

ЭЛЕМЕНТЫ
ФИЗИОЛОГИИ
И БИОХИМИИ
ОБЩЕГО
И АКТИВНОГО
ОБМЕНА У РЫБ

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

**ЭЛЕМЕНТЫ
ФИЗИОЛОГИИ
И БИОХИМИИ
ОБЩЕГО И АКТИВНОГО
ОБМЕНА У РЫБ**

КИЕВ
«НАУКОВА ДУМКА»
1978

596.1
345

345

УДК 597.08:591.5(26)

Томашин
Черное море

Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. К., «Наук. думка», 1978, с. 204.

Пров. 1980

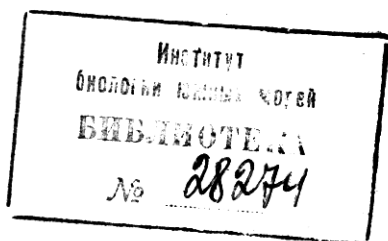
В монографии изложены результаты комплексного исследования эколого-физиологических особенностей энергетического обмена у рыб и биохимических механизмов, его обеспечивающих. Рассмотрены количественные показатели активного обмена, гидродинамические характеристики рыб по данным энергетики активного плавания. Приводятся материалы по содержанию липидов, гликогена и фосфорных соединений у рыб различной естественной подвижности. Дается общая характеристика физиолого-биохимических особенностей рыб различных экологических групп при плавании.

Рассчитана на экологов, ихтиологов, гидробиологов, физиологов, биохимиков и специалистов в области гидробионики.

Ил. 60. Табл. 43. Список лит.: с. 189—202 (313 назв.).

Ответственный редактор Г. Е. Шульман

Рецензенты Л. М. Сушеня, Е. В. Парина



Редакция общей биологии

ВВЕДЕНИЕ

Скорость и интенсивность потребления кислорода оксифионтными организмами — интегральные характеристики уровня общего энергетического обмена в теле животных. В силу своей универсальности эти характеристики содержат важнейшую информацию о функциональных особенностях животных. Издавна уровень энергетического обмена использовался как показатель общей метаболической активности организма.

Введенный первоначально в общую физиологию этот показатель впоследствии стал одним из важнейших инструментов эколого-физиологических исследований [57, 140]. Разработка эколого-физиологических аспектов общего энергетического обмена для водных животных связана прежде всего с исследованиями В. С. Ивлева [43] и Г. Г. Винберга [32]. Эти исследования проведены на рыбах. По своей тщательности, глубине и целенаправленности они имеют мало прецедентов в мировой эколого-физиологической литературе. По этой причине именно на рыбах заложены многие фундаментальные основы изучения общего обмена животных в связи с основными чертами их экологии. В дальнейшем это направление получило развитие в исследованиях водных беспозвоночных [54, 146], птиц [40] и других групп животных. Данные, полученные при исследовании рыб, приведены в работах ряда отечественных исследователей. Параллельно и независимо от них проблему общего энергетического обмена у рыб интенсивно разрабатывают канадские ученые [220, 243, 305].

Эколого-физиологическое изучение общего энергетического обмена животных вообще и рыб в частности имеет свою специфику.

Во-первых, этот показатель является наиболее обобщенной характеристикой состояния организма в конкретных условиях обитания. Чутко реагируя на малейшее изменение условий внешней среды (температуры, газового режима, концентрации пищи), уровень общего обмена является тонким индикатором изменения условий обитания. В не меньшей степени уровень обмена отражает изменения в физиологическом состоянии са-

мого организма и поэтому является индикатором сдвигов этого состояния.

Во-вторых, величина общего обмена при переходе исследований с организменного на популяционный уровень является одним из важнейших элементов энергетического баланса живой системы, характеризующим его расходную часть (траты энергии на обмен). Она совершенно необходима для расчета «потока энергии» через популяцию, определения эффективности продукционных процессов в ней.

В-третьих, уровень общего обмена характеризует видовую активность животных. В процессе эволюции к изменению уровня обмена ведут не только ароморфозы, но и идиоадаптации. Дивергенция на уровне отрядов, семейств, родов и видов приводит к изменению функциональной активности и естественной подвижности животных, что немедленно отражается на уровне их общего обмена.

В связи с изложенным возникает вопрос: за счет какого физиологического фактора происходят изменения в общем обмене животных на организменном, популяционном и видовом уровнях? Есть основания считать, что во всех трех случаях эти изменения происходят главным образом за счет активной компоненты общего обмена.

Общий обмен складывается из двух компонент — основного и активного. Основной обмен измеряют количеством потребленного кислорода при полном обездвиживании животного и в состоянии полного покоя, активный рассчитывают по разности между общим и основным. Таким образом, основной обмен связан с поддержанием жизненных функций организма на минимальном уровне; активный — с обеспечением интенсивного функционирования всех физиологических систем при естественной активности (подвижности) животного. Поскольку подвижность обеспечивается за счет мышечной работы, активный обмен принято с ней связывать. Однако повышение мышечной активности приводит к интенсификации работы всех внутренних органов, поэтому при активном обмене потребление кислорода связано с работой всех органов и систем организма. Когда говорят, что активный обмен — это обмен мышечной работы, естественно, подразумевают также работу и остальных, обеспечивающих его систем.

В литературе, в том числе учебной, часто встречается определение активного обмена как общего обмена организма в состоянии естественной активности. В этом случае активный обмен отождествляется с общим. Как видим, это представление отличается от рассмотренного выше.

Активный обмен как разность между общим и основным подробно исследовал В. С. Ивлев [46]. Он пришел к заключению, что макро- и микрорезволюционные изменения уровня общего энергетического обмена у животных происходят в основном

за счет активного обмена. К сходным выводам на совершенно ином материале пришел Н. И. Калабухов [58]. Он доказал, что при изменении условий существования прежде всего меняются поведение и двигательная активность животных, которые влекут за собой изменение обмена.

Таким образом, исследование не только общего, но и активного обмена становится принципиально важным в эколого-физиологических исследованиях животных. Изучение активного обмена позволяет определить пути интенсификации общего обмена при повышении двигательной активности животных, связать энергетические затраты с работой мышц и обеспечивающих их систем, определить эффективность и экономичность движения. Все эти вопросы чрезвычайно актуальны при исследовании рыб. Являясь совершенными «гидродинамическими машинами», рыбы осуществляют в водной среде локомоцию с высоким коэффициентом полезного действия, что является предметом пристального внимания гидробиоников. У рыб в процессе эволюции выработалось большое разнообразие способов плавания и форм тела. Они используют при плавании физиолого-биохимические механизмы, которые различаются не только у разных видов, но и при разных режимах плавания, а также при решении разных функциональных задач у особей внутри вида. Выявление этих механизмов представляет большой интерес для физиологов, биохимиков и экологов.

Таким образом, общие задачи исследования рассматриваемых вопросов можно сформулировать так:

- изучение общего энергетического обмена у рыб в связи с их эколого-физиологическими особенностями;

- изучение активного обмена у рыб в связи с их эколого-физиологическими и гидродинамическими особенностями;

- изучение физиолого-биохимических механизмов, обеспечивающих энергетический обмен рыб вообще и при плавании в особенности.

Начиная с 1966 г. над этими проблемами работают отдел физиологии животных Института биологии южных морей АН УССР в Севастополе (К. Д. Алексеева, Ю. С. Белокопытин, З. А. Муравская, Т. В. Хоткевич, Г. Е. Шульман, В. Я. Щепкин, К. К. Яковлева), лаборатория биохимии Карадагского отделения Института биологии южных морей (Л. П. Астахова, Т. П. Кондратьева, А. Л. Морозова, Е. Н. Силкина, В. В. Трусевич). Среди коллективов, занимающихся этой проблемой, можно также назвать следующие. Это прежде всего уже упоминавшуюся канадскую школу исследователей (Ф. Е. Фрай, Д. Р. Бретт, П. В. Уэбб, Е. С. Блэк и др.), активно работающую новосибирскую группу (В. А. Матюхин, В. В. Хаскин, А. Я. Столбов, Ю. С. Аликин, В. И. Турецкий, Л. А. Бельченко), ленинградских (Э. М. Плисецкая, О. Б. Тихомиров, Б. Д. Халяпин) и московских (Л. Б. Кляшторин, А. А. Яржомбек) исследователей. К ним

можно отнести также исследования гидродинамики плавания рыб, проводящиеся в Институтах гидромеханики АН УССР (Л. Ф. Козлов, В. Е. Пятецкий), и эволюционной морфологии и экологии животных (Н. В. Кокшайский).

В последнее время появились некоторые обобщения проведенных исследований [74, 96]. Нам представлялось на данном этапе важным подвести итоги исследований, проведенных в Севастополе и Карадаге, обсудить полученные результаты в связи с результатами других исследователей и наметить пути разработки проблемы на ближайшее будущее.

Главы и разделы книги написали: введение и заключение — Г. Е. Шульман; главы I и II — Л. Б. Кляшторин и А. А. Яржомбек; главу III — Ю. С. Белокопытин; главу IV — К. Д. Алексеева; главу V — З. А. Муравская; главу VI — Г. Е. Шульман, В. Я. Щепкин, К. К. Яковлева и Т. В. Хоткевич; главы VII и X — А. Л. Морозова, Л. П. Астахова и Е. Н. Силкина; главу VIII — В. В. Трусевич; главу IX — Т. П. Кондратьева.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОДХОДЫ К ОЦЕНКЕ АКТИВНОГО ОБМЕНА У РЫБ

Плавание рыб, как и всякое активное перемещение животных в пространстве, является следствием мышечных сокращений, при которых расходуется энергия и вещество. При мышечной работе расходуются богатые энергией вещества: АТФ, гликоген, жир, белок и промежуточные продукты их превращений. Из внешней среды потребляется кислород, а в нее выделяются метаболиты. Часть энергии химических реакций используется на поступательное движение, но значительное количество рассеивается в виде тепла и теряется для механической работы, обуславливая наличие некоторого коэффициента полезного действия. Ряд веществ играет роль передатчиков энергии, и их количество постоянно возобновляется. Так, количество АТФ при мышечной работе падает, но исчезновение этого вещества в ткани не допускается. Это касается также углеводов, в частности гликогена, поэтому анализ количества легко обратимых веществ мало пригоден для оценки энергетических трат.

Имеется принципиальная возможность оценить энергетические траты на движение, суммируя механическую энергию мышечной работы и энергию рассеяния тепла при химических процессах. Первый компонент этой суммы — энергоемкость преодоления сопротивления воды — изучает гидродинамика плавания рыб. Успехи в этой области значительны, но гидродинамические явления, возникающие при плавании, весьма сложны и в настоящее время энергетический расчет может быть проведен очень приблизительно. Величина рассеиваемой энергии, в принципе, может быть определена по генерации рыбой тепла [37], но в гидродинамической установке, где имеется генерация тепла на подшипнике движителя и в результате движения воды в замкнутом контуре, такое определение теплопродукции практически исключается.

Анализ метаболитов можно использовать для оценки трат на движение, так как их выделение коррелирует со скоростью плавания [13, 106]. Однако здесь имеются специфические трудности, связанные с тем, что точность определения углекислоты оставляет желать лучшего. Определение в воде других много-

численных азотистых и безазотистых метаболитов еще сложнее.

Таким образом, реально в руках исследователя имеются два метода измерения энергозатрат при активном плавании: определение потребления кислорода и определение убыли общей калорийности тепла или расхода жировых запасов.

Г. Е. Шульман и др. [173] измерял расход жира у ставриды массой 12—15 г при довольно высокой для таких рыб скорости 80 см/с после 13 ч непрерывного плавания. Общий обмен рыб при этих условиях составил по потреблению жира 3,3 ккал/кг в час. Сравнение этих данных с данными, полученными нами на черноморской ставриде примерно одинаковых размеров при использовании кислородной эргометрии, дало сходные результаты [192]. Д. Р. Бретт [224] поставил долговременные опыты по измерению потребления кислорода и потерь общей калорийности для лосося-нерки. Рыбы длиной 13—19 см непрерывно плыли в туннельном респирометре со скоростью от 17 до 30,5 см/с в течение 12—20 суток. При сравнении величин энергозатрат по изменению общей калорийности и потреблению кислорода видно их соответствие. Энергозатраты рыб по изменению калорийности составляли 0,845—0,862 ккал/кг в 1 ч, а по измерению потребления кислорода — 0,646—0,673.

В другой серии опытов с половозрелыми четырехлетками длиной 50—55 см при скорости 65—80 см/с измеряли потери калорийности и потребление кислорода в течение 10 суток. Крупные рыбы в экспериментальной установке вели себя крайне неспокойно, поэтому величины потребления кислорода были близки к максимальным и превышали расчетный уровень в три-четыре раза. Однако и в этом случае хорошо совпадали энергозатраты при измерении двумя методами. Энергозатраты, рассчитанные по уменьшению общей калорийности, составили 1,130—1,043 ккал/кг в 1 ч, по потреблению кислорода — 0,739—1,017. Сопоставление данных для годовиков и четырехлеток лосося, полученных двумя методами, показывает, что энергозатраты, рассчитанные по изменению общей калорийности, превышают энергозатраты по потреблению кислорода в среднем на 20%.

Анализ основных составляющих тканей позволил установить, что главным энергетическим субстратом при активном плавании являются жиры, за счет которых покрывается 60—80% всей израсходованной энергии. Что касается величины оксикалорийного коэффициента, то, судя по многочисленным экспериментальным данным, приведенным в работе, при активном плавании он равен 4,8 кал/мл O_2 , то есть практически не отличается от значения оксикалорийного коэффициента, определенного у рыб при измерении стандартного обмена [32]. Существенным недостатком метода измерения падения калорийности плавающих рыб является необходимость брать в эксперимент значительное число рыб, чтобы нивелировать большую индивидуальную изменчивость химического состава. Недостатки метода явились

причиной нечастого его применения. По этой же причине его не использовали для определения зависимости «скорость плавания — энергозатраты на движения».

Основы применения кислородной калориметрии для оценки трат энергии организмом разработаны еще в прошлом веке. Ее использование для определения основного и стандартного обмена у гидробионтов освещено в ряде фундаментальных сводок [32, 51, 146].

Определение потребления кислорода движущимися рыбами менее трудоемко при наличии надежной аппаратуры — замкнутых гидродинамических установок [55, 68, 96], а также при наличии полярографической или гальванической приставки для определения кислорода. Варианты метода позволяют определять потребление кислорода при различных скоростях плавания рыб при длительной и коротких экспозициях (до 10 мин).

Вопрос о времени респирометрии при кислородной калориметрии энергетических трат имеет принципиальное значение. В течение короткого отрезка времени может выполняться работа очень высокой интенсивности. При интенсивной физической нагрузке, требующей значительных мощностей, происходит быстрое возрастание кислородного запроса, а отставание работы сердечно-сосудистой системы приводит к накоплению недоокисленных продуктов анаэробного обмена, в основном молочной кислоты и фосфатов. Выходом из этого положения, казалось бы, является измерение кислородной задолженности. Однако точное измерение величины кислородного долга затруднено тем, что часть лактата экскретируется через почки и жабры и необратимо теряется для учета энергозатрат.

Выбираемая в эксперименте скорость плавания должна быть достаточно высокой, чтобы свести к минимуму проявления неконтролируемой спонтанной двигательной активности животных. В то же время такая скорость не должна приводить к накоплению кислородного долга. Максимальная средняя скорость неограниченно длительного непрерывного движения называется крейсерской скоростью. При такой скорости устанавливается некоторая небольшая постоянная кислородная задолженность, которая не растет с течением времени. В этих условиях потребление кислорода может быть принято адекватным энергетическим тратам. Часто кислородная калориметрия проводится при скоростях движения несколько больше максимальной крейсерской скорости.

П. В. Уэбб [303], работая с форелями, задавал им скорость, которую они выдерживают, — 45 мин; Д. Р. Бретт [220] проделал множество классических экспериментов с лососем-неркой, взяв за основу скорость, которую рыбы выдерживают, — 1 ч. Эту скорость он назвал «критической скоростью». Использование понятия «критическая скорость» позволяет стандартизировать условия проведения экспериментов с разноразмерными рыбами

и сравнивать величины их энергозатрат. Оно было использовано в работах с ушастым окуном [225], форелью [303], пикшей [301], хариусом [143] и некоторыми другими. Данные таких экспериментов можно использовать для исследования зависимости «скорость — траты». Существуют некоторые внешние и внутренние явления, обуславливающие величину энергетических трат на плавание рыб.

Величина механически полезной мощности, необходимой для продвижения тела в жидкости, определяется формулой

$$Q_{\text{полезн}} = \frac{\rho C_w S V^3}{2}, \quad (1)$$

где $Q_{\text{полезн}}$ — полезная мощность; ρ — плотность воды; S — площадь смоченной поверхности или миделевого сечения, C_w — коэффициент полного сопротивления (в зависимости от выбора величины) может быть представлен в расчете на величину смоченной поверхности или на величину миделевого сечения, V — скорость.

Удельная мощность, то есть мощность, приходящаяся на единицу массы (M),

$$Q'_{\text{полезн}} = \frac{\rho C_w S V^3}{2M}. \quad (2)$$

Выражая величину поверхности (S) и массы (M) через длину тела (L), получаем:

$$S = kL^2; \quad M = \rho_1 k_1 L^3, \quad (3)$$

где k и k_1 — коэффициенты пропорциональности, ρ_1 — средняя плотность тела рыбы, очень близкая к плотности воды.

Подставляя значения для S и M в формулу (2) и выражая соотношение $k/2 k_1$ через k_2 , получаем

$$Q'_{\text{полезн}} = \frac{k_2 C_w V^3}{L}. \quad (4)$$

Следует обратить внимание, что множитель $\frac{1}{L}$ выражает величину удельной поверхности $\frac{S}{M}$. Из формулы (4) следует, что при одной и той же скорости затраты удельной мощности возрастают с уменьшением линейных размеров тела или с увеличением удельной поверхности.

Существующие методы не позволяют измерить полезную мощность, развиваемую рыбой, но дают возможность определить величину энергозатрат рыбы на активное плавание ($Q'_{\text{плав}}$). Затраты мощности на активное плавание равны общим энергозатратам рыбы при плавании ($Q'_{\text{общ}}$) за вычетом энергозатрат рыбы в состоянии относительного покоя ($Q'_{\text{станд}}$):

$$Q'_{\text{плав}} = Q'_{\text{общ}} - Q'_{\text{станд}}. \quad (5)$$

Далеко не вся энергия, продуцируемая мышцами при движении, переходит в механически полезную¹. Доля механически полезной энергии определяется общим коэффициентом полезного действия ($\eta_{\text{общ}}$), который определяется как отношение механически полезной мощности к затратам на активное плавание:

$$\eta_{\text{общ}} = \frac{Q'_{\text{полезн}}}{Q'_{\text{плав}}} \quad (6)$$

Заменяя в формуле (3) $Q'_{\text{полезн}}$ на $Q_{\text{плав}}$, получаем

$$Q'_{\text{плав}} = \frac{k_2 C_w V^3}{\eta L} \quad (7)$$

Коэффициент k_2 , характеризующий форму тела, практически одинаков для рыб одного вида в довольно широком диапазоне размеров [55]. Коэффициент сопротивления C_w изменяется в зависимости от числа Рейнольдса (Re) — безразмерной величины, связывающей размеры тела (L), скорость (V) и величину кинематической вязкости (ν): $Re = \frac{VL}{\nu}$.

При ламинарном режиме обтекания коэффициент сопротивления пропорционален $Re^{-0,5}$, а при турбулентном — $Re^{-0,2}$. Если рассматривать движение рыбы одной определенной длины (L), то коэффициент сопротивления будет пропорционален скорости в степени от $-0,5$ до $-0,2$ в зависимости от режима обтекания. Что касается общего коэффициента полезного действия, то его величина зависит от скорости (интенсивности работы). С увеличением интенсивности работы $\eta_{\text{общ}}$ растет, достигая оптимальных значений при некоторых оптимальных мощностях, и при дальнейшем увеличении мощности начинает уменьшаться [4, 28]. Восходящую ветвь зависимости КПД от скорости плавания можно аппроксимировать степенной зависимостью [66]. Максимальный КПД работающей мускулатуры находится в области максимальных значений аэробного обмена [4], которым соответствуют максимальные крейсерские скорости и близкие к ним по величине «критические» скорости. В таком случае из формулы (7) следует, что величина затрат на плавание может быть представлена как степенная функция скорости плавания. Таким образом, исследование зависимости затрат от скорости сводится к оценке величины показателя степени при символе скорости:

$$Q'_{\text{плав}} = \frac{k_2 a V^x V^3}{b V^y L} = \frac{a V^n}{L}, \quad (8)$$

где a, b, x, y — неизвестные коэффициенты, обуславливающие

¹ Строго говоря, $Q'_{\text{станд}}$ должен быть заменен $Q'_{\text{осн}}$ (см. введение).

степенные зависимости коэффициента сопротивления и общего коэффициента полезного действия от скорости.

Уже в ранних работах Ф. Е. Фрая [243] по активному обмену у рыб было показано, что между скоростью их плавания и затратам на активное движение существует зависимость

$$\sqrt{Q'_{\text{плав}}} \sim V, \quad (9)$$

что равносильно

$$Q'_{\text{плав}} \sim V^2.$$

В других работах [6, 50] имеются указания на степенной характер зависимости между $Q'_{\text{плав}}$ и V с показателем степени около 2.

Вполне понятно, что для проверки справедливости предполагаемой зависимости необходимо иметь данные о величине энергозатрат рыб одного вида в возможно более широком диапазоне размеров. Единственным примером такого рода измерений являются результаты по респирометрии плавания лосося-нерки длиной от 7,7 до 54 см [220, 221]. По тщательности обработки методики измерений, их числу и использованной аппаратуре эти данные до сих пор остаются одними из самых надежных в литературе по активному обмену у рыб. Анализ параметров линии регрессии (рис. 1) соотношения

$$\lg(Q'_{\text{плав}} \cdot L) = \lg(\alpha V^n) \quad (10)$$

дает для коэффициента регрессии (показателя степени n при V) значение $1,932 \pm 0,06$; n имеет высокий уровень значимости ($p < 0,001$). Отличие найденного коэффициента регрессии от 2 не существенно ($p > 0,05$).

Кроме данных для лосося на рис. 1 представлены данные для пикиши, ушастого окуня и тиляпии.

Характер зависимости расхода энергии от скорости плавания у этих рыб близок к зависимости, полученной для лосося. Таким образом, проведенный анализ экспериментальных данных показывает, что формула для вычисления активного обмена у рыб имеет простой вид:

$$Q'_{\text{плав}} = \frac{\alpha V^2}{L}. \quad (11)$$

Величина общих энергозатрат движущейся рыбы выражается также простой формулой [195]

$$Q'_{\text{общ}} = Q'_{\text{станд}} + \frac{\alpha V^2}{L}. \quad (12)$$

Значения видоспецифического коэффициента α были вычислены нами исходя из формулы (11) для двух десятков исследованных видов по собственным данным и по данным других авторов (табл. 1).

Крайние значения этих коэффициентов различаются впятеро, но это не есть следствие различий в одной только энергоёмкости плавания разных видов. Сильно различается также форма сравниваемых рыб, и в этом случае, например, короткотелый карась получает мнимое преимущество перед удлинённым осетром. Кроме того, не исключены и ошибки при получении данных, особенно там, где это связано с оценкой скоростей плавания рыб внутри туннельных респирометров. Здесь получаемые данные часто бывают искажены, по образному выражению Н. В. Кокшайского [74], «ленью или коварством объекта». Действительно, в гидродинамических установках рыбы стремятся плыть не в струе, а где-нибудь в более тихом участке. Донные рыбы иногда прикрепляются ко дну установки [139, 196]. Некоторые рыбы избегают равномерных режимов движения и плавают рывками, что, естественно, изменяет среднюю квадратическую скорость плавания, из которой следует исходить при расчете величины трат на плавание.

При практической инструментальной оценке энергетических трат при умеренных интенсивностях мышечной работы цифры максимальных интенсивностей аэробного обмена при плавании рыб получены Д. Р. Бреттом для лосося — до 3,5 ккал/кг в час [221], В. А. Матюхиным [94] для омуля и хариуса — 2—2,5, Г. Е. Шульманом и др. [173] для ставриды — 3,3, К. Д. Алексеевой [6] для барабули — 5, ставриды — 6,5 и кефали — до 8, нами [193] для тилапии — до 5 ккал/кг в 1 ч.

Траты рыб в покое обычно ограничиваются величинами 0,2—1 ккал/кг в час. Большая часть энергии, генерируемой при максимальном уровне аэробного обмена при движении, т. е. 2—7 ккал/кг в час, является результатом мышечной работы. Такие интенсивности работы могут поддерживаться рыбами длительное время при постоянном режиме.

Относительная величина трат на плавание, т. е. соотношение активного и стандартного обменов, исходя из формулы [12], есть функция многих переменных. Удобнее всего рассматривать этот вопрос на примере рыб одного вида в диапазонах размеров,

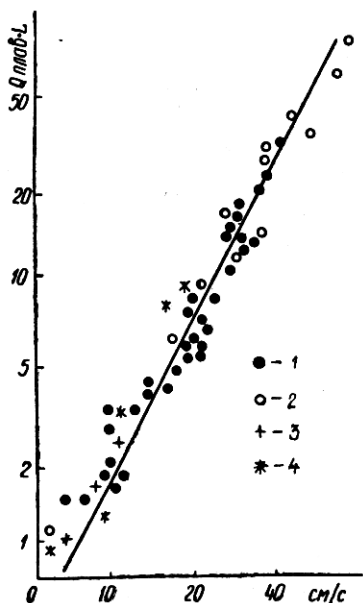


Рис. 1. Зависимость между энергизатратами на движение (Q' плав $\cdot L$) и скоростью плавания (см/с):

1 — лосось; 2 — пикша; 3 — тилапия; 4 — ушастый окунь.

Таблица 1. Величина коэффициента α для расчета трат на плавание, кал/кг в 1 ч

Вид	Источник	α	Вид	Источник	α
Бычок-песочник	[17]	3,15	Смарида	[25]	7,00
Бычок-сирман	[17]	3,50	Ласкирь	[25]	7,35
Карась	[40]	3,50	Нерка	[31]	8,00
Бычок-кругляк	[17]	4,90	Пикша	[41]	11,60
Ставрида	[22]	4,90	Карп	[23]	12,20
Кефаль	[1]	4,90	Форель	[43]	12,20
Тяляпия нильская	[33]	4,90	Осетр	[26]	13,00
Омуль	[18]	4,90	Барабуля	[26]	14,40
Бычок-мартовик	[17]	5,60	Тяляпия мозамбик- ская	[26]	16,00
Ставрида	[26]	6,30	Ушастый окунь	[33]	17,00
Карась	[28]	6,65			

Таблица 2. Величины критических и относительных скоростей и скоростного коэффициента для разноразмерных лососей

Масса, г	Длина, см	Критическая скорость $V_{крит}$, см/с	Относительная скорость L , см/с	Скоростной коэффициент V_x
15°C				
3,4	7,7	51,5	6,7	18,5
8,5	10,0	59,8	5,9	18,7
55,2	18,8	77,4	4,1	18,0
746,0	41,8	125,0	3,0	19,3
1 432,0	53,9	143,0	2,65	19,4
20°C				
1,1	5,6	39,7	7,1	16,8
5,6	8,8	55,0	6,3	18,5
7,7	9,8	62,5	6,4	18,2
1 385,0	53,0	127,0	2,4	17,4
1 611,0	56,5	134,0	2,4	18,7
1 962,0	61,4	128,0	2,1	16,3

где соблюдается геометрическое подобие формы тела. Это позволяет в качестве соизмеримых характеристических скоростей использовать так называемый скоростной коэффициент $V_x = \frac{V}{\sqrt{L}}$.

