

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

---

На правах рукописи

БЕЛОКОПЫТИН  
Юрий Сергеевич

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН И ДВИГАТЕЛЬНАЯ  
АКТИВНОСТЬ МОРСКИХ РЫБ

03.00.18 — гидробиология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Севастополь – 1993

ЛННБ України ім.В.Стефаніка



00802682 (Q)

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

---

На правах рукописи

**БЕЛОКОПЫТИН  
Юрий Сергеевич**

**ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН И ДВИГАТЕЛЬНАЯ  
АКТИВНОСТЬ МОРСКИХ РЫБ**

03.00.18 — гидробиология

**Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук**

Севастополь — 1993

Диссертация является рукописью

Работа выполнена в Институте биологии южных морей  
им. А. О. Ковалевского АН Украины

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук, профессор Н. Н. Хмелева;  
Доктор биологических наук, заслуженный деятель науки Карелии,  
профессор Л. П. Рыжков;  
Доктор биологических наук Э. З. Самышев

Ведущая организация:

Калининградский технический институт рыбной  
промышленности и хозяйства

Защита диссертации состоится «10» ноября 1993 г.  
в \_\_\_\_\_ час на заседании специализированного совета по гидробиологии  
Д 016.12.01 при Институте биологии южных морей АН Украины  
по адресу: 335011, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке  
Института биологии южных морей АН Украины.

Автореферат разослан «2» 10 1993 г.

Ученый секретарь  
специализированного совета  
кандидат биологических наук

Н. Г. Сергеева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Общий энергетический обмен, отражающий эколого-физиологические особенности, и активный обмен, связанный с гидродинамическими качествами рыб, являются важнейшими биологическими показателями, характеризующими интенсивность основных жизненных функций и общую активность организма.

Скорость потребления кислорода служит адекватной мерой энергозатрат животного и дает представление об его энергетическом обмене. Экспериментальные исследования дыхания рыб в зависимости от условий обитания, физиологического состояния и естественной подвижности связаны с решением ряда проблем, имеющих большое теоретическое и практическое значение. Изучение биологической продуктивности является одной из таких важнейших проблем в области современных гидробиологических исследований, основа которых заложена в работах В. С. Ивлева (1939, 1955), Г. Г. Винберга (1956) и продолжена рядом их учеников и последователей.

Изучение активного обмена помогает решать многие вопросы биопродуктивности рыб, а особенности плавания рыб разных форм и размеров представляют 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 рассчитывать, измерив энерготраты на общий обмен  $Q_w$  (или стандартный  $Q_s$ ), вычтя из него энергию основного обмена:  $Q_V = Q_w - Q_b$  (Ивлев, 1962).

Естественная двигательная активность рыб, наряду с температурой обитания, является одним из основных факторов, влияющих на интенсивность обменных процессов. Ею обусловлен разный уровень всех компонентов энергетического обмена у рыб различных экологических групп. Двигательная активность и соответственно интенсивность обмена зависят также и от физиологического состояния

организма (что следует учитывать в экспериментах), определить которое можно по морфофизиологической характеристике крови.

Практически все работы по энергетике рыб выполнены в лабораторных условиях. Естественно, эти результаты в какой-то мере отличаются от тех, которые могут быть получены в природной обстановке. Связать воедино энергетику и поведение рыб в эксперименте с двигательной активностью и скоростью их плавания в море в разное время суток и получить действительные затраты энергии в природных условиях удастся очень редко. Попытки такого рода исследований на отдельных видах сделаны А. А. Яржомбеком (1974), Ю. С. Белокопытиным (1983, 1990) и на ряде популяций черноморских рыб — Г. Е. Шульманом и С. Ю. Урденко (1989). Сложность состоит в том, что поведение и двигательная активность многих рыб в аквариуме и в природных условиях различны. Поэтому оценка общих биологических показателей рыб, полученных на основе лабораторных исследований, далеко не всегда правомочна. Потребность более глубокого изучения вопросов, связанных в конечном итоге с продуктивностью рыбных популяций, определила направленность работ автора.

Цель и задачи. Цель работы состояла в том, чтобы на основании исследования энергетического обмена у рыб разной подвижности в сочетании с изучением их поведения, двигательной активности в море и в лаборатории расчетными методами установить подлинные энергозатраты рыб в природной обстановке.

Для этого необходимо было решить следующие основные задачи:

1. Разработать методики определения основного и активного обмена у рыб.
2. Определить затраты энергии на основной, стандартный, общий и активный обмен у рыб разных видов в зависимости от размеров тела, скорости плавания и температуры воды.
3. Оценить физиологическое состояние в покое и при мышечной нагрузке различной интенсивности.
4. Разработать методики определения двигательной активности рыб в лабораторных (аквариум) условиях и в природе (море).

5. Провести сравнительное изучение поведения, суточных ритмов двигательной активности и скоростей плавания в аквариуме и в море.

6. Разработать методику и определить предпочитаемую скорость плавания и рассчитать энергетическую стоимость плавания рыб разных экологических групп.

7. Установить оптимальные и среднесуточные скорости плавания рыб в море и оценить их энергетические затраты при соответствующей скорости.

Научная новизна. Изучение энергетических затрат рыб в состоянии покоя и при движении в экспериментальных условиях в сочетании с исследованием их поведения и скоростей плавания непосредственно в море позволило установить ряд новых количественных закономерностей и соотношений общего энергетического обмена и его составляющих элементов в зависимости от основных абиотических и биотических факторов. Разработанный метод обездвиживания рыб дал возможность впервые получить достоверные результаты при измерении затрат энергии на основной обмен. Предложено единое универсальное уравнение, позволяющее рассчитывать все элементы энергетического обмена (общий, основной, активный) у рыб разных видов и размеров при любой, доступной им скорости плавания. При использовании разработанных оригинальных методов установлены качественные и количественные отличия суточных ритмов поведения и двигательной активности рыб разных экологических групп при содержании их в аквариуме и в природной обстановке. Установлено, что гематологические показатели могут служить надежным критерием при оценке физиологического состояния рыб при мышечной нагрузке. Уточнена энергетическая стоимость плавания рыб при различных режимах плавания и показано, что она зависит не только от массы, но и скорости движения. Впервые разработана методика и сконструирована установка для определения предпочитаемой скорости плавания рыб. На обширном многолетнем материале, в результате критического анализа всех полученных данных, внесена существенная поправка и произведено уточнение в балансовых расчетах вещества и энергии при оценке продуктивности морских рыб.

**Практическое значение.** Представленные в работе новые данные дают возможность прогнозировать рыбопродуктивность при изменении параметров морской среды (температура, течение, кормовая база) и могут быть использованы для продукционно-балансовых расчетов при биотехнике культивирования тех видов рыб, которые могут послужить объектом марикультуры (кефаль, султанка и др.). Разработанная методика наркотизации может использоваться (и уже не раз находила применение) при различных работах и экспериментах, требующих обездвиживания, а также при транспортировке рыбы на дальние расстояния. Способ определения предпочитаемых скоростей плавания рыб дает возможность уточнить их эколого-физиологические различия и представить рекомендации по обоснованию выбора скорости течения в рыбопропускных устройствах гидротехнических сооружений. Изучены условия, обоснованы требования и даны практические рекомендации по сохранению азовской хамсы как расы, в случае зарегулирования Керченского пролива.

**Апробация работы.** Основные положения и материалы диссертации были доложены на Всесоюзном симпозиуме молодых ученых по вопросам морской биологии (Севастополь, 1966); III, IV, V Всесоюзных совещаниях по экологической физиологии, биохимии и морфологии (Новосибирск, 1967, Краснодар, 1972, Фрунзе, 1977); Всесоюзном симпозиуме по энергетическим аспектам роста и обмена водных животных (Севастополь, 1972); II, III, V, VI, VII, VIII Всесоюзных конференциях по экологической физиологии и биохимии рыб (Москва, 1973, Киев, 1976, Севастополь, 1982, Вильнюс, 1985, Ярославль, 1989, Петрозаводск, 1992); Всесоюзном симпозиуме по изученности Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов (Севастополь, 1973); Всесоюзном совещании по проблемам изучения биологических ресурсов, эпипелагиали больших глубин Мирового океана (Калининград, 1977); II Всесоюзной конференции по биологии шельфа (Севастополь, 1978); Всесоюзной конференции по поведению рыб в связи с техникой рыболовства и организацией марикультур (Клайпеда, 1980); II, III Всесоюзных конференциях по морской биологии (Владивосток, 1982, Севастополь, 1988); Областной научной конференции по итогам работы АзНИИРХа за 25 лет (Ростов н/Д,

1983); III Всесоюзной конференции по поведению животных (Москва, 1983); Всесоюзном совещании по энергетическому обмену рыб (Суздаль, 1986); Всесоюзном совещании по экологической энергетике животных (Суздаль, 1988); VI съезде Всесоюзного гидробиологического общества (Мурманск, 1991), а также на ежегодных отчетах в отделе физиологии животных ИнБЮМ АН Украины и научных семинарах.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 56 работ, в том числе одна монография.

**Объем и структура диссертации.** Работа изложена на 278 страницах машинописного текста, содержит 51 рисунок и 45 таблиц. Диссертация состоит из введения, 7 глав, посвященных результатам экспериментальных исследований (с методикой и литературным обзором в каждой главе), выводов и списка литературы, включающего 371 источник, в том числе 153 иностранных авторов.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### 1. Материал и методика

В основу диссертации положены многолетние экспериментальные исследования, выполненные в Институте биологии южных морей АН Украины и в различных береговых и морских экспедициях на научно-исследовательских судах АН Украины.

Объектом исследований послужили морские рыбы, относящиеся к 33 видам, обитающие в различных районах Мирового океана (табл. I). Основные исследования проведены на видах, представляющих собой массовые формы, которые играют существенную роль в продукционных процессах в море и имеют большое промысловое значение.

Отловленных для опытов рыб содержали в аквариумах или бассейнах с проточной морской водой, при регулярном кормлении рубленым мясом мидий. За сутки перед экспериментом кормление прекращали. Опыты проведены во все сезоны года при температурах воды, соответствующих температурам в море.

Для более полного обобщения результатов в диссертации использованы некоторые материалы по энергетическому обмену и гемато-

Объем и характер исследований  
(1965–1988 гг.)

Название вида	Сезон года				Количество экземпляров								
	весна	лето	осень	зима	энергетический обмен				двигательная активность		гематологический анализ		
					$Q_x$	$Q_b$	$Q_v$	$Q_w$	эксп.	море	Нв.	Эр.	Лк.Ф.
Черное море													
Хамса азовск.	+		+	+	16	22	30	30	20	∞	60	60	60
Ставрида	+	+	+	+	12	20	20	20	30	л	80	80	80
Кефаль	+	+	+		17	15	11	11		л			
Смарида	+	+	+	+	16	16	12	12	9	л	15	15	15
Горбыль		+	+		3	3	3	3		о			
Ласкерь	+	+			15	7	7	7	12	м	10	10	10
Султанка	+	+	+	+	16	15	6	6	22	м	50	50	50
Мерланг	+		+	+	12	18	5	5	6		30	30	30
Скорпена	+	+	+	+	15	15		15	12	л	60	60	60
Прочие (10 видов)		+			8	8			6	м	24	24	24
Средиземное море													
Скумбрия		+				14	3	3	8		20	20	20
Ставрида	+	+	+			5	5	5		л	15	15	15
Сериола		+			3	15	3	3					
Смарида	+	+			12	12	12	12		л	10	10	10
Карась	+				16					л	15	15	15
Атлантический океан													
Летучая рыба		+			24	24	24	24		м	2	2	2
Лет. полурыл		+			11	11	11	11		м			
Зубарих, морской петух		+			28								
Спинорог		+			9					о			
Тихий океан													
Летриц		+				3	3	3		о			
Луцман		+				3	3	3		о			
Морск. карась		+				3	3	3		л			
Прилипала		+				2	2	2					

Примечание: ∞ — стая рыб; м — большое количество; л — малое количество;  
о — редко встречается.

логическому анализу, опубликованные в соавторстве с соответствующими ссылками.

*Определение основного и стандартного обмена.* Для обездвиживания рыб с целью измерения основного обмена были выбраны химически индифферентные вещества, вызывающие в клетке или организме обратимое подавление нормальной жизнедеятельности: уретан и хлоралгидрат — снотворные вещества алифатического ряда, барбитил — относящийся к барбитуратам, и хинальдин — получаемый из каменноугольной смолы.

