.
238. *Stahlberg S., Peckmann P.* Bestimmung der kritischen Strömungsgeschwindigkeit für einheimische Kleinfischarten // *Wasserwirtschaft.* - 1986. - 76, N 7-8. - P.340-342.
239. *Stahlberg S., Peckmann P.* The critical swimming speed of small Teleost fish species in a flume // *Arh. Hydrobiol.* - 1987. - 110, N 2. - P.179-193.
240. *Taylor E.B., McPhail J.D.* Variation in burst and prolonged swimming performance among British Columbia populations of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // *Can. J.Fish. and Aquat. Sci.* - 1985. - 42, N 12. - P.2029-2033.
241. *Taylor E.B., McPhail J.D.* Prolonged and burst swimming in anadromous and freshwater threespine stickleback, *gasterosteus aculeatus* // *Can. J.Zool.* - 1986. - 64, N 2. - P.416-420.
242. *Teyke T.* Frow field swimming velocity and boundary layer: parameters which affect the stimulus for the lateral line organ in blind fish // *J.Comp. Physiol.* - 1988. - A 163, N 1. - P.53-61.

243. *Tiffeneau M., Broun D.* Influence de la temperature sur la production de l'anesthésie par le bromure de propyle et sur la teneur de l'encephale en substance anesthésique. Etude chez le poisson (goujon) mainte nu a 15° et a 25° // *C.Z.Soc. Biol.* - 1937. - 125. - P.989-991.
244. *Tobler I., Borbely A.A.* Effect of the rest deprivation on motor activity of fish // *Comp. Physiol.* - 1985. - A 157, N 6. - P.817-822.
245. *Tytler P.* Relationship between oxygen consumption and swimming speed in the Haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) // *Nature.* - 1969. - 221, N 5177. - P.274-285.
246. *Tytler P., Thorp J.E., Shearer W.M.* Ultrasonic tracking of the movements of atlantic salmon smolts (*Salmo salar* L.) in the estuaries of two Scottish rivers // *J.Fish. Biol.* - 1978. - 12, N 6. - P.575-586.
247. *Vernberg F.J.* The respiratory metabolism of tissues of marine teleosts in relation to activity and body size // *Biol. Bull.* - 1954. - 106, N 3. - P.360-370.
248. *Vincent R.E.* Some influences of domestication on three stocks of brook trout (*Salvelinus fontinalis* mitchill) // *Trans. Amer. Fish. Soc.* - 1960. - 89, N 1. - P.35-52.
249. *Walker M., Emerson L.* Sustained swimming speeds and myotomal muscle function in the trout, *Salmo gairdneri* // *J.Fish. Biol.* - 1978. - 13, N 4. - P.475-481.
250. *Wardle C.S., He P.* Burst swimming speeds of mackerel, *Scomber scombrus* L. // *Ibid.* - 1988. - 32, N 3. - P.471-478.
251. *Webb P.W.* Fast-start performance and body form in seven species of teleost fish // *J.Exp. Biol.* - 1978. - 74. - P.211-226.
252. *Webb P.W.* "Steady" swimming kinematics of tiger musky, an esociform accelerator, and rainbow trout, a generalist cruiser // *Ibid.* - 1988. - 138. - P.51-69.
253. *Weihls D.* Dioenergetic considerations in fish migration // *Mech. Migrat. Fisches. Proc. NATO Adv. Res. Inst. Acquafredda di Maratea, Dec. 13-17. 1982.* - New York; London, 1984. - P.487-508.
254. *Wheaver C.R.* A method for measuring swimming speed in oxygen consumption studies on the (Aholehole *kunhilia sandvicensi*) // *Trans. Amer. Fish. Soc.* - 1965. - 94, N 4. - P.342-351.
255. *Whitworth W.R., Irrin W.H.* Oxygen requirements of fishes in relation to exercise // *Ibid.* - 1964. - 93, N 2. - P.209-212.
256. *Whoriskey F.G., Wootton R.J.* The swimming endurance of threespine sticklebacks, *gasterosteus aculeatus* L., from the Afon, Rhaidol, Wales // *J.Fish. Biol.* - 1987. - 30, N 3. - P.335-339.
257. *Williams J.V., Brett J.R.* Critical swimming speed of Frazer and Thompson River pink Salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // *Can. J.Fish. and Aquat. Sci.* - 1987. - 44, N 2. - P.348-356.