В табл. 2, составленной по данным, полученным при исследовании лосося [221], [224], приведены величины «критических» скоростей и соответствующие им относительные скорости плавания и скоростные коэффициенты.

Величины скоростных коэффициентов разных рыб очень сходны и практически не меняются в зависимости от длины

(в отличие от абсолютных скоростей и скоростей, выраженных в длинах тела).

Значения V_x при 15°C несколько выше, чем для 20°C . При данной температуре величина V_x для критической скорости разноразмерных рыб есть величина постоянная, что может быть записано как

$$V_{\text{крит}} = \text{const} \cdot \sqrt{L}. \quad (13)$$

Подставляя это выражение в формулу (11), получаем

$$Q'_{\text{плав}} = \frac{\alpha V^2}{L} = \frac{\alpha (\text{const} \cdot \sqrt{L})^2}{L}. \quad (14)$$

Следовательно, при критической скорости величина удельных энергозатрат на активное плавание является постоянной. Действительно, рассматривая экспериментальные данные [220], можно видеть, что величины удельных активных энергозатрат у лососей массой от 3,5 до 1500 г при критической скорости очень сходны и составляют 2,35—2,9 ккал/кг в 1 ч.

Отношение активного обмена к стандартному, показывающее, во сколько раз активные энергозатраты при наибольшей крейсерской скорости превышают интенсивность стандартного обмена, может быть выражено формулой

$$\frac{Q'_{\text{плав}}}{Q'_{\text{станд}}} = \frac{\text{const}}{aM^{-0,2}} = bM^{0,2}, \quad (15)$$

где b — коэффициент пропорциональности, а интенсивность стандартного обмена взята по общему уравнению для рыб [5]. Общие энергозатраты рыб при активном плавании складываются из трат на активное плавание и энергозатрат в состоянии относительного покоя. Поэтому величина относительных энергозатрат

$$\frac{Q'_{\text{общ}}}{Q'_{\text{станд}}} = 1 + \frac{Q'_{\text{плав}}}{Q'_{\text{станд}}} = 1 + bM^{0,2}. \quad (16)$$

На рис. 2 дана кривая относительных величин активного обмена при критических скоростях, полученная с использованием этой формулы. Вторая кривая построена согласно уравнениям для активного и стандартного обмена у лососей по данным Д. Р. Бретта и Н. Р. Гласса [224]. Для сравнения на график нанесены экспериментальные точки для разноразмерных лососей из работы Д. Р. Бретта [220]. Из графика хорошо видно, что величина относительных энергозатрат увеличивается с возрастанием массы животного. У гипотетического лосося массой 0,1 г уровень общего обмена превышает стандартный в 3—5 раз, тогда как у гипотетического лосося массой 100 кг общий обмен превышает стандартный при активном плавании в 25—27 раз. Что касается рыб очень малого размера (например, личинок

массой 1—10 мг), то применение к ним термина «критическая» скорость находится под сомнением. Личинки большинства рыб неспособны длительное время поддерживать стабильные скорости плавания. Их частотные характеристики и пропульсивная эффективность плавания резко отличаются от этих показателей для рыб большей массы 1—1000 г [194].

Величина крейсерской скорости не остается постоянной при изменении температуры. Энергозатраты лососей длиной 18 см и средней массой 50 г при разных температурах (табл. 3) разные [220].

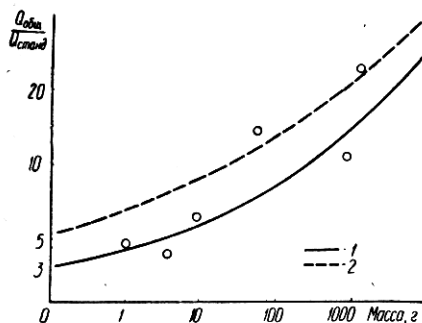


Рис. 2. Относительная величина активного обмена разноразмерных лососей:

1 — по формуле (16); 2 — по формуле Д. Р. Бретта и Н. Р. Гласса [224].

Величины критической скорости увеличиваются с ростом температуры от 5 до 15°С, после чего начинают медленно снижаться. Величины относительных энергозатрат при критической скорости практически постоянны в диапазоне 5—15°С. Это позволяет предполагать, что в пределах ненарушаемого аэробного обмена увеличение максимальных энергозатрат на активное плавание происходит пропорционально величине стандартного

обмена. Подтверждающие такую точку зрения материалы можно найти в работе Ф. Е. Фрая и др. [243]. Величины $Q'_{общ}/Q'_{станд}$ при активном плавании у карася при 5—25°С варьировали от 2,4 до 2. Подобные данные получены для сомика, у которого значения относительных энергозатрат при температурах от 5 до 35°С колебались в пределах 2,25—2,80. Для разноразмерных лососей в режиме крейсерского плавания (скоростной коэффициент 12,5) нами были рассчитаны отношения $Q'_{общ}/Q'_{станд}$ при температурах 5—25°С (рис. 3). Как видно из приведенных кривых, чем выше температура и чем меньше масса рыб, тем в меньшей мере активные движения рыб сказываются на величине общего обмена. Для личинок и мальков рыб массой от 0,1 до 1 г общий обмен при активном движении на субкрейсерских скоростях превышает стандартный в 3—4 раза. У крупных рыб массой 10—100 кг общий обмен может увеличиваться при температурах (5°С) по сравнению со стандартным в 20—30 раз. При температуре 20—25°С общие энергозатраты при таких скоростях превышают стандартные траты в 5—8 раз (см. рис. 3).

Рассмотрение величин энергозатрат у рыб в режиме длительного плавания еще не дает возможности ответить на вопрос о том, каковы они при активном плавании в реальной природной обстановке. Исчерпывающе на этот вопрос пока ответить не-

Таблица 3. Соотношение общего и стандартного обмена у рыб одного размера при разных температурах

Показатель	5°C	10°C	15°C	20°C	24°C
$V_{\text{крит}}$, см/с	59,5	66,5	74,0	70,0	69,0
Скоростной коэффициент	14,0	15,7	17,6	16,5	16,2
$Q'_{\text{общ}}$, ккал/кг в 1 ч	1,96	2,25	3,35	3,04	3,05
$Q'_{\text{станд}}$, ккал/кг в 1 ч	0,14	0,21	0,25	0,42	0,69
$\frac{Q'_{\text{общ}}}{Q'_{\text{станд}}}$	12,9	10,7	12,8	7,2	4,4

Таблица 4. Абсолютная и относительная величины трат на движение

Вид	Экологическая ситуация	Источник	Траты, ккал/кг в 1 ч		Доля трат на движение от общих трат, %
			основные	на Движение	
Лососи	Нерестовая миграция	[94]	0,20	0,02—2,00	10—80
Осетровые	То же	[94]	0,24	0,025—1,00	10—80
Севрюга	»	[164]	—	0,13—0,80	
Угорь	»	[94]	0,20	0,04—0,26	18—60
Карповые	»	[94]	0,25	0,05—1,30	18—85
Сельди	Миграция	[94]	0,25	До 2,40	До 90
Судак	Активная охота	[93]	0,30	0,12	29
Судак	Пассивность	[93]	0,30	0,05	2
Судак	В среднем за сутки	[93]	—	—	12
Форель	Летом в озере	[266]	0,35	До 0,14	До 28
Бычки	Естественная активность	[139]	0,35	0,1—0,15	До 30
Полосатый окунь	Аквариум	[196]	0,40	0,80	33
Тиляпия	»	[193]	0,28—0,40	0,01—0,20	До 10
Ставрида	Активная охота	[192]	0,80	0,13—0,50	До 40
Молодь осетровых	Аквариум	[305]	0,70	0,03—0,60	До 45
Тунец	Длительная миграция	[312]	—	0,50	—
Тунец	Ежесуточная миграция	[193]	—	5,0	—
Атерина	Питающаяся стая	—	—	7,0	—
Хамса	То же	[193]	—	9,0	—
Налим	Средняя суточная активность	[93]	0,20	0,01	<1

возможно, поскольку для этого необходимо проводить круглогодичные наблюдения за движением рыб в естественных условиях. На уровне имеющихся в настоящее время данных можно лишь приблизительно оценить эти затраты. Пользуясь собственными данными о естественной подвижности рыб [93, 96, 139, 164, 193], мы попытались вычислить и, где это возможно, соотнести расчетные величины активного обмена со стандартными тратами (табл. 4). Результаты расчетов показывают, что не очень

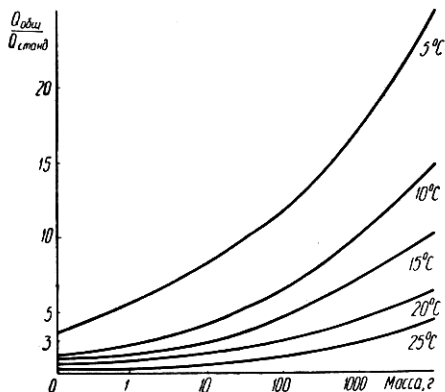


Рис. 3. Относительная величина энергетических затрат лососей при различных температурах (субкритические скорости).

подвижные донно-зарослевые рыбы: налим, щука, бычок, окунь, тилапия, осетровые и даже довольно активные хищники: форель, судак, ставрида — в среднем тратят на движение не более 0,5 ккал/кг в 1 ч. Нерестовые миграции лососей, карповых, сельдей и других быстрых мигрантов сопровождаются более значительными затратами на движение; по-видимому, до 2,5—3 ккал/кг в 1 ч. Судя по расчетам, траты некоторых пелагических рыб (тунцы, хамса, атерина) могут быть еще в 2—3 раза больше.

В относительном выражении через величину основного обмена траты на движение у мигрантов и, по-видимому, пелагических рыб могут быть значительными и превышать траты покоя в несколько раз. Активные траты малоподвижных рыб составляют в среднем доли основного обмена.

Предполагается, что передвижение многих мигрантов происходит при оптимальной величине энергетических затрат, когда величина общего обмена, отнесенная к переносу единицы массы на единицу расстояния, минимальна. Обозначив стоимость переноса массы на единицу расстояния как $Q'_{общ} \cdot t$, где t — время прохождения единицы расстояния, и выразив это время через скорость движения $t = V^{-1}$, из формулы разложения общего обмена на стандартный и активный получаем

$$Q'_{общ} \cdot t = (Q'_{станд} + Q'_{плав}) V^{-1}. \quad (17)$$

Поскольку траты на движение выражаются формулой (12), то это выражение можно представить в виде

$$Q'_{общ} \cdot t = (Q'_{станд} + \alpha V^2 L') V^{-1} = Q'_{станд} \cdot V^{-1} + \alpha V L'. \quad (18)$$

Траты на перенос массы будут минимальными, когда производная этого выражения по скорости будет равна нулю:

$$Q'_{\text{станд}} \cdot V^{-2} + \alpha L^{-1} = 0. \quad (19)$$

В этом случае скорость перемещения будет энергетически оптимальной. Скорости выше и ниже оптимальной будут вызывать большую энергетическую стоимость перемещения. Из выражения (19) получается значение оптимальной скорости

$$V_{\text{опт}} = \sqrt{\frac{Q'_{\text{станд}} \cdot L}{\alpha}}. \quad (20)$$

Оптимальная скорость вычисляется из величины стандартного обмена и константных величин, поэтому общие траты во время движения с оптимальной скоростью можно выразить через величину основного обмена:

$$\begin{aligned} Q'_{\text{общ}} &= Q'_{\text{станд}} + \alpha V_{\text{опт}}^2 \cdot L^{-1} = \\ &= Q'_{\text{станд}} + \alpha \left(\sqrt{\frac{Q'_{\text{станд}} \cdot L}{\alpha}} \right)^2 \cdot L^{-1} = 2Q'_{\text{станд}}. \end{aligned} \quad (21)$$

Оказывается, при энергетически оптимальном плавании, когда траты на перемещение массы минимальны, общий обмен должен превышать стандартные траты вдвое. К такому же выводу пришел, исходя из гидродинамических характеристик плавания рыб, Д. Вейхс [311].

Возникает вопрос: насколько применим принцип оптимальности к реальным биологическим объектам, поведением которых управляет не энергетический баланс, а сложная система «эмоций и мотиваций»? Расчет оптимальных скоростей плавания для мигрантов (табл. 5) и сравнение полученных нами величин с наблюдаемыми в природе [94] показывает, что это цифры одного порядка.

Оценка энергозатрат рыб, плавающих на относительно малых скоростях, а также затрат энергии у рыб при миграциях не исчерпывает всего многообразия двигательных режимов рыб в природе. Многие рыбы, например донные хищники, вообще не способны к длительному активному плаванию и весь стереотип их двигательных реакций состоит в кратких периодах движений с максимальной скоростью, например преследовании добычи, и длительных периодах почти полной неподвижности. В то же время и хорошие пловцы могут кратковременно развивать очень высокие скорости. Поэтому один из интереснейших аспектов оценки энергозатрат — определение их при максимальных иbrookовых скоростях.

Оценка расхода энергии при мышечной работе максимальной интенсивности, рассчитанная путем экстраполяции зависи-

мостей, полученных при умеренных интенсивностях работы, естественно, может быть только приближительной. Тем не менее интересно знать и приближительные величины наибольших трат энергии при мышечной работе рыб, тем более, что энергия в этих случаях вырабатывается в значительной степени за счет малоинерционных процессов АТФ—АДФ и сахар-лактат, количественное исследование которых на организменном уровне затруднительно. Пользуясь данными о максимальных скоростях рыб,

Таблица 5. Энергетически оптимальные и миграционные скорости рыб

Вид	Длина, см	Основной обмен, ккал/кг в 1 ч	Оптимальная скорость, см/с	Наблюдаемые скорости миграций, см/с
Лососи	50	0,18	40	25—75
Осетровые	150	0,25	60	15—100
Угри	100	0,18	40	20—50
Карповые	20	0,25	25	10—50
Сельди	25	0,25	30	До 75

Таблица 6. Энерготраты рыб при наблюдаемых максимальных скоростях в 1 ч

Вид	Длина, см	Скорость, см/с	Энерготрата, ккал/кг
Максимальные траты для рыб по В. В. Шулейкину [165]*	—	—	83
Карп	25	1 975	14
Вьюн	15	150	16
Марлин	500	2 800	250
Атерина	7,5	140	120
Хамса	12	80	25
Ставрида	12	300	250
Форель	30	750	80

В. В. Шулейкиным вычислена «полезная мощность» (20 Вт/кг), нами вычислена общая мощность при КПД 25 %.

мы вычислили максимальные траты на движение для ряда рыб (табл. 6). Из этих расчетов следует, что некоторые рыбы могут делать короткие рывки, требующие энергетических затрат, достигающих 100—250 ккал/кг в 1 ч. Если учесть, что мышцы составляют приблизительно половину массы тела, а при ундуляционном плавании сокращается только одна из мышц антагонистов, то при каждом сокращении на мышцу приходится вчетверо больший расход энергии — до 1000 ккал/кг в 1 ч. По-видимому, при расчете на чистое время сокращения выходы энергии еще выше.

Естественно, такой интенсивный энергетический всплеск, в сотни раз превышающий стандартные траты, не может быть полностью погашен за счет аэробных процессов. Поступление кислорода в организм рыб, по-видимому, не может превышать 1000—2000 мг/кг в 1 ч и обеспечивать энергетические траты более 0,001 кал/кг в 1 с, хотя какой-то запас кислорода имеется в мышцах в виде миоглобина. Поэтому траты работы максимальной интенсивности можно объяснить только анаэробными процессами. На сколько же времени хватит запасов субстратов анаэробного распада для совершения работы высокой интенсивности? Запас АТФ в мускулатуре животных, по данным биохимических анализов, составляет 0,5 г/кг. Это соответствует запасу энергии 2 кал/кг, что может обеспечить работу максимальной интенсивности в течение долей секунды. Значительно больше запас гликогена — до 20 г/кг, что составляет в расчете на анаэробный распад 600 кал/кг. Этот запас может обеспечивать максимальную интенсивность мышечной работы в течение времени, измеряемого в секундах. При аэробном окислении этого количества гликогена хватило бы на выработку 40 ккал и работу в течение получаса.

Все эти расчеты, несмотря на их приблизительность, показывают, что энергетический принцип исследования движения рыб имеет несомненный научный интерес как для исследования областей работы умеренной интенсивности, так и для областей работы высокой интенсивности, методические приемы для работы в которых пока не разработаны.

В заключение следует отметить, что количественная сторона активного обмена рыб исследована удовлетворительно. Сегодня мы можем, исходя из данных о размере рыб, их видовой принадлежности и скорости перемещения, судить о величине энергетических трат. Однако остается много неясных вопросов, связанных с тонкими механизмами мышечного сокращения, нервных процессов, мобилизации и динамики энергетических и пластических субстратов, без исследования которых движение рыб не может быть понято в достаточной полноте.

ОЦЕНКА ГИДРОДИНАМИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК РЫБ ПО ДАННЫМ ЭНЕРГЕТИКИ АКТИВНОГО ПЛАВАНИЯ

В последние годы гидромеханика водных животных стала объектом интенсивных исследований. Причиной этого явились чисто познавательный интерес к локомоции водных обитателей и перспектива использования специфических особенностей способов их движения для создания принципиально новых технических систем. Гидродинамика рыб является лишь составной частью теперь уже солидного раздела наших знаний о гидромеханике плавания и полета животных. В последнее время по этим вопросам в отечественной литературе появились монографии и сводки общего характера [72—74].

Вопросам гидромеханики рыб уделено внимание в книге В. А. Матюхина [96]. Кроме этого, работы по этим вопросам периодически появляются в сборниках «Бионика» и в других журналах. Предметом изучения гидромеханики рыб и других водных животных является анализ всех особенностей распределения сил между жидкой средой и ундулирующим телом плывущего животного, а также выявление механизмов создания движущих и поддерживающих сил.

Величина общего гидродинамического сопротивления активно плывущей рыбы особенно интригует биологов и специалистов других профессий. В определенной мере этот интерес объясняется широким распространением в биологической и популярной литературе предположения, высказанного Д. Греем еще в 1936 г. [252]. Суть этого предположения, получившего впоследствии наименование «парадокса Д. Грея», сводится к тому, что, согласно его расчетам, при плавании дельфин затрачивает приблизительно в 7—10 раз меньше энергии, чем эквивалентное по размерам обтекаемое твердое тело. Для объяснения такого расчетного феномена было сделано смелое предположение об исключительно низком гидродинамическом сопротивлении плывущего дельфина. Поскольку феномен снижения сопротивления связывали с ундуляционным типом плавания, то это представление распространили на рыб и некоторых других гидробионтов.

Если бы у Д. Грея была возможность измерить энергозатраты дельфина в режиме скоростного плавания, то его предпо-

ложение было бы либо подтверждено, либо отвергнуто. Но даже теперь такой эксперимент по чисто техническим причинам еще не осуществлен.

Для измерения энергозатрат при активном плавании рыбы являются очень удобным (если не уникальным по удобству) объектом. За последнее десятилетие было проведено довольно много измерений затрат энергии у активно плывущих рыб разных видов, хотя основная информация получена для одного вида лососей. Эти данные представляют исключительную ценность, позволяя количественно оценить величину сопротивления, встречаемого живой активно плывущей рыбой.

Нестационарность работы движителя рыбы при ундуляционном плавании настолько отличается от функционирования применяемых в технике систем, что иногда высказывались сомнения о применимости подходов классической гидродинамики для описания живых объектов [289]. В то же время взаимодействие поверхностей тела гидробионтов с жидкой средой подчиняется механическим закономерностям, что делает целесообразным использование принципов теории подобия [118]. Следует заметить, что принципиальная задача исследования плавания рыб с точки зрения их энергобаланса, отвлекаясь от механизмов образования тяги, может решаться в рамках любой теории, удовлетворяющей принципам закона сохранения энергии. Уже упомянутый «парадокс Грея» возник в результате простых расчетов, выполненных с применением общих положений классической гидродинамики.

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

Затраты удельной механически полезной мощности (в расчете на единицу массы движущегося тела) определяются формулой

$$N_{\text{полезн}} = \frac{\rho C_x S_{\text{см}} V^3}{2m}, \quad (22)$$

где $N_{\text{полезн}}$ — мощность, эрг/с. г, ρ — плотность воды, г/см³, C_x — коэффициент полного сопротивления в расчете на смоченную поверхность, $S_{\text{см}}$ — характерная площадь (здесь площадь смоченной поверхности), V — скорость, см/с, m — масса тела, г.

Если бы была возможность точно измерить величину $N_{\text{полезн}}$, то есть энергию, идущую непосредственно на создание тяги, то интересующая нас величина коэффициента сопротивления легко могла бы быть вычислена. Существующие методы определения энергозатрат у рыб не позволяют измерить полезную мощность, но дают возможность определить общую величину энергозатрат при движении рыбы. Величина энергозатрат, расходуемых непосредственно на активную мышечную работу ($N_{\text{акт}}$), равна общим энергозатратам при движении ($N_{\text{общ}}$) с вычетом

энергозатрат животного в состоянии относительного покоя ($N_{\text{станд}}$):

$$N_{\text{акт}} = N_{\text{общ}} - N_{\text{станд}}^1. \quad (23)$$

Для того чтобы из величины $N_{\text{акт}}$ получить значение $N_{\text{полезн}}$, необходимо знать, какая часть затраченной энергии идет на создание тяги. Иначе говоря, мы должны знать величину общего коэффициента полезного действия (КПД, $\eta_{\text{общ}}$). Последняя величина определяется как отношение полезной механической мощности к затратам мощности при активном плавании:

$$\eta_{\text{общ}} = \frac{N_{\text{полезн}}}{N_{\text{акт}}}. \quad (24)$$

Заменяя в формуле (22) $N_{\text{полезн}}$ на $N_{\text{акт}}$, получаем

$$N_{\text{акт}} = \frac{\rho C_x S_{\text{см}} V^3}{2\pi \eta_{\text{общ}}}. \quad (25)$$

Выражая в формуле S и m через длину тела L , получаем

$$S_{\text{см}} = kL^2; \quad m = k_1 \rho_1 L^3,$$

где k и k_1 — коэффициенты пропорциональности, ρ_1 — плотность тела рыбы, принимаемая равной плотности воды. Подставляя значения для S и m в формулу (25) и выражая отношение k/k_1 через k_2 , можем записать:

$$N_{\text{акт}} = \frac{k_2 C_x V^3}{2L \eta_{\text{общ}}}, \quad (26)$$

$$C_x = \frac{2N_{\text{акт}} L \eta_{\text{общ}}}{k_2 V^3}. \quad (27)$$

Величину $N_{\text{акт}}$ можно определить экспериментально путем измерения количества кислорода, потребляемого при плавании рыб в туннельном респирометре при заданной скорости. Единственным неизвестным в правой части формулы (27) остается значение $\eta_{\text{общ}}$. Зная его, мы можем легко рассчитать величину C_x активно плывущей рыбы. Поскольку $\eta_{\text{общ}}$ является определяющим параметром, целесообразно рассмотреть основные представления о КПД мышечной работы.

СВЕДЕНИЯ О КПД МЫШЕЧНОЙ РАБОТЫ У ЖИВОТНЫХ

Верхний предел абсолютной величины $\eta_{\text{общ}}$ у живых организмов ограничивается величиной 0,5—0,6, поскольку синтез АТФ в клетке из поступающих с пищей энергосубстратов идет с такой эффективностью [116]. Все процессы использования АТФ не происходят с полным выходом. В процессе передачи энергии от

¹ Точнее, $N_{\text{осн}}$.

АТФ к молекулам сократительных белков, миофибриллам, мышечным волокнам и целой мышце часть энергии теряется. При этом для изолированной мышцы значение общего КПД механической работы при оптимальных нагрузках достигает в максимуме величин 0,3—0,4 [28].

При передаче усилия от мышц непосредственно на движитель также происходит потеря части энергии и для целого организма. Например, для человека, совершающего работу на вело-

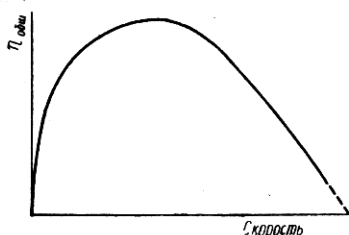


Рис. 4. Схема изменения общего КПД от скорости.

эргометре, величина $\eta_{\text{общ}}$ достигает в максимуме 0,2—0,3 [4, 116, 151]. Значение полученных в эксперименте величин общего КПД зависит от того, какие группы мышц и с какой интенсивностью выполняют работу. Например, у человека при работе мышц туловища и ног КПД достигает 0,2—0,3, а при работе кистью рук общий КПД не превышает 0,15 [110, 151]. У наземных млекопитающих перемещение в пространстве происходит с помощью высокоспециализированных органов движения через систему рычагов, приводимых в движение системой мышц антагонистов. В отличие от этого, для рыб характерен гармонический тип движения, при котором отсутствует холостой (возвратный) пробег движителя. Система передачи энергии мышц движителю, которым служит по существу само тело рыбы, устроена проще и в создании тяги принимает участие почти вся масса мышц животного. Поэтому, в принципе, можно ожидать, что у рыб общий коэффициент полезного действия окажется выше, чем у наземных теплокровных животных.

Коэффициент полезного действия не является постоянной величиной, но изменяется в зависимости от скорости (и соответственно мощности). В пределе величина $\eta_{\text{общ}}$ изменяется от нуля (когда скорость равна нулю), возрастает с увеличением скорости, проходит через максимум при некоторой оптимальной скоростной нагрузке и при дальнейшем ее возрастании уменьшается, стремясь к нулю (рис. 4,5).

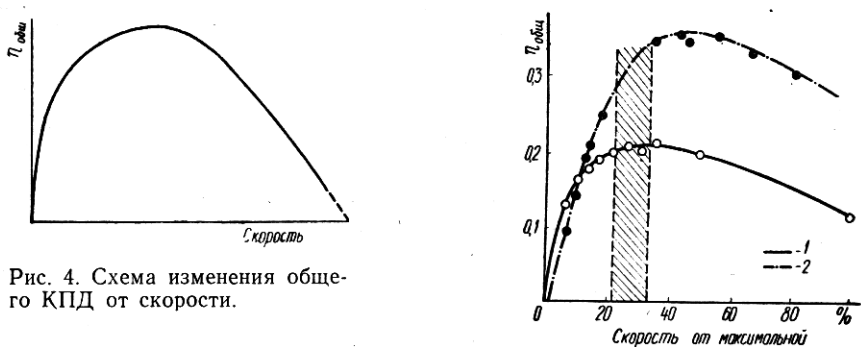


Рис. 5. Зависимость общего КПД от скоростной нагрузки: 1 — изолированная мышца [28]; 2 — человек на велоэргометре [4].

Измерение энергозатрат у рыб проводится в режиме длительного непрерывного плавания. При этом используется понятие о критической скорости плавания (см. главу I). Вполне закономерно поэтому возникает вопрос о том, какому значению общего КПД соответствует такая скоростная нагрузка. Положение точки критических скоростей на кривых КПД можно наметить лишь приблизительно. По данным Д. Р. Бретта [219], максимальные спринтерские скорости в экспериментах с лососем длиной 20 см составляли 220—240 см/с, тогда как критическая скорость плавания рыб этого размера — 70—80 см/с, то есть около 0,3 от максимальной. По данным Д. Бендолла [28], максимальная полезная работа совершается изолированной мышцей при нагрузках 0,3—0,35 от максимальной. На рис. 5 оптимальные значения скоростных нагрузок соответствуют значению общего КПД около 0,2 (выделено штриховкой).