В процессе наркотизации вели наблюдение за поведением и физиологическим состоянием рыб. О степени анестезии судили по реакции рыб на свет, колебания воды и механические раздражения. Изменения в дыхательном ритме отмечали по количеству движений жаберных крышек за 1 мин. Состояние рыб под наркозом оценивали по степени нарушения координации движений, потери равновесия, подвижности и по скорости потребления кислорода. Как только рыбы достигали требуемой по условиям опыта глубины наркоза их по окончании эксперимента переносили в свежую воду, где они быстро приходили в нормальное состояние. Каждое наркотическое вещество испытано в трех-пяти различных концентрациях, что позволило установить минимальные, эффективные и летальные дозы для различных видов рыб. Опыты проводили на рыбах разной массы и при различной температуре воды для установления влияния этих факторов на время и дозировку наркотических веществ.

Скорость потребления кислорода наркотизированными и контрольными рыбами измеряли методом замкнутых сосудов и методом проточной воды. Снижение количества кислорода после экспозиции было небольшим и не превышало одной трети от исходного. Измерения интенсивности обмена проводили примерно в одно и то же время для устранения влияния таких факторов, как изменение освещенности, суточные колебания обмена и т. п.

*Определение активного обмена.* Исследования активного обмена проведены в гидродинамическом респирометре, сконструированном в отделе физиологии ИнБЮМа. Это прибор из винипласта, типа

гидродинамической трубы, предложенной Л. А. Ковалевской (1956), где движение потока воды создается с помощью гребного винта, действующего от двигателя постоянного тока с изменяемой скоростью вращения. Объем всей трубы 47,5 л, рабочая камера из оргстекла имеет диаметр 16 см и длину 80 см (рис. 1а).

Измерения потребления кислорода проводили после предварительного выдерживания рыб в рабочей камере прибора в условиях проточной воды. Обмен определяли при дозированных нагрузках от 5 до 30 мин и при ступенчатом увеличении скорости в пределах 20–120 см·с<sup>-1</sup>. Величину активного обмена вычисляли по разности между общим обменом при данной скорости и основным, который измеряли с помощью наркотизации, а также путем экстраполяции экспериментальных данных до нулевой скорости. Совпадение величин основного обмена, полученных этими двумя способами, представляет несомненный методический интерес и, кроме того, подтверждает достоверность опытных данных.

При пересчете скорости обмена к 20°C в диапазоне температур 20–25 и 25–30°C использован температурный коэффициент  $Q_{10}$  равный 2,3 и 2,2, что соответствует среднему значению  $Q_{10} = 2,25$ , предложенному Г. Г. Винбергом (1983).

Для устранения группового эффекта все опыты по дыханию поставлены на одиночных рыбах. Содержание растворенного в воде кислорода определяли полярографически с помощью кислородомера КЛ-115 и контролировали по Винклеру. Величины потребления кислорода выражали в мл  $O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ . Все данные обработаны статистически. Коэффициенты уравнений и другие показатели вычислены методом наименьших квадратов.

*Определение предпочитаемой скорости плавания.* Способ определения предпочитаемой скорости плавания состоит в создании градиента скоростей потока воды, в условиях которых рыба сама выбирает определенную скорость плавания. Достигается это тем, что рабочая камера гидродинамического респирометра делается переменного сечения, с постепенным изменением её диаметра по всей длине, в виде усеченного конуса (Белокопытин, Комаров, Щепкин, 1993). На

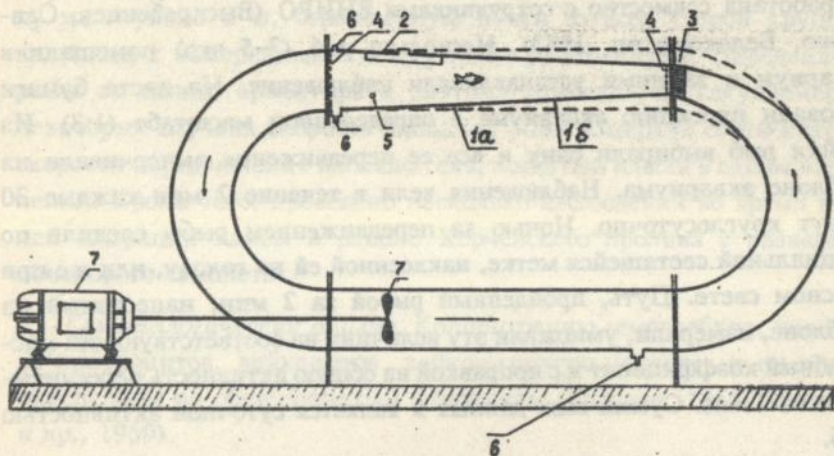


Рис.1. Схема гидродинамического респирометра.

- 1а — рабочая камера обычная,  
 1б — рабочая камера для определения предпочитаемой скорости плавания (конус),  
 2 — герметический люк с крышкой, 3 — ламинизирующая решетка, 4 — ограничительная решетка, 5 — кран для отбора проб воды, 6 — патрубок для наполнения, слива воды и создания протока, 7 — электродвигатель с гребным винтом.

рис. 16 изображена рабочая камера гидротрубы с соотношением диаметров начального и конечного ее участков 1:2, следовательно, площадь сечения 1:4 и, исходя из этого, со скоростью потока в начале камеры в 4 раза большей, чем в конечном участке. О выбранной скорости плавания судили по скорости потока в том участке рабочей камеры, в котором рыба останавливалась (т.е. плыла на месте) и находилась длительное время.

*Определение двигательной активности в аквариуме.* Методика разработана совместно с сотрудниками ВНИРО (Выскребенцев, Савченко, Белокопытин, 1983). Несколько рыб (3–5 экз) помещали в аквариум и за ними устанавливали наблюдение. На листе бумаги рисовали проекцию аквариума в определенном масштабе (1:3). Из стайки рыб выбирали одну и все ее передвижения вычерчивали на шаблоне аквариума. Наблюдения вели в течение 2 мин каждые 30 минут круглосуточно. Ночью за передвижением рыбы следили по специальной светящейся метке, наклеенной ей на голову, или же при красном свете. Путь, пройденный рыбой за 2 мин, нанесенный на шаблоне, измеряли, умножали эту величину на соответствующий масштабный коэффициент и с поправкой на общую активность пересчитывали на 1 час. Сумма всех данных и является суточной активностью рыб.

*Определение двигательной активности в море.* Наблюдения за поведением и двигательной активностью рыб в естественных условиях проведены на Крымском побережье Черного моря в Карадагском заповеднике и бухте Ласпи. Погружались в воду в легководолазном снаряжении (акваланг или маска с трубкой) каждые 1–2 часа в течение светлого времени суток, ночью в разное время с подводным фонарем\*. Во время каждого погружения записывали на специальном планшете видовой состав и количество рыб, их размеры, направление движения, глубину, а также их поведение и состояние. Всего было три полигона. На первом наблюдали и фиксировали по секундомеру скорость рыбы,

---

\*В наблюдениях принимали участие: сотрудник отдела физиологии ИнБЮМ Л. И. Лыскова, сотрудники группы гидробионики ИнБЮМ В. В. Беляев и В. И. Пархутин, а также группа аквалангистов клуба "Пингвин" из г. Северодвинска.

проплывающей над положенной на дно в виде буквы Т (10x10 м) и размеченной через 0,25 м, клеенкой. Площадка находилась на глубине 4 м на границе песка и водорослей. На втором полигоне фотографировали и снимали киноаппаратом рыбу на фоне вертикальной ставниковой сети, расположенной в 300 м от берега на глубине 10 м. Исходя из скорости кино съемки и размера ячеей сетки, рассчитывали скорость рыбы. Третий полигон представлял собой подводную площадку на глубине 3 м, огражденную почти со всех сторон крупными валунами с измеренными между ними расстояниями. Передвижения рыбы от одного ориентира к другому отмечали по секундомеру. В некоторых случаях скорость плавания рыбы измеряли относительно скорости передвижения наблюдателя, когда они плыли в одном направлении. Кроме того, проведено несколько наблюдений во время весенней миграции хамсы в районе Керченского пролива с разведочно-поискового самолета.

*Гематологический анализ.* Концентрацию гемоглобина, количество эритроцитов, лейкоцитов, лейкоцитарную формулу и гематокрит определяли по общепринятым методикам (Голодец, 1955; Кудрявцев и др., 1969).

## 2. Соотношение основного и стандартного обмена.

В этом разделе объединены материалы I и II главы. Последующие разделы аналогичны названию и порядковому номеру соответствующих глав диссертации.

Несмотря на кажущуюся простоту определения основного обмена (обмен покоя), пришлось преодолеть ряд трудностей, связанных именно с тем, чтобы рыба находилась в покое. Разработанный метод наркотизации дал возможность измерить скорость потребления кислорода в состоянии полной неподвижности (Белокопытин, 1966, 1967, 1968). Установив, что рыба в процессе наркотизации последовательно проходит 4 стадии и любую стадию можно задерживать и продлевать во времени, было решено остановиться на I стадии. Физиологическое состояние рыб в I стадии наркоза соответствует полному покою, когда отсутствует двигательная активность и снижены реакции на внешние раздражители, а дыхание не проявляет никаких признаков угнетения.

Первая стадия наркоза является единственно приемлемой для определения в этом состоянии основного обмена. Разноречивые результаты других исследователей при измерении потребления кислорода у наркотизированных рыб объясняются тем, что они (исследователи) "попадали" не на ту стадию наркоза (Keys, Weels, 1930, Schmeing-Engberding, 1953).

В первой стадии наркоза обмен снижается за счет уменьшения реакции рыбы на внешние раздражения. Во II стадии обмен несколько возрастает, так как рыба теряет равновесие и начинает плавать вниз спиной или вращаясь. Уменьшение дыхательного ритма в III стадии может рассматриваться как результат снижения обмена в связи с потерей равновесия и мышечного тонуса. Транспортные функции крови, по данным Мак-Фарланда (1959), сохраняются полностью. IV стадия характеризуется дальнейшим уменьшением обмена ниже основного уровня, что выражается в замедлении и углублении дыхательных движений. Определенный с использованием метода наркотизации основной обмен у рыб разных экологических групп и двигательной активности опроверг широко распространенное убеждение (Винберг, 1956; Ивлев, 1959) о том, что основной обмен у рыб самых различных видов очень сходен.

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 пловцов энерготраты на основной обмен отличаются между собой на 20-30%.

Уровень основного обмена смариды составляет 55% от стандартного, что соответствует среднему соотношению, установленному для всех рыб, приблизительно 60% (Винберг, 1956). Основной обмен кефали не превышает 40% от стандартного и незначительно отличается от уровня основного обмена смариды. У султанки 75% от стандартного обмена приходится на долю основного, в то же время уровень ее основного обмена очень близок к таковому у других, указанных выше, 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.

Сравнение полученных данных по уровням основного и стандартного обмена у одного и того же вида показало, что чем активнее и подвижнее рыба, тем в большей степени величины стандартного обмена отличаются от величин обмена покоя и, следовательно, тем относительно меньшая энергия тратится на долю основного обмена.

Подвижные быстроплавающие рыбы имеют более сильно выраженную зависимость интенсивности стандартного энергетического обмена от массы тела. Количество потребляемого кислорода на единицу массы у этих рыб снижается с увеличением размеров быстрее ( $k=0,72$ ), чем у малоактивных видов ( $k=0,85$ ).

У рыб разной двигательной активности затраты энергии на основной обмен составляют 40–100% от стандартного обмена. Чем активнее и подвижнее рыба, тем большая энергия расходуется на долю стандартного обмена (табл.2).

Использование данных по стандартному обмену в виде не отдельных измерений на различных рыбах, а полученных на материале, охватывающем широкие размерные диапазоны и выраженных в виде уравнений  $Q = \alpha W^k$ , позволило определить температурный коэффициент  $Q_{10}$  для ряда массовых видов рыб Черного моря. При наличии видовых различий  $Q_{10}$  средний температурный коэффициент при 10–20°C оказался равным 2,18, а при 5–25°C — 2,14, что практически не отличается от  $Q_{10}$ , предложенного Г. Г. Винбергом (1983) для всех водных эктотермов — 2,25.

Знание величин основного и стандартного обмена, соотношения между ними у рыб различных экологических групп и двигательной активности позволяют приступить к одной из основных задач: исследованию энергетического обмена при плавании в условиях эксперимента.