258. *Wijens P.H., Dijk C.P., Verkade P.* Investigation of the usefulness of the goldfish test for the determination of local anesthetic activity // *Arch. Inst. Pharmacodyn.* - 1947. - 74. - P.378-398.
259. *Wohlschlag D.E.* Differences in metabolic rates of migratory and resident freshwater forms of an arctic Whitefish // *Ecology.* - 1957. - 38, N 3. - P.502-509.
260. *Wohlschlag D.E.* Metabolism of the Antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation // *Ibid.* - 1960. - 41, N 2. - P.287-292.
261. *Yin M.C., Blaxter J.H.S.* Escape speeds of marine fish larvae during early development and starvation // *Mar. Biol.* - 1987. - 96, N 4. - P.459-468.
262. *Yin M.C., Blaxter J.H.S.* Cruising speeds during early development and starvation of marine fish larvae // *Oceanol. et Limnol. sin.* - 1989. - 20, N 1. - P.1-9.
263. *Yokoyama Y., Yoshikawa H., Ueno S., Mitsuda H.* Application of CO₂-anesthesia combined with low temperature for long-term anesthesia in carp // *Bull. Jap.Soc. Sci. Fish.* - 1989. - 55, N 7. - P.1203-1209.
264. *Zeuthen E.* Oxygen uptake as related to body size in organisms // *Quart. Rev. Biol.* - 1953. - 28, N 1. - P.1-12.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. Основная обмен рыб	8
1.1. Методика наркотизации рыб	9
1.2. Поведение рыб под наркозом	13
1.3. Потребление кислорода наркотизированными рыбами	16
ГЛАВА 2. Стандартный обмен	20
2.1. Соотношение основного и стандартного обмена	20
2.2. Потребление кислорода у рыб Атлантического и Тихого океанов	28
2.3. Интенсивность обмена и температура воды	31
2.4. Температурный шок у рыб	35
2.5. Выживаемость при быстром охлаждении воды	36
ГЛАВА 3. Энергетический обмен при плавании (общий обмен)	38
3.1. Методика определения активного обмена	43
3.2. Зависимость общего и активного обмена от размеров рыб и скорости движения	44
3.3. Расчет энергии, затрачиваемой рыбами при плавании	53
3.4. Энергетический обмен у летучих рыб	61
3.5. Активный обмен и форма тела	64
ГЛАВА 4. Суточные ритмы двигательной активности рыб	68
4.1. Суточные колебания подвижности и энергетического обмена рыб в эксперименте	69
4.2. Суточные ритмы двигательной активности рыб в море	73
ГЛАВА 5. Физиологическое состояние рыб в покое и при мышечной нагрузке	85
ГЛАВА 6. Энергетическая стоимость плавания рыб	92
6.1. Энергетическая стоимость плавания при крейсерской скорости	93
6.2. Энергетический обмен и скоростная выносливость при оптимальной скорости движения	96
6.3. Предпочитаемая скорость плавания	99
ГЛАВА 7. Оценка энергетических и плавательных возможностей рыб (на примере азовской хамсы)	103
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	113
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	116

Наукове видання

АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

Інститут біології південних морів ім. О. О. Ковалевського

БІЛОКОПИТІН Юрій Сергійович

ЕНЕРГЕТИЧНИЙ ОБМІН МОРСЬКИХ РИБ

Київ, видавництво «Наукова думка», 1993
Російською мовою

Обкладинка художника *О. Я. Вишневського*

Художній редактор *А. В. Косяк*

Технічний редактор *Т. К. Валицька*

Оператор *О. М. Матюріна*

Коректори *В. О. Подолянчук, Л. М. Вальньова*

Здано до набору 18.03.93. Підп. до друку 18.06.93. Формат 60×84/16.
Бум. друк. № 2. Гарн. Прес Роман. Офс. друк. Ум.-друк. арк. 7,44.
Ум. фарбо-відб. 7,91. Обл.-вид. арк. 9,09. Зам. 2083—370.

Оригінал-макет підготовлено у видавництві «Наукова думка».

252601, Київ-4, вул. Терещенківська, 3.

Друкарня ФПН. 254107, Київ-107, вул. Нагірна, 27.