О МОДЕЛИРОВАНИИ АКТИВНОГО ПЛАВАНИЯ

Если бы можно было измерить тяговое усилие активно плывущей рыбы, то, зная скорость, мы легко рассчитали бы $N_{\text{полезн}}$ и соответственно $\eta_{\text{общ}}$ и величину коэффициента сопротивления. Однако прямое определение тягового усилия рыбы пока представляется непреодолимой задачей. Присоединение к активно плывущей рыбе любого реального устройства вызывает вполне обоснованную критику результатов, поскольку такое вмешательство может нарушать ориентировку тела животного и существенно влиять на режим обтекания. При этом создается неестественная ситуация, нехарактерная для невозмущенного свободного плавания. Каковы же подходы, которые используются для оценки общего КПД рыб? Суть их заключается в том, что тело живой активно плывущей рыбы и силы, возникающие при движении ундулирующего тела в жидкости, аппроксимируются некоторой «моделью».

В течение последних лет активно разрабатывалась теория ундуляционного плавания [91, 92, 274, 275]. В этой главе мы не имеем возможности останавливаться на детальном описании этих теорий. Наиболее существенным для нас является тот факт, что на основе гидродинамических построений по элементам кинематики активно плывущих рыб (частоте, амплитуде, длине, скорости локомоторной волны и поступательной скорости рыбы) можно рассчитать величину развиваемой рыбой тяги. Из последней величины легко рассчитать $N_{\text{полезн}}$, коэффициент сопротивления и общий КПД.

Другой подход заключается в том, что в качестве модели активно плывущей рыбы используют жесткие обтекаемые тела вращения или трупы рыб [99, 129, 167, 297]. Сюда же относятся измерения, сделанные на основе наблюдений за движением рыб на участках их инерционного плавания [2]. Вполне понят-

но, что аппроксимирование ундулирующего тела активно плывущей рыбы жесткой моделью или трупом рыбы представляется очень грубым приближением. Намеренно не останавливаясь на критике моделей, постараемся разобраться в том, что дает нам их использование, будь то расчеты на основе теорий активного плавания рыб или непосредственные измерения, сделанные для реальных «моделей». Применение «моделей» дает возможность, используя разного рода допущения, определить величину тягового усилия и соответственно величину $N_{\text{полезн}}$. Дальнейший расчет коэффициента сопротивления становится делом простой арифметики.

В связи с этим создается следующая ситуация. Для определения интересующей нас величины коэффициента сопротивления мы должны знать величину общего КПД. Это можно сделать, если известна величина $N_{\text{полезн}}$. Но если на основе данных «моделей» принять известным значение $N_{\text{полезн}}$, то дальнейший поиск ответа на вопрос о том, каково же сопротивление активно плывущей рыбы, лишается смысла, поскольку это сопротивление уже заранее известно. Как бы привлекательна и правдоподобна не была «модель», ее истинную ценность можно определить только в сравнении с реальным живым объектом, а провести такую проверку мы не имеем возможности. Именно поэтому важнейшая задача биологической гидромеханики — определение величины сопротивления **активно передвигающегося** в сплошной среде организма — остается нерешенной [74]. Вполне логично возникает вопрос о том, какую же реальную ценность представляет использование расчетных или физических «моделей»?

Во-первых, использование «моделей» и сравнение полученных с их помощью результатов с данными биоэнергетики позволяет сделать определенные выводы относительно правдоподобия самих «моделей». Об этом можно судить на основании того, насколько получаемые с использованием моделей величины общего КПД согласуются с общезакономерными представлениями о возможных значениях этого параметра.

Во-вторых, используя такие «модели», мы можем получить хотя бы приближенные представления о том, как изменяется величина общего КПД рыб в зависимости от скорости плавания.

ОЦЕНКА ОБЩЕГО КПД РЫБ ПРИ ПЛАВАНИИ

Оценку общего КПД сделали разные авторы. Р. В. Уэбб [303] провел серию измерений потребления кислорода при активном плавании радужной форели в гидродинамической установке типа тоннельного респирометра Бретта. Одновременно с измерениями энергозатрат проводились кино съемки рыб в двух проекциях, что позволило определить кинематические характеристики

ки их плавания. По данным кинематики (с использованием метода Лайтхилла) были рассчитаны тяговое усилие рыб на разных скоростях и величина $N_{\text{полезн}}$. Сравнение расчетных значений $N_{\text{полезн}}$ с измеренными по потреблению кислорода величинами $N_{\text{акт}}$ у форелей позволило оценить величину общего КПД. С увеличением скорости плавания $\eta_{\text{общ}}$ возрастала, достигая при скорости, близкой к критической, максимальных значений 0,15—0,16. К сожалению, в этих опытах величины потребления кислорода у форели оказались необычно высокими. Поэтому вместо реально измеренных величин $N_{\text{акт}}$ Р. В. Уэббом были приняты приближенные ее значения. В соответствии с этим и полученные значения общего КПД можно рассматривать только как приближенные. В этой же работе была сделана попытка определить сопротивление плывущих рыб методом добавочных сопротивлений. Для этого перед спинным плавником форелей укрепляли небольшие пластинки с заранее известным сопротивлением. Затем на основании данных о кинематике плавания и скоростях движения рыб с дополнительной гидродинамической нагрузкой рассчитывались их общее сопротивление (с вычетом добавочного) и затраты механически полезной мощности. Результаты определения КПД этим методом хорошо совпали с данными расчетов по методу Лайтхилла для контрольной группы рыб без добавочных сопротивлений. Величина общего КПД составила 0,16. При оценке гидродинамического сопротивления живой плывущей рыбы методом добавочных сопротивлений следует учитывать, что на величину добавочного сопротивления влияет форма тела, к которому оно прикреплено. Кроме того, трудно исключить нарушение режима пограничного обтекания и ориентации плывущей в потоке рыбы. Все это требует от животного дополнительных усилий для поддержания положения тела при плавании и может увеличить общий расход энергии, снижая тем самым величину общего КПД.

В другой работе Р. В. Уэбба [304] одновременно замеряли потребление кислорода при плавании лососей длиной около 20 см и измеряли кинематические характеристики плавания этих рыб путем киносъемки. Тяговое усилие и соответственно $N_{\text{полезн}}$ рассчитывали по методу Лайтхилла. Значение общего КПД возрастало с увеличением скорости и при критических скоростях достигало величины 0,22. Л. Ф. Козлов [69], используя данные о величине тягового усилия пелагиды, рассчитанные с помощью теории Г. В. Логвиновича [91], получил значения расчетной полезной мощности ($N_{\text{полезн}}$), развиваемой рыбой при плавании. Эти величины сравнивали со значениями $N_{\text{акт}}$ из экспериментальных данных по респирометрии активного плавания кефали [9]. Значения общего КПД возрастали с увеличением скорости плавания и составляли 0,3—0,5. Эти результаты могут служить для оценки величин общего КПД только в виде первого приближения.

В работе В. А. Матюхина и др. [97] была сделана попытка измерить величину общего КПД у активно плывущего хариуса. Гидродинамическое сопротивление тела рыбы в потоке измерено по величине тягового усилия в момент, когда утомленное животное «зависало» в выпрямленном положении на леске, соединенной с чувствительным тензодатчиком. Величина сопротивления пассивных тел хариусов практически не отличалась от сопротивления жесткой модели тела вращения тех же линейных размеров и относительного удлинения. Измеренное таким образом гидродинамическое сопротивление вытянутого тела рыбы (или жесткой модели) принималось равным сопротивлению живого активно плывущего хариуса. Вообще говоря, получение данных о величинах сопротивления обтекаемых жестких тел и трупов рыб не представляет особых трудностей. Они имеются в специальной литературе [69, 120, 129, 167] и во многих руководствах по гидромеханике. Вполне понятно, что приравнивание сопротивления активно плывущей рыбы сопротивлению ее жесткой модели или пассивного тела рыбы является довольно грубым приближением. Тем не менее эти данные ценны тем, что сопротивление моделей определяли в том же биогиродинамическом стенде, где измеряли потребление кислорода активно плывущим хариусом. Расчеты, сделанные с использованием упомянутых «моделей», показали, что общий КПД возрастает с увеличением скорости, достигая при критической скорости плавания величин 0,37—0,48. При дальнейшем увеличении скорости плавания всего на 10% время движения сократилось с 60 до 20 мин, а значение общего КПД практически не возрастало, образуя уплощенный участок кривой, названной авторами «плато КПД» [99].

Таким образом, определение общего КПД активно плывущих рыб с использованием расчетных или физических «моделей» показывает, что на критических скоростях плавания $\eta_{\text{общ}}$ находится в довольно широком интервале значений от 0,15 до 0,48. Учитывая все сказанное о реальной ценности моделей, с помощью которых получены значения общего КПД, эти величины можно рассматривать только как оценочные. Характерно, что приведенные цифры полностью перекрывают диапазон максимальных значений общего КПД, известный для теплокровных животных.

Каковы же в этих условиях реальные подходы к вычислению коэффициента сопротивления рыб по биоэнергетическим данным? Если значения $N_{\text{акт}}$ могут быть измерены в эксперименте, то для величин общего КПД мы имеем только широкий диапазон значений этого параметра. При этом мы не можем указать точного значения КПД. Единственным способом как-то характеризовать величину коэффициента сопротивления представляется расчет значений C для всего диапазона известных уровней общего КПД.

Приведенные выше максимальные значения общего КПД характеризуют величину $\eta_{\text{общ}}$ только при критических скоростях плавания.

О ЗАВИСИМОСТИ ОБЩЕГО КПД ОТ СКОРОСТИ

Затраты энергии при активном плавании рыб разного размера выражаются формулой

$$N_{\text{акт}} = \frac{\alpha V^2}{L}; \quad (28)$$

подставляя выражение для $N_{\text{акт}}$ из этой формулы в формулу (26), получаем

$$\frac{\alpha V^2}{L} = \frac{k_2 C_x V^3}{2L\eta_{\text{общ}}}, \quad (29)$$

откуда

$$\alpha = \frac{k_2 C_x V}{2\eta_{\text{общ}}}; \quad (30)$$

α является постоянной для данного вида рыб, поэтому может быть принято: $\alpha = \text{const}$.

В ряде работ [38, 121] и в обобщающей работе Г. П. Ионас [55] показано, что у рыб одного вида (в том числе лососевых) в диапазоне размеров от 8 до 50 см существует с точностью 10—20% подобие геометрической формулы тела. Значения коэффициента k_2 (в пределах указанной точности) для разноразмерных лососей весьма сходны, поэтому можно принять $k_2 = \text{const}$. Исходя из этого, выражение (16) может быть записано:

$$\text{const} = \frac{C_x V}{2\eta_{\text{общ}}}. \quad (31)$$

Коэффициент сопротивления C_x является функцией числа Рейнольдса [125]. Число Рейнольдса — безразмерная величина, связывающая скорость, линейные размеры тела и величину кинематической вязкости ($\text{Re} = \frac{VL}{\nu}$):

$$C_x = f(\text{Re}). \quad (32)$$

Сведения, указывающие на вид функции C_x от числа Рейнольдса, могут быть получены из анализа значений мощностей и скоростей плавания разноразмерных рыб одного вида. Уникальный в этом отношении материал содержится в работе Д. Р. Бретта (221), где определены энергозатраты при плавании лосося нерки длиной 7,7—54 см. Пользуясь данными этой работы, мы вычислили величины удельных мощностей ($N_{\text{акт}}$) разноразмерных рыб, величины скоростных коэффициентов, а также ряд других показателей, приводимых в табл. 7.

При плавании на критических скоростях (крайние значения различаются всего на 20%) поразительную близость обнаружи-

вают также значения скоростных коэффициентов (крайние значения различаются всего на 10%). Это позволяет записать формулу связи между L и $V_{\text{крит}}$:

$$V_{\text{крит}} = \text{const} \sqrt{L}. \quad (33)$$

Таким образом, как видно из табл. 7, рыбы разной длины имеют одинаковый скоростной коэффициент, выполняют работу одинаковой длительности, характеризуясь одинаковой скоростной выносливостью, и при этом имеют весьма близкие величины

Таблица 7. Характеристики активного плавания лососей *Oncorhynchus* нерка *W.* разных размеров при критической скорости

Длина L , см	Критическая скорость $V_{\text{крит}}$, см/с	Скоростной коэффициент $n = \frac{V_{\text{крит}}}{\sqrt{L}}$	Удельная мощность $N_{\text{акт}}$, эрг/с. г.	Число Рейнольдса Re
7,70	51,5	18,5	$28,2 \cdot 10^3$	$4,0 \cdot 10^4$
10,3	59,8	18,7	$29,2 \cdot 10^3$	$6,1 \cdot 10^4$
18,8	77,4	18,0	$33,8 \cdot 10^3$	$1,5 \cdot 10^5$
41,8	125,0	19,3	$27,2 \cdot 10^3$	$5,1 \cdot 10^5$
53,9	143,0	19,4	$27,6 \cdot 10^3$	$7,7 \cdot 10^5$

удельных мощностей. Это позволяет предполагать, что величины общего КПД для разноразмерных рыб при $V_{\text{крит}}$ имеют близкие или одинаковые значения. Поэтому при критической скорости плавания можно принять

$$N_{\text{акт}} = \text{const} \text{ и } \eta_{\text{общ}} = \text{const}.$$

Как указывали выше, K_2 может быть принято постоянной величиной. Решая уравнение (27) при этих условиях относительно C_x , получаем

$$C_x \sim L^{-0,5}. \quad (34)$$

Выражая V , равную $V_{\text{крит}}$, в числе Re через длину тела рыбы (L), получаем

$$Re \sim L^{-1,5}. \quad (35)$$

Из выражений [20] и [21] следует:

$$C_x \sim Re^{-0,33}. \quad (36)$$

Для рыб как тел удобнообтекаемой формы при ламинарном режиме обтекания $C_x \sim Re^{-0,5}$, а при турбулентном строении пограничного слоя $C_x \sim Re^{-0,2}$ (27). Полученная зависимость C_x от числа Re может приближенно характеризовать режим обтекания ак-

тивно плывущей рыбы как промежуточный между турбулентным и ламинарным. Это согласуется с данными визуальных наблюдений [3], указывающих на ламинарное строение пограничного слоя на конфузормом и турбулентное на диффузормом участке тела активно плывущих рыб.

Для удобства дальнейшего изложения будем рассматривать движение рыбы одной определенной длины L . Тогда число Re будет пропорционально только скорости движения и выражение (36) можно записать в виде:

$$C_x \sim V^{-0,3} \text{ или } C_x = \gamma V^{-0,3}, \quad (37)$$

где γ — коэффициент пропорциональности. Подставляя (37) в формулу (31), получаем

$$\text{const} = \frac{\gamma V^{-0,3} V}{\eta_{\text{общ}}} \quad (38)$$

Величина $\eta_{\text{общ}}$ изменяется в зависимости от скорости, т. е. является функцией скорости плавания:

$$\eta_{\text{общ}} = f_1(V). \quad (39)$$

Выражение (38) с учетом (39) принимает вид:

$$\text{const} = \frac{\gamma V^{-0,3} V}{f_1(V)}. \quad (40)$$

Равенство (22) удовлетворяется, если величина $\eta_{\text{общ}}$ будет изменяться пропорционально $V^{0,7}$:

$$\eta_{\text{общ}} = \beta V^{0,7}, \quad (41)$$

где β — коэффициент пропорциональности.

Следует пояснить, что в отличие от неживых гидродинамических моделей, которым могут быть приданы практически любые скорости (числа Re), рыбы являются живыми самодвижущимися «моделями», мощность и скорость которых ограничены. В рассмотренном нами диапазоне чисел Рейнольдса от 10^4 до $7,7 \cdot 10^5$ только наибольшая из рыб (54 см) полностью перекрывает этот диапазон, достигая при критической скорости числа Re $7,7 \cdot 10^5$ без нарушения общей для исследованных рыб зависимости между длиной тела, скоростью и затратами мощности. Для рыбы этой длины выражение (40) можно записать в виде:

$$\text{const} = \frac{\gamma Re^{-0,3} V}{\beta Re^{0,7}} \quad (42)$$

Для лосося длиной 42 см это выражение будет справедливо только до числа $Re = 5,2 \cdot 10^5$, для рыбы длиной 10 см — до числа $Re = 6,1 \cdot 10^4$ и т. д. (см. табл. 7). Критерием физиологического

подобия может служить подобие кривых КПД. При вычислении величины C_x по данным биоэнергетики плавания разноразмерных рыб необходимо помнить, что при одном и том же числе Рейнольдса значение $\eta_{\text{общ}}$ у этих рыб будет различным. То есть при расчетах необходимо учитывать не только принцип динамического подобия, но и принцип физиологического подобия живых «моделей».

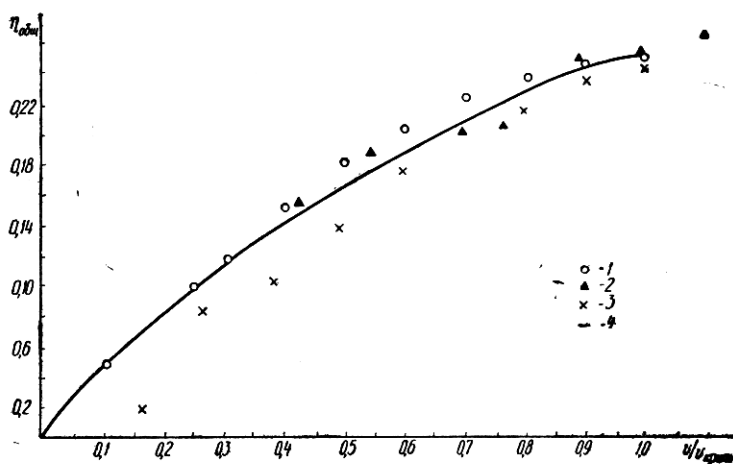


Рис. 6. Зависимость общего КПД ($\eta_{\text{общ}}$) от скорости:

1 — форель [303]; 2 — лосось [305]; 3 — харнус [96]; 4 — расчетная кривая общего КПД для лосося.

Критическая скорость является весьма удобным показателем, позволяющим использовать принцип физиологического подобия при рассмотрении вопроса о зависимости общего КПД от скорости плавания. Если принять величину $V_{\text{крит}}$ за 1, а промежуточные скорости выражать в долях критической, то по формуле (41) можно рассчитать изменения общего КПД при изменении скорости. Вопрос об абсолютном значении $\eta_{\text{общ}}$ нами уже обсуждался. В принципе, мы имеем право выбрать любую величину общего КПД, лежащую внутри диапазона 0,15—0,48. Примем в качестве удобного примера, что при критической скорости величина $\eta_{\text{общ}} = 0,25$. Тогда по формуле

$$\eta_{\text{общ}} = 0,25V^{0,7}, \quad (43)$$

где V — скорость в долях критической, принятой за 1, получим кривую изменений КПД от скорости. На рис. 6 приведена расчетная кривая и для сравнения на том же рисунке представлены значения $\eta_{\text{общ}}$, полученные разными авторами с применением расчетных или физических моделей активно плывущих рыб. Как видно из рисунка, общий ход расчетной кривой КПД хорошо со-

ласуется с имеющимися данными об изменении величины $\eta_{\text{общ}}$ в зависимости от скорости плавания. Понятно, что эта зависимость сохраняется, если принять другое абсолютное значение $\eta_{\text{общ}}$ при критической скорости (например, 0,1 или 0,4). При этом пропорционально изменяется и значение $\eta_{\text{общ}}$ на промежуточных скоростях.

НЕКОТОРЫЕ ЧАСТНЫЕ СЛЕДСТВИЯ ИЗМЕНЕНИЯ КПД ОТ СКОРОСТИ

Полученная закономерность справедлива только для диапазона критических скоростей. Если в качестве иллюстративного примера взять рис. 4, то обсужденная выше зависимость (см. рис. 6) приближенно аппроксимирует ход восходящей части «теоретической» кривой КПД.

Что же будет происходить с величиной КПД при скоростях плавания, превышающих критическую? Очевидно, кривая КПД пройдет через максимум и в какой-то момент не будет зависеть от скорости. При дальнейшем увеличении скорости КПД начнет уменьшаться. Восходящая часть кривой КПД, соответствующая приближенно зоне критических скоростей, аппроксимируется формулой (43), т. е. КПД изменяется пропорционально $V^{0.7}$. В зоне перегиба кривой, т. е. в зоне закритических скоростей КПД практически не зависит от скорости ($\eta_{\text{общ}} = \text{const}$). При очень больших скоростях, значительно превышающих критическую, КПД уменьшается с увеличением скорости. Если для простоты изложения принять, что нисходящая часть кривой аппроксимируется степенной зависимостью, сходной с найденной для зоны критических скоростей (но с обратным знаком), то можно записать $\eta_{\text{общ}} \sim V^{-0.7}$. Тогда, если коэффициент сопротивления изменяется пропорционально $V^{-0.3}$, т. е. режим обтекания остается без значительных изменений, можно приближенно оценить характер изменения зависимости энергозатрат от скорости при разных скоростных режимах. Подставляя приближенные степенные зависимости общего КПД от скорости и зависимость изменения C_x от скорости в формулу (26), можно получить следующие выражения. Для зоны критических скоростей $N_{\text{акт}} \sim V^2$; для зоны перегиба кривой КПД, соответствующей закритическим скоростям, $V_{\text{акт}} \sim V^{2.7}$. При очень высокой скоростной нагрузке, соответствующей скоростям плавания, близким к максимальной, $N_{\text{акт}} \sim V$ в степени равной или больше трех.

Основной вывод из рассмотрения влияния интенсивности нагрузки на величину затрат энергии состоит в том, что при увеличении скоростей свыше критических энергозатраты на активное плавание растут чрезвычайно быстро и квадратическая зависимость $N_{\text{акт}}$ от скорости должна стремиться к кубической. Что касается максимальных скоростей плавания, то при этом скоростном режиме можно ожидать, что энергозатраты будут возра-

стать пропорционально скорости в степени более трех. Вполне понятно, что экспериментально оценить расход энергии в зависимости от скорости при высоких скоростных нагрузках, пользуясь кислородно-респирометрическим методом, довольно трудно. Однако знание характера изменений КПД от скорости позволяет приближенно оценить энергозатраты на скоростях, значительно превышающих критическую.

В одной из работ [9] при определении энергозатрат на активное плавание у кефалей было найдено, что $N_{\text{акт}}$ возрастала пропорционально $V^{1,48-1,8}$. На этом основании сделан вывод о том, что движение рыб происходит с большей экономичностью, чем движение неживых моделей, где расход энергии пропорционален кубу скорости. В действительности такого сравнения делать нельзя, поскольку для рыб берется величина $N_{\text{акт}}$, а для моделей рассматривается величина $N_{\text{полезн}}$. В формулу для определения $N_{\text{акт}}$ (26) входит значение $\eta_{\text{общ}}$, квадратическая зависимость $N_{\text{акт}}$ от скорости получается только в силу того, что в пределах критической скорости коэффициент сопротивления изменяется пропорционально $V^{-0,3}$, а значение $\eta_{\text{общ}}$ возрастает пропорционально $V^{0,7}$. Значение $N_{\text{полезн}}$ для рыб, как и для неживых моделей, пропорционально кубу скорости только в том случае, если коэффициент сопротивления (C_x) не зависит от скорости (числа Re). Такой режим движения тел называется автомодельным. В случае ламинарного обтекания, когда C_x изменяется пропорционально скорости (числу Re) в степени $-0,5$, величина $N_{\text{полезн}}$ пропорциональна $V^{2,5}$, а при турбулентном строении пограничного слоя $N_{\text{полезн}} \sim V^{2,8}$.

РАСЧЕТ КОЭФФИЦИЕНТОВ СОПРОТИВЛЕНИЯ АКТИВНО ПЛЫВУЩИХ РЫБ

Из предыдущих разделов можно сделать определенные выводы о вероятных уровнях максимальных значений общего КПД и об изменениях $\eta_{\text{общ}}$ со скоростью. Используя эти закономерности, можно провести вычисления коэффициента сопротивления активно плывущих рыб по данным респирометрии активного плавания.

Расчеты проводили двумя способами.

Первый — по формуле, согласно выражению (30),

$$C_x = \frac{2\alpha\eta_{\text{общ}}}{k_2 V}. \quad (44)$$

Значения скоростей плавания брали по значениям скоростных коэффициентов из работы Д. Р. Бретта [221]. Для расчета значений C_x на промежуточных скоростях использовали расчетную кривую зависимости общего КПД от скорости (см. рис. 6). Расчеты проводили для трех вероятных уровней общего КПД, предполагая, что при критической скорости плавания значение $\eta_{\text{общ}}$

может достигать максимальной величины 0,10, 0,25 или 0,40. Значение коэффициента α в системе СГС равно 96. В качестве характерной площади для расчета C_x использовали величину смоченной поверхности. Имеющиеся в литературе данные о связи поверхности тела с длиной для лосося и форели [50, 51] позволяют определять смоченную поверхность ($S_{см}$) по формуле

$$S_{см} = 0,4L^2. \quad (45)$$

Масса тела рыбы определяется (для плотности, близкой к 1) формулой

$$m = k_1 L^3. \quad (46)$$

Значение k_1 , которое можно рассчитать по данным работы Д. Р. Бретта [221], составляет от 0,0073 у лосося длиной 7,7 см до 0,01 у лососей длиной более 30 см. Для форели такой длины значение k_1 также равно 0,01. Среднее значение величины k_2 согласно формулам (25) и (26) составляет (в соответствии со средним значением k_1 , равным 0,087) — 43.

По второму способу расчет проводили по формуле

$$C_x = \frac{2N_{акт} L \eta_{общ}}{k_2 V^3}. \quad (47)$$

При этом использовали значения величин $N_{акт}$, взятых непосредственно из экспериментальных работ Д. Р. Бретта [219, 221]. Из этих же работ брали величины скоростей плавания. Значение общего КПД для промежуточных скоростей брали с кривой на рис. 6. Вычисления, как и в первом способе, проводили для трех вероятных уровней КПД, составляющих при $V_{крит}$ 0,1, 0,25 и 0,40.

РЕЗУЛЬТАТЫ РАСЧЕТОВ КОЭФФИЦИЕНТА СОПРОТИВЛЕНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ ДАННЫХ

На рис. 7 представлены результаты расчетов C_x по формулам (44) и (47). Из графика, на котором значения коэффициента сопротивления даны в функции числа Рейнольдса, хорошо видно, что расчетные значения C_x , полученные с использованием квадратической зависимости $N_{акт}$ от скорости плавания (формула (44)), хорошо согласуются со значениями C_x , вычисленными по формуле (47), в которой значения $N_{акт}$ взяты непосредственно из работы Д. Р. Бретта [219, 221]. С увеличением значения общего КПД от 0,1 до 0,4 возрастает значение расчетного C_x . Это вполне понятно, потому что чем большей величиной КПД мы задаемся, тем большую долю $N_{акт}$ выделяем на создание тяги, т. е. для преодоления гидродинамического сопротивления. При значении общего КПД, равном 0,25, минимальная величина C_x (при числе $Re = 7,7 \cdot 10^5$) составляет 0,006—0,007. Это примерно в 1,5 раза превышает C_x для гладких пластин в турбулентном ре-

жиме обтекания. Если принять, что величина общего КПД в максимуме равна 0,1, то минимальные значения коэффициентов сопротивления опускаются ниже C_x турбулентного обтекания гладких пластин, но не достигают значений C_x для чисто ламинарного обтекания пластин, оставаясь в зоне переходного режима обтекания.