### 3. Энергетический обмен при плавании (общий обмен).

В настоящее время известно большое количество работ, где рассматриваются основные вопросы биологической гидродинамики: методы

Таблица 2

Параметры уравнений степенной зависимости, связывающих обмен и массу тела у различных рыб Черного, Средиземного (С) морей и Атлантического (А) океана.

Вид	Масса тела, г	$n$	$r$	$a$	$S_a$	$k$	$S_k$
Основной обмен							
Сериола (С)	10,6-92,0	15	0,85	0,246	0,056	0,78	0,07
Скумбрия (С)	7,5-82,4	14	0,91	0,242	0,060	0,75	0,06
Ставрида	2,6-58,0	20	0,93	0,240	0,023	0,71	0,04
Хамса	2,2-13,5	22	0,91	0,235	0,031	0,75	0,04
Кефаль	1,6-84,0	15	0,98	0,231	0,022	0,72	0,01
Мерланг	1,8-72,5	18	0,81	0,218	0,094	0,90	0,09
Смарида	2,3-60,5	16	0,94	0,212	0,087	0,71	0,06
Ласкирь (С)	6,8-74,5	16	0,86	0,203	0,036	0,73	0,04
Султанка	3,5-66,0	15	0,99	0,185	0,033	0,77	0,02
Скорпена	9,5-130,0	30	0,96	0,091	0,044	0,85	0,04
Стандартный обмен							
Спинорог (А)	120,0-1100	9	0,98	1,289	0,060	0,64	0,06
Кефаль	1,4-84,0	17	0,96	0,572	0,101	0,73	0,05
Смарида	2,3-50,8	16	0,98	0,386	0,044	0,73	0,03
Мор. петух (А)	110,0-550,0	4	0,87	0,322	0,086	0,78	0,03
Султанка	3,3-60,0	16	0,96	0,247	0,077	0,79	0,06
Прилипала (А)	2,6-72,0	6	0,84	0,246	0,082	0,94	0,04
Мор. карась (А)	60,0-580,0	14	0,96	0,177	0,052	0,76	0,02
Скорпена	10,0-130,0	15	0,76	0,088	0,044	0,86	0,04

изучения биоэнергетических характеристик движения рыб, коэффициенты полезного действия, эффективность локомоторных систем и т.д. Все эти вопросы разрабатываются в экспериментах на разнообразных гидродинамических стендах. Хорошо изучены затраты энергии при плавании рыб различными способами движения. Получены также многочисленные данные о скоростях, развиваемых рыбами разных видов при крейсерских и бросковых режимах плавания.

Существуют различные определения скоростей плавания рыб: максимально доступные, бросковые, критические, максимальные, крейсерские, миграционные, оптимальные (Сабуренков и др., 1967). Мы будем, наряду с понятием скорость плавания (абсолютная скорость), применять понятие относительная скорость и следующие названия (обозначения):

1. Минимальная скорость — это скорость плавания рыбы в одну длину тела в 1 секунду (1 L/c). Это в то же время и есть относительная скорость (Walker, Emerson, 1978).

2. Оптимальная скорость, или маршрутная — максимальная скорость плавания при минимальных энергетических затратах. Обычно такая скорость составляет 2 L/c и рыбы с этой скоростью могут плыть неограниченно долгое время (Whoriskey, Wootton, 1987).

3. Крейсерская скорость (или миграционная) — скорость, которую рыбы могут поддерживать в течение многих часов и при этом не образуется кислородного долга. В большинстве случаев это 3–4 L/c (Davic et al., 1986; He, Wardle, 1988).

4. Максимальная скорость — с такой скоростью рыбы могут проплыть сравнительно небольшие отрезки пути, несколько метров или несколько десятков метров в течение секунд и десятков секунд. Обычно это 5–10 L/c (Steffensen et al., 1987; Gang et al., 1988).

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 (Выскребенцев, 1977).

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

(Blazka et al., 1960. Для расчетов применяют уравнение  $Q_w = ae^{bV}$ , где  $Q_w$  — величина общего обмена при движении, выраженная в мл, или мг  $O_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ ,  $V$  — скорость плавания в длинах тела в сек или  $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ ;  $a, b, e$  — константы.

Энергозатраты на активный обмен находятся в степенной зависимости от скорости плавания и обычно выражаются уравнением:

$Q_V = mV^n$ , где  $Q_V$  — количество потребленного кислорода,  $\text{мл} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ ,  $V$  — скорость движения,  $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ ;  $m, n$  — коэффициенты. А. А. Яржомбек и Л. Б. Кляшторин (1973) предложили для расчета энергозатрат на активный обмен ( $Q_V$ , выраженное в  $\text{кал} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ ) уравнение:  $Q_V = \gamma V^2/L$ , где  $V$  — скорость плавания,  $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ ,  $L$  — длина рыба, см,  $\gamma$  — видоспецифический коэффициент, колеблющийся для рыб разных видов от 3,15 до 17,0.

Применение уравнения для расчета затрат на активный обмен  $Q = mV^n$  позволило установить, что у быстроплавающих рыб затраты энергии пропорциональны  $\approx V^2$  (ставрида, кефаль), а у плохообтекаемых (окунь, карась) пропорциональны  $\approx V^3$ , т.е. быстроходные рыбы более экономичны в расходе энергии, что, в основном, связано с их гидродинамическими качествами. При увеличении скорости плавания до предельных для каждого отдельного вида величин затрачиваемая энергия становится также пропорциональна кубу скорости (а, вероятно, может достигать и более высоких величин) и тем выше, чем хуже гидродинамическая характеристика тела рыбы.

Наши исследования показали, что при плавании с крейсерской скоростью затраты энергии на активный обмен у придонных рыб (султанка) в 6 раз превышают уровень основного обмена. Энерготраты более подвижных прибрежно-пелагических (смарида) и пелагических (ставрида) рыб несколько меньше и в 4–5 раз превышают основной обмен. При плавании с оптимальной (маршрутной) скоростью, которую мы считаем равной 2–3 L/с, общие энергетические траты у рыб этих групп в 2–3 раза больше основного обмена.

Для определения энерготрат у рыб, при всех доступных им скоростях плавания, нужна расчетная формула, объединяющая скорость движения и размеры рыбы (массу или длину).

Уравнение  $Q_V = mV^n$  допустимо только для расчета энергетических трат на активный обмен у рыб одной массы и в малом скоростном диапазоне, объединяющем 3–4 разных скорости. При меньших или больших скоростях коэффициенты уравнения принимают различную величину, а на всем диапазоне скоростей линия регрессии на двойном логарифмическом графике становится криволинейной и это уравнение оказывается вообще неприменимым (рис.2, прямые 1, 2,3).

Если же зависимость общего энергетического обмена от скорости движения изобразить на полулогарифмическом графике таким образом, чтобы на оси абсцисс отложить скорость движения, а на оси ординат логарифмы потребления кислорода (рис. 2, прямая 4), то эта зависимость на всем диапазоне доступных скоростей будет выражена прямой линией. Подобная зависимость описывается уравнением в логарифмической форме:  $\lg Q_w = \lg q + V \cdot \lg b$ , 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,  $\text{мл} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ ;  $V$  — скорость плавания,  $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ . При  $V = 0$  величина  $b^V = 1$  и  $q = Q_w$ . Таким образом, величина  $q$  представляет собой затраты энергии на основной обмен,  $b$  — коэффициент, показывающий, что энерготраты при движении увеличиваются со скоростью, нарастающей пропорционально этой величине за каждый следующий  $1 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$  (Белокопытин, 1977а).

Коэффициенты  $q$  и  $b$  вычисляют по формулам (Белокопытин, 1978а):

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

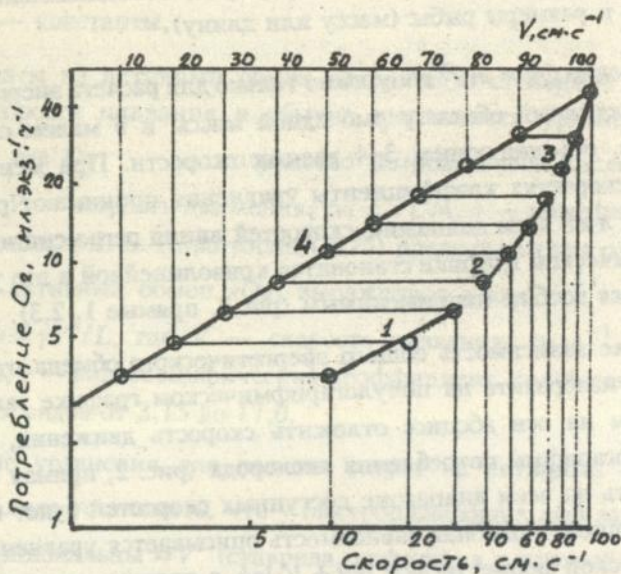


Рис. 2. Изображение зависимости энергетического обмена при движении от скорости плавания. По оси ординат — шкала логарифмическая, по оси абсцисс нижней — шкала логарифмическая, верхней — простая.

1, 2, 3 — построено по уравнению —  $Q_v = mV^n$  с различными значениями коэффициентов  $m$  и  $n$ .

4 — построено по уравнению —  $Q_w = qb^y$

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

Траты энергии на основной обмен рассчитывают по уравнению  $Q_b = \alpha W^k$ , а так как коэффициент  $q$  в уравнении (1) равнозначен основному обмену, то

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

Подставляя уравнение (2) в уравнение (1) получим

$$Q_w = \alpha W^k \cdot b^V. \quad (3)$$

Величину активного обмена можно вычислить, подставив уравнение (3) и уравнение (2) в уравнение  $Q_V = Q_w - Q_b$ . Получаем  $Q_V = \alpha W^k \cdot b^V - \alpha W^k$ . Или, произведя для удобства элементарное преобразование, имеем

$$Q_V = \alpha W^k (b^V - 1). \quad (4)$$

Выражение  $(b^V - 1)$  в уравнении (4) показывает во сколько раз возрастают энерготраты рыбы при данной скорости плавания.

Опытно-расчетным путем установлено, что величина  $b$  изменяется в пределах массы 1–1000 г от 1,4 до 1,013. Если величину  $b$  выразить через массу рыбы ( $W$ ) и поставить эту зависимость в уравнении (3) можно избавиться от лишнего коэффициента. Нами рассчитаны (Белокопытин, 1993) три простые формулы, выражающие зависимость величины  $b$  от размеров рыбы. В пределах массы 1–7 г ( $b = 1 + 0,4 \sqrt{W}$ ),

$$7-200 \text{ г } (b = 1 + 0,1 \sqrt[3]{W}), \quad 200-1000 \text{ г } (b = 1 + 0,05 \sqrt[5]{W}).$$

Уравнение (3) удовлетворительно описывает элементы энергетического обмена у рыб всех размеров, но никак не учитывает влияния формы тела. Для этого нужна некая поправочная величина, характеризующая гидродинамические качества рыбы относительно ее размеров — массы и длины.

Известно, что масса тела животного пропорциональна его длине в третьей степени  $W \sim L^3$  поскольку и мелкие и крупные животные одного вида по существу изометричны. Большинство рыб разных видов можно назвать изометрическими телами, но с некоторыми допущениями. Поэтому отношение массы  $W$ , г к длине  $L$ , см —  $\frac{W}{L^3}$  будет

у рыб разной формы и размера несколько отличаться, что имеет для нашей цели определенный физический и биологический смысл, характеризующий в числе прочих, например, сопротивление формы тела. Можно предположить, что эта величина представляет собой некий коэффициент ( $C$ ), показывающий насколько возрастает сопротивление, обусловленное формой тела у различных рыб и, следовательно, энергетические затраты. Умножив этот коэффициент на величину затрат на активный обмен ( $Q_1$ ) и сложив с той же величиной, мы будем иметь более точное значение этих затрат:  $Q = Q_1 + Q_1 \cdot C = Q_1(1 + C)$ . Обозначив  $(1 + C)$  как  $C_n$ , получаем

$$C_n = 1 + \frac{W}{L^3}. \quad (5)$$

Поскольку энерготраты рыбы в движении растут пропорционально скорости плавания и описываются показательной функцией  $y = \alpha^x$ , то есть все основания принять, что затраты энергии, обусловленные формой тела, подчиняются той же зависимости. Тогда, с учетом вышесказанного, вводим еще один коэффициент  $C_m$ , который описывается показательной функцией, где аргументом будет являться коэффициент  $C_n$ , а показателем степени — относительная скорость плавания  $\frac{V}{L}$  и выражение для  $C_m$  примет вид:

$$C_m = C_n^{V/L} = \left(1 + \frac{W}{L^3}\right)^{V/L}. \quad (6)$$

Коэффициент  $C_m$  можно назвать "метаболический коэффициент плавания" или просто "метаболический коэффициент". Он может служить не только объективной мерой оценки гидродинамических харак-

теристик рыб, но и даст возможность с эколого-физиологических позиций уточнить их энергетические характеристики.