В ранее опубликованной работе [67] величины коэффициента сопротивления были вычислены этим же методом, но в рас-

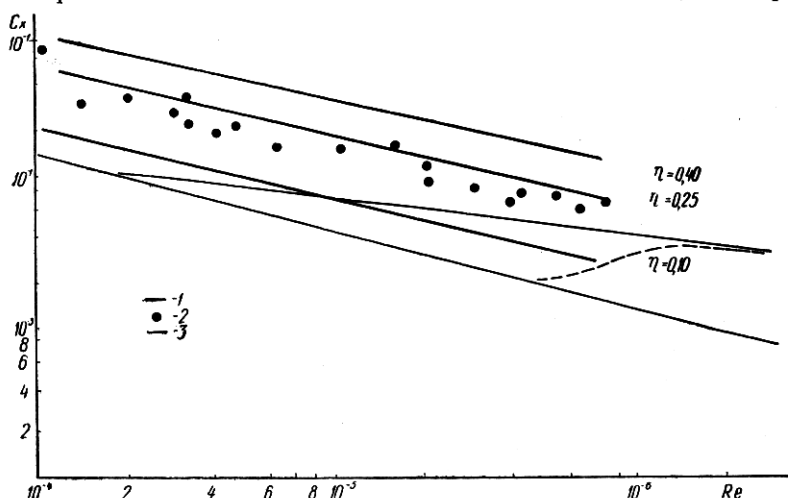


Рис. 7. Коэффициенты сопротивления активно плывущих лососей в функции числа Рейнольдса:

1 — расчетная кривая для трех значений $\eta_{\text{общ}}$; 2 — экспериментальные данные для лосося [219, 220], $\eta_{\text{общ}} = 0,25$; 3 — кривые для гладких пластин в турбулентном (верхняя линия) и ламинарном (нижняя линия) режиме обтекания. Пунктиром показана переходная зона.

чете не на смоченную поверхность, а на миделевое сечение тела рыбы. В качестве сравнения брали значения коэффициентов сопротивления для хорошо обтекаемых объемных моделей также в расчете на миделевое сечение. Значения C_x для рыб при таком расчете оказались завышенными в 1,5—1,8 раза. Это объясняется тем, что латерально уплощенное тело рыбы имеет меньшую площадь миделевого сечения по отношению к общей поверхности тела, чем эквивалентное по удлинению обтекаемое тело вращения.

На рис. 8 приведены величины коэффициентов сопротивления (в расчете на смоченную поверхность) для жестких моделей, трупов рыб и дельфина. Здесь хорошо видно, что значения C_x для тел мертвых рыб (щуки, хариуса и лосося) в 1,5—3 раза превышают C_x для гладких пластин в турбулентном режиме обтекания. Более низкие значения C_x найдены в опытах по буксировке трупа дельфина-азовки, где наименьшая величина C_x ,

равная 0,003, получена при значении числа Re около 10^6 . С увеличением числа Re C_x этой модели вновь возрастает и приближается к значениям C_x для турбулентного режима обтекания пластин. При рассмотрении данных о гидродинамическом сопротивлении трупов рыб следует помнить, что не всегда такие измерения дают сравнимые результаты. Положение тела рыбы при буксировке может подвергаться случайным изменениям,

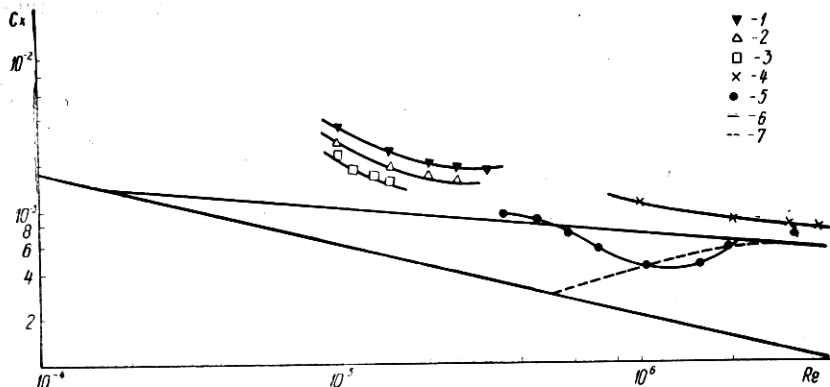


Рис. 8. Коэффициенты сопротивления трупов рыб и жестких обтекаемых моделей:

1 — модель обтекаемого тела вращения, эквивалентного телу хариуса [96]; 2 — хариус [96]; 3 — труп щуки [129]; 4 — труп лосося [297]; 5 — труп дельфина [69]; 6 — кривые для гладких пластин в турбулентном (верхняя линия) и ламинарном (нижняя линия) режиме обтекания; 7 — переходная зона.

а это существенно сказывается на результатах. При попытках измерения сопротивления мягких тел свежееубитых рыб как модели, казалось бы, более близкой к изгибающемуся при плавании телу рыбы, сталкиваются со значительным возрастанием коэффициента сопротивления [218]. Суть этого явления, названного «эффектом флага», состоит в том, что при обтекании пассивного тела рыбы оно совершает изгибные колебания за счет энергии набегающего потока, что, естественно, приводит к увеличению коэффициента сопротивления [120, 256]. Понятно поэтому стремление исследователей работать на жестких трупах рыб с отрезанными плавниками или обтекаемых моделях тел вращения, сопротивление которых меньше, а получаемые результаты гораздо стабильнее. Логика поиска моделей сравнения с неизбежностью приводит к тому, что в качестве «тела отсчета» необходимо пользоваться моделями с наиболее низкими значениями коэффициентов сопротивления.

Поэтому на всех приведенных здесь графиках даны значения C_x гладких пластин при ламинарном и турбулентном строении пограничного слоя. Эти кривые построены на основании очень большого экспериментального материала и приводятся практически во всех руководствах и монографиях по гидромеха-

нике [125, 162]. При движении гладких пластин ламинарный пограничный слой может сохраняться до значения числа Re $4 \cdot 10^5$, после чего он постепенно турбулизуется и значение коэффициента сопротивления возрастает. На графиках зона перехода ламинарного пограничного слоя в турбулентный показана пунктиром. Внутри зоны режим обтекания пластин может быть переходным между ламинарным и турбулентным.

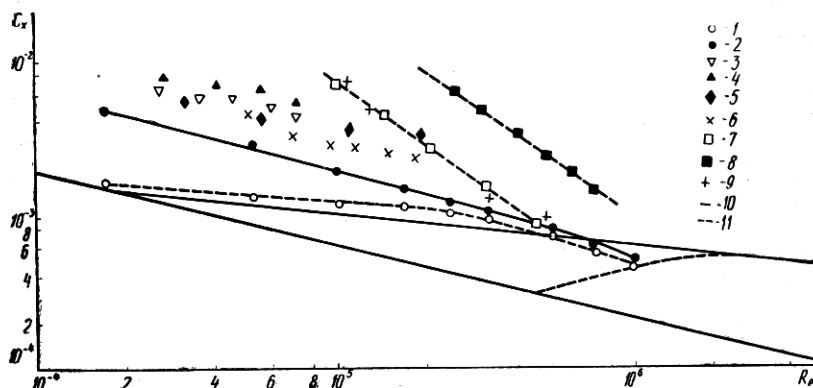


Рис. 9. Коэффициенты сопротивления активно плывущих рыб по данным кинематики и энергетики активного плавания:

1 — лосось, кинематика [305]; 2 — лосось, биоэнергетика (здесь и далее $\eta_{обш} = 0,25$ [305]; 3 — ушастый окунь, биоэнергетика [220]; 4 — тилапия, биоэнергетика (собств. данные); 5 — пикша, биоэнергетика [301]; 6 — форель, биоэнергетика [303]; 7 — кефаль, кинематика [129]; 8 — лугфарь, кинематика [129]; 9 — форель, кинематика [129]. Остальные обозначения, как на рис. 7.

Во время подготовки этой главы вышла в свет фундаментальная работа П. В. Уэбба [305] «Гидродинамика и энергетика передвижения рыбы». На основании всех имеющихся данных (частью ранее не опубликованных) о кинематике активного плавания лососевых (радужной форели и нерки) автором были рассчитаны осредненные показатели частоты, амплитуды и длины локомоторной волны. По этим материалам, пользуясь методом М. Д. Лайтхилла, Р. В. Уэбб рассчитал значения тягового усилия и затем C_x активно плывущих лососей. Результаты вычислений представлены на рис. 9. Отсюда можно заключить, что значение C_x для лососей, рассчитанные по методу М. Д. Лайтхилла в диапазоне чисел Re от 10^4 до $5 \cdot 10^5$, практически совпадают со значениями C_x для гладких пластин в турбулентном режиме обтекания. При числе Рейнольдса $7-9 \cdot 10^6$ величина C_x снижается до уровня C_x , характерного для пластин в переходном режиме обтекания. Наименьшее из рассчитанных значений C_x , равное 0,0033 (при числе Re $9,9 \cdot 10^6$), в 1,3 раза меньше C_x для турбулентного обтекания пластин, но еще в 2,3 раза больше C_x для пластин при ламинарном строении пограничного слоя.

Соответствующие расчеты по кинематике плавания радужной форели на основе Лайтхилловой модели были произведены

Р. В. Уэббом [303]. Значения C_x для форели оказались значительно выше полученных для лосося и превышали C_x пластин в турбулентном режиме обтекания в 2,5—3 раза (см. рис. 9).

Кроме теории М. Д. Лайтхилла для расчета коэффициентов сопротивления плывущих рыб использовалась и теория Г. В. Логвиновича [91, 92]. На основании анализа кинематики плавания рыб В. Е. Пятецкий и др. [131] выполнили расчеты C_x активно плывущих кефали, форели, луфаря и пелаמידы. Данные расчетов представлены на рис. 9. Как видно из графика, при наибольших исследованных скоростях (числах Рейнольдса) величины C_x этих рыб приближаются к значениям C_x для пластин в турбулентном режиме обтекания. Бросается в глаза резкое падение значений C_x при уменьшении скорости движения (числа Re). Если по модели М. Д. Лайтхилла значения C_x изменяются пропорционально $Re^{-0,3}$, то для C_x , рассчитанных методом Г. В. Логвиновича, эта зависимость приближенно описывается следующими выражениями: $C_x \sim Re^{-1,6}$ для форели и кефали, $C_x \sim Re^{-1,4}$ для луфаря. Столь сильная зависимость коэффициента сопротивления от числа Рейнольдса (скорости) резко отличается от закономерностей изменения этого показателя для обтекаемых тел. Экстраполяция кривых в сторону меньших скоростей (чисел Re) приводит к получению очень высоких коэффициентов сопротивления и ставит целый ряд вопросов о закономерностях обтекания активно плывущей рыбы. Таким образом, рассмотрение результатов вычислений C_x по кинематическим характеристикам активно плывущих рыб, сделанных с применением двух рассмотренных методов, заставляет пока отдать предпочтение расчетной модели Лайтхилла.

Поскольку известны рассчитанные по модели Лайтхилла величины тягового усилия, то известны и значения $N_{\text{полезн}}$. Величины $N_{\text{акт}}$ брались из обобщенных данных экспериментов с лососем из работы Д. Р. Бретта и Н. Р. Гласса [224]. Сравнение значений $N_{\text{полезн}}$ и $N_{\text{акт}}$ позволило получить значения общего КПД при критических скоростях лососей длиной от 5 до 50 см. Расчеты показали, что для рыб длиной от 25 до 60 см значения общего КПД при критической скорости лежат в пределах от 0,24 до 0,26. При длине меньше 25 см значения общего КПД снижались с уменьшением размеров рыб. Например, для лососей длиной 5 см расчетная величина общего КПД при критической скорости составила всего 0,08. Этот на первый взгляд необычный результат можно отнести за счет особенностей расчетной модели Лайтхилла, разработанной для относительно высоких скоростей (чисел Рейнольдса).

В связи с этим обстоятельством П. В. Уэбб принял величину $\eta_{\text{общ}}$ при критической скорости одинаковой и равной 0,25 для лососей всех размеров от 5 до 60 см. На основе этого допущения по формуле, аналогичной (47), им были рассчитаны величины C_x активно плывущих лососей, исходя из обобщенных дан-

ных Д. Р. Бретта [223] по биоэнергетике плавания нерки разных размеров. Результаты этих расчетов приведены на рис. 9.

Из краткого разбора сущности моделей активного плавания, приведенного выше, вполне понятно, что путем такого «обратного расчета» через величину общего КПД можно получить только те значения C_x , которые заложены в модели Лайтхилла. Как это видно из рис. 9, значения C_x , рассчитанные по данным биоэнергетики, совпадают со значениями C_x модели при относительно больших числах Рейнольдса (от $3 \cdot 10^5$ до 10^6). Однако при относительных малых числах Re (10^4 — $3 \cdot 10^5$) кривые C_x , полученные двумя методами, расходятся. Это расхождение связано с уже упомянутыми особенностями модели Лайтхилла, согласно которой у рыб длиной меньше 25 см (т. е. при относительно малых числах Re) величина общего КПД уменьшается. Для расчетов с использованием биоэнергетических данных для рыб всех размеров брали одинаковый общий КПД. Если сравнить величины C_x лососей по биоэнергетическим расчетам Р. В. Уэбба (см. рис. 9) и по нашим расчетам (см. рис. 7), видно, что при одинаковом значении общего КПД (0,25) кривые C_x удовлетворительно совпадают до чисел Рейнольдса около $5 \cdot 10^5$. При более высоких значениях чисел Re вычисленные П. В. Уэббом значения C_x примерно в 1,7—2 раза ниже полученных нами. Эти различия объясняются следующим обстоятельством. В наших расчетах мы использовали данные по биоэнергетике лососей из работ Д. Р. Бретта [219, 221]. В более поздней работе [224] для того же экспериментального материала были введены поправки к значениям измеренных скоростей на уменьшение свободного сечения туннельного респирометра за счет тела плывущей в нем рыбы. Эта поправка была несущественной для относительно небольших рыб, но для лососей 40—50 см она составила 1,2—1,3. Поскольку в формуле (52) скорость стоит в третьей степени, даже такие относительно небольшие поправки приводят к значительному уменьшению расчетного коэффициента сопротивления. Этот пример лишний раз показывает, насколько сильно влияет точность измерения скоростей на величину получаемых результатов. Если внести поправки на скорость в наши расчеты, то минимальные значения C_x (при $\eta_{\text{общ}} = 0,25$) получаются равными 0,0035—0,0032, т. е. практически совпадают с данными Р. В. Уэбба (см. рис. 9).

Что касается других рыб, то с использованием данных по биоэнергетике плавания были рассчитаны величины C_x для пикши [301], ушастого окуня [225] и тиляпии [195]. Расчеты делались в предположении, что величина $\eta_{\text{общ}}$ этих видов при критических скоростях составляет 0,25. Для всех рыб было принято среднее значение $k_2 = 40$. На рис. 9, где представлены величины C_x для этих рыб в расчете на смоченную поверхность, видно, что величины C_x для пикши, окуня и тиляпии в 2—3 раза превышают C_x пластин в турбулентном режиме обтекания. Эти рыбы явля-

ются худшими пловцами, чем лососи, и, конечно, должны иметь более высокие коэффициенты сопротивления. Принимая во внимание сделанные при расчетах допущения, можно говорить лишь о тенденции к увеличению C_x этих рыб по сравнению с лососем. Вполне понятно, что наибольший интерес вызывают самые низкие из полученных величин C_x , поскольку именно здесь можно ждать указаний на проявление каких-то механизмов снижения сопротивления при активном плавании рыб. Остановимся подробнее на обсуждении именно этих минимальных величин C_x .

Из монографии Л. И. Седова [138], где приводятся экспериментальные значения для C_x гладких пластин, следует, например, что при числе $Re\ 5 \cdot 10^5$ коэффициент сопротивления пластин по данным П. Вашингтона (цит. по Л. И. Седову (138)) составляет 0,003, а по данным Л. Кемпфа (цит. по Л. И. Седову (138)) при $Re=10^6$ величина C_x равна 0,0028. Можно указать на данные, полученные Л. Ф. Козловым [70] при буксировке трупа дельфина, где величина C_x при $Re=10^6$ составила 0,003. Таким образом, наиболее низкие из полученных значений C_x для активно плывущих рыб лежат несколько выше C_x , полученных в эксперименте для объемных тел или пластин в переходном режиме обтекания. Имеется и еще одно важное обстоятельство. Дело в том, что при кислородно-респирометрическом измерении расхода энергии при плавании учитывается только энергия, продуцируемая за счет аэробных процессов. Хотя при движении рыб в зоне субкритических скоростей накопления кислородного долга не происходит, существует некоторая постоянная кислородная задолженность. Как показал Д. Р. Бретт [223] в специальных опытах по учету полного потребления энергии в режиме длительного многодневного плавания на скоростях около половины критической, значения $N_{акт}$, полученные по данным кислородной респирометрии, должны быть увеличены примерно на 20%, поскольку при таких измерениях не полностью учитывается вклад анаэробных источников мышечной энергии. При плавании на скорости, близкой к критической, доля анаэробных процессов, по-видимому, может быть еще выше. В связи с этим респирометрические определения энергозатрат при плавании можно рассматривать как некоторый минимальный уровень расхода энергии, который мы измеряем по поглощению кислорода. Вопрос о точном количественном учете анаэробных процессов при активном плавании рыб достаточно сложен. В его решение существенный вклад могут внести исследования потенциалов действия красных и белых мышц при разных скоростных режимах. Пока, за неимением других данных, воспользуемся поправками, предложенными Д. Р. Бреттом [223], хотя они относятся к значительно более мягкому скоростному режиму, чем плавание на критической скорости. При увеличении энергозатрат в 1,2 раза наименьшая величина C_x для лосося (0,0032) становит-

ся равной 0,0039, что всего на 10% ниже величины коэффициента сопротивления пластин в турбулентном режиме обтекания.

Таким образом, даже самые низкие из полученных значений C_x активно плывущих лососей вполне соизмеримы по величине с коэффициентами сопротивления жестких обтекаемых моделей или пластин при турбулентном обтекании. Основная же масса расчетных значений C_x для лососей и ряда рыб (пикша, форель, окунь, тилапия) существенно превышает величины коэффициента сопротивления для объемных тел оптимальной обтекаемости и гладких пластин.

ИТОГИ ОБСУЖДЕНИЯ РАСЧЕТОВ КОЭФФИЦИЕНТА СОПРОТИВЛЕНИЯ ПЛЫВУЩИХ РЫБ

Единственной величиной (помимо скорости), реально поддающейся измерению, является величина $N_{\text{акт}}$, получаемая из кислородно-респирометрических измерений.

Для точного вычисления значений C_x по этим данным необходимо знание величины общего КПД. Точного значения этой величины мы не знаем. Рассмотрение моделей активного плавания не дает необходимой точности и определенности для выбора истинных значений КПД. Поэтому наши представления о гидродинамических характеристиках рыб при активном плавании могут быть только оценочными. В этих условиях можно оперировать лишь более или менее вероятными допущениями, исходящими из имеющихся представлений о величинах общего КПД.

1. При условии, что механическая полезная энергия в оптimumе составляет 25% энергии, расходуемой на мышечную работу при движении (то есть при $\eta_{\text{общ}}=0,25$), минимальные из полученных коэффициентов сопротивления рыб соизмеримы со значениями C_x гладких пластин в турбулентном или переходном режиме обтекания, а также с величинами C_x для некоторых жестких обтекаемых моделей. При этих условиях нельзя исключить возможности того, что при ундуляционном плавании рыб как тел объемных имеются какие-то механизмы, позволяющие им несколько снижать величину гидродинамического сопротивления. Однако масштаб действия таких предполагаемых механизмов весьма ограничен.

2. Если предположить, что при ундуляционном плавании рыб возникают какие-то возможности для того, чтобы снижать величину коэффициента сопротивления хотя бы до уровня полностью ламинарного обтекания гладких пластин, т. е. в 2,5—3 раза, мы должны будем принять, что оптимальные значения общего КПД при плавании рыб не превышают 8—10% ($\eta_{\text{общ}}=0,08-0,10$).

3. Если допустить, что активно плывущие рыбы путем использования каких-то неизвестных нам способов могут снижать величину сопротивления до парадоксально низких величин, на-

пример в 5—10 раз, то в таком случае общая эффективность их механической работы не превышает 3—5% ($\eta_{\text{общ}}=0,03—0,05$).

4. Существует и другая точка зрения [96], согласно которой рыбам, в отличие от теплокровных, свойственна очень высокая энергетическая эффективность плавания. Иными словами, величина их общего КПД в 1,5—2 раза выше оптимальных значений $\eta_{\text{общ}}$, полученных для наземных животных и человека. В частности, для байкальского хариуса предлагается величина общего КПД, равная 0,37—0,48 при критической скорости плавания. Ясно, что при таких значениях $\eta_{\text{общ}}$ величины коэффициентов сопротивления будут в 1,5—2 раза превышать значение C_x гладких пластин в турбулентном режиме обтекания и в 4—6 раз C_x пластин при ламинарном строении пограничного слоя.

Оценка гидродинамических характеристик (коэффициентов сопротивления) рыбы по данным энергетики активного плавания приводит к следующей ситуации.

Если принять гипотезу о возможности значительного снижения сопротивления у активно плывущих рыб, то следует признать, что эффективность их механической работы значительно ниже, чем у теплокровных. Если же принять, что эффективность механической работы рыб при плавании значительно выше, чем у наземных животных, то это вынуждает принимать высокие значения коэффициентов сопротивления и исключает гипотезу о снижении гидродинамического сопротивления при ундуляционном плавании.

Уместно напомнить, что все гипотезы снижения гидродинамического сопротивления у водных животных имеют под собой энергетическую основу, предполагая (явно или неявно), что общий расход энергии при плавании весьма низок.

Если исходить из принципа энергетической оптимальности, то представляется маловероятным, чтобы эволюционный отбор шел по линии приобретения механизмов снижения сопротивления при одновременном снижении общей эффективности механической работы. Никакой энергетической выгоды водные животные из такой ситуации извлечь не могут. Анализ энергетики плавания в силу своей специфики не может вскрыть мгновенных изменений силы сопротивления при изгибных колебаниях тела плывущей рыбы, но отражает сопротивление некой «статистически средней» формы ундулирующего самодвижущегося тела, а также сопротивление плавников, жаберного аппарата и чешуйного покрова. Анализ энергетики исключительно ценен как независимый путь оценки гидродинамических качеств активно плывущих рыб. Имеющиеся к настоящему времени данные по энергетике активного плавания дают возможность для оценочной характеристики сопротивления, которое испытывает тело активно плывущей рыбы. Тем не менее полученные результаты заставляют очень осторожно относиться к встречаемым еще в

литературе априорным утверждениям о весьма низком гидродинамическом сопротивлении рыб.

Рассмотрение гидродинамических характеристик активно плывущих рыб как по данным кинематики плавания, так и по данным энергетики активного движения ограничивается пока числом Рейнольдса около 10^6 . Для того чтобы выяснить, что скрывается за этим пределом, необходимы эксперименты с более крупными и быстроходными рыбами. Это потребует создания более мощных экспериментальных установок. Исключительно большой интерес и вместе с тем сложность представляет получение данных по энергетике плавания таких скоростных пловцов, как макрели и тунцы с ярко выраженным scombroидным типом плавания и высокой специализацией двигательного аппарата.

УРОВНИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА У ВЗРОСЛЫХ РЫБ

Величина энергетического обмена — важнейший физиологический показатель, характеризующий интенсивность основных функций и общую жизнеспособность животных. Наиболее подробно у рыб изучен так называемый стандартный обмен, представляющий собой те энергетические затраты, которые практически измеряются при реально достижимой в опыте неподвижности животного, иначе говоря, при минимальном уровне мышечной активности. Стандартный обмен отличается большой неравномерностью и в экспериментальных условиях подвержен значительным колебаниям [32, 128].

Большой эмпирический материал, полученный при изучении стандартного обмена у рыб, позволил сделать ряд принципиальных обобщений и получить количественные показатели в отношении не только отдельных систематических групп, но и всего класса рыб в целом [32, 33, 46, 49, 50]. В частности, было показано, что скорость энергетического обмена у рыб, как и у всех других животных, находится в строгой количественной зависимости от их массы*. Установлено также, что величина стандартного обмена зависит от подвижности рыб и может отличаться в ту и другую сторону у отдельных видов в 2—3 раза [20, 22, 33]. В меньшей степени изучены энергетические траты, идущие на основной и активный обмен.

Основной обмен, или обмен покоя, представляет собой затраты энергии на поддержание жизнедеятельности организма при полном отсутствии движения. Это работа внутренних органов, сердечно-сосудистой и выделительной системы, органов пищеварения и т. д. Знание основного обмена у рыб разной подвижности необходимо для более точной оценки путей энергетических превращений в организме, и в частности для определения истинной величины активного обмена.

Активный обмен — это энергия, расходуемая животным не-

* Данная зависимость выражается уравнением $Q = aW^k$, где Q — количество потребленного кислорода в единицу времени (обычно в мл/ч), W — масса животного, г, a и k — коэффициенты [32, 255].

посредственно на работу мышц, движение [49]. Такое определение активного обмена отличается от принятого канадской школой исследователей [204, 219, 242, 262], которые под активным обменом понимают всю энергию, затрачиваемую организмом при активной мышечной работе, то есть общий обмен.

Разницу между общим (или активным, по терминологии канадцев) обменом и основным Ф. Е. Фрай называет размахом активности, то есть то, что В. С. Ивлев определяет как активный обмен. В настоящей работе мы будем придерживаться терминологии советской школы.

Изучение активного обмена помогает решать многие вопросы биоэнергетики рыб. В свою очередь особенности плавания рыб разных форм и размеров представляют значительный интерес для разработки общих вопросов энергетики активного обмена водных животных. Энергозатраты животного, находящегося в движении, складываются из затрат энергии на основной обмен (Q_b) и энергии, расходуемой непосредственно на движение (Q_v). Следовательно, уровень энергетического обмена у рыб при плавании, или активный обмен, можно рассчитать, измерив энергозатраты на общий обмен (Q_w) и основной обмен (Q_b) по формуле $Q_v = Q_w - Q_b$ [9, 49].

В многочисленной литературе, посвященной энергетическому обмену рыб, вопросы основного и активного обмена занимают не так уж много места. Анализ методов и приборов, предназначенных для измерения основного и частичного активного обмена, можно встретить в работах Г. Г. Винберга [32] и Н. С. Строганова [145]. В последнее время вышли две работы, где обсуждаются основные вопросы энергетики активного обмена. Так, в монографии В. А. Матюхина [96] рассматриваются основы биологической гидромеханики, методы изучения биоэнергетических характеристик движения рыб и коэффициенты полезного действия. Заслуживает внимания монография П. В. Кокшайского [74], в которой дается критический анализ механики плавания животных, рассматриваются эффективность локомоторных систем, энергетика плавания и обсуждаются бионические аспекты гидродинамики.

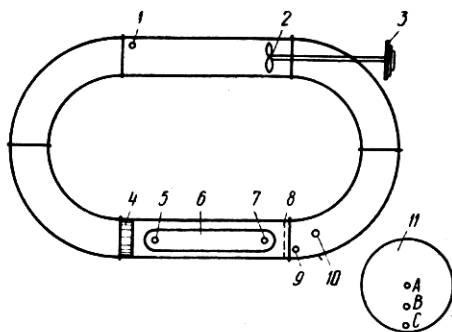


Рис. 10. Схема гидродинамической трубы:

1 — штуцер для спуска воды; 2 — вал с винтом; 3 — тройной шкив; 4 — стабилизирующая решетка; 5 — кран для выпуска воздуха; 6 — герметическая крышка; 7 — съемная трубка Пито-Прандтля; 8 — ограничительная решетка; 9 — штуцер для взятия пробы воды; 10 — кран для наполнения трубы водой; 11 — рабочая камера в разрезе. A, B, C — точки измерения скорости потока.

В настоящей главе приводятся результаты исследований уровня активного обмена у рыб разной естественной подвижности, устанавливается зависимость обмена при движении от скорости плавания, размеров и формы тела рыб, дается сравнительная оценка энерготрат на стандартный, общий, активный и основной обмен у быстроходных рыб.