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

$$Q_w = qb^V \cdot C_m, \quad (7)$$

или в развернутом виде:

$$Q_w = \alpha W^k \cdot \left(1 + 0,1 \sqrt{W}\right)^V \cdot \left(1 + \frac{W}{L^3}\right)^{V/L}. \quad (8)$$

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

В табл. 3 представлены данные по массовым видам рыб Черного моря типичных размеров с различными параметрами энергетического обмена, рассчитанными по уравнению (8) и с использованием уравнений основного обмена из табл.2. Рыбы в таблице 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 видно из таблицы, 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 /с коэффициент  $C_m$  показывает незначительный, на 2-4%, рост энерготрат на активный обмен у всех рыб. Крейсерские и максимальные скорости плавания дают прирост энергетического обмена от 5 до 20% и, естественно, больше у тех рыб, у которых коэффициент  $C_n$  выше.

Уравнение стандартного обмена, среднее для всех морских рыб, предложенное Г. Г. Винбергом (1956) имеет вид  $Q = 0,3W^{0,8}$ . Заменяя коэффициент  $\alpha = 0,3$  на  $\alpha = 0,2$  (как более близкий к уровню основного обмена) мы получаем универсальное уравнение, позволяющее рассчитывать общие энерготраты рыб разных видов и размеров при любой, доступной им скорости плавания.

Таблица 3

## Элементы энергетического обмена Черноморских рыб

Вид	Средняя масса, г	Средняя длина, см	Потребление O <sub>2</sub> мл·экз <sup>-1</sup> ·час <sup>-1</sup>			Коэффициент $C_m = (1 + \frac{w}{L^3})^{1/3}$ при разной относительной скорости L/c				Кэф- фициент "b" <sup>-3</sup> $b = 1 + 0,1 \sqrt{w}$	Общий обмен, O <sub>2</sub> мл·экз <sup>-1</sup> ·час <sup>-1</sup>	
			основной обмен $Q = aw^k$	активный обмен		C <sub>n</sub>	2	4	10		скорость	
				скорость 2 L/c	скорость 4 L/c					2 L/c	4 L/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
Ставрида	50	16	3,86	5,36	18,44	1,0122	1,0245	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
Смарида	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

$$Q_w = 0,2W^{0,8} \cdot b^V \cdot C_m. \quad (9)$$

Расчитанные с помощью уравнения (9) параметры энергетического обмена по собственным и литературным данным вполне удовлетворительно согласуются с экспериментальными результатами. В некоторых случаях они совпадают, в других — не очень значительно (до 30–40%) больше или меньше, полученных опытным путем. Расчетные данные, естественно, никак не могут всегда в точности соответствовать экспериментальным результатам по многим причинам. Сюда можно отнести: индивидуальные различия рыб одного вида, температуру, погрешность опыта, несовершенство конструкции приборов и стендов, наконец, достаточно общий характер уравнения (9) и т.п.

В. А. Матюхин и др. (1984), используя для обработки данных по активному обмену рыб различные уравнения, пришли к выводу, что наилучшее совпадение экспериментальных данных по зависимости активного обмена от скорости плавания, дает описание этой зависимости с помощью показательной функции (1) и (4), применяемой нами.

Использование уравнений основного обмена в уравнении (3), рассчитанных для данного конкретного вида рыбы, дает конечно более точные результаты. Ввиду того, что данных по основному обмену рыб накоплено еще недостаточно, а применение уравнений стандартного обмена приводит к завышенным результатам, считаем целесообразным использовать уравнение (9) для различных энергетических расчетов по активному обмену рыб. Это уравнение дает возможность рассчитывать все параметры обмена при движении, не прибегая к дополнительным экспериментам по определению основного обмена. При этом следует отметить, что оно несколько нивелирует различия в обмене у разных рыб, обусловленных другими гидродинамическими качествами. Расчеты, не претендуя на абсолютную точность, могут в общих чертах дать представление об уровне обменных процессов плывущих рыб.

Данные по энергетическому обмену, полученные в эксперименте, часто, без каких-либо оговорок, используют для различных балансовых расчетов в водоемах. Но известно, что поведение любого животного в неволе и в природной среде не идентично. Для выявления

степени этого несоответствия мы провели несколько серий наблюдений за рыбами в аквариуме и непосредственно в море, результаты которых излагаются в следующем разделе.

#### 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 затрагивают количественную сторону этих ритмов, т.е. скорость и расстояние, проходимое рыбой в разное время суток. При этом особое внимание вызывают вопросы сравнительного изучения двигательной активности рыб, принадлежащих к различным экологическим группам (донные, придонные, пелагические формы).

Изучение двигательной активности в аквариальных условиях проведено на 8 видах рыб Черного моря (атерина, хамса, ставрида, смарида, ласкирь, султанка, мерланг, скорпена) и двух видах Эгейского моря (ставрида, скорпена).

Ритмы двигательной активности в море прослежены на наиболее часто встречающихся видах рыб, за которыми было установлено круглосуточное наблюдение. (Список дан в порядке убывающей естественной активности): атерина, ставрида, луфарь, кефаль, смарида, каменный окунь, морская ласточка, зеленушка, глазчатый губан, морской налим, морская собачка, морской кот, скорпена — всего 14 видов.

Описание видового поведения рыб в аквариуме и в море, приведенное в диссертации, не затрагивает всего многообразия этологических реакций рыб, что, впрочем, и не входит в нашу задачу. Это лишь служит попыткой увязать их двигательную активность с обязательным учетом скорости плавания в природной среде с данными по энергетическим тратам, полученными в эксперименте.

Сравнение поведения всех исследованных рыб в условиях аквариума и в море выявляет значительную разницу.

Эксперименты в аквариуме по определению суточной двигательной активности рыб различных экологических групп, показали, что в спокойном, свободно-подвижном состоянии рыбы развивают скорости

порядка 0,2–1,0 L/c. Наибольшая скорость достигает 1,5 L/c. При этом затраты энергии на движение находятся в пределах стандартного обмена. Среднесуточная скорость составляет 0,5–1,0 L/c.

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 днем (маршрутная) у них в несколько раз выше, чем в аквариуме и равна 2–3 L/c. В среднем за сутки, учитывая, что большую часть ночи эти рыбы находятся без движения, 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 в море, однако выше чем в аквариуме и достигает 1,0–1,5 L/c.

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

Неподвижное состояние в ночное время у пелагических и прибрежных рыб внешне похожее на сон, как мы понимаем его у млекопитающих, на самом деле таковым не является. У рыб отсутствует медленноволновый и парадоксальный сон (Карманова и др., 1976; Карманова, 1977; Brichard, 1978; Dunkel, 1979). Дневная и ночная форма покоя у рыб рассматривается как сподобное состояние, или первичный сон. Но отдых ночью или днем необходим рыбам как и другим животным. На млекопитающих показано, что 50% своего времени они находятся в неподвижном состоянии (Herbers, 1981). Для пойкилотермных организмов это время, повидимому, должно быть еще больше. С другой стороны не очень понятно, почему в аквариуме пелагические рыбы ночью все время в движении? Здесь еще многое не ясно и требуется продолжить наблюдения, но можно высказать такое предположение. Для сохранения мышечного тонуса 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 физическую нагрузку. В результате на протяжении суток рыбы при содержании в аквариуме имеют примерно ту же нагрузку, которая соответствует мышечным нагрузкам в море — в течение светового дня.

В табл. 4 показаны среднесуточные траты энергии у массовых видов рыб Черного моря при скорости плавания 1–2 L/с. Из таблицы видно, что у всех рыб энергетический обмен при скорости 1 L/с меньше стандартного обмена. При увеличении скорости до 2 L/с энерготраты возрастают всего в 1,5 раза, или на 50%. Превышение общего обмена при скорости 2 L/с над стандартным составляет 10–15%, а над основным — в среднем в 2,5 раза. Отсюда следует, что стандартный обмен есть ни что иное, как общий обмен при скорости плавания равной, примерно, двум длинам тела рыбы в 1 сек. Разумеется, все эти цифры и соотношения будут несколько иными для рыб различной массы и длины, но общая закономерность сохраняется, в чем мы убеждались уже не раз. В спокойном, свободно-подвижном состоянии рыбы при плавании развивают небольшие скорости при незначительном расходе энергии — на уровне так называемого "стандартного" обмена.

Особенности поведения рыб в естественных условиях и в эксперименте находят свое отражение и в соотношении общего энергетического обмена при плавании с основным обменом при покое. Если основной обмен принять за 1, то у донных малоподвижных рыб (скорпена) это соотношение будет равно 1, у придонных (султанка и смарида) в море — 1,6, в эксперименте — 1,2, у пелагических рыб (ставрида) 2,7 и 1,4 — соответственно.

## 5. Физиологическое состояние рыб в покое и при мышечной нагрузке.

Кровь, являясь внутренней средой организма, играет в его жизнедеятельности важную роль, отражая различные особенности метаболизма, связанные с условиями существования. Морфофизиологические показатели крови являются одним из основных критериев благополучия существования организмов и популяций. У подвижных пелагических рыб (ставрида, хамса, скумбрия) гемоглобин, количество

Суточные траты энергии черноморских рыб ( $O_2$ )

В и д	Средняя масса, г	Средняя длина, см	Основной обмен, $Q_b$ мл·экс <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	Стандартный обмен, $Q_s$ мл·экс <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	Общий обмен, $Q_w$ мл·экс <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>		Активный обмен $Q_v$ скорость 2 L/c		Соотношение обмена	
					скорость плавания		мл·экс <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	мл·г <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	$\frac{Q_{2L}}{Q_b}$	$\frac{Q_{2L}}{Q_s}$
					1 L/c	2 L/c				
Хамса	12	10	36,5	82,6	56,4	87,9	51,4	4,3	2,41	1,06
Шпрот	9	10	29,3	71,7	47,5	76,3	47,0	5,2	2,60	1,06
Ставрида	50	16	92,6	232,0	143,8	223,3	130,7	2,6	2,41	0,96
Кефаль	45	16	86,0	221,0	135,3	213,2	127,2	2,8	2,48	0,96
Мерланг	52	18	183,4	369,2	295,1	483,6	300,2	5,8	2,63	1,31
Султанка	48	15	87,4	126,2	133,1	162,8	115,4	2,4	1,86	1,29
Смарида	45	15	75,8	149,0	116,5	178,8	103,0	2,3	2,36	1,20
Ласкирь	50	14	84,7	166,6	125,4	185,7	101,0	2,0	2,19	1,12
Омуль*	388	32	532,8	1172,0	862,8	1418,0	885,1	2,3	2,66	1,21
Среднее									2,40	1,09

\*Данные Матюкина, Столбова, 1970

эритроцитов и гематокрит выше, чем у прибрежных и придонных видов.

Количество лейкоцитов наоборот у подвижных рыб меньше (12–15 тыс.  $\text{мм}^{-3}$ ), чем у малоактивных (20–30 тыс.  $\text{мм}^{-3}$ ). Лейкоцитарная формула состоит из лимфоцитов, моноцитов и нейтрофилов. Прослеживается тенденция к уменьшению количества моноцитов у подвижных рыб (Точилина, Белокопытин, 1993).

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 по рыбам очень мало.

Эксперименты с мышечной нагрузкой проведены в гидродинамическом стенде на ставриде при скорости  $1,15 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$  и султанке —  $0,85 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ . На рис. 3 показаны изменения, наступающие в крови ставриды на протяжении 18 часов плавания с указанной скоростью.

Такая же картина характерна и для султанки с той лишь разницей, что у нее это происходит в несколько раз быстрее. Если у ставриды все значительные изменения в крови наступают в течение 10 ч., то у султанки — за 2 ч.

Наибольший суточный путь, при котором все показатели остаются в пределах физиологической нормы, для ставриды составляет около 40 км, а для султанки — 6 км. С другой стороны, расчеты показывают, что ставрида средней длины, около 15 см, при скорости  $3 \text{ Л/с}$  или  $0,45 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ , за время непрерывного плавания в течение суток проходит то же самое расстояние — 38,9 км. Оценка физиологического состояния и плавательной способности рыб по показателям крови позволяет предположить, что скорости плавания порядка  $2\text{--}3 \text{ Л/с}$  энергетически выгодны многим рыбам.