Исследования проведены в лабораторных условиях на базе ИнБЮМ АН УССР, в экспедиции на нис «Академик Ковалевский», нис «Михаил Ломоносов» и в Карадагском отделении ИнБЮМ в течение 1969—1975 гг. Объектом исследований послужили 15 видов рыб, обитающих в Черном, Средиземном морях и в Атлантическом океане и различающихся по естественной подвижности.

Подвижные рыбы — хорошие пловцы

1. Ставрида средиземноморская — *Trachurus mediterraneus* (S.).
2. Ставрида черноморская — *Tr. mediterraneus ponticus* A.
3. Сериола — *Seriola dumerilii* R.
4. Скумбрия — *Scomber scombrus* L.
5. Кефаль — *Mugil auratus* R.

Рыбы умеренной активности

6. Черноморский окунь, или смарида, — *Spicara smaridis* (L.).
7. Морской карась, или ласкирь, — *Diplodus annularis* (L.).
8. Темный горбыль — *Sciaenops ocellatus* L.
9. Мерланг — *Odonotogadus merlangus euxinus* N.
10. Морской карась — *Diplodus sargus* (L.).
11. Спинорог — *Balister capricornis* D.
12. Прилипала — *Echeneis naucrates* L.

Донные — малоактивные рыбы

13. Султанка — *Mullus barbatus ponticus* E.
14. Черноморский ерш, или скорпена, — *Scorpaena porcus* L.
15. Морской петух — сем. *Triglidae*.

Определение затрат энергии на основной обмен не представляет особых трудностей при использовании методики наркотизации (21). При добавлении в воду 2—3 г/л наркотических веществ (уретан или хлоралгидрит) скорость потребления кислорода у подвижных рыб снижалась до уровня основного обмена за счет отсутствия спонтанных движений.

Измерения основного обмена проведены методом замкнутых сосудов, стандартного обмена — методом проточной воды (32). Исследования активного обмена проведены в гидродинамической трубе, построенной в отделе физиологии ИнБЮМ. Это прибор типа трубы, предложенный Л. А. Ковалевской (68), где движение потока воды создается с помощью гребного винта, действующего от двигателя постоянного тока. Объем всей трубы

47,5 л, рабочая камера с иллюминатором и крышкой из органического стекла имеет диаметр 16 и длину 48 см (рис. 10).

Измерения обмена проводили после предварительного выдерживания рыб в рабочей камере прибора в условиях проточной воды. Опыты ставили на одиночных рыбах. Определяли потребление кислорода при дозированных нагрузках от 10 до 30 мин и при ступенчатом увеличении скорости движения в пределах 40—120 см/с. Содержание растворенного в воде кислорода определяли так же, как и в опытах по основному обмену, т. е. по методу Винклера. 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 величины основного обмена, полученного этими двумя способами, представляет определенный методический интерес и, кроме того, подтверждает достоверность экспериментальных данных.

Величины потребления кислорода выражали в мл $O_2 \cdot ч^{-1}$ экз.⁻¹. Все данные по основному и стандартному обмену приведены к 20°С и обработаны статистически по уравнению $Q = aW^h$. Коэффициенты уравнений и другие символы вычислены методом наименьших квадратов.

ЗАТРАТЫ ЭНЕРГИИ НА ОСНОВНОЙ И СТАНДАРТНЫЙ ОБМЕН

Эти исследования, проведенные на четырех видах черноморских рыб различной естественной подвижности (кефаль, смарида, султанка и скорпена), показали, что все виды имеют разный уровень основного и стандартного обмена.

У скорпены, которая характеризуется слабой активностью, полученные результаты выявили низкий уровень обмена: наркотизированные рыбы показали практически одинаковую интенсивность обмена по сравнению с контрольными экземплярами. Это обстоятельство позволило объединить обе группы данных и вычислить коэффициенты, характеризующие уровень основного обмена у скорпены (табл. 8). Высокая величина коэффициента k , равная 0,85, свидетельствует о несколько ослабленной зависимости интенсивности обмена от веса тела и отличается от среднего значения k (0,79), полученного для ряда морских рыб [32]. Наблюдаемые различия могут быть связаны с ограниченной подвижностью этих рыб, ведущих донный образ жизни.

Султанка — не очень подвижная рыба, но активнее скорпены. Соответственно этому уровень ее основного и стандартного обмена оказался в два раза выше, чем у скорпены, что видно из сравнения коэффициента a (см. табл. 8).

Наиболее высокий уровень обмена обнаружен у кефали: величина коэффициента $a = 0,231$. Низкое значение коэффициента k ,

равное 0,72, указывает на повышенную зависимость обмена от веса тела. Такая же величина k оказалась характерной и для смариды. Количество поглощенного кислорода на единицу веса у этих рыб снижается с увеличением массы тела быстрее, чем, например, у скорпены. У подвижных рыб обмен находится в большей зависимости от размеров тела. Вероятно, это связано с адаптивно более экономным расходом энергии у быстроплавающих рыб [22]. С этой точки зрения интересен тот факт, что малоподвижные донные рыбы редко вырастают до таких разме-

Таблица 8. Параметры уравнений зависимости основного и стандартного обмена от массы тела у некоторых рыб Черного моря

Вид	n	S_y	S_x	r	S_a	a	$k \pm S_k$
<i>Стандартный обмен</i>							
Кефаль	17	0,38	0,52	0,964	0,101	0,572	$0,73 \pm 0,047$
Смариды	16	0,24	0,32	0,982	0,044	0,386	$0,73 \pm 0,035$
Султанка	16	0,28	0,34	0,962	0,077	0,247	$0,79 \pm 0,056$
Скорпена	15	0,29	0,32	0,951	0,090	0,084	$0,86 \pm 0,072$
<i>Основной обмен</i>							
Кефаль	15	0,40	0,55	0,998	0,022	0,231	$0,72 \pm 0,010$
Смариды	16	0,27	0,35	0,944	0,087	0,212	$0,71 \pm 0,062$
Султанка	15	0,26	0,33	0,992	0,033	0,185	$0,77 \pm 0,025$
Скорпена	15	0,27	0,31	0,974	0,044	0,091	$0,85 \pm 0,037$
Скорпена	30	0,28	0,31	0,962	0,076	0,088	$0,85 \pm 0,044$

Обозначения: здесь и в табл. 9 n — число рыб в опытах; $y = \lg Q$; Q — обмен, мл O_2 /экз. в 1 ч.; $x = \lg W$; W — масса одной рыбы, г; r — коэффициент корреляции; a — коэффициент, $a = Q$ при $W = 1$; $Q = aW^k$; S — стандартное отклонение.

Таблица 9. Параметры уравнений зависимости стандартного обмена от массы тела у некоторых рыб Атлантического океана

Вид	n	t°	S_y	S_x	r	S_a	a	$a (25^\circ)$	$a (20^\circ)$	$k \pm S_k$
Спинорог	9	27,7	0,68	0,76	0,986	0,060	2,299	1,963	1,289	$0,64 \pm 0,056$
Морской петух	4	21,2	0,28	0,42	0,868	0,086	0,359	0,596	0,322	$0,78 \pm 0,034$
Прилипа-ла	6	24,8	0,32	0,40	0,842	0,082	0,365	0,374	0,246	$0,94 \pm 0,044$
Морской карась	14	22,9	0,46	0,62	0,962	0,052	0,234	0,268	0,177	$0,76 \pm 0,022$
Объединенное уравнение	33	20,0	0,44	0,50	0,983	0,071	—	—	0,321	$0,87 \pm 0,038$

ров, как пелагические. В противном случае у них был бы слишком большой расход энергии, превышающий их возможности для обеспечения нормальной жизнедеятельности.

На основании полученных результатов можно сделать вывод, что уровень основного обмена различается у рыб разных систематических групп и подвижности, но, вероятно, не более чем в 1,5—2 раза (скорпена здесь во внимание не принимается). Очевидно, у быстроплавающих рыб, имеющих большую мышечную массу и соответственно этому более мощную систему дыхания и кровообращения, затраты энергии на работу внутренних органов, т. е. на основной обмен, должны быть выше.

С другой стороны, более резкое снижение интенсивности обмена с возрастанием размеров тела (о чем свидетельствует низкое значение коэффициента k) позволяет быстроплавающим рыбам экономнее расходовать энергию на основной обмен.

По мнению В. В. Шулейкина [166], при определенном значении скорости движения рыбы (крейсерская скорость) на единицу пути расходуется минимальное количество окисляемого органического вещества. Иначе говоря, коэффициент полезного действия выше у рыб, способных развивать большие скорости, т. е. обладающих высоким уровнем обмена.

Во время экспедиции в 24-м рейсе нис «Михаил Ломоносов» были проведены измерения стандартного обмена у четырех видов рыб Атлантического океана (морской карась, спинорог, морской петух и прилипала). Результаты опытов и их статистическая обработка представлены в табл. 9. Так, у спинорога, даже при пересчете на 20°, уровень стандартного обмена оказался очень высоким. Эта величина в 4—5 раз превышает средний уровень обмена для всех морских рыб, который выражается уравнением $Q=0,3 W^{0,8}$ [32]. Низкая величина коэффициента $k=0,64$ указывает на сильно выраженную зависимость обмена от массы тела. Таким образом, спинорог, живущий в открытых просторах океана, является довольно подвижной рыбой, и этим можно объяснить ее высокий уровень обмена и резкое уменьшение интенсивности обмена с увеличением размеров.

У других рыб уровень обмена находится в пределах средних значений. Зависимость обмена от массы выражена слабее и особенно низка у прилипалы ($k=0,94$), что в противоположность спинорогу можно объяснить ее пассивным образом жизни, при котором увеличение интенсивности обмена не имеет особого значения. Приведенные данные хорошо согласуются с результатами и выводами, полученными на рыбах Черного моря [22].

Общее уравнение стандартного обмена, рассчитанное для четырех видов рыб Атлантики при 20° С ($Q=0,321 W^{0,87}$) почти полностью совпадает с аналогичным уравнением для черноморских рыб ($Q=0,322 W^{0,78}$). Коэффициенты a в обоих уравнениях одинаковы, однако зависимость обмена от массы у черноморских рыб выражена сильнее, чем у тропических.

ЗАВИСИМОСТЬ ОБЩЕГО И АКТИВНОГО ОБМЕНА ОТ РАЗМЕРОВ И СКОРОСТИ ДВИЖЕНИЯ

Сравнение энерготрат при плавании рыб разных размеров и форм тела представляет известные трудности. Рыбы одинакового веса и разной длины при равной абсолютной скорости будут иметь разную относительную скорость. При одинаковой относительной скорости более короткотелая рыба будет тратить энергии меньше. Сравнивая их скорость в длинах тела и на единицу массы, мы не получим различий, что не совсем верно.

В другом случае, при сравнении рыб одной длины, но разной массы, они будут иметь одинаковую абсолютную и относительную скорости и энерготраты будут, естественно, выше у рыбы большей массы. При сравнении расхода энергии на единицу массы более крупная рыба будет обладать меньшими энерготратами, что также не совсем правильно.

Как следует из этих примеров, рассуждая подобным образом, можно прийти к неверным выводам. Кроме того, рыбы разных форм и размеров имеют различный коэффициент сопротивления, что сложным образом влияет на величину активного обмена.

В результате приходим к выводу, что для сопоставления энергетических трат при движении различных рыб нужно сравнивать или одноразмерных рыб (и по длине, и по массе) при разных скоростях, или разноразмерных (но по одному критерию — массе или длине) при одинаковых скоростях. Иными словами, из трех основных переменных, влияющих на величину обмена (масса, длина и скорость), изменяться должен только один какой-то фактор. В таком случае не имеет значения способ расчета энерготрат: на массу всего организма или единицу массы, — равно как и сравнение абсолютной или относительной скорости.

Эксперименты по установлению количественной зависимости энергетического обмена от упомянутых факторов поставлены на кефали, морском карасе и горбыле.

На рис. 11 изображена зависимость общего обмена от массы тела у исследованных рыб при скорости движения 60 см/с и средней температуре 22°С. Такая скорость выбрана потому, что в этом случае все подопытные рыбы показали наиболее равномерное движение и самые устойчивые результаты в потреблении кислорода. Как видно из рисунка, экспериментальные точки располагаются по прямой и могут быть описаны уравнением $Q = aW^h$, которое применяют для расчета стандартного и основного обмена. Рассчитанное методом наименьших квадратов, это уравнение для кефали имеет вид $Q = 0,764W^{0,85}$, что в 3 раза превышает уровень ее основного обмена.

Уравнение зависимости общего обмена от массы тела у горбыля при той же скорости движения следующее: $Q = 0,614W^{0,80}$.

Таким образом, горбыль при одинаковой с кефалью скоростью движения тратит энергии в 1,2 раза меньше. Различие это исчезает при сравнении энерготрат на чисто активный обмен, что объясняется большей величиной основного обмена у подвижных быстроплавающих рыб. Энергетический обмен у морского карася находится примерно на том же уровне, что у горбыля при одинаковой с ним скорости плавания (60 см/с). Энерготраты кефали трех размерных групп при разной скорости движения приведены в табл. 10 и на рис. 12. Данные свидетельствуют о том, что зависимость общего энергетического обмена у кефали от скорости движения возрастает с увеличением скорости и имеет параболический характер. Графическая экстраполяция величины общего обмена до нулевой скорости и математический расчет по уравнению табл. 8 дают цифры, близкие к величинам основного обмена на наркотизированных рыбах.

Величины потребления кислорода у этой группы рыб при скорости 50 и 60 см/с находятся на одном

уровне. Вероятно, что для кефали массой 30 г такая скорость является оптимальной, или крейсерской, и составляет 4 длины тела. Уровень общего обмена при движении с этой скоростью в 5 раз превышает основной обмен, в то время как энерготраты на активный обмен больше основного в 4 раза.

Зависимость активного обмена от скорости движения (т. е. общий обмен минус основной обмен) носит несколько иной характер. Затраты энергии с увеличением скорости возрастают более резко. На рис. 13 изображена эта зависимость у кефали средней массой 30 г. Прямая на графике построена по уравнению $Q = mV^n$, где Q — количество потребленного кислорода, мл/ч на 1 экз., V — скорость движения, см/с, m и n — коэффициенты [6, 49, 219, 243]. В численном выражении оно имеет вид: $Q = 0,05V^{1,91}$.

Из уравнения следует, что затраты энергии у кефали при скорости 40—80 см/с примерно пропорциональны квадрату скорости. У рыб менее быстроходных и с более высоким телом, как горбыль и карась, энерготраты при активном плавании пропорциональны числу, большему, чем квадрат скорости. Можно предположить, что при дальнейшем увеличении скорости движения

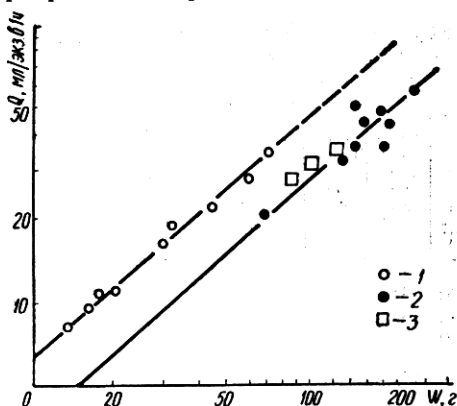


Рис. 11. Зависимость энергетического обмена при движении у кефали (1), ласкиря (2), горбыля (3). Шкалы логарифмические. Скорость движения рыб 60 см/с.

до предельных для данного вида величин затрачиваемая энергия становится пропорциональной кубу скорости и тем выше, чем хуже гидродинамическая характеристика формы тела животного.

Степенной показатель скорости движения — коэффициент n — для кефали равен $1,91 \pm 0,02$ и отличается от данных К. Д. Алексеевой [9], полученных на кефали сходных размеров ($n=1,40$), но близок к коэффициенту, приведенному этим же

Таблица 10. Затраты энергии у кефали (в мл O_2 /экз. в 1 ч) при различной скорости движения

Средняя масса, г	Средняя длина, см	Температура воды, °C	Потребление O_2 при общем обмене рыб с различной скоростью движения, см/с					Потребление O_2 при основном обмене	Потребление O_2 при активном обмене у рыб с различной скоростью движения, см/с				
			40	50	60	70	80		40	50	60	70	80
30	16	15	9,2	13,5	14,3	22,7	27,1	2,7	6,5	10,8	11,6	20,0	24,4
50	18	20	—	16,6	20,8	25,7	—	3,9	—	12,7	16,9	21,8	—
100	22	20	—	29,2	36,2	41,5	—	6,4	—	22,8	29,8	35,1	—

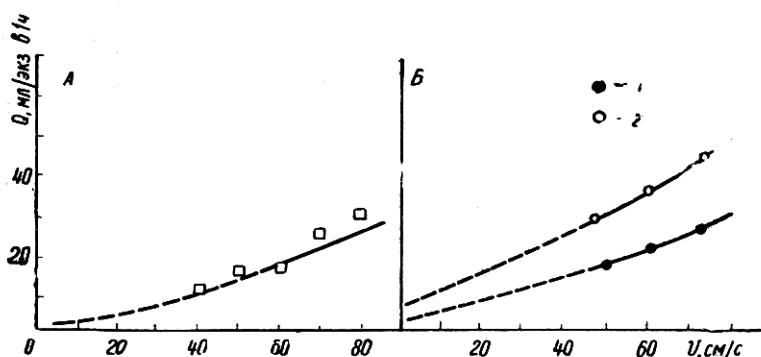


Рис. 12. Зависимость общего обмена от скорости движения у кефали разных размерных групп:

А — 30 г; Б: 1 — 50 г; 2 — 100 г.

автором в другой работе [6] для кефали более крупных размеров ($n=1,87$). Указанный автор считает, что такое различие свидетельствует о более резком возрастании расхода энергии у крупных рыб по сравнению с мелкими при увеличении скорости плавания.

Как было показано, расход энергии при движении подчиняется такой же зависимости от массы тела, как и при покое, т. е. снижается на единицу массы с увеличением размеров тела. Следовательно, интенсивность активного обмена не может быть вы-

ше у крупных рыб по сравнению с мелкими. Поэтому более правильно было бы считать, что это различие объясняется не размерами животного, а диапазоном исследуемых скоростей.

ЗАТРАТЫ ЭНЕРГИИ ПРИ ДВИЖЕНИИ У РЫБ РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП

Сравнительная оценка энергетических трат у рыб, обладающих разной экологией, представляет значительный интерес во многих отношениях. Эти рыбы имеют различные гидродинамические характеристики, а также способ передвижения, и, вероятно, это должно отражаться на количестве энергии, затрачиваемой ими при плавании.

Исследования проведены на шести видах рыб различной естественной активности и формы тела Черного (кефаль, смарида, ласкирь) и Средиземного морей (скумбрия, ставрида, сериола) (табл. 11). Так, у ставриды массой 70 г и сериолы — 60 г при увеличении скорости до 100 см/с наблюдается снижение уровня потребления кислорода. Это может быть связано с общей усталостью организма, снижением окислительно-восстановительных процессов и образованием кислородного долга. В связи с этим следует считать, что скорость около 100 см/с является максимальной для рыб данного вида и размера.

Сравнение уровней общего обмена при движении у трех видов рыб средней массой 50 г (рис. 14) показывает, что наибольшие затраты энергии наблюдаются у сериолы, а наименьшие — у ставриды и скумбрии. Однако необходимо учитывать, что при одинаковой массе ставрида имеет большую длину тела, чем сериола, и, следовательно, относительная скорость у нее меньше. Сравнивая относительную скорость и затраты энергии на активный обмен у этих рыб, приходим к выводу, что уровень обменных процессов у них примерно одинаков (рис. 15).

При плавании рыб со скоростями 40—100 см/с числа Рейнольдса находились в пределах от $5 \cdot 10^4$ до $1,5 \cdot 10^5$ Re, что соответствует ламинарному режиму плавания [71, 111] (рис. 16).

Скорость потребления кислорода возрастает с увеличением числа Re и выше у рыб большего размера и с более высоким телом.

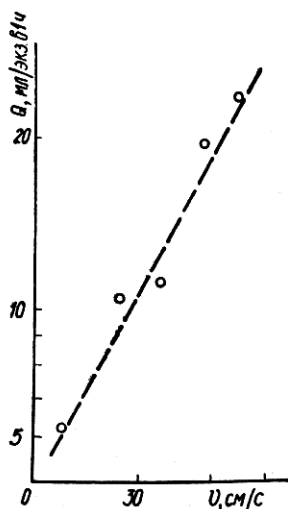


Рис. 13. Зависимость активного обмена от скорости движения у кефали. Шкалы логарифмические.

На рис. 17 показана зависимость интенсивности активного обмена от скорости движения у рыб примерно одинаковой массы. Наибольшие затраты энергии отмечаются у смирды, наименьшие — у сериолы и ставриды. Кефаль занимает промежуточное положение до скорости 50 см/с, а в дальнейшем, с увеличением скорости, затраты энергии у нее становятся выше, чем у двух последних рыб. На графике замечен некоторый изгиб кривой потребления кислорода у ставриды при скорости около

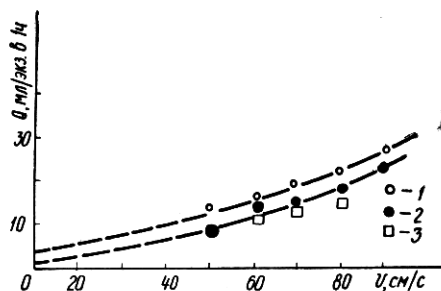


Рис. 14. Потребление кислорода различными видами рыб в зависимости от скорости движения:

1 — сериола; 2 — ставрида; 3 — скумбрия.

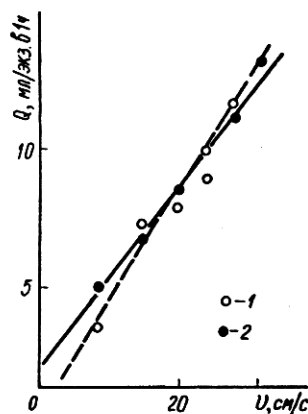


Рис. 15. Зависимость активного обмена от скорости движения у сериолы (1) и ставриды (2) со средней массой 50 г.

Таблица 11. Затраты энергии на движение у некоторых рыб Средиземного моря

Вид	Средняя масса, г	Длина, см	Температура воды, °C	Потребление O ₂ (мл/экз. в 1 ч) при различной скорости движения (см/с)							
				40	50	60	70	80	90	100	110
Ставрида	40	18,5—20,0	25,5	—	—	17,8	21,4	28,0	36,1	—	—
	50	18,0—20,5	25,5	18,1	22,8	24,2	26,0	32,6	—	—	—
	60	18,5—21,0	25,5	18,8	21,1	23,8	27,6	36,4	—	—	—
	70	20,0—22,5	24,0	—	—	24,3	—	35,4	—	45,1	37,4
	80	20,5—23,0	25,5	—	25,1	28,0	35,4	38,9	—	—	—
Скумбрия	30	16,0—17,0	27,5	17,3	19,5	22,2	—	—	—	—	—
	40	17,5—19,0	27,5	24,4	—	—	—	—	—	—	—
	50	18,0—19,5	22,5	—	22,7	24,6	25,7	—	—	—	—
Сериола	50	15,0—16,5	26,2	22,3	24,9	27,8	30,9	34,2	41,2	—	—
	60	16,5—17,5	26,2	—	—	—	35,6	48,0	54,6	49,9	49,9

60 см/с. То же наблюдается и у кефали при числах Re в пределах $9 \cdot 10^4$ — $1,3 \cdot 10^5$. Все это говорит о том, что такая скорость является оптимальной, или крейсерской, для рыб данного вида и размера.

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

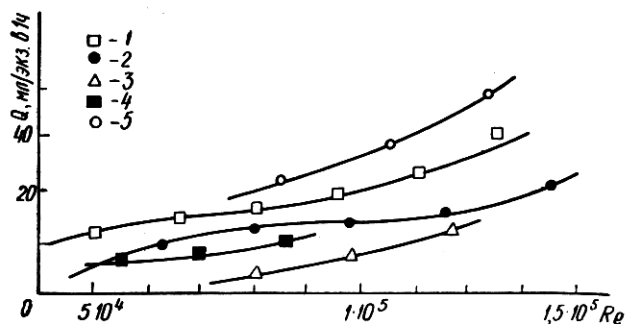


Рис. 16. Зависимость скорости потребления O_2 у различных рыб от числа Рейнольдса:

1 — сериола; 2 — ставрида; 3 — кефаль; 4 — скумбрия; 5 — ласкирь.

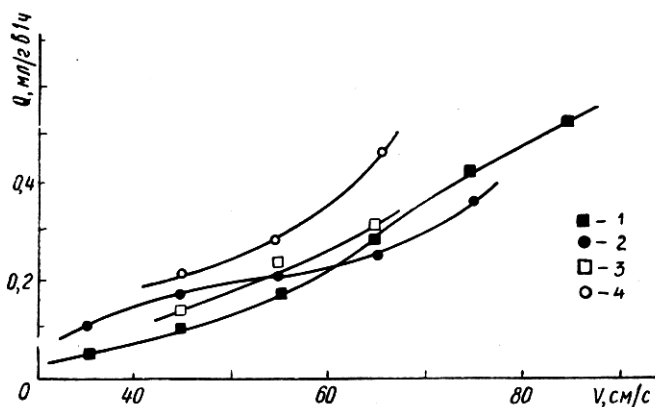


Рис. 17. Интенсивность активного обмена при различной скорости плавания:

1 — сериола; 2 — ставрида; 3 — кефаль; 4 — смарида.

РАСЧЕТ ЭНЕРГИИ, ЗАТРАЧИВАЕМОЙ РЫБАМИ ПРИ ПЛАВАНИИ

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

ми исследователями [6, 24, 49, 219, 243] уравнение зависимости активного (или общего) обмена от скорости движения $Q = mV^n$ и использованное в настоящей работе для сравнения не удовлетворяет поставленным условиям. Оно допустимо только для расчета энергетических трат у рыб одной массы и в малом скоростном диапазоне, объединяющем 3—4 скорости. При меньших или больших скоростях коэффициенты уравнения принимают различную величину, а на всем диапазоне скоростей линия рег-

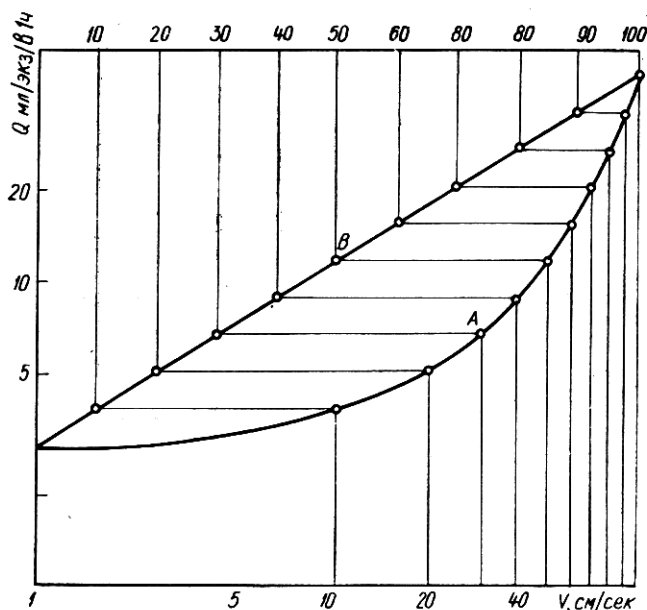


Рис. 18. Зависимость энергетического обмена при движении от скорости:

А — по уравнению $Q = mV^n$; В — по уравнению (48). По оси абсцисс нижней — скорость движения, см/с (шкала логарифмическая); по оси абсцисс верхней — скорость движения, см/с (шкала простая); по оси ординат — потребление кислорода, мл/экз. в 1 ч (шкала логарифмическая).

рессии на двойном логарифмическом графике становится криволинейной и это уравнение становится неприменимым (рис. 18, кривая А).

Если же зависимость 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. 18, линия В), то эта зависимость на всем диапазоне доступных скоростей будет выражена прямой линией. Подобная зависимость описывается уравнением в логарифмической форме:

$$\lg Q_w = \lg q + v \lg b \quad (48)$$

или в простой форме

$$Q_w = qb^v, \quad (49)$$

где Q_w — количество потребленного кислорода, мл/экз. в 1 ч, V — скорость движения, см/с, q — число, выраженное в $\frac{\text{мл} \cdot \text{с}}{\text{см}}$ и показывающее количество потребленного кислорода при отсутствии движения. При $v=0$ величины $b^v=1$ и q выражаются в миллиметрах, так как $Q=q$. Таким образом, величина q представляет собой затраты энергии на основной обмен, b — коэффициент, показывающий, что затраты энергии при движении увеличиваются со скоростью, пропорциональной величине b в 1 см/с.

$$Q_w = q \frac{\text{мл} \cdot \text{с}}{\text{см}} \cdot b^v \frac{\text{см}}{\text{с}} = qb_{\text{мл}}^v. \quad (50)$$

Коэффициенты q и b вычисляются методом решения системы двух уравнений [7]. Их так же можно рассчитать по следующим формулам:

$$\lg b = \frac{\sum (v \lg Q) n - \sum v \sum \lg Q}{\sum (v^2) n - (\sum v)^2}; \quad (51)$$

$$\lg q = \frac{\sum \lg Q - \sum v \lg b}{n}. \quad (52)$$

Траты энергии на основной или стандартный обмен рассчитываются по общеизвестному уравнению $Q_b = aW^k$ [8], а так как коэффициент q во втором уравнении равнозначен основному обмену, то

$$q = Q_b = aW^k. \quad (53)$$

Подставляя уравнение (53) в уравнение (49), получим

$$Q_w = aW^k b^v. \quad (54)$$

Величину чистого активного обмена можно вычислить, подставив уравнения (53) и (54) в уравнение $Q_v = Q_w - Q_b$. Получаем

$$Q_v = aW^k b^v - aW^k. \quad (55)$$

Или, произведя для удобства элементарное преобразование, имеем

$$Q_v = aW^k (b^v - 1). \quad (56)$$

Выражение в скобках (b^v-1) в уравнении (56) показывает, во сколько раз возрастают энерготраты рыбы при данной скорости плавания.

Экспериментальным путем установлено, что кефаль массой 30 г при температуре 20°С имеет основной обмен 2,8 мл O_2 в 1 ч. При скорости 40—80 см/с уровень активного обмена изменится от 8,9 до 28 мл O_2 .

Решив уравнение (49) $Q_w = qb^v$ в численном виде, мы получим $Q_w = 2,91 \cdot 1,029^v$. Отсюда видно, что основной обмен кефали эквивалентен первому коэффициенту q , т. е. 2,91. Подставляя любое значение скорости в данное уравнение, мы получим величину общего обмена. Далее, используя уравнение основного обмена, приведенное нами ранее — $Q_b = 0,231 W^{0,72}$ (см. табл. 8), и уравнение (54), получаем $Q_w = 0,231 W^{0,72} \times 1,029^v$. Задавая произвольные значения W и V , можно вычислить уровень основного, активного и общего обмена для всех размерных диапазонов и любой доступной скорости плавания. Но здесь надо отметить, что это уравнение нуждается в небольшом уточнении. Дело в том, что величина b не совсем постоянна. Она несколько изменяется в зависимости от массы рыбы: как правило, уменьшается с увеличением размеров. Это видно из табл. 12, в которой показаны наши данные и соответствующим образом обработанные данные других авторов.

Эмпирически установлено, что величина b может изменяться в пределах масс 1—1000 г соответственно от 1,4 до 1,012. Для вычисления скорости активного обмена у рыб разной массы можно воспользоваться значениями величины b , приведенными в табл. 13. Величину b можно выразить через массу W , и подставив эту зависимость в уравнение, освободиться от лишнего коэффициента. Но тогда это простое уравнение приобретает довольно сложный вид, что затруднит пользование им. Вероятно, величину b можно назвать коэффициентом размерности, показывающим, с какой интенсивностью увеличивается уровень обмена при движении у рыб разной массы и длины. При плавании энерготраты возрастают пропорционально b по показательной функции, что дает представление о том, во сколько раз увеличивается уровень общего обмена при возрастании скорости. Например, скорость 100 см/с для рыбы длиной 25 см будет составлять $4L$, т. е. в пределах крейсерской [133], а для рыбы длиной 10 см — $10L$, т. е. близкой к пределу [159]. Соответственно при предельных скоростях резко увеличиваются энерготраты. Следовательно, для рыб небольших размеров обмен должен возрастать более круто, чем для крупных, что мы фактически и имеем в случае с изменением величины b (см. табл. 12) — данные наши и В. С. Ивлева [50].

На рис. 19 изображена в принятой нами системе обработки зависимость между энергетическим обменом и скоростью движения у различных морских и пресноводных рыб. Подобный

способ обработки данных по активному обмену применял Д. Р. Бретт [219]. Однако он выводил зависимость активного обмена от относительной скорости (в длинах тела в секунду), а не общего обмена от абсолютной скорости, как это сделано в настоящей работе. Вследствие этого он не пришел к единому уравнению, подобно выведенному выше.

Как видно из рисунка, все точки в каждом случае хорошо ложатся на прямую линию, показывающую характер зависи-

Таблица 12. Параметры уравнений зависимости энергетического обмена у рыб при активном движении от скорости плавания

№ п/п	Вид	Масса W , г	Длина L , см	Температура воды, °C	Диапазон скорости движения рыб в опыте, см/с	Коэффициенты уравнения $Q = qb^v$		Уровень стандартного обмена по уравнению [8] $Q=0.3 W^{0.8}$	Источник
						q	b		
1	Кефаль	30,0	16,0	15,0	40—80	2,91	1,029	4,60	Наши данные
2	»	50,0	18,0	20,0	50—70	5,58	1,022	7,00	То же
3	»	100,0	22,0	20,0	50—70	12,29	1,017	12,50	»
4	»	13,5	12,5	—	18—103	3,11	1,013	2,40	[9]
5	»	22,5	14,5	—	18—103	4,19	1,010	3,55	[9]
6	Омуль	388,0	32,0	10,0	18—98	22,20	1,018	35,30	[100]
7	Хариус	330,0	29,0	—	37—97	21,60	1,021	31,00	[98]
8	Лосось	0,40	3,5	20,0	0,65—6,42	0,336	1,370	0,144	[50]
9	»	0,84	4,6	20,0	0,65—6,42	0,381	1,404	0,260	[50]
10	»	1,89	5,4	20,0	0,65—6,42	0,744	1,382	0,500	[50]
11	»	30,3	16,0	10,0	39—66	1,92	1,030	4,60	[219]
12	Ставрида	40,0	18,0	25,5	60—90	4,15	1,024	5,80	Наши данные
13	»	60,0	18,5	25,5	40—80	9,58	1,016	8,10	То же
14	»	80,0	20,0	25,5	50—80	11,47	1,016	10,50	»
15	Сериола	50,0	15,0	26,2	40—90	13,75	1,012	7,00	»
16	»	60,0	16,0	26,2	70—110	22,70	1,022	8,10	»

Таблица 13. Значение коэффициента b , полученного эмпирически для рыб разной массы (W), г

W	b	W	b	W	b
1	1,40	20	1,034	200	1,017
2	1,18	30	1,029	300	1,016
3	1,10	50	1,026	400	1,015
5	1,065	75	1,022	500	1,014
10	1,045	100	1,020	1000	1,013

мости энергетического обмена при плавании рыб от скорости движения. Линии регрессии находятся на разной высоте в связи с неодинаковым уровнем основного обмена исследованных рыб. Угол наклона этих линий, определяемый коэффициентом b , практически одинаков у ставриды и кефали и несколько ниже у сериолы. Нам представляется, что более низкая величина b при сравнении обмена рыб разных видов одной массы свидетельствует о более экономном расходе энергии и может служить

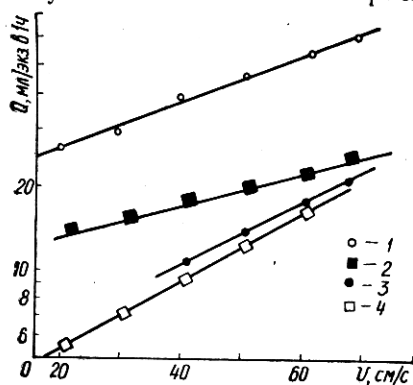


Рис. 19. Зависимость энергетического обмена у некоторых рыб от скорости движения. Шкалы полулогарифмические. Экспериментальные данные табл. 12 (№ 1, 6, 12, 15):

1 — омуль; 2 — сериола; 3 — ставрида; 4 — кефаль.

показателем энергетических возможностей организма. Подставив во все три уравнения (49) величину предельной в опытах скорости (90 см/с), получаем следующие значения общего обмена (мл O_2 на экз/ч):

$$\begin{aligned} \text{Кефаль} & 5,58 \cdot 7,16 = 39,95 \\ \text{Ставрида} & 4,11 \cdot 8,26 = 34,28 \\ \text{Сериола} & 13,75 \cdot 3,08 = 42,35 \end{aligned}$$

Используя уравнение (55), вычисляем, что уровень активного обмена кефали в 6 раз превосходит уровень основного обмена и составляет 34,37 мл O_2 . Ставрида и сериола имеют превышение обмена в 7 и 2 ра-

за и уровень активного обмена 30,13 и 28,60 мл O_2 соответственно. Обращает на себя внимание тот факт, что сериола — хороший пловец — тратит на активный обмен значительно меньше энергии, чем остальные рыбы, в то время как уровень основного обмена у нее в 2—3 раза превышает обмен ставриды и кефали. Уровень основного обмена, полученный по нашей формуле, удовлетворительно совпадает с величинами, вычисленными по уравнению Г. Г. Винберга (см. табл. 12, колонки 3—5 и 12—14). В других случаях эти величины выше или ниже. Уровень основного обмена неодинаков у различных рыб, чем и объясняется расхождение этих величин: омуль и хариус, с одной стороны, и сериола — с другой. Применение уравнений стандартного, а еще лучше — основного обмена, специально рассчитанных для данного вида, дает результаты, совпадающие гораздо полнее.

Затраты энергии у мерланга при скорости до 70 см/с в 3 раза превышают уровень основного обмена, который был установлен экспериментально (уравнение имеет вид $Q_b = 0,125W^{1,04}$) и вычислен путем экстраполяции активного обмена, т. е. по уравнению (33). Величины основного обмена, полученные этими двумя методами, одного порядка.

У ласкиря при той же скорости движения активный обмен превышает основной в 4 раза. Затраты энергии у ставриды несколько меньше, чем у ласкиря и мерланга. При скорости до 100 см/с расход энергии на активный обмен у ставриды в 5—6 раз превосходит уровень основного обмена (табл. 14).

Использование выведенного нами уравнения дает возможность рассчитать все параметры обмена при движении, не прибегая к дополнительным экспериментам по определению основ-

Таблица 14. Параметры уравнения зависимости энергетического обмена от скорости плавания

Вид	Масса, г	Длина, см	Темпе- ратура воды, °C	Скорость плавания, см/с	$Q = qb^D$		$Q = aW^k$	
					q	b	t° опы- та	20°C
Ставрида (Черное море)	30	13,5	23,0	80—120	10,58	1,014	3,34	2,6
	42,5	16,5	22,2	50—80	4,66	1,028	3,96	3,3
	47	16,5	22,5	50—110	7,08	1,020	4,43	3,6
	51	16,5	21,9	50—120	8,39	1,016	4,45	3,8
	59	17,5	21,4	70—130	5,63	1,020	4,72	4,2
	62	17,5	21,3	70—130	13,62	1,013	4,90	4,4
	64	19,0	21,1	50—100	7,84	1,020	4,93	4,5
Среднее	50,8	16,7	21,9	—	8,26	1,019	—	—
Ласкирь	86	14,5	19,2	40—60	7,26	1,023	—	—
	127	18,0	16,3	40—70	19,39	1,012	—	—
	160	19,0	11,3	40—70	5,72	1,026	—	—
	190	20,0	12,2	40—70	15,79	1,014	—	—
Среднее	140	17,8	14,7	—	12,04	1,019	—	—
Мерланг	34	17,0	7,7	50—70	1,86	1,031	4,25	—
	40	18,0	8,1	50—70	6,15	1,012	5,28	—
	45	20,5	11,0	40—70	3,57	1,024	5,50	—
	52	19,5	6,8	50—70	2,50	1,031	6,58	—
	68,5	21,0	8,8	50—70	7,19	1,014	8,56	—
Среднее	48	19,2	8,5	—	4,25	1,002	—	—

ного обмена. Можно также, не ставя экспериментов, получить приблизительный ответ об энергетических возможностях рыбы при движении, вводя в уравнение многочисленные данные по другим рыбам, имеющиеся в литературе и представленные в виде уравнений стандартного обмена в численном виде. Конечно, это уравнение несколько нивелирует различия в обмене у разных рыб, обусловленных их формой тела, сопротивлением и другими гидродинамическими качествами. Расчеты, не претендуя на абсолютную точность, могут в общих чертах дать представление об уровне обменных процессов плывущих рыб.

УРОВНИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА У МОЛОДИ РЫБ

Большое количество данных, накопленных к настоящему времени, все более подтверждают точку зрения [32, 46, 53], что уровень обмена тех или иных групп животных зависит от их функциональной активности, выработавшейся в процессе адаптации к условиям существования, а не является следствием высокой морфологической организации этих групп.

По мнению В. С. Ивлева [46], консервативность уровней основного обмена заставляет предположить, что генеральный путь эволюционного процесса проходил в направлении приспособительных изменений активного обмена. В этой связи наиболее перспективным является накопление сведений по активному обмену, и особенно данных, отражающих соотношение активно-го и основного обмена у разных групп животных.

В свое время исследования, касающиеся «обычного» (стандартного) метаболизма у рыб, и ранние немногочисленные сведения по активному обмену были подвергнуты тщательному анализу в монографии Г. Г. Винберга [32].

Позже, в связи с возрастанием числа исследований по активному обмену, появляется сводка Ф. Е. Д. Фрайя [243] и обзорные работы Д. Р. Бретта [217] и В. А. Матюхина [96] по энергетике плавания рыб.

Для определения энергозатрат, расходуемых на обеспечение мышечной деятельности, необходимы специальные биогиродинамические респирометры, изготовление которых представляет собой довольно сложный процесс. Затруднения, связанные с созданием респирометров, помимо чисто технических трудностей, обуславливаются еще и тем, что разнообразие форм и размеров исследуемых объектов, а также гидродинамические требования, предъявляемые к потоку воды в них, не дают возможности использовать для этих целей один универсальный прибор, а вызывают необходимость конструирования серии уникальных приборов. Нами уже был изготовлен и использован в работе один из таких приборов, дающий возможность измерять скорость движения и активный обмен у молоди морских рыб при заданных принудительных скоростях плавания [10]. В дальнейшем, в связи с несколько изменившейся задачей, нами была разработана спе-

циальная методика определения энергозатрат при произвольном плавании молоди рыб [12].

Целью настоящих исследований является определение уровней энергетического обмена у молоди морских рыб с различной функциональной активностью. В экспериментальных условиях, приближенных в какой-то мере к естественным, у молоди рыб определяли общий, основной и активный обмен, общую подвижность и скорости плавания без специальных, принудительных побудителей. Мерой энергетических затрат служило потребление мальками кислорода.

При сравнении уровней энергетического обмена у разных групп животных помимо энергетических трат организмов учитывали общую подвижность, оцениваемую по скорости произвольного плавания и длительности периодов движения и покоя.

Иными словами, была предпринята попытка подойти к количественной оценке различий, существующих у молоди рыб, занимающих разные экологические ниши. Объектом исследования служила молодь морских рыб, различающихся по своей функциональной активности: угорь, барабуля, ласкирь, зеленушка и кефаль. Угорь и барабуля пойманы в бассейне Средиземного моря (заливы Генуэзский и Манфредонии) во время экспедиции на нис «Академик А. О. Ковалевский» [8]. Ласкирь, зеленушка и кефаль выловлены в Черном море, в районе Севастополя.

Угорь— *Anguilla anguilla* L. Молодь угря резко отличается от всех исследованных нами мальков как по форме тела, так и по характеру плавания. Мальки массой 0,260—0,620 г и длиной 6—8 см представляют собой стекловидную форму речного угря. Значительную часть времени они проводят в неподвижном состоянии, зарывшись в песок. Очень выносливы и неприхотливы к условиям содержания. Характер плавания змеевидный.

Барабуля— *Mullus barbatus* L. Молодь барабули средней массой около 1 г (0,610—1,490 г) и длиной 3,8—4,7 см. Имеет отличительную для данного периода жизни синевато-серебристую окраску, в отличие от красновато-розовой окраски взрослых форм. В то время как взрослые барабули являются придонными рыбами, мальки, исследованные нами, ведут пелагический образ жизни. Тело их в этот период имеет прогонистую форму и значительно отличается от взрослых рыб, имеющих характерно срезаемый профиль головы. Взрослая барабуля, по классификации Ю. Г. Алеева [1], относится к рыбам с плохими гидродинамическими показателями формы тела.

Ласкирь— *Diplodus annularis* L. Молодь ласкиря в отличие от остальных мальков имеет необычную, сильно уплощенную в вертикальной плоскости, округлую форму тела. Масса исследованных мальков была в пределах от 0,34 до 8,46 г, длина — 2,2—7,0 см.

И молодь, и взрослые ласкири являются обитателями при-

брежных зарослей. Они неспособны совершать далекие миграции, так как являются весьма посредственными пловцами. Относятся к рыбам с плохими гидродинамическими показателями. Однако по своей природе ласкиры очень подвижны и значительную часть времени проводят в движении, ловко и вертко скользят в прибрежных зарослях.

Зеленушка — *Crenilabrus ocellatus* (Förskal). Молодь зеленушки массой 0,67—14,66 г, длиной 3,5—9,0 см, мало отличается по форме тела и характеру движения от взрослых экземпляров. Образ жизни зеленушки сходен с ласкиром. Зеленушка также является обитателем прибрежных зарослей зостеры и цистозеры и благодаря своей окраске совершенно сливается с окружающим фоном. Молодь зеленушки неспособна к длительному плаванию и по форме тела относится к рыбам с плохими гидродинамическими качествами.

Кефаль — *Mugil saliens* L. Масса исследованных мальков колебалась от 0,15 до 3,50 г, длина — от 2,2 до 6,8 см. Тело имеет хорошо обтекаемую веретенообразную форму. Молодь кефали и взрослые особи не имеют резких отличий по форме тела и образу жизни, наблюдаемых у барабули. Кефаль обладает хорошими плавательными способностями и совершает значительные миграции вдоль берегов.

Как отмечалось, в связи с поставленной задачей была разработана специальная методика исследования активного метаболизма у молоди рыб при произвольном плавании. Методика достаточно проста, и суть ее заключается в том, что наряду с определениями общего и основного обмена ведутся измерения скоростей плавания и общей активности или подвижности мальков.

С этой целью были изготовлены респирометры, представляющие собой плоские прямоугольные камеры, выполненные из флексигласа (рис. 20). Такая форма респирометров и прозрачность материала удовлетворяют следующим условиям:

а) мальки могут относительно свободно плавать, что является существенным условием измерения активного обмена при естественной подвижности;

б) достаточно ограниченный объем воды, что является необходимым условием методики измерения потребления кислорода;

в) создается возможность проводить киносъемку рыб для измерения скоростей плавания мальков.

Параметры респирометров подобраны эмпирически на основании наблюдений и расчетов данных исходя из размеров исследуемой молоди морских рыб и количества кислорода, поглощаемого ими во время опыта. Оптимальное соотношение между длиной, шириной, высотой стенок для разных объемов камер соответствует 6,0:2,5:1,0. Объемы камер и количество респирометров зависят от поставленной задачи и размеров исследуемых рыб.

Для работы с мальками морских рыб мы использовали респирометры объемом 0,125, 0,250, 0,500, 1,000 и 2,000 л — по пять респирометров одинакового размера. Четыре из них служили для проведения параллельных измерений, пятый — контрольный. Контрольный респирометр заполняли водой без рыбы, в остальные камеры сажали по одному мальку.

Устройство респирометров предусматривает проведение опытов с замкнутой и проточной системой воды. С этой целью в бо-

ковых, противоположных друг другу стенках камер имеется два отверстия для входа и выхода воды. Одно из них заканчивается конусообразной горловиной, служащей одновременно для посадки и выемки рыбы, второе — заканчивается узким патрубком. Для поддер-



Рис. 20. Общий вид респирометра.

жания постоянных условий в течение опыта респирометры термостатировали, погружая их в ванну с водой при заданной температуре. Содержание кислорода в воде определяли по методу Винклера. Выловленную в море молодь рыб помещали на неделю в ванны с проточной морской водой при температуре 20° С. За период акклимации часть рыб, больных или поврежденных при вылове, отсеивалась, а остальные мальки адаптировались к условиям аквариума, свободно плавали и питались. Кормили рыб ежедневно, вплоть до дня, предшествующего эксперименту.

Накануне опыта четырех одноразмерных мальков рассаживали по одному в респирометры с проточной системой воды и оставляли в них до следующего дня. Эксперименты всегда начинали с определения общего обмена при естественной активности молоди. На время опыта проток воды прекращали. Камеры с мальками помещали на близком расстоянии друг от друга для сохранения зрительного контакта между рыбами. Эксперименты обычно проводили в одно и то же время суток для соблюдения однотипности условий (освещенности, суточных ритмов и т. п.). Объем респирометров и длительность экспозиции подбирали, основываясь на том, чтобы количество кислорода, потребляемое одной рыбой в течение опыта, составляло не менее 15 и не более 30% первоначального содержания его в воде при условии нормального парциального давления. Длительность экспозиции равнялась обычно 2—4 ч.

При определении общего обмена одновременно с измерениями потребления кислорода вели наблюдения за подвижностью и скоростью плавания мальков. Для этих наблюдений нужны секундомеры прерываемого действия с центральной суммирующей стрелкой, сигнальные часы и кинокамера.

Подвижность молодежи определяли путем хронометрирования отрезков времени, в течение которых мальки плавали в эксперименте, и выражали ее в процентах от всей экспозиции. Измерения эти проводили в течение 10 мин не менее трех раз за опыт: в начале, середине и конце.

В промежутки между определениями подвижности проводили кино съемку для измерения скорости движения рыб. Киносъемку осуществляли сверху, со стороны плоской поверхности респирометра. В тот момент, когда рыба свободно плавает в респирометре, синхронно включают кинокамеру и секундомер и снимают движение малька за определенный отрезок времени. Обычно за опыт проводят серию съемок, по 10—20 с каждая, при скорости съемки 16 кадров в секунду. Впоследствии, с помощью кинопроектора, проецируют движение малька с пленки на экран и воспроизводят в натуральную величину траекторию пути, пройденного рыбой. Длину пути измеряют курвиметром. Таким образом, измерив длину пути и время прохождения его рыбой, рассчитывают средние скорости плавания мальков. Ошибка метода равна примерно 15—20%.

По разности содержания кислорода в контрольном респирометре и респирометрах с рыбой определяют потребление кислорода мальками в опыте. Затем у тех же мальков определяют основной обмен.

Известно, что основной обмен у рыб очень трудно измерить непосредственно в опыте, без постановки специальных экспериментов, связанных с обездвиживанием животных.

Одни исследователи измеряли основной обмен у рыб на основании минимального потребления кислорода в течение суток [198], другие — путем экстраполяции величин общего обмена при разных скоростях движения до нулевой активности [9, 50, 219, 293]. В ряде случаев применяется обездвиживание с помощью наркоза [20].

Мы применяли уретановый наркоз с одновременным затемнением респирометра. Дозу наркоза подбирали заранее для каждого вида и размера мальков с таким расчетом, чтобы снизить двигательную активность рыб, не нарушая жизненно важных функций организма. В наших опытах использована концентрация уретана от 0,8 г до 1,2 г на 1 л морской воды.

Перед опытом мальков помещали в кристаллизаторы с раствором уретана и выдерживали в них до полного снижения двигательной активности. После этого пересаживали в респирометры с раствором уретана той же концентрации и помещали в темноту. Экспозиция была обычно та же, что и при определениях общего обмена, однако для мальков тех же размеров использовали респирометры, в два раза меньшие по объему. Порядок отбора проб и расчетов основного обмена был такой же, как при определении общего обмена. По разности между величинами

общего и основного обмена вычисляли активный обмен мальков непосредственно в опытах.

В связи с тем что для исследуемых мальков температура 20° С является оптимальной, основную часть опытов проводили при этой температуре. В тех случаях, когда по тем или иным причинам температура в опытах отличалась от 20° С (так, в опытах с барабулей средняя температура воды в камерах была около 24° С), полученные данные приводили к 20° С согласно «нормальной» кривой А. Крога [269].

ОБЩИЙ И ОСНОВНОЙ ОБМЕН

На основании проведенных исследований были определены затраты энергии, выраженные в единицах потребления кислорода, на общий, основной и активный обмен и измерены скорость плавания и общая подвижность у молоди указанных видов рыб. Весь фактический материал представлен в виде графиков и уравнений, вскрывающих связь ряда параметров между собой.

Известно, что зависимость энергетического обмена от массы животных выражается параболическим уравнением вида

$$Q = Aw^k, \quad (57)$$

где Q — количественный показатель обмена, отнесенный к целому организму и к единице времени, w — масса животного, A — коэффициент, равный обмену животного, масса которого равна единице, k — коэффициент, показывающий, как изменяется обмен с увеличением массы животного.

Указанная зависимость была рассчитана Г. Г. Винбергом [32] на основании большого количества данных, полученных разными авторами, для всего класса рыб:

$$Q = 0,3w^{0,8}. \quad (58)$$

Нами получены уравнения зависимости величин общего и основного обмена от массы тела для молоди угря, барабули, ласкиря, зеленушки и кефали. Графически эти зависимости показаны на рис. 21. Параметры степенных уравнений типа (57), рассчитанные методом наименьших квадратов, приведены в табл. 15. Анализ полученных параметров показывает, что существует тесная связь между общим и основным обменом и весом тела у каждого из названных видов мальков. Так, коэффициент корреляции r между логарифмом общего обмена $\lg Q_{\text{общ}}$ и логарифмом массы $\lg w$ для всех пяти видов мальков достаточно высок и колеблется у разных видов в пределах 0,924—0,967 (см. уравнения (64) — (68); табл. 15).

Хорошая коррелятивная связь наблюдается между основным обменом и массой тела у барабули, ласкиря, зеленушки и кефа-

ли (см. уравнения (65) — (68); табл. 15), несколько слабее у молоди угря — $r=0,844$ (см. уравнение (64); табл. 15). Вероятно, ослабление коррелятивной связи у молоди угря может быть отнесено за счет малого диапазона масс. По мнению М. Клайбера [268], надежность измерений обмена обеспечивается в том случае, если изменения массы подопытных животных достигают десятикратной величины. В опытах на угрях масса мальков изменялась всего в 2,5 раза.