Представляет интерес проследить как проявляется связь не только естественной двигательной активности со способностью выполнять определенную физическую работу, но и влияние самого физиологического состояния на эту способность у отдельных видов, находящихся в

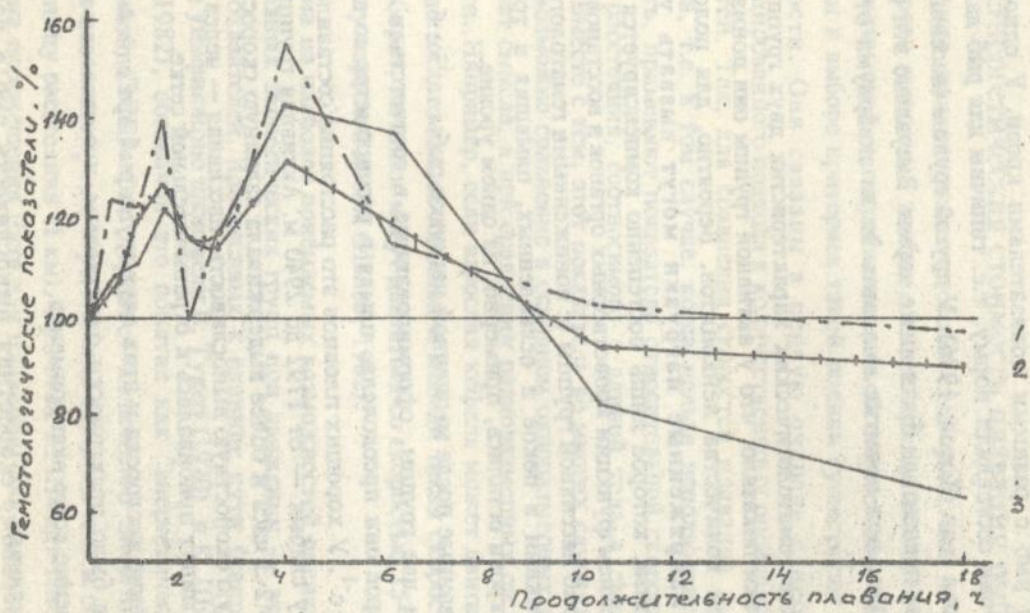


Рис.3. Действие мышечной нагрузки на гематологические показатели ставриды (скорость —  $1,15 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ ).  
 1 — содержание гемоглобина, 2 — количество эритроцитов, 3 — гематокрит

различной степени утомления, стадии половой зрелости и накормленности.

Эксперименты проведены на смариде. Все исследованные рыбы были половозрелыми самцами, которые или уже полностью выметали половые продукты (стадия VI-II), или были текучими (V стадия), или выметали одну порцию (IV-V стадия). У контрольных рыб выявлены две группы рыб с разными показателями крови. У одной группы (активная) они составляли норму, т.е. типичны для рыб данной экологии и сезона года (Котов, 1976). У другой группы (пассивная) гематологические показатели были ниже нормы. Визуально эти рыбы также отличались, при попытке выловить их из аквариума от сачка не уплывали.

Сравнение гематологических характеристик двух групп смариды после нагрузки показало, что у активной группы они понизились, за исключением количества лейкоцитов. Вероятно, для половозрелой смариды, напряженные нагрузки могут вызвать усиление эритроцитолита, которое лишь постепенно компенсируется последующим усилением функции кроветворных органов в восстановительном периоде. У рыб пассивной группы (с пониженными гематологическими характеристиками в покое и ослабленных, плывших в трубе), все показатели крови остались, примерно, на одном уровне.

Исследованные после мышечной нагрузки рыбы также были распределены на две группы, сформированные в соответствии с расстоянием, которое они преодолели, плывя в респирометре со скоростью около  $0,5 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ . У хороших пловцов это расстояние составило от 5925 до 9660 м., у слабых — от 1792 до 2940 м. Активная группа хорошо плыла, и по 2-3 часа и более выдерживала заданную скорость, показывая высокую скоростную выносливость, пассивная — через несколько десятков минут прибывала к ограничительной сетке.

Потребление кислорода у этих двух групп рыб при одной постоянной скорости было практически одинаковым, и оставалось на одном уровне в течение всего эксперимента.

Таким образом, скоростная выносливость рыб в различном физиологическом состоянии выражается в увеличении времени пла-

вания у сильных (нормальных) рыб, по сравнению с ослабленными, но при одинаковом уровне потребления кислорода. У ослабленных рыб все гематологические показатели находятся ниже нормы. При мышечной нагрузке у "нормальных" рыб происходит снижение гематологических показателей, в то время как у ослабленных они остаются на прежнем уровне.

## 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 сего 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 различного размера, т.е. в том случае, когда нельзя использовать абсолютную скорость, применяют показатель относительной скорости — прохождение расстояния, соотносимого с длиной тела в единицу времени ( $L/c$ ). Вместе с тем, этот показатель во многих случаях неприменим. Здесь возможно сравнение в основном одноразмерных рыб, что часто не имеет смысла, а при сравнении разноразмерных он не всегда правомочен. Например, если взрослая кефаль может двигаться со скоростью  $1 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ , то для ее личинок и молоди такая скорость недоступна. И, наоборот, личинки могут двигаться со скоростью  $15\text{--}20 \text{ L/c}$ , что не под силу взрослой особи (Ивлев, 1962).

Одна из наиболее приемлемых возможностей оценки энерготрат у рыб разных экологических групп при движении — это унификация всех показателей, приведенных к единице пути (например к  $1 \text{ км}$ ). Такую унификацию произвели В. Тукер (1970) и К. Шмидт-Ниельсен (1972, 1982), обозначив это понятие как "энергетическая стоимость плавания" (ЭСП). Оно отражает количество энергии (кал), необходимое животному для перемещения единицы массы своего тела ( $1 \text{ г}$ ) на единицу расстояния ( $1 \text{ км}$ ). При этом К. Шмидт-Ниельсен считает, что цена перемещения (бега или плавания) для каждого животного не зависит от скорости передвижения.

Используя свои материалы по 10 видам рыб и литературные данные для 11 видов морских и пресноводных рыб, мы выполнили расчет энергетической стоимости плавания (общий и активный обмен) при различных скоростях движения (Белокопытин, Шульман, 1989).

Для сравнения энерготрат у разноразмерных рыб был использован показатель энергетической стоимости движения при относительной скорости плавания. Мы приняли, что скорость 5 L/c является скоростью плавания, близкой к 3/4 от максимальной скорости в расчетах Ф.Бимиша (1978) и К.Шмидт-Ниельсена (1987). На рис. 4 представлены наши и литературные данные при движении рыб со скоростью 5 и 2 L/c. Верхняя прямая (1), соответствующая скорости 5 L/c, построена по уравнению  $Q_w = 9,50W^{0,19}$ . Она хорошо совпадает с прямой (3), рассчитанной К.Шмидт-Ниельсеном для рыб с массой до 50 г. Координаты нижней прямой (2) при скорости 2 L/c выражаются уравнением  $Q_w = 7,15W^{0,22}$ . Это уравнение выраженное в мл  $O_2$  и рассчитанное на всю массу тела, принимает вид  $Q_w = 0,35W^{0,78}$ . Нетрудно заметить, что оно очень близко к уравнению стандартного обмена  $Q_s = 0,3W^{0,8}$ , предложенному Г. Г.Винбергом (1956). 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 (и, добавим, неконтролируемой и неучитываемой) подвижности рыб. Поэтому такое совпадение вполне объяснимо. Этим подтверждается высказанное нами ранее предположение (Белокопытин, 1983), что стандартный обмен близок не к основному обмену, а, напротив, более соответствует обмену рыбы в активном состоянии, т. е. при движении.

Не прослеживается сколько-нибудь заметной связи затрат энергии рыбой с ее экологическими особенностями или формой тела. В некоторых случаях хорошие пловцы (хамса) имеют более высокие траты 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 (1982). Трудно согласиться с К. Шмидтом-Ниельсеном, утверждающим, что энергетиче-

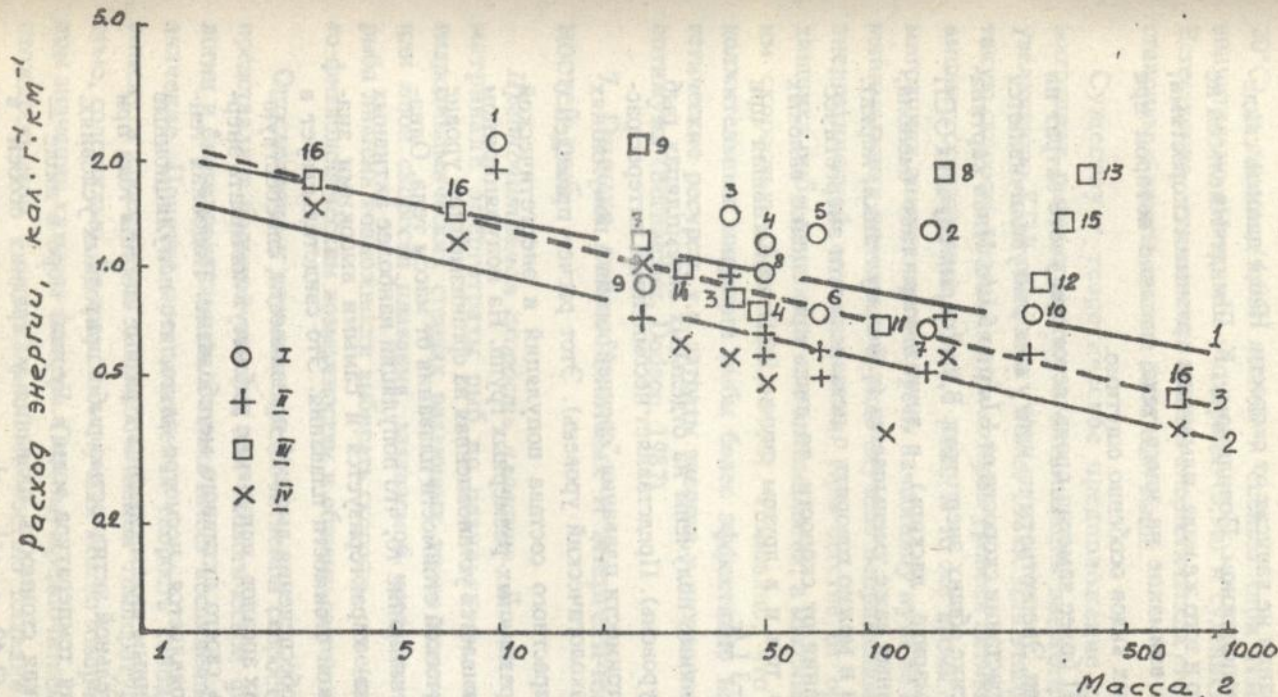


Рис.4. Энергетическая стоимость плавания рыб в зависимости от массы тела и относительной скорости (общий обмен). Все прямые построены по уравнению  $Q = \alpha W^{k-1}$ . 1 — скорость 5 L/c, 2 — 2 L/c, 3 — по Beamish (1978). Обозначения: I — скорость 5 L/c, II — 2 L/c (наши данные). Цифры у кружков: 1 — азовская хамса, 2 — летучая рыба, 3 — ставрида, 4 — кефаль, 5 — менола, 6 — смарида, 7 — ласкярь, 8 — мерланг, 9 — султанка, 10 — лудиан. Рассчитаны по уравнению:  $Q_w = qb^V$ . III — скорость 5 L/c, IV — 2 L/c (лит. данные). Цифры около квадратов: 3 — ставрида, 4 — кефаль, 7 — ласкярь, 8 — пикша, 9 — султанка, 11 — омуль, 12 — карась, 13 — карп, 14 — лосось (Brett, 1965), 15 — хариус (Матюхин, 1973), 16 — нерка (Beamish, 1978), 14-16 — рассчитаны по вышеприведенному уравнению, 8-13 — рассчитаны по уравнению  $Q_v = V^2\gamma/L$ , где  $Q_v$  — затраты на чисто активный обмен при плавании,  $\gamma$  — видоспецифический коэффициент (Яржомбек, 1974)

ская стоимость плавания не зависит от скорости. Наши данные свидетельствуют о противоположном. Повидимому, К. Шмидт-Ниельсен 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 ощутимо.