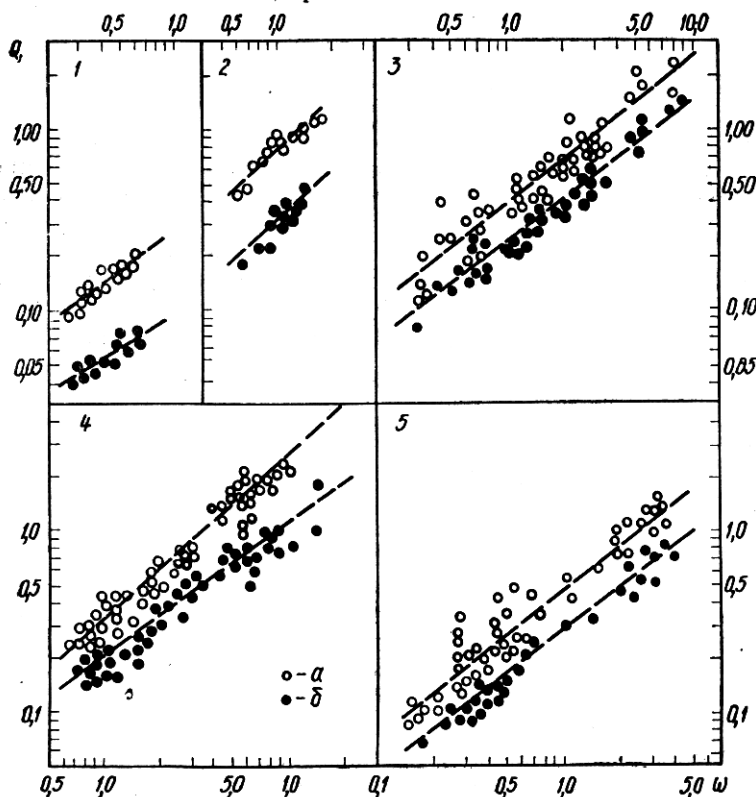


Рис. 21. Зависимость общего (а) и основного (б) обмена (мл $O_2 \cdot \text{экз}^{-1}$) от массы тела (г) молоди рыб: 1 — угорь; 2 — барабуля; 3 — ласкерь; 4 — зеленушка; 5 — кефаль. Шкалы логарифмические.

Представляют интерес колебания величины коэффициента A в уравнениях зависимости обмена от массы разных видов исследуемых мальков.

Самая низкая величина коэффициента A в уравнении общего обмена (см. табл. 15) установлена у мальков угря — $A=0,264$ (уравнение (59)), наиболее высокая — $A=0,772$ — у барабули (уравнение (60)), затем следует кефаль — $A=0,459$ (уравнение

(63)). Достаточно сходные уровни обмена оказались у мальков ласкиря — $A=0,365$ (уравнение (61)) и зеленушки — $A=0,309$ (уравнение (62)), при несколько отличающихся углах наклона прямых: у ласкиря $k=0,80$, у зеленушки $k=0,90$.

Примерно те же соотношения коэффициента A наблюдаются при анализе уравнений основного обмена у разных видов исследованной молоди (см. табл. 15). Наиболее низкий уровень основного обмена отмечен у молоди угря — $A=0,092$ (уравнение (64)). При этом уровень основного обмена у угря примерно в 3 раза ниже уровня его общего обмена (см. рис. 21).

Барабуля и кефаль отличаются наиболее высокими уровнями основного обмена; у барабули $A=0,316$ (уравнение (65)), у кефали $A=0,272$ (уравнение (68)).

В этой связи интересно сопоставить уравнения общего и основного обмена, полученные нами на молоди морских рыб, с ожидаемыми величинами обмена, вычисленными по «основному уравнению» Г. Г. Винберга. Прямая, соответствующая основному обмену молоди угря, лежит на графике значительно ниже (почти на целый порядок величин) общей линии регрессии для всего класса рыб, вычерченной по «основному уравнению» Г. Г. Винберга (уравнение (58)).

Прямая же, отражающая общий обмен угря, почти совпадает с общей линией регрессии Г. Г. Винберга (рис. 22).

В то же время прямая общего обмена молоди барабули, уровень которого является самым высоким из исследованных рыб, расположена намного выше общей линии регрессии, рассчитанной по уравнению Винберга. Прямая, соответствующая основному обмену барабули, лежит непосредственно на линии регрессии с несколько иным углом наклона. У остальных видов прямые, отражающие общий обмен, лежат выше общей линии регрессии, а соответствующие основному обмену — ниже ее.

При пересчете полученных результатов на единицу массы животных установлено, что с увеличением массы мальков интен-

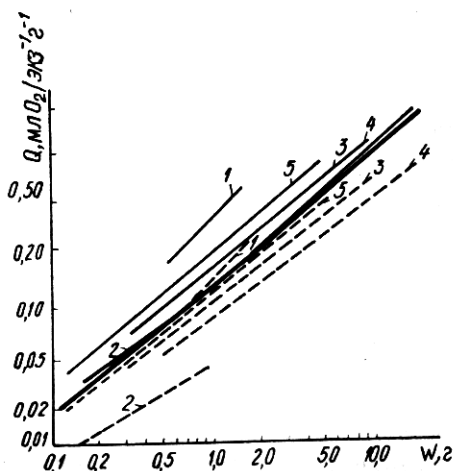


Рис. 22. Зависимость общего $Q_{общ}$ (сплошные линии) и основного $Q_{осн}$ (пунктирные линии) обмена от массы тела W молоди:

1 — барабуля; 2 — угорь; 3 — ласкирь; 4 — зеленушка; 5 — кефаль. Сплошной жирной линией изображен средний уровень обмена, рассчитанный по основному уравнению Винберга. Шкала логарифмическая.

сивность общего и основного обмена заметно падает, что хорошо согласуется с общеизвестной закономерностью снижения энергетического обмена на единицу массы при возрастании массы животных.

Основываясь на полученных данных, можно сделать вывод, что при произвольном плавании общий обмен у исследованных мальков превышает основной в среднем в полтора-два раза, за исключением молоди угря, у которого это соотношение равно 3.

Таблица 15. Параметры степенных уравнений (типа $Q = Aw^k$), связывающих

Вид	n	σ_y	σ_x	r	$\lg A$
<i>Общий</i>					
Угорь	18	0,087	0,113	0,924	-0,5775
Барабуля	22	0,101	0,097	0,928	-0,1122
Ласкирь	61	0,289	0,335	0,930	-0,4415
Зеленушка	89	0,348	0,370	0,954	-0,5103
Кефаль	54	0,335	0,339	0,967	-0,3378
<i>Основной</i>					
Угорь	18	0,079	0,113	0,844	-1,0338
Барабуля	22	0,097	0,097	0,950	-0,5008
Ласкирь	61	0,263	0,335	0,959	-0,6470
Зеленушка	89	0,285	0,370	0,951	-0,7238
Кефаль	54	0,323	0,339	0,976	-0,5654

АКТИВНЫЙ ОБМЕН

Известно, что общий обмен складывается из основного и активного обмена:

$$Q_{\text{общ}} = Q_{\text{осн}} + Q_{\text{ак(т)}}, \quad (69)$$

где $Q_{\text{осн}}$ — траты энергии на поддержание основных жизненных функций организма в состоянии покоя, $Q_{\text{ак(т)}}$ — траты энергии на движение, т. е. непосредственно на мышечную работу. Следует отметить, что данная терминология была предложена В. С. Ивлевым [50].

В отличие от советских исследователей, канадцы [217, 243, 262] под активным обменом подразумевают общий обмен при интенсивной мышечной деятельности. При обсуждении трат энергии непосредственно на мышечную работу они применяют термин «размах активности».

Однако, по мнению В. С. Ивлева [46], «...основной мерой оценки эволюционной значимости активного обмена будет не его

абсолютная величина, а соотношение обеих форм обмена: пассивного (основного) и активного». Литературные данные, касающиеся величины этих соотношений, в ряде случаев противоречивы, что вызвано, по всей вероятности, разными методическими подходами к этому вопросу.

Так, Ф. Е. Д. Фрай и Д. С. Харт [245] на золотой рыбке установили, что интенсивность обмена при максимальной скорости движения в 2 раза выше обмена покоя, в то время как из резуль-

общий и основной обмен с массой тела у молоди рыб

A	$S_{\lg A}$	k	S_k	Уравнение	Номер уравнения
<i>общий обмен</i>					
0,264	0,033	0,712	0,069	$Q_{\text{общ}} = 0,264w^{0,71}$	(59)
0,772	0,038	0,967	0,082	$Q_{\text{общ}} = 0,772w^{0,97}$	(60)
0,361	0,106	0,802	0,041	$Q_{\text{общ}} = 0,361w^{0,80}$	(61)
0,309	0,103	0,898	0,030	$Q_{\text{общ}} = 0,309w^{0,90}$	(62)
0,459	0,086	0,812	0,029	$Q_{\text{общ}} = 0,459w^{0,81}$	(63)
<i>основной обмен</i>					
0,092	0,042	0,587	0,088	$Q_{\text{осн}} = 0,092w^{0,59}$	(64)
0,316	0,030	0,953	0,066	$Q_{\text{осн}} = 0,316w^{0,95}$	(65)
0,225	0,074	0,754	0,028	$Q_{\text{осн}} = 0,225w^{0,75}$	(66)
0,189	0,088	0,734	0,025	$Q_{\text{осн}} = 0,189w^{0,73}$	(67)
0,272	0,070	0,790	0,024	$Q_{\text{осн}} = 0,272w^{0,79}$	(68)

татов, полученных В. А. Спуром [293] на том же объекте, следует, что активный обмен (общий обмен при максимальной скорости превышает основной в 4,5 раза.

По данным Д. М. Грэхем [250], С. В. Джоуба [262] и С. П. Басу [203], общий обмен американской палии *Salvelinus fontinalis* превышает стандартный в 4—5 раз. А. Линдрот [276] дает это соотношение равным 7.

На основании данных В. П. Пентегова, Ю. Н. Ментова и Е. Ф. Курнаева [117] Г. Г. Винберг [32] рассчитал величины стандартного и общего обмена кеты во время нерестовой миграции и установил, что соотношение этих величин $Q_{\text{общ}}/Q_{\text{осн}}$ равно для самцов 7,6, а для самок — 7,9.

В. С. Ивлев [46] произвел аналогичные расчеты по результатам Д. Р. Айллера и И. Битнерса [259] для мигрирующей нерки и показал, что общий обмен в этом случае был выше стандартного в 4,2—5,2 раза.

Найденные В. С. Ивлевым [50] на основании собственных исследований соотношения величин общего и стандартного обмена у мальков балтийского лосося при увеличении скорости движения в 10 раз возрастают в среднем в 7—14 раз. Столь высокие значения активного обмена (в 14 раз), наблюдаемые у мальков наименьшей размерной группы со средним весом 0,4 г, обуславливаются, по мнению автора, несовершенством двигательного аппарата данной размерной группы и неспособностью их в природных условиях совершать длительные непрерывные движения. По нашим данным [6], общий обмен у черноморской кефали при увеличении скорости плавания с 66 до 103 см/с возрастал с 3,5 до 7 раз.

При исследовании дыхательного метаболизма у нерки — *Oncorhynchus nerka* [219] было показано, что скорость общего обмена выше скорости стандартного обмена в 10—12 раз (в области оптимальных для данного вида температур). С повышением температуры выше оптимальной соотношение двух видов обмена падало до 4.

При сравнении соотношений активного и основного обмена у разных экологических групп животных прежде всего необходимо разграничивать, при каком движении измерен активный обмен — идет ли речь о длительном непрерывном плавании или измерения проведены при кратковременных форсированных скоростях.

Так, у ланцетника было получено [48] очень высокое для этой группы животных соотношение активного и основного обмена, равное в среднем 4,7. При этом отмечено, что ланцетники могут находиться в состоянии активности только очень короткое время. Таким образом, столь высокое соотношение затрат энергии на плавание отнюдь не является достаточной характеристикой двигательных способностей, а лишь характеризует одну из ее сторон. Оказалось, чем короче суммарная длительность движений ланцетника, тем выше было соотношение активного и основного обмена.

При оценке разных групп животных, по всей вероятности, следует учитывать следующее:

а) более высокие энергозатраты на плавание при условии максимальных скоростей движения являются своего рода положительным показателем, характеризующим плавательные возможности рыб, способность их форсировать обмен при экстремальных условиях;

б) более высокие энергозатраты при условии оптимальных скоростей движения являются чаще отрицательным показателем, характеризующим плавательные возможности рыб, так как свидетельствуют о меньшей экономичности двигательного аппарата (двигателя) данной группы.

АКТИВНЫЙ ОБМЕН И ПОДВИЖНОСТЬ

Активный обмен, полученный нами непосредственно из эксперимента на основании разности между общим и основным обменом, довольно значительно колеблется от опыта к опыту. Это неудивительно, так как при данной постановке экспериментов величина активного обмена почти целиком зависит от подвижности рыб и скорости произвольного плавания в процессе опыта, особенно, если учесть, что мальки во время экспозиции двигаются с разной скоростью, чередуя периоды активности с периодами покоя.

Подвижность рыб в опыте, или длительность плавания в течение часа, оцениваемая в процентах общей экспозиции, довольно значительно колеблется в пределах каждого вида. Однако, несмотря на значительные индивидуальные колебания, средние величины подвижности каждого вида молодки заметно отличаются друг от друга. Самая низкая величина подвижности (47%) наблюдается у мальков угря, наиболее высокая — у молодки кефали (84%) и ласкиря (80%). Довольно близкие величины подвижности обнаружены у молодки барабули (68%) и молодки зеленушки (64%).

Попытка связать активный обмен, полученный непосредственно из эксперимента, с подвижностью рыб в опыте привела к выявлению заметной связи между этими величинами. На примере зеленушки (рис. 23) можно видеть, что расположение точек на полулогарифмическом графике при значительном рассеянии их показывает явную картину повышения интенсивности обмена по мере возрастания подвижности.

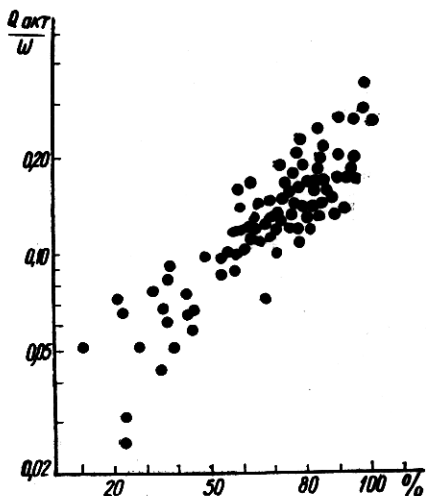


Рис. 23. Зависимость интенсивности активного обмена (в мл $O_2 \cdot ч^{-1} \cdot г^{-1}$) от подвижности (в %) у зеленушки. Шкала полулогарифмическая.

ОЖИДАЕМЫЙ (ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ) АКТИВНЫЙ ОБМЕН

Учитывая, что при определениях общего обмена активное плавание рыб чередуется с периодами покоя, мы рассчитали **ожидаемый активный обмен молодки**. Для этого использовали величины подвижности, т. е. определили реальные потребности организма в кислороде, необходимые для выполнения непосредст-

венно мышечной работы при условии непрерывного плавания в течение определенного отрезка времени.

Рассчитанные таким образом величины активного обмена обозначены как $Q_{ак(т)}$. В тексте же эти величины будут упоминаться в дальнейшем как теоретический активный обмен, в отличие от активного обмена $Q_{ак(т)}$, полученного непосредственно в эксперименте.

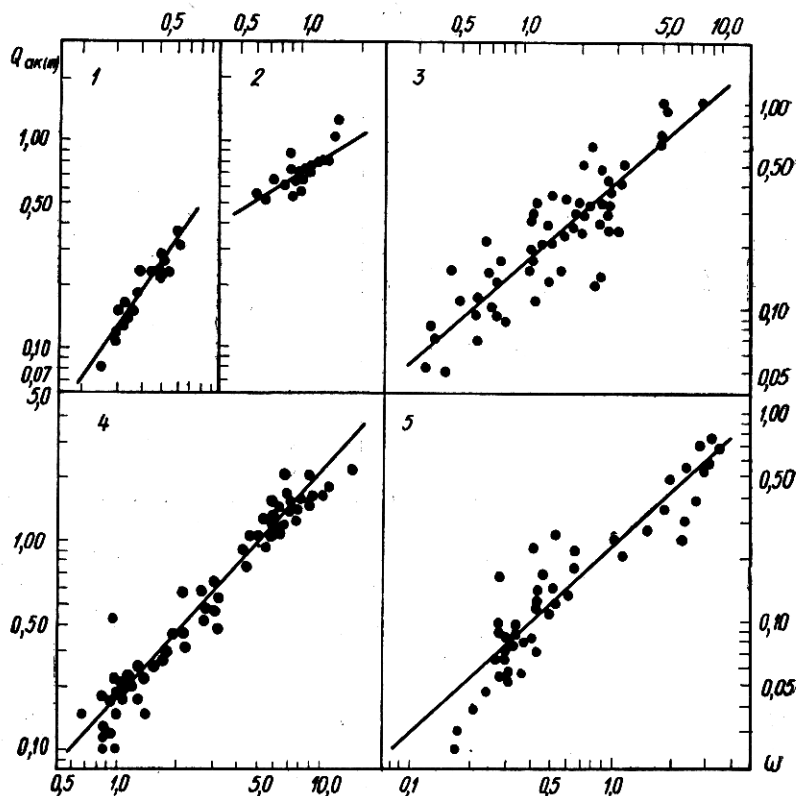


Рис. 24. Зависимость активного теоретического обмена (мл O_2 -экв. $^{-1}$ · ч $^{-1}$) от массы тела (г) молоди рыб:

1 — угорь; 2 — барабуля; 3 — ласкирь; 4 — зеленушка; 5 — кефаль. Шкалы логарифмические.

ЗАВИСИМОСТЬ АКТИВНОГО ОБМЕНА ОТ МАССЫ

Зависимость активного теоретического обмена от массы тела была исследована у пяти видов мальков (рис. 24). Параметры степенных уравнений, отражающих связь между теоретическим активным обменом и массой тела мальков, представлены в табл. 16 (уравнения (70) — (74)). Наиболее высокая корреляция между указанными величинами наблюдается у молоди зеле-

нушки — $r=0,977$ (уравнение (73)), угря — $r=0,953$ (уравнение (70)) и кефали — $r=0,939$ (уравнение (74)), наиболее низкая корреляция у молоди барабули — $r=0,770$ (уравнение (71)).

Мальки угря и барабули отличаются высокими величинами коэффициента A : угря $A=0,653$, у барабули $A=0,674$; в то же время у молоди ласкиря и зеленушки коэффициент A в 3—4 раза ниже такового у барабули и угря. Значительные различия обнаружены и в величинах угловых коэффициентов — от $k=0,617$ у барабули до $k=1,418$ у угря. Ошибка определения k довольно значительна и колеблется от 9 до 24%. Вероятно, величина ошибки определения k в какой-то степени обусловливается рядом допущений при расчетах теоретического обмена.

Рассеивание точек на графиках (см. рис. 24) не слишком велико. Даже у ласкиря, на графике которого разброс точек вокруг линии регрессии наибольший, он не достигает $3\delta_{lgA}$.

Сопоставление указанных выше параметров у разных видов мальков, по всей вероятности, не имеет смысла, так как разные произвольные скорости, с которыми плавают мальки, в значительной степени затушевывают картину возможной связи, если такая существует.

Попытка некоторых авторов [50] определить активный обмен как функцию двух переменных — скорости движения и размеров тела — не дала желаемых результатов.

Возможность сопоставления имеющихся связей между активным обменом и массой тела у разных групп животных ограничивается поиском функции по одному переменному параметру, пока не будет найдена надежная математическая модель, удовлетворительно разрешающая эту задачу.

ЗАВИСИМОСТЬ АКТИВНОГО ОБМЕНА ОТ СКОРОСТИ ПЛАВАНИЯ

Наибольший интерес представляет анализ параметров уравнений, выражающих теоретический активный обмен как функцию скорости движения (табл. 17).

В. С. Ивлевым [50] и рядом других авторов [219, 242] было показано, что соотношение активного обмена и скорости плавания рыб подчиняется параболической зависимости, выражаемой степенным уравнением того же типа, что и предыдущие:

$$Q_{ак(т)} = av^k, \quad (75)$$

где a и k — коэффициенты, а v — скорость плавания рыб.

Известно, что развитие двигательной функции у рыб шло по двум направлениям: по пути увеличения коэффициента полезного действия движителя и по пути увеличения скорости движения [1].

Как отмечает В. В. Шулейкин [167], при наиболее совершенной с точки зрения обтекаемости форме тела у таких рыб, как

макрель, коэффициент полезного действия движителя оказывается наименьшим, при несовершенной — наибольшим.

Сопоставление параметров степенных уравнений, отражающих связь активного теоретического обмена со скоростью плавания у исследованной молодежи, дает очень интересную картину. Наиболее высокие значения коэффициента a , а следовательно, и величины активного обмена при скорости движения, равной $1 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$, обнаружены у молодежи ласкиры — $a=0,0735$ (уравнение

Таблица 16. Параметры степенных уравнений, связывающих теоретический

Вид	n	σ_y	σ_x	r	$\lg A$
Угорь	18	0,168	0,113	0,953	—0,184 8
Барабуля	22	0,077	0,097	0,770	—0,171 0
Ласкирь	61	0,314	0,335	0,882	—0,793 2
Зеленушка	89	0,414	0,379	0,977	—0,757 1
Кефаль	54	0,374	0,399	0,939	—0,658 4

Таблица 17. Параметры степенных уравнений, связывающих теоретический

Вид	n	σ_y	σ_x	r	$\lg a$
Угорь	18	0,168	0,099	0,905	—1,975 5
Барабуля	22	0,078	0,043	0,745	—1,499 8
Ласкирь	49	0,321	0,153	0,507	—1,133 7
Зеленушка	72	0,415	0,215	0,794	—1,359 9
Кефаль	38	0,417	0,180	0,877	—2,409 1

(78); табл. 17), затем по степени убывания идет молодежь зеленушки — $a=0,0437$, (уравнение (79)), молодежь барабули — $a=0,0316$ (уравнение (77)) и молодежь угря — $a=0,0106$ (уравнение (76)). Самое низкое значение коэффициента a получено для мальков кефали — $a=0,0039$ (уравнение (80)). Таким образом, различия в коэффициентах a у разных видов исследованных мальков составляют 2,5—19 раз.

Графически зависимость активного (теоретического) обмена от скорости плавания молодежи угря, барабули, ласкиры, зеленушки и кефали представлена на рис. 25. На графиках видно удовлетворительное расположение точек вокруг линии регрессии, за

исключением молодежи ласкиры, у которого наблюдается довольно значительный разброс точек, что находит отражение и в слабой коррелятивной связи $r=0,507$ указанных величин. У остальных видов мальков коэффициент корреляции колеблется от $r=0,905$ у угря до $r=0,745$ у барабули (см. табл. 17), что свидетельствует об удовлетворительной коррелятивной связи между теоретическим активным обменом и скоростью плавания. Однако, несмотря на высокую степень корреляции между активным

активный обмен с массой тела молодежи рыб

A	$S \lg A$	k	S_k	$Q_{ак(т)} = Aw^k$	Номер уравнения
0,653 3	0,051	1,418	0,106	$0,653w^{1,42}$	(70)
0,674 5	0,050	0,617	0,109	$0,674w^{0,62}$	(71)
0,161 0	0,148	0,826	0,056	$0,161w^{0,83}$	(72)
0,175 0	0,087	1,070	0,024	$0,175w^{1,07}$	(73)
0,219 6	0,128	0,880	0,044	$0,220w^{0,88}$	(74)

активный обмен со скоростью движения молодежи рыб

a	$S \lg a$	k	S_k	$Q_{ак(т)} = av^k$	Номер уравнения
0,010 6	0,071 6	1,538	0,170	$0,0106v^{1,54}$	(76)
0,031 6	0,051 8	1,349	0,257	$0,0316v^{1,35}$	(77)
0,073 5	0,277 0	1,063	0,258	$0,0735v^{1,06}$	(78)
0,043 7	0,252 3	1,535	0,138	$0,0437v^{1,53}$	(79)
0,003 9	0,200 3	2,028	0,180	$0,0039v^{2,03}$	(80)

обменом и скоростью плавания у молодежи угря, можно отметить, что при расчете параметров данного уравнения в связи с узким интервалом исследуемых масс мальков недостаточно варьировали и скорости. Поэтому полученную зависимость следует рассматривать скорее как ориентировочную, чем достоверную. Самые высокие энергетические затраты на движение с одной и той же скоростью наблюдаются у мальков рыб, наименее приспособленных к длительному плаванию и имеющих, по классификации специалистов [1, 167], наиболее невыгодную с точки зрения гидродинамики форму тела. Такими в наших опытах являются ласкирь и зеленушка.

Кефаль, которая имеет иную форму тела, чем ласкирь и зеленушка, и приближается по своим гидродинамическим качествам к хорошим пловцам, затрачивает ощутимо меньше энергии на движение с той же скоростью. У угря затраты энергии на движение лишь в 2,7 раза выше, чем у кефали, и значительно ниже, чем у ласкиря и зеленушки. Вполне вероятно, что более низкие затраты энергии на плавание у угрей по сравнению с другими видами являются своего рода приспособительной реакцией, вы-

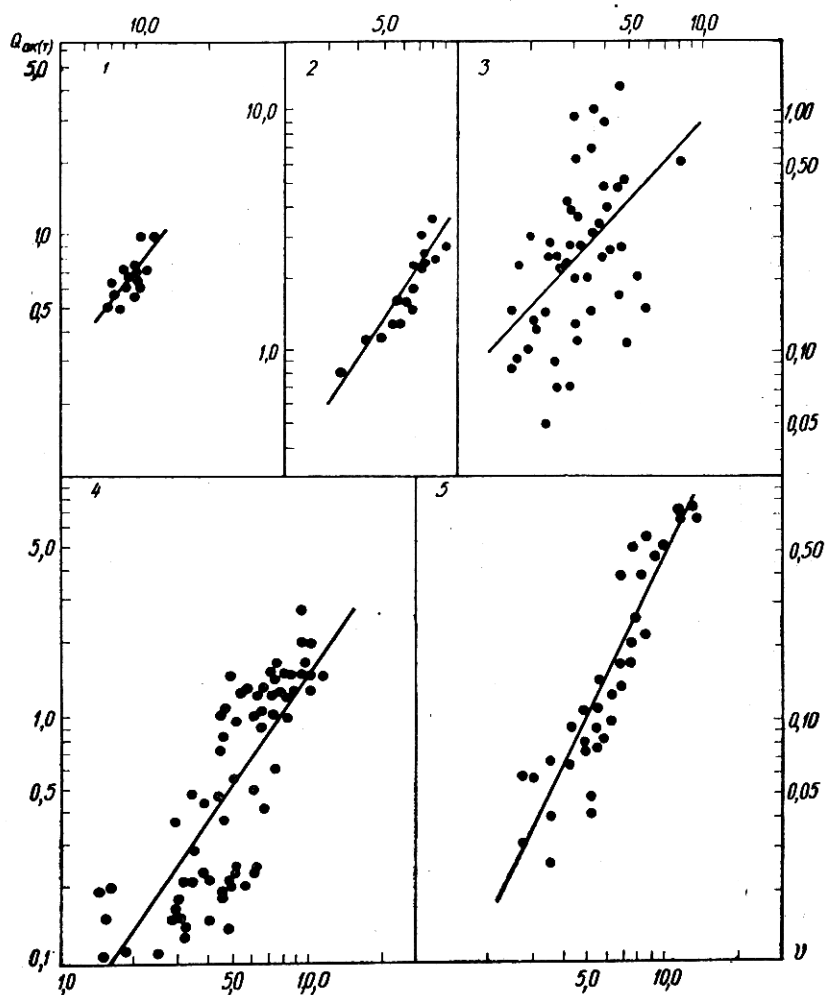


Рис. 25. Зависимость активного теоретического обмена (в мл О₂-экв.·л⁻¹·ч) от скорости плавания (см·с⁻¹) молоди рыб:

1 — барабуля; 2 — угорь; 3 — ласкирь; 4 — зеленушка; 5 — кефаль. Шкалы логарифмические.