Зависимость ЭСП более заметно проявляется при учете затрат на чисто активный обмен. Энерготраты на него у всех рыб увеличиваются от 2 до 5 раз при возрастании скорости от 1 L/c до 5 L/c. Иная картина наблюдается при оценке общих энерготрат. В некоторых случаях ЭСП изменяется мало (смарида, ласкирь), в других возрастает (менола, омуль, карась), а в иных даже уменьшается (хамса, султанка, нерка). Таким образом, если и можно говорить о независимости энергетической стоимости плавания от скорости, то лишь при оценке валовых затрат. Однако, и в том и в другом случае ЭСП наименьшая при скорости плавания 2–3 L/c.

Рассмотренные данные получены на отдельных экземплярах рыб ("физиологический" уровень). Представляет несомненный интерес расчет энергетической стоимости плавания "средней" особи в популяциях черноморских рыб (экологический уровень). Этот расчет проведен с учетом размерно-возрастного состава популяций и энергетической стоимости плавания различных размерных групп. 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) характеризуется и самыми высокими значениями энергетической стоимости плавания. Это свидетельствует в пользу того, что для обеспечения высокой подвижности, способствующей освоению широких ареалов, популяции рыб могут повышать энергетическую стоимость своего активного метаболизма. Подобная тенденция отчетливо проявляется, несмотря на то, что популяционные расчеты по исследованным видам сделаны в разные месяцы года при наблюдении за двигательной активностью рыб в природных условиях. Так, наиболее высокая температура воды в Черном море в июле — 23°C, но энергетическая стоимость плавания у "средних особей" в популяциях ставриды ( $2,40 \text{ кал} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{км}^{-1}$ ) в августе (при температуре

20°C) и хамсы (4,36) весной и осенью (при температуре 16°C) значительно выше, чем у смариды (0,96) и султанки (0,86) в июле. Естественно, что в эти же месяцы энергетическая стоимость плавания ставриды и хамсы должна быть еще выше.

Существует теоретическое предположение о том, что при миграциях рыбы стремятся к оптимизации энергетических трат и к увеличению КПД движения (Weihs, 1982). Для этого рыбы избирают такую скорость плавания, при которой уровень активного обмена превышает стандартный в  $2 \pm 0,3$  раза. В то же время при длительных миграциях энергетические траты на единицу пути не всегда достигают минимальных значений. В ряде случаев неприменим и сам принцип энергетической оптимальности. При бегстве от орудия лова или хищника рыбы двигаются не с оптимальной, а максимально доступной им скоростью (Яржомбек, 1975). Показано, что во время продолжительных миграций рыбы более эффективно используют энергетические ресурсы, т.е. затраты энергии у них выше теоретического оптимума (Bernatchez, Dodson, 1987).

## 7. Оценка локомоционных и энергетических возможностей рыб.

*Предпочитаемая скорость плавания.* До сих пор мы рассматривали энерготраты рыб по результатам, полученным на гидродинамических стендах различных типов конструкции при той или иной скорости плавания, задаваемой исследователем. Сама же рыба лишена возможности выбирать скорость, отвечающую ее эколого-физиологическим возможностям и общему состоянию.

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 своему смыслу и содержанию с предпочитаемой температурой, освещенностью, соленостью. Во всех этих случаях можно говорить об оптимальном значении каждого фактора. 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 в силу 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 найти время, в течение которого рыба способна плыть с заданной скоростью. Сконструированный нами специальный гидродинамический респирометр позволяет определить скорость, которую рыба выбирает сама в условиях эксперимента. Эту скорость можно назвать "предпочитаемая скорость плавания". Она же является и оптимальной скоростью, т. к. проведенные опыты показали, что рыбы (хамса, ставрида) держались в тех участках прибора, где скорость течения воды составляла 2-3 Л/с.

А. А. Яржомбек (1974) отмечает, что при движении в стае рыбы выбирают то или иное местоположение в стае, где можно двигаться с различной скоростью. Такая предпочитаемая скорость названа им "излюбленной" скоростью плавания. По другим данным (Heggberget, 1986) молодь атлантического лосося образовывала более плотные скопления на участках реки с быстрым течением ( $0,5 - 1,5 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ ) по сравнению с медленным — ( $0 - 0,15 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ ). Здесь также явно проявляется склонность рыб выбирать определенную скорость плавания в зависимости от сложившейся ситуации.

Наши эксперименты показали, что потребление кислорода у хамсы массой 12 г., длиной 10 см при предпочитаемой скорости  $20 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$  (2 Л/с) составляло  $3,86 \text{ мл} \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{экз}^{-1}$ . В опытах на обычной гидродинамической трубе при заданной скорости плавания  $20 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$  энерготраты хамсы тех же размеров находились в пределах  $3,6-4,0 \text{ мл} \text{ O}_2 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{экз}^{-1}$ , т. е. энергетический обмен находился на том же уровне.

Исследования предпочитаемой скорости плавания рыб дают возможность глубже вскрыть механизм их поведения в потоке воды, выявить эколого-физиологические различия и представить практические

рекомендации по обоснованию выбора скорости течения в рыбопропускных устройствах гидротехнических сооружений.

*Энергетический потенциал азовской хамсы.* Нам удалось в течение 3-х лет подряд, весной и осенью провести в комплексе все упомянутые в данной работе исследования на одном виде — азовской хамсе, которая является типичным представителем рыб-мигрантов и служит одним из важнейших объектов промысла в Азово-Черноморском бассейне.

Хамса значительную часть годового цикла проводит в миграции и для нее очень важное значение имеет энергетический потенциал и высокая двигательная активность. Энергетический потенциал можно оценить по уровню жировых запасов, физиологическому состоянию и способности к утилизации кислорода (Рыжков, Полина, 1987). Эти показатели в свою очередь определяют скоростную выносливость рыбы и ее способность к длительной миграции и преодолению встречных течений.

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  $2-3 \text{ L/с}$ . Наблюдения за осенней миграцией хамсы в районе Керченского пролива и в предпроливье Черного и Азовского морей, проведенные нами с разведочно-поискового самолета, показали, что ее скорость на отдельных участках достигает  $30-40 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ . Наиболее характерная скорость плавания  $15-30 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$  (Белокопытин, 1988, а, б, в).

По данным Э. Н. Альтмана (1976, 1978) наиболее характерное, часто повторяющееся течение в Керченском проливе весной составляет  $0,1-0,3 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ . Черноморское течение такой скорости встречается несколько чаще —  $83,3\%$ , азовское — в  $77,2\%$  случаев. Такое встречное течение хамса всех размеров преодолевает совершенно свободно (Лебедев, 1967).

Наши эксперименты в гидродинамическом стенде показали, что примерно  $50\%$  хамсы слабо реагируют на скорость течения до  $30-40 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ . Остальные длительное время выдерживают скорость до  $60$

см·с<sup>-1</sup>. Около 30% из общего числа рыб в течение 1–2 мин выдерживают скорость до 80 см·с<sup>-1</sup>. и лишь 10–15% рыб в течение нескольких секунд способны плыть со скоростью до 100 см·с<sup>-1</sup>.

Если считать, что общие энерготраты при миграции не более, чем в 3–4 раза превышают уровень основного обмена, то миграционная скорость для хамсы массой 6 г будет равна 30–40 см·с<sup>-1</sup> и для 12 г — 40–50 см·с<sup>-1</sup>. Скорости выше этих ведут к слишком большим затратам энергии и рыбы не могут плыть долго.

Предположив, что затраты энергии при максимальных скоростях не могут более, чем в 10–15 раз превышать уровень основного обмена, можно по уравнению  $Q_V = qb^V$  (1) рассчитать эти скорости для хамсы разных размеров. Для хамсы массой 6 г и длиной 8,0–8,5 см максимальная скорость будет находиться в пределах 70–80 см·с<sup>-1</sup>. При скорости 90–100 см·с<sup>-1</sup> рыба такого размера должна тратить энергию, в 20–30 раз превышающую затраты на основной обмен. Хамса массой 12 г и 10–11 см длиной может развивать максимальную скорость до 80–90 см·с<sup>-1</sup> и бросковую до 100–110 см·с<sup>-1</sup>. Естественно, что такие скорости рыбы могут выдерживать только какие-то секунды.

Исходя из наших экспериментов, можно предположить, что при постоянной скорости течения в Керченском проливе до 40 см·с<sup>-1</sup> только половина всей хамсы пройдет в Азовское море. Это предположение согласуется с данными Н. В. Лебедева (1939), который показал, что к скорости течения 0,6 м·с<sup>-1</sup> хамса относится безразлично, 0,65 м·с<sup>-1</sup> — играет для нее ориентировочную роль, течение 0,8 м·с<sup>-1</sup> она преодолевает плохо, а при скорости свыше 0,8 м·с<sup>-1</sup> — сносится потоком. Иначе говоря, у хамсы имеется индивидуальная реакция на течение. Встречный поток воды скоростью 0,3–0,6 м·с<sup>-1</sup> в стае хамсы вызывает неоднозначную реакцию. Часть хамсы может быть снесена этим течением, а для другой — течение послужит ориентиром направления движения.

Известно, что косяк хамсы проходит Керченский пролив за 1 сутки, а весь нерестовый ход продолжается в среднем 18 суток. За это время скорость и направление течения в проливе многократно меняются (Альтман, 1978) и, благодаря этому, 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, ввиду 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 позволяет проходить Керченский пролив при встречном течении, не превышающем  $20 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$  для младших возрастных групп и  $40 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$  для старших возрастов.

С другой стороны, представляет интерес на основании экспериментов по энерготратам хамсы при активном плавании рассчитать энергетическую стоимость единицы пути и ее энергетический потенциал по уровню жировых запасов.

В диапазоне скоростей от  $30$  до  $50 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$  расход энергии на преодоление единицы пути минимален и почти одинаков у всех рыб. Однако, надо учитывать, что затраты в единицу времени в этом диапазоне возрастают примерно в 3,5 раза, т.е. при движении с большей скоростью нагрузка на организм идет по все возрастающей кривой.

Если для хамсы массой  $6 \text{ г}$  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  $2,0; 3,8; 7,4; 14,5$ . В то же время, расход энергии на единицу пути возрастает всего в 3 раза.

Расстояние в  $1 \text{ км}$  при скорости  $0,2 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$  хамса преодолевает за  $83$  мин., а при скорости  $1 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$  ей понадобится на это  $17$  минут. В первом случае за  $1$  мин. она потребит  $0,04 \text{ мл O}_2$ , а во втором  $0,6 \text{ мл O}_2$  или  $36 \text{ мл}$  за  $1$  час.

Можно рассчитать энергетический потенциал хамсы, используя многолетние данные по уровню ее жировых запасов (Луц, Рогов, 1978) и наши данные по потреблению кислорода при движении и кислородной емкости крови. Известно, что 1 г жира эквивалентен 9,3 ккал или 9300 кал. 1 мл  $O_2$  — 4,86 кал. Отсюда 1 г жира —  $1913,6 \approx 1900$  мл  $O_2$ . 1 г гемоглобина за 1 мин. связывает и переносит 1,36 мл  $O_2$ . По нашим данным у весенней хамсы в среднем содержится 8 г% гемоглобина ( $H_b$  %) и 5% крови от массы тела ( $H_t$  %). Кислородная емкость крови ( $kE_{100}$ ) равна 10,9 мл  $O_2/100$  мл крови  $\cdot$  мин $^{-1}$ .

Наши расчеты показывают, что затраты энергии при максимальных скоростях от 6 до 20 раз превышают энерготраты при минимальной скорости (максимальная скорость принята как 10:1 к минимальной — 1 L/c). Кислородная емкость крови показывает, что достаточное снабжение организма кислородом возможно только при скорости 2 L/c, которая для рыб всех размеров находится в диапазоне 15-25 см  $\cdot$  с $^{-1}$  и является оптимальной скоростью. При скорости 3 L/c — 20-30 см  $\cdot$  с $^{-1}$  хамса может плыть длительное время, но при этом образуется кислородный долг.

При оптимальной скорости движения 2 L/c рыбы могут плыть без остановки длительное время, при этом питаясь и прибавляя в весе. Хамсе 1 и 2-х годовичного возраста массой 3-6 г своих жировых запасов недостаточно на преодоление всего миграционного пути, который по данным Д. Я. Беренбейма (1977) в среднем составляет 270 км. Поэтому во время весенней нерестовой миграции хамса должна интенсивно питаться, особенно годовики и средние возрастные группы. Отсюда становится понятным, почему первыми в Азовское море приходят старшие возрастные группы. У них скорость больше и жировые запасы позволяют меньше времени тратить на питание. Рыбе младших возрастов жирового запаса хватает всего на половину пути, примерно на 130-160 км.

Таким образом, с одной стороны, оптимальная энергетическая стоимость единицы пути у хамсы находится в пределах скорости движения 20-50 см  $\cdot$  с $^{-1}$ . С другой стороны, если рассматривать ее в еди-

ницу времени, с учетом энергетического потенциала, то она будет находиться в пределах  $15-25 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ . На этом основании можно принять, что наиболее энергетически выгодные оптимальные скорости хамсы, с учетом размерно-возрастной структуры популяции, находятся в пределах  $20-35 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$  или  $2-3 \text{ Л/с}$ .

Допустим, что сильное встречное течение будет воздействовать на мигрирующую через Керченский пролив хамсу на протяжении  $10 \text{ км}$ . При встречной скорости течения  $40 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$  и выше, хамса не сможет пройти пролив. При скорости  $30 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$  рыба старших возрастов будет проходить пролив со скоростью  $40 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$  (но по отношению к течению скорость ее будет всего  $10 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ , с-1). Если при спокойной воде хамса может пройти это расстояние с такой скоростью за 7 часов, то при наличии течения время возрастает в 4 раза, соответственно возрастут и энергозатраты с 46 до 184 мл  $\text{O}_2$ . Резерв хода (по запасу жира) составляет у нее около 10 суток, т. е. энергетических ресурсов у нее останется более, чем достаточно.

Для хамсы младших и средних возрастных групп оптимальная скорость по отношению к встречному течению должна быть не менее  $10 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ . Время и затраты энергии на преодоление этого расстояния возрастают в 2-3 раза, но энергетический запас по жиру позволяет им успешно пройти этот путь.

На основании анализа данных по энергетическому обмену в покое и при движении, показателей морфологического состава крови и потребления кислорода при активном обмене, определения энергетической стоимости локомоции и предпочитаемой скорости плавания, экспериментов по суточной двигательной активности рыб в аквариуме и наблюдений непосредственно в море - считаем, что скорости плавания порядка  $2,0 \pm 0,5 \text{ Л/с}$  наиболее свойственны и энергетически выгодны многим рыбам.

На разных видах рыб в экспериментах нами показано, что общий энергетический обмен при скорости плавания  $2 \text{ Л/с}$  примерно в 2,5 раза превышает основной обмен, равен уровню стандартного обмена и

лишь иногда на 10–15% превышает его. Другими словами, стандартный обмен представляет собой общие энергетические затраты при скорости плавания, равной 1,5–2,5 длине тела в 1 секунду. Ввиду того, что среднесуточные скорости рыб в море составляют  $2 \pm 0,5$  L/c, то их общие среднесуточные энерготраты находятся в пределах стандартного обмена.

Из всего этого вытекает следующее. Для различных балансовых расчетов с выходом на популяционные, сезонные и другие уровни не следует пользоваться таким коэффициентом пересчета, как стандартный обмен умноженный на 2 ( $Q_s \times 2$ ). 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 ( $Q_b \times 2,5$ ), или величину стандартного обмена  $Q_s$ , увеличенную на 10–15%, что более соответствует энерготратам рыб в природной обстановке.

*Расчет энергетического баланса.* Образование продукции рассматривается как элемент общего баланса (бюджета) вещества и энергии, т. к. сама продукция является составной частью трансформации органического вещества в популяциях и экологических системах. В наиболее общей форме (Ивлев, 1939; Винберг, 1956) балансовое равенство, используемое при изучении энергетического обмена имеет вид:  $C = Q + P + F$ , где  $C$  — энергия потребленной пищи,  $Q$  — суммарные траты на обмен основной и активный,  $P$  — энергия общей продукции (прироста),  $F$  — энергия неусвоенной пищи. Энергию усвоенной, ассимилированной пищи —  $A$  рассчитывают путем вычета энергии неусвоенной пищи ( $F$ ) из энергии потребленной пищи ( $C$ ), или путем сложения суммарных трат на обмен ( $Q$ ) с энергией общего прироста ( $P$ ).  $A = C - F = Q + P$  Важное значение придают коэффициентам использования потребленной пищи ( $K_1 = P/C$ ) и усвоенной ( $K_2 = P/A$ ), по которым определяют эффективность продуцирования.

Представляет чрезвычайный интерес, используя наш подход к энергетическому обмену рыб при плавании рассчитать продуктивность популяции нескольких экологически различных видов рыб в течение годового цикла или в крайнем случае одного сезона.

В монографии Г. Е. Шульмана и С. Ю. Урденко (1989) рассмотрены эколого-физиологические и физиолого-биохимические аспекты продуктивности 6 массовых видов черноморских рыб (хамсы, шпрота, ставриды, смарида, султанки и мерланга) и определены элементы энергетического баланса и баланса веществ на протяжении полных годовых и жизненных циклов рыб. Во многих ее энергетических расчетах использованы наши материалы по потреблению кислорода у черноморских рыб в покое и при движении.

Во избежание дублирующих расчетов мы решили использовать основные итоговые численные и графические материалы этой работы. Применяв свой поправочный коэффициент, а точнее, в данном случае, убрав популяционный коэффициент авторов ( $Q_w/Q_s$ ) мы, в качестве примера, пересчитали полученные данные на один сезон — летний, т.к. по нему у нас имеются наиболее полные материалы.

В табл. 5 приведены величины суммарной удельной продукции нескольких видов рыб, рассчитанные по этим материалам и дополненные данными, полученными в результате их пересчета, исходя из того, что общие среднесуточные затраты энергии ( $Q_w$ ) равны стандартному обмену ( $Q_s$ ). Эти энерготраты соответствуют среднесуточным затратам энергии при средней скорости плавания 2 Л/с и они же равны величине основного обмена ( $Q_b$ ) умноженной на 2,5.

$$Q_w = Q_s = Q_{2L} = Q_b \cdot 2,5.$$

Пересчитанные по нашему методу данные показывают, что общие траты на обмен у популяции подвижных рыб (ставрида, хамса) уменьшились почти наполовину (56–57%), у менее подвижных (султанка, смарида) — на одну треть (28–29%). Энергия потребленной пищи (рацион) у подвижных рыб снизилась несколько меньше, примерно на 40% (39–43%), у менее подвижных — на 15% (14–16%). В среднем эта величина составляет приблизительно одну треть, или 28,5%.

Коэффициенты потребленной ( $K_1$ ) и ассимилированной ( $K_2$ ) пищи у подвижных популяций увеличились в 1,5–2 раза, что является показателем более высокой экологической эффективности ее использова-

Таблица 5

Расчет энергетического баланса  
в популяциях черноморских рыб в летний период  
(кал·г<sup>-1</sup>сут<sup>-1</sup>, среднее за 1 месяц)

Вид	Шульман, Урденко, 1989						Пересчитанные данные					
	Q	P	C	K <sub>1</sub>	K <sub>2</sub>	$\frac{Q_w}{Q_s}$	Q <sub>s</sub>	C <sub>s</sub>	K <sub>1</sub>	K <sub>2</sub>	$\frac{Q_s}{Q}$ %	$\frac{C_s}{C}$ %
Хамса	184,6	10,0	242,0	4,1	5,1	2,3	80,3	137,7	7,2	11,1	43	57
Ставрида	108,6	15,3	156,0	9,8	12,3	2,3	47,2	94,8	16,1	24,5	44	61
Султанка	24,7	19,0	52,0	36,5	43,4	1,4	17,6	44,9	42,3	51,2	72	86
Смаида	25,7	10,0	45,7	21,9	28,0	1,4	18,3	38,3	26,1	35,3	71	84

$Q_w/Q_s$  — популяционный коэффициент

ния на продукционные процессы, чем принято считать. Затраты на валовой энергетический обмен у хамсы равны 58% от всего энергетического бюджета, у остальных рыб, включая и ставриду, энергозатраты составляют менее 50%.

Уточненная характеристика экологической эффективности потребления пищи в популяциях черноморских рыб в случае ее подтверждения и на других водоемах и популяциях, особенно пресноводных, открывает перспективы более рационального использования кормовых ресурсов в рыбоводстве.

Комплексный вещественно-энергетический подход к проблеме продуктивности рыб с использованием предлагаемого коэффициента ( $Q_{\text{бх}2,5}$ ) позволит по-новому оценить участие массовых видов черноморских рыб, составляющих различные ихтиоценозы, в общем процессе круговорота вещества и энергии в Азово-Черноморском бассейне.

## ВЫВОДЫ

1. Исследование потребления кислорода у многих массовых видов морских рыб разных экологических групп позволило выявить новые количественные закономерности их энергетического обмена и определить соотношения его отдельных элементов.

2. Разработанный метод наркотизации рыб дал возможность впервые получить достоверные результаты при измерении потребления кислорода в состоянии полного покоя, т.е. основного обмена. Установлено, что скорость и глубина наркоза зависят от концентрации наркотического вещества, температуры воды, массы и видовой принадлежности рыб, а также времени выдерживания рыб в растворе данного препарата. В процессе наркотизации рыбы последовательно проходят 4 стадии наркоза, характеризующиеся изменением двигательной активности и функционального состояния: I — покой, II — потеря равновесия, III — утрата двигательных рефлексов, IV — глубокий наркоз. Первая стадия наркоза рекомендуется для измерения основного обмена, когда отсутствует двигательная активность и снижена реакция на внешние раздражения.

3. Установлено, что 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 пловцов, энерготраты на основной обмен отличаются между собой на 20–30%. У рыб разной двигательной активности затраты энергии на основной обмен составляют 40–100% от стандартного обмена. Чем активнее и подвижнее рыба, тем большая энергия расходуется на долю стандартного обмена. У активных быстроплавающих рыб зависимость стандартного обмена от массы тела выражена более сильно. Количество потребленного кислорода на единицу массы у этих рыб с увеличением размеров снижается быстрее ( $k = 0,73$ ), чем у малоактивных видов ( $k=0,85$ ).

4. Рассчитан средний температурный коэффициент  $Q_{10}$  по уравнениям стандартного обмена для 6-ти массовых видов черноморских рыб, который для температуры в интервале 5–25° равен 2,14 и для температуры 10–20° — 2,18. Видовые различия  $Q_{10}$  колеблются от 1,74 у атерины до 2,74 у мерланга.

5. Показано, что затраты энергии на активный обмен у быстроплавающих рыб (ставрида) пропорциональны квадрату скорости  $\sim V^2$ , а у менее подвижных видов (окунь, карась) пропорциональны кубу скорости  $\sim V^3$ . Быстроходные рыбы более экономичны в расходе энергии, что, в основном, связано с их гидродинамическими качествами. При крейсерской скорости плавания (4–5 L/c) траты энергии на активный обмен у пелагических быстроплавающих видов рыб в 4–5 раз превышают уровень основного обмена. У менее подвижных прибрежных и придонных видов превышение активного обмена над основным составляет до 6 раз и более. При плавании с оптимальной (маршрутной) скоростью, равной 2–3 L/c, общие энергетические траты у рыб в 2–3 раза больше уровня основного обмена.

6. Предложено единое уравнение для расчета общих энерготрат рыб при плавании —  $Q_w = qb^V$ , которое также позволяет методом математической экстраполяции определить затраты энергии на основной обмен. Использование универсального уравнения

$Q_w = 0,2W^{0,8} \cdot b^V \cdot C_m$  (где  $b = 1 + 0,1 \sqrt{W}^{-3}$ ,  $C_m = (1 + W \cdot L^{-3})^{1/2}$ ), дает возможность рассчитать все элементы энергетического обмена (общий, основной, активный) у различных видов рыб средних размеров (7–200 г) при любой, доступной им скорости плавания.

7. На основании результатов, полученных при использовании разработанных оригинальных методик определения суточной двигательной активности и скорости плавания рыб в аквариальных условиях и прибрежной части моря, установлены не только качественные, но и количественные отличия в поведении многих видов рыб Азовского, Черного и Средиземного морей. Суточная двигательная активность пелагических и прибрежных рыб в море и в аквариуме сохраняется примерно на одном уровне за счет повышенной ночной активности в аквариумных условиях. Придонные и донные рыбы в море и в аквариуме сохраняют одинаковую двигательную активность.

8. Результаты гематологического анализа показывают, что рыбы, обладающие разной плавательной способностью, по разному переносят и физические нагрузки. Длительное плавание со скоростью выше крейсерской приводит к угнетению нормального физиологического состояния и снижению гематологических показателей. У активных рыб (ставрида) это происходит после 9-ти часового плавания, у малоактивных (султанка) после 2-х часов плавания. Непрерывная двигательная нагрузка в течение суток при оптимальной скорости плавания 2–3 L/c оставляет все гематологические показатели в норме.

9. При исследованиях по энергетической стоимости плавания (ЭСП) не выявлено существенных различий в энергозатратах у рыб разных видов. ЭСП находится в зависимости от массы тела и скорости плавания. Энергетическая цена локомоции (как общая, так и на активный обмен) наименьшая при скорости плавания 2L/c. Самые высокие энергозатраты отмечены при малых (0,5–1,0 L/c) и больших (7–8 L/c) скоростях плавания.

10. Впервые сконструирован и изготовлен гидродинамический респирометр для определения предпочитаемой скорости плавания рыб (ПСП). Разработана методика определения ПСП. Эксперименты, про-

веденные на хамсе и молоди ставриды показали, что большинство рыб предпочитают скорость плавания равную 2–3 L/с, т. е. соответствующую понятию оптимальной скорости, при которой энергетическая стоимость плавания минимальна.

11. В результате экспериментов по затратам энергии у рыб при плавании с различными скоростями гематологического анализа, исследований по энергетической стоимости плавания, определения предпочитаемой скорости, наблюдений за двигательной активностью в море получены новые данные и показано, что оптимальная среднесуточная скорость плавания для большинства рыб составляет  $2 \pm 0,5$  L/с. Энергетические траты при этой скорости, примерно, в 2,5 раза превышают величину основного обмена и соответствуют (или незначительно выше — 10–15%) уровню стандартного обмена.

Исходя из этого, предлагается для различных балансовых энергетических расчетов не пользоваться коэффициентом пересчета  $Q_s \times 2$  (стандартный обмен  $\times 2$ ). За исходную величину нужно брать  $Q_b \times 2,5$  (основной обмен  $\times 2,5$ ) или данные стандартного обмена —  $Q_s$ , увеличенные на 10–15%. Такие результаты будут более соответствовать энерготратам рыб в природной обстановке.

12. Рассчитанный при помощи коэффициента ( $Q_b \times 2,5$ ) энергетический баланс на летний период у 4-х популяций черноморских рыб (хамса, ставрида, султанка, смарида) показал, что затраты на общий энергетический обмен ниже на 30–55%, а на рацион — на 15–40%, чем принято считать в литературе. Коэффициенты потребленной ( $K_1$ ) и ассимилированной пищи ( $K_2$ ), полученные в результате этих расчетов, увеличились в 1,5–2 раза, что указывает на более высокую экологическую эффективность использования кормовой базы на продукционные процессы ихтиофауны Черного моря.

## СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Белокопытин Ю. С. Действие наркотических веществ на двигательную активность рыб // Вопросы морской биологии: Тез. Симпоз. мол. ученых.— Киев.— 1966.— С. 10–11.

2. Белокопытин Ю. С. Уровень основного обмена у морских рыб разной подвижности // Общие вопросы физиологии адаптаций: Материалы к 3-му Всесоюз. совещ. по экологической физиологии биохимии и морфологии.— Новосибирск.— 1967.— С. 90–91.

3. Белокопытин Ю. С. О возможности измерения основного обмена у рыб // Гидробиол. журн.— 1968 а, Т. 4, № 3.— С. 16–23.

4. Белокопытин Ю. С. Уровень основного обмена у некоторых морских рыб // Вопросы ихтиологии.— 1968 б.— Т.8, Вып.2/49/.— С. 382–389.

5. Белокопытин Ю. С. Тканевое дыхание наркотизированных рыб // Материалы областной конференции мол. ученых Крыма.— Симферополь, 1969.— С. 61–63.

6. Белокопытин Ю. С. Распределение молоди судака в терморadiентных условиях // Морфо-физиологические и биохимические механизмы адаптации животных к факторам среды.— Краснодар, 1972.— С. 36–37.

7. Белокопытин Ю. С., Ракицкая Л. В. Гидродинамическая труба для изучения энергетики плывущих рыб // Энергетические аспекты роста и обмена водных животных.— Киев, 1972.— С. 19–20.

8. Белокопытин Ю. С. Изменение некоторых показателей крови донского судака в нерестовый период // Рыб. хоз-во.— 1973.— №1.— С. 19–20.

9. Белокопытин Ю. С. Исследование основного обмена у черноморских рыб // Энергетический обмен водных животных.— М: 1973 а.— С. 117–128.

10. Белокопытин Ю. С., Ракицкая Л. В. Потребление кислорода у морских рыб при активном плавании // Экологическая физиология рыб: Тез. докл.— М: 1973б.— С. 250–251.

11. Белокопытин Ю. С. Особенности активного обмена черноморских рыб // Материалы Всесоюз. симпоз. по изученности Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов. (Севастополь, окт., 1973 г.).— Киев, 1973 в.— Ч. 2.— С. 35–36.

12. 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.
13. Муравская З. А., Белокопытин Ю. С. Влияние активности движения на экскрецию азота и потребление кислорода у смариды // Биология моря.— 1975.— №5.— С. 39-44.
14. Белокопытин Ю. С. Интенсивность дыхания некоторых рыб тропической части Атлантического океана // Биология моря.— Киев, 1976 а.— Вып. 37.— С. 45-48.
15. Белокопытин Ю. С. Затраты энергии на общий, основной и активный обмен при плавании морских рыб // Экологическая физиология рыб: Тез. докл. III Всесоюз. конф.— Киев, 1976 б.— Ч. 1.— С. 89-91.
16. Белокопытин Ю. С. Методы определения и способы обработки данных по основному и активному обмену у рыб // Бионика.— 1977 а.— Вып. 11.— С. 77-82.
17. Белокопытин Ю. С. Действие низких температур на морских рыб // Проблемы изучения биологических ресурсов эпипелагиали и больших глубин Мирового океана: Тез. докл. Всесоюз. совещ.— Калининград, 1977 б.— С. 43-45.
18. Белокопытин Ю. С. Значение формы тела и затраты энергии при плавании у рыб разной экологии // Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте.— Фрунзе, 1977 в.— С. 185-187.
19. Белокопытин Ю. С. Уровни энергетического обмена у взрослых рыб // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб.— Киев, 1978 а.— С. 46-63.
20. Белокопытин Ю. С., Ракицкая Л. В. Интенсивность энергетического обмена морских рыб при активном плавании // Биология моря.— Киев, 1978 б.— Вып. 46.— С. 69-72.

21. Белокопытин Ю. С. Исследование ритма суточной активности у некоторых рыб шельфовой зоны Черного и Эгейского морей // 2-я Всесоюз. конф. по биологии шельфа.— Киев, 1978 в.— Ч. 1.— С. 17-18.

22. Белокопытин Ю. С. Затраты энергии у рыб коралловых рифов Тихого океана в покое и при движении // Гидробиол. журн.— 1979.— Т. 15, №4.— С. 86-90.

23. 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.— Т. 21, вып. 3.— С. 504-511.

24. Белокопытин Ю. С. Биоэнергетика и поведение рыб в экспериментальных и естественных условиях // 5-я Всесоюз. конф. по экологической физиологии и биохимии рыб: Тез. докл.— Киев, 1982 а.— Ч. 1.— С. 21-22.

25. Белокопытин Ю. С. Энергетический обмен при движении у средиземноморских рыб различных экологических групп. // Биология шельфовых зон Мирового океана: Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. по морской биологии.— Владивосток, 1982 б.— Ч. 1.— С. 124-125.

26. Выхребенцев Б. В., Савченко Н. В., Белокопытин Ю. С. Оценка двигательной активности рыб трех видов с использованием светящейся метки // Особенности поведения рыб в экспериментальных и естественных условиях: Материалы Всесоюз. конф.— М., 1983.— С. 14-20.

27. 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.

28. Белокопытин Ю. С. Скоростная выносливость азовской хамсы при весенней миграции // 6-я Всесоюз. конф. по экологической физиологии и биохимии рыб: Тез. докл., Вильнюс, 1985.— С. 22-23.

29. Белокопытин Ю. С., Шульман Г. Е. О температурной зависимости энергетического обмена у рыб Черного и Азовского морей // Гидробиол. журн.— 1987.— Т. 23, № 2.— С. 61–64.

30. Белокопытин Ю. С., Аболмасова Г. И. Энергетический обмен летучих рыб тропической Атлантики при разных скоростях плавания // Вопр. ихтиологии.— 1988.— Т.28, №2.— С. 334–337.

31. Салехова Л. П., Аболмасова Г. И., Белокопытин Ю. С., Рузова Г. И. Рост и энергетический обмен двукрылой летучей рыбы *Exocoetus volitans* (L) // Экология моря.— Киев, 1988.— Вып.28.— С. 69–76.

32. Белокопытин Ю. С. Энергетические аспекты существования азовской хамсы в условиях зарегулирования Керченского пролива // III Всесоюз. конф. по мор. биол. Севастополь, 18–20 октября 1988 г. Ч.1. Тез. док.— Киев, 1988 а.— С. 24–25.

33. Белокопытин Ю. С. Принципы оценки уровня энергетического обмена у рыб // Всесоюз. совещ. Экологическая энергетика животных. Тез. докл. 31 окт.—3 ноября 1988 г. Суздаль. Пушино.— 1988 б.— С. 23–24.

34. Белокопытин Ю. С. Энергетический обмен и скоростная выносливость азовской хамсы при движении // Экология моря.— 1988 в.— Вып.29.— С. 55–59.

35. Белокопытин Ю. С. Скоростные и энергетические возможности азовской хамсы *Engraulis encricolus maoticus* во время миграции // Вопр. ихтиологии.— 1988 г.— Т. 28, №6.— С. 1038–1041.

36. Белокопытин Ю. С. Элементы энергетического обмена рыб // Экологическая физиология и биохимия рыб. Тез. докл. VII Всесоюз. конф. Т. 1, Ярославль, май 1989.— С. 40–42.

37. Белокопытин Ю. С., Шульман Г. Е. Об энергетической стоимости плавания рыб // Журн. общей биологии.— 1989.— Т. 50, №6.— С. 836–840.

38. Точилина Л. В., Белокопытин Ю. С. Общая активность, энергетический обмен и гематологические показатели у смарида *Spiraca*

маена Л. при плавании // Ред. Гидробиол. ж. АН УССР.— Киев, 1990.— 12 с. Деп. в ВИНТИ, 11.10.90, № 5339-В 90.

39. Белокопытин Ю. С. Биоэнергетика и суточные ритмы двигательной активности морских рыб в эксперименте и природе // Биоэнергетика гидробионтов.— Киев.— Наукова думка, 1990.— С. 149-160.

40. Шульман Г. Е., Финенко Г. А., Аболмасова Г. И., Белокопытин Ю. С. Биоэнергетика гидробионтов: Эколого-физиологические и физиолого-биохимические аспекты // 6-й съезд Всесоюзного гидробиологического общества (8-11 октября 1991 г.) Тез. докл. Ч. 1.— Мурманск, 1991.— С. 108-109.

41. Белокопытин Ю. С. Соотношение элементов энергетического обмена у рыб // VIII Научная конференция по экологической физиологии и биохимии рыб. Тез. докл. Т. 1.— Петрозаводск, 1992.— С. 28-29.

42. Белокопытин Ю. С., Комаров В. Т., Щепкин В. Я. Предпочитаемая скорость плавания рыб // IX Украинская конф. по бионике. Киев (в печати).

43. Белокопытин Ю. С. Энергетический обмен морских рыб // Киев: Наукова думка.— 1993.— 11 п. л. (в печати).

44. Точилина Л. В., Белокопытин Ю. С. Количество лейкоцитов в крови рыб Черного и Средиземного морей // Экология моря (в печати).

**Белокопытин Юрий Сергеевич**

**ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН И ДВИГАТЕЛЬНАЯ  
АКТИВНОСТЬ МОРСКИХ РЫБ**

**Автореферат**

**диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук**

---

Подписано в печать 20.09.93

Формат бумаги 60x90 1/16

Заказ 454

Объем 2,3 уч. изд.л.

Тираж 150 экз.

---

Отпечатано в ИПУ ЭКОСИ-Гидрофизика  
335, Севастополь, ул. Ленина, 28



Ab 28.199  
**AB 28.199**