работавшейся у них в процессе эволюции, в связи с совершаемыми ими длительными миграциями от мест обитания к местам нереста и обратно. Коэффициент a , характеризующий величину активного обмена мальков при плавании с той или иной скоростью, в наших опытах значительно ниже величин, приводимых другими авторами [9, 50, 219]. Однако этим различиям, по-видимому, нельзя придавать большого значения в силу специфики методических подходов.

Величины активного обмена, приводимые в литературе, получены на рыбах плывущих с заданными — **принудительными** — скоростями движения, включая максимальные, а в ряде случаев и критические скорости плавания¹ [221, 223]. В то же время мы исследовали зависимость активного обмена от скорости движения при довольно низких — **произвольных** — скоростях плавания, не превышающих 2,5 длины тела. Обычно эти скорости не выходили за рамки оптимальных. Так, косвенная проверка показала, что при такой постановке опытов у мальков не образуется кислородный долг.

Вполне вероятно, что с увеличением диапазона скоростей коэффициенты степеней уравнений будут несколько иными. Не исключено, что различия в энергетических тратах на активный обмен значительно возрастут при движении с максимальными (длительными или форсированными) скоростями плавания, при которых более четко выявятся функциональные возможности организма.

Что касается степенного коэффициента k при скорости v , то численные значения его мало отличаются от значений, приводимых другими исследователями [9, 50, 219, 243], и являются величинами того же порядка. У молодых исследованных нами рыб угловой коэффициент k в среднем колеблется от 1,5 до 2, за исключением ласкиря, у которого k фактически равен единице. По своей сути угловой коэффициент характеризует степень нарастания энергетических трат при увеличении скорости плавания. Однако этот коэффициент очень чувствителен и может значительно колебаться в зависимости от целого ряда факторов. В этой связи стоит напомнить, что в наших экспериментах использован небольшой интервал скоростей, ограниченных произвольными скоростями плавания молодых в условиях, исключающих экстремальные воздействия, а следовательно, и максимальные скорости. Не следует забывать и того обстоятельства, что при расчете теоретического активного обмена было сделано допущение, что мальки рыб плывут с найденными скоростями непрерывно, в течение определенного отрезка времени. А между тем наблюдения в природе и эксперименте показывают, что большая часть исследуемых мальков, в том числе ласкирь и зеленушка, неспо-

¹ Максимальная скорость, с которой рыба может плыть в течение часа.

собны плыць непрерывно в течение длительного времени без отдыха.

Так, попытка заставить мальков ласкиры плыць длительное время со скоростями, несколько превышающими оптимальные, нередко вызывала у них шоковое состояние, обусловленное переутомлением.

Вполне вероятно, что у посредственных пловцов, какими являются ласкирь и зеленушка, существуют ограниченные возможности форсирования скоростей плавания. Форма тела и двигательный аппарат многих рыб не приспособлены к непрерывному движению, т. е. движению на выносливость. По мнению ряда авторов [176, 202, 213], основанному на наблюдениях в природе и в эксперименте, у подавляющего большинства рыб наиболее выражены адаптации к высоким, но кратковременным скоростям движения, в то время как крейсерские скорости у большинства рыб достаточно низки и невелики по диапазону, что, по всей вероятности, и находит подтверждение в структуре мускулатуры.

Хорошо известно, что у большинства рыб значительную часть мускулатуры составляют белые мышцы, способные за счет анаэробных процессов выдавать огромные порции энергии и функционально ответственные за спринтерские, импульсивные скорости плавания.

При длительном движении, требующем большей выносливости от организма, значительную роль играют красные мышцы, способные за счет аэробных процессов поддерживать устойчивый уровень энергоотдачи [74]. Наглядным подтверждением этого положения могут служить тунцы, у которых специализация мышц к высокой локомоторной деятельности выражена наиболее четко.

Движение молодых таких рыб, как ласкирь, зеленушка и в какой-то степени угорь, отличается частой сменой периодов плавания и покоя.

Очень сходная, только, пожалуй, более четко выраженная картина наблюдалась в экспериментах с ланцетником [48]. Ланцетник может плавать непрерывно лишь очень короткое время.

Стимуляция ланцетника к непрерывному плаванию вызывает такое возрастание энергетических трат, что приводит к гибели животного. В то же время хорошие пловцы отличаются длительными периодами активного плавания.

Достаточно известно, что быстроплавающие рыбы, такие, как тунец, пелагида, ставрида и некоторые другие, не могут жить в условиях, ограничивающих возможность плавания. Это связано с тем, что у них высокие потребности в кислороде не могут обеспечиваться только за счет дыхательных движений жабр, а дополняются за счет пассивной фильтрации воды через жабры во время плавания.

СВЯЗЬ МЕЖДУ СКОРОСТЬЮ ПЛАВАНИЯ И МАССОЙ

Скорости, с которыми плавали мальки в опытах, довольно значительно варьировали от опыта к опыту. Мы попытались проследить, существует ли связь между скоростью плавания и массой тела молоди исследованных видов. С этой целью были рассчитаны численные значения степенных уравнений типа

$$v = Bw^m \quad (81)$$

(табл. 18, уравнения (82) — (86)).

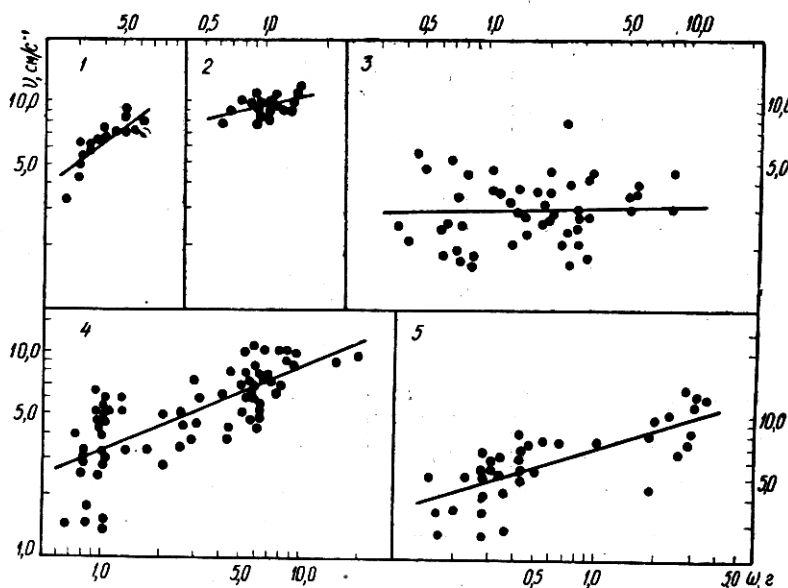


Рис. 26. Зависимости скорости плавания (v , см/с⁻¹) от массы тела (w , г) молоди рыб:

1 — угорь; 2 — барабуля; 3 — ласкирь; 4 — зеленушка; 5 — кефаль. Шкалы логарифмические.

Экспериментальные величины скорости плавания и массы тела нанесены на графики в двойной логарифмической системе координат (рис. 26). Как видно из графиков, рассеяние точек достаточно большое, особенно у молоди ласкиря. Нарастание скорости движения с увеличением массы тела идет довольно медленно, а у молоди ласкиря и вовсе отсутствует. Линия регрессии у него практически проходит параллельно оси абсцисс, что свидетельствует об отсутствии связи между скоростью и массой (см. рис. 26) у молоди этих рыб. Величина степенного коэффициента m очень мала (уравнение (84)), а ошибка S_m превышает его величину. Коэффициент корреляции настолько низок, что практически можно считать: у молоди ласкиря скорость плавания и масса не коррелируют. Во всех уравнениях показатель

степени при массе меньше единицы, что свидетельствует о замедлении роста скорости с возрастанием величины мальков. В этом отношении наши данные не противоречат сведениям, имеющимся в литературе и свидетельствующим, что с увеличением размеров рыб их относительные скорости, как правило, снижаются [213, 214, 244].

Рассчитанные нами зависимости массы от длины тела у молоди ласкиря, зеленушки и кефали представлены в табл. 19

Таблица 18. Параметры степенных уравнений ($v = Bw^m$), связывающих скорость

Вид	n	σ_y	σ_x	r	$\lg B$
Угорь	18	0,099	0,113	0,828	1,088 2
Барабуля	22	0,043	0,097	0,508	0,987 2
Ласкирь	49	0,153	0,339	0,100	0,486 6
Зеленушка	72	0,215	0,387	0,742	0,526 2
Кефаль	38	0,180	0,436	0,767	0,852 6

Таблица 19

Параметры степенных уравнений ($w = Al^k$), связывающих массу и длину тела

Вид	n	σ_y	σ_x	r	$\lg A$
Ласкирь	61	0,335	0,117	0,975	-1,393 3
Зеленушка	89	0,532	0,117	0,614	-1,532 9
Кефаль	65	0,638	0,200	0,983	-2,090 4

уравнениями (87) — (89). Связь между указанными параметрами очень высока у ласкиря, кефали и несколько слабее у зеленушки. На графике это выявляется в виде разброса точек, относящихся к наиболее мелким размерным группам.

Результаты измерений и наблюдения за поведением молоди в опытах хорошо согласуются с экологией изучаемых видов. Известно, что зеленушки являются обитателями зарослей зоостеры и цистозир и их образ жизни связан с этими биоценозами. Зеленушки не совершают больших миграций, и тело у них не приспособлено к длительному плаванию. В природных условиях они обычно плавают среди зарослей растений, отыскивая пищу. При этом характер их движения отличается быстрой сменой направления в разных плоскостях и частым чередованием периодов плавания и покоя. В случаях опасности зеленушки

быстро прячутся в зарослях и благодаря окраске почти сливаются с окружающим фоном.

Ласкири также являются обитателями прибрежных зарослей и неспособны к быстрым и длительным движениям, как это свойственно хорошим пловцам. Однако, несмотря на низкие скорости плавания, ласкири достаточно активны и поворотливы и значительную часть времени проводят в движении. В поведении ласкирей и зеленушек наблюдается большое сходство. Эти эко-

плавания с массой тела у молоди рыб

B	$S_{\lg B}$	m	S_m	Уравнение	Номер уравнения
12,260	0,055 5	0,725	0,115	$v = 12,260 \cdot w^{0,72}$	(82)
9,709	0,037 0	0,225	0,081	$v = 9,709 \cdot w^{0,22}$	(83)
3,066	0,152 5	0,045	0,064	$v = 3,066 \cdot w^{0,04}$	(84)
3,359	0,144 1	0,411	0,044	$v = 3,359 \cdot w^{0,41}$	(85)
7,122	0,115 7	0,318	0,043	$v = 7,122 \cdot w^{0,32}$	(86)

у молоди рыб

A	$S_{\lg A}$	k	S_k	Уравнение	Номер уравнения
0,040 4	0,073 8	2,797	0,080 8	$w = 0,040 l^{2,80}$	(87)
0,029 3	0,419 9	2,791	0,380 3	$w = 0,029 l^{2,80}$	(88)
0,008 1	0,117 9	3,131	0,073 1	$w = 0,008 l^{3,12}$	(89)

логически близкие виды обнаруживают значительное сходство и в величинах экспериментально полученных параметров.

Что касается кефалей, то они являются достаточно хорошими пловцами и совершают значительные миграции вдоль берегов. Тело их имеет хорошо обтекаемую веретенообразную форму. Молодь обычно держится небольшими стайками на мелководье. В случае опасности вся стайка стремительно уплывает прочь. Форма тела молоди мало отличается от взрослых рыб. По показателю формы корпуса и гидродинамическим качествам Ю. Г. Алеев [1] относит весь род *Mugil* к рыбам, занимающим промежуточное положение среди подвижных рыб.

Относительно высокий уровень энергетического обмена, наблюдаемый у мальков барабули, характерен только для молоди. Вероятно, это связано с тем, что молодь барабули до опреде-

ленного возраста ведет пелагический образ жизни, характеризующийся довольно высокой активностью. Молодь, исследованная нами, относится именно к этой стадии. Форма тела барабули в этот период отличается от взрослых рыб. С переходом к донному образу жизни, т. е. при смене одной экологической ниши на другую, форма тела барабули значительно изменяется в гидродинамическом отношении [1, 134].

Общеизвестно, что угри по своему образу жизни, форме тела и типу движения довольно значительно отличаются от других видов рыб. Угревидный тип движения, связанный с вытянутой формой тела, при экстремальных условиях, особенно в случаях переползания по пересыхающим или мелководным водоемам, является единственно возможным способом передвижения к местам нереста. Очевидно, более низкий уровень энергетического обмена у угрей обусловлен длительным приспособлением к обеспечению далеких миграций и связанной с этим высокой выносливостью к различным условиям окружающей среды.

На основании полученных измерений при сопоставлении скоростей энергетического обмена, «подвижности», характера движения и скоростей плавания можно заключить, что молодь ряда видов рыб, занимающих различные экологические ниши, заметно отличается друг от друга уровнями обмена.

ОСОБЕННОСТИ АЗОТИСТОГО ОБМЕНА У РЫБ ПРИ ПЛАВАНИИ

Изучение влияния двигательной активности на интенсивность азотистого обмена и энергетическое расходование белка у рыб представляет интерес с точки зрения исследования физиологических закономерностей этого обмена и для количественных расчетов, связанных с проблемой продуктивности, белковых ресурсов и общим круговоротом азота в море. Известно, что в природных условиях, в отличие от лабораторных, рыбы большую часть времени находятся в состоянии активного плавания. Особенно возрастает величина активного обмена во время длительных миграций. Учет поправок на активный обмен при определении уровней общего обмена имеет большое значение [32, 44, 45, 50, 52, 53].

Обмен азотистых, в основном белковых, соединений в организме является частью общего энергетического обмена и должен неизбежно отражать количественные закономерности последнего. Выяснение этих закономерностей и доли участия белка в расходовании общих энергетических резервов при активном плавании рыб представляет большой интерес. Такое изучение связано с пониманием природы энергетических источников, а также имеет непосредственное отношение к вопросам сравнительной физиологии и бионики [46, 49].

Разные авторы показатели азотистого обмена определяли в различных целях, в основном в состоянии покоя [43, 60, 82, 95, 105, 108, 109, 124, 145, 169, 172, 173, 248, 288]. Зависимость интенсивности белкового обмена от состояния активности мало исследована. Было показано, что экскреция азота у людей при длительных упражнениях возрастает и приводит к отрицательному азотистому балансу [249]. В других случаях получены неоднозначные результаты [182]. Исследования, проведенные на рыбах, свидетельствуют об увеличении экскреции азота при активном движении. Показано возрастание экскреции при активном плавании у форели, которое зависело от скорости и продолжительности плавания [229]. Высокие интенсивность экскреции азота и соотношение ее с потреблением кислорода наблюдались при активном плавании тилапий [272]. Энергетические траты белка ис-

следовали также путем определения изменений его содержания в теле рыб. Такие работы проводили на лососях. При этом большие величины расходования белка и его доли в общих энерготратах наблюдали после продолжительного плавания рыб во время нерестовой миграции в экспериментальных условиях [220, 223, 260, 270].

Для выяснения влияния фактора активности на интенсивность азотистого обмена у морских рыб в качестве показателя обмена принимали величину экскреции азота. Для сравнения закономерностей азотистого обмена с общим энергетическим и установления степени расходования азотистых соединений в общих энерготратах одновременно с экскрецией азота анализировали показатель общего обмена—потребление кислорода—и проводили соответствующие расчеты. Зависимость обмена от активности изучали двумя способами. В первом случае ее определяли на примере разных видов, отличающихся естественной подвижностью в природных условиях в силу своих экологических и физиологических адаптаций, во втором—с помощью сравнения показателей обмена у одних и тех же рыб при стандартном обмене и активном принудительном плавании.

Воздействие на животное какого-либо одного фактора в чистом виде в естественных условиях обычно не происходит. Его можно наблюдать в эксперименте, устранив при этом влияние других факторов, т. е. сделав их постоянными. Такие исследования необходимы в тех случаях, когда нужно оценить действие одного из факторов, который в комплексе окружающих условий определяет напряженность и направленность экологического процесса [47]. Вычленение одного фактора соблюдалось нами в данном случае в опытах по влиянию активности на обмен, которые проводили у одноразмерных животных одного вида при одинаковой температуре и других условиях. В природе животные находятся под воздействием нескольких, часто разнозначных условий, взаимовлияющих друг на друга. Для понимания таких процессов, как указывал В. С. Ивлев [47], необходим «анализ в количественно-функциональном аспекте совокупного действия факторов, который является одной из важных проблем экологии».

Одним из главных факторов, от которых зависит интенсивность обмена водных животных, как известно, является окружающая температура, так как она определяет скорость биологических процессов [32, 53, 54, 126]. Имеющиеся данные об интенсивности азотистого обмена в условиях разных температур касаются стандартного обмена животных. В этом случае наблюдали зависимость экскреции азота от температуры, аналогичную той, которая свойственна общему энергетическому обмену. У некоторых видов рыб были вычислены величины Q_{10} для отдельных температурных интервалов [124, 287]. О температурном влия-

нии на азотистый обмен рыб в условиях активного движения сведений почти нет. В наших опытах мы изучали совместное действие на обмен факторов активности и окружающей температуры.

ЭКСКРЕЦИЯ АЗОТА И ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА У РЫБ С РАЗЛИЧНОЙ ЕСТЕСТВЕННОЙ ПОДВИЖНОСТЬЮ

Известно, что уровни стандартного энергетического обмена у рыб разных видов связаны с их естественной подвижностью [8, 20]. Интенсивность азотистого обмена в таком аспекте не рас-

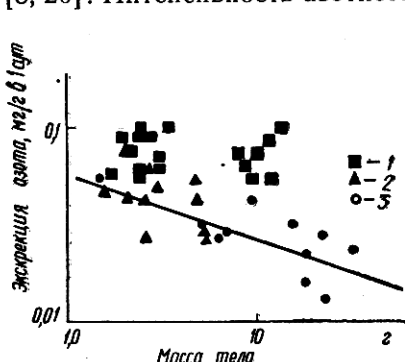


Рис. 27. Интенсивность экскреции азота у ставриды (1), смариды (2) и скорпены (3). Прямая проведена для скорпены. Шкалы логарифмические.

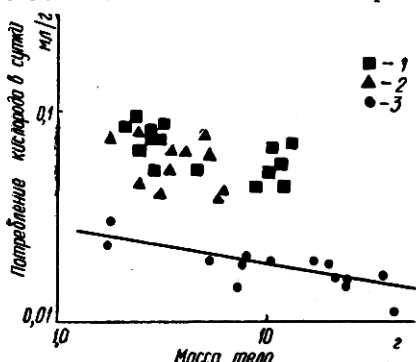


Рис. 28. Интенсивность потребления кислорода у ставриды (1), смариды (2) и скорпены (3). Прямая проведена для скорпены. Шкалы логарифмические.

смаивалась. Этот вопрос мы выясняли на примере трех видов черноморских рыб: ставриды, смариды и скорпены. Ставрида и смарида — активные прибрежно-пелагические виды с более выраженной тенденцией активности у ставриды. Скорпена — придонная, большей частью неподвижная рыба. Для устранения влияния фактора питания на обмен опыты проводили на рыбах, выдержанных в аквариуме около недели и голодавших в течение нескольких суток. Экскрецию азота и потребление кислорода определяли на одних и тех же особях. Масса рыб варьировала у ставриды от 10 до 66, 8 г, у смариды — от 8,7 до 28,8, у скорпены — от 8,3 до 178,5 г. Оба показателя измеряли при стандартном обмене, т. е. в состоянии относительного покоя, которое отличалось у разных рыб. Скорпены во время опыта неподвижно сидели на дне сосуда, смарида и ставрида свободно плавали. Скорость экскреции азота определяли путем выдерживания рыб в течение 3—5 ч в сосудах с известным объемом морской воды, которую непрерывно аэрировали. По окончании опыта брали пробы воды, в которой измеряли содержание выделенного рыбами азота. Азот в пробах определяли по микрометоду

Кьельдаля, скорость дыхания — в замкнутых респирометрах, содержание кислорода в воде — методом Винклера. Опыты проводили при температуре 18—20°C.

Полученные результаты представлены в табл. 20 и на рисунках 27 и 28. На рисунках показана зависимость экскреции азота и потребления кислорода от массы тела животных. Как видно, она наблюдается у всех рыб. У скорпены размеры отдельных особей значительно различались, что позволило указанную

Таблица 20. Интенсивность экскреции азота и потребления кислорода у рыб

Показатель		Ставрида	
Масса тела, г	$M \pm m$	$14,2 \pm 0,94$	$55,0 \pm 2,11$
	n	14	7
	lim	(10,0—22,5)	(44,3—66,8)
Экскреция азота, мг/г в сутки	$M \pm m$	$0,403 \pm 0,072$	$0,354 \pm 0,022$
	n	11	7
	lim	(0,280—0,539)	(0,298—0,456)
Потребление кислорода, мл/г в 1 ч	$M \pm m$	$0,288 \pm 0,009$	$0,187 \pm 0,018$
	n	11	7
	lim	(0,155—0,338)	(0,129—0,213)
N/Q	$M \pm m$	$0,065 \pm 0,005$	$0,089 \pm 0,002$
	n	9	7
	lim	(0,046—0,086)	(0,078—0,097)
мг N/мл O ₂	$M \pm m$	$0,065 \pm 0,005$	$0,089 \pm 0,002$
	n	9	7
	lim	(0,046—0,086)	(0,078—0,097)
Кислород, расходуемый на окисление белка, %	$M \pm m$	$37,37 \pm 2,90$	$51,71 \pm 1,16$
	n	9	7
	lim	(26,72—49,97)	(45,31—56,36)

зависимость выразить количественно в виде степенного уравнения. Для экскреции азота она имеет вид $N = 0,347 W^{0,75}$, для потребления кислорода $Q = 0,102 W^{0,826}$, где W — масса тела, N — экскреция азота в мг/г в сутки, Q — потребление кислорода в мл/г в час. У остальных рыб различия в размерах были невелики, вследствие чего у них вычисляли средние величины показателей обмена для отдельных размерных групп. Как показано в табл. 20, эти величины были выше у рыб, относящихся к меньшим размерным группам. Различия в уровнях обмена у разных видов выявляются при сравнении между собой особей каждого вида, близких по массе. Так, для мелких особей со средней массой 14 г экскреция азота составляла у ставриды 0,40, у смарицы 0,25 мг/г в сутки. У более крупных рыб для ставриды, смарицы и скорпены она равнялась 0,35, 0,20 и 0,15 мг/г в сутки. Потребление кислорода у этих же рыб составило соответственно 0,19, 0,16 и 0,052 мл/г в час. Величины, относящиеся к ставриде и смарице, в этом случае близки к вычисляемым по общему уравнению дыхания для рыб [32]. Скорпены имеют более низкий уро-

вень потребления кислорода. Из рис. 1 и 2 также видно, что выше всего расположены на графиках экспериментальные точки, показывающие экскрецию азота и потребление кислорода у ставриды, наиболее низко — точки, относящиеся к скорпене. Подобные результаты были получены нами на нескольких видах морских рыб в экспедиционных условиях [108]. В этом случае, несмотря на наблюдаемые высокие абсолютные значения показателей обмена вследствие влияния окружающей температуры

при стандартном обмене

Смарида		Скорпена	
13,6 ± 1,09	7	27,2 ± 0,85	4
	(8,7—16,5)		(25,4—28,8)
	0,254 ± 0,032		(27,0—52,1)
0,196 ± 0,033	4	0,155 ± 0,026	5
	(0,140—0,409)		(0,071—0,235)
	0,181 ± 0,017		(0,067—0,173)
0,161 ± 0,029	4	0,052 ± 0,003	5
	(0,110—0,235)		(0,031—0,056)
	0,058 ± 0,003		(0,046—0,086)
0,050 ± 0,002	4	0,116 ± 0,016	5
	(0,046—0,076)		(0,055—0,146)
	0,048 ± 0,002		(0,066—0,125)
29,05 ± 1,6	4	67,39 ± 9,29	5
	(26,72—44,15)		(31,95—84,82)
	33,69 ± 1,74		(38,35—72,62)

и малого срока адаптации опытных животных, соотношения полученных величин для разных видов рыб были аналогичными описанным выше. Наибольшая интенсивность экскреции азота и потребления кислорода была характерна для ставриды, наименьшая — для ласкиры и скорпены. Таким образом, приведенные данные показывают, что интенсивность экскреции азота, как и потребления кислорода, связана с подвижностью и образом жизни рыб.

У исследованных видов рыб было вычислено также отношение между величинами экскреции азота и потребления кислорода (N/Q), которое отражает долю участия белка в общем энергетическом обмене. Как видно из табл. 20, эта величина у скорпены по сравнению с другими рыбами оказывается выше, хотя она имеет самые низкие абсолютные значения интенсивности экскреции. В среднем отношение N/Q для смарицы, ставриды и скорпены равнялось соответственно 0,055, 0,077 и 0,106 мг азота на 1 мл кислорода.

ВЛИЯНИЕ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ НА ЭКСКРЕЦИЮ АЗОТА У НЕКОТОРЫХ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ

Зависимость интенсивности экскреции азота от активности рыб изучалась нами также с помощью метода принудительного плавания рыб в гидродинамической трубе с известной заданной скоростью. В этом случае измеряли сравнительные величины экскреции у рыб при стандартном обмене и активном движении.

Таблица 21. Интенсивность экскреции азота (мг/г в сутки) и потребления кислорода при температуре 18—21 °С

Обмен	Смарида	
	Экскреция азота ($t=20^{\circ}\text{C}$, $n=7$)	Потребление кислорода* ($t=20^{\circ}\text{C}$, $n=15$)
Стандартный	$0,241 \pm 0,043$	$0,140 \pm 0,012$
Общий	$0,316 \pm 0,051$	$0,401 \pm 0,022$
Отношение общего обмена к стандартному	1,31	2,86

Данные Ю. С. Белокопытина [23]; n —число опытов.

Таблица 22. Интенсивность экскреции азота и потребления кислорода у рыб

Обмен	Экскреция азота, мг/г в 1 сут		Потребление кислорода, мл/г в 1 ч*	
	13 °С	20°С	12 °С	20°С
	$n=9$	$n=7$	$n=15$	$n=15$
<i>Смарида</i>				
Стандартный	$0,106 \pm 0,009$	$0,241 \pm 0,043$	$0,070 \pm 0,005$	$0,140 \pm 0,012$
Общий	$0,242 \pm 0,022$	$0,316 \pm 0,051$	$0,267 \pm 0,031$	$0,401 \pm 0,022$
Отношение общего к стандартному	2,28	1,31	3,81	2,86
Стандартный	3,22		2,69	
Общий	1,45		1,78	

* Данные Ю. С. Белокопытина [23].

Объектами опытов были смарида, кефаль и ставрида. Рыб содержали в аквариумах с проточной морской водой. Перед опытом они голодали в течение нескольких суток. Опыты проходили летом в июне—июле при температуре 18—20° С.

Опыты по активному обмену проводили с группой рыб при плавании их в гидродинамической трубе со скоростью 50—60 см/с. Описание прибора дано в работе Ю. С. Белокопытина [26]. Время плавания обычно равнялось 5 ч. Средняя масса рыб составляла у смариды и ставриды 50, у кефали 160 г. Одновременно определяли экскрецию азота при стандартном обмене. Отношение объема воды к количеству и массе рыб в условиях активного и стандартного обмена было одинаковым. В собранных по

кислорода (мг/г в 1 ч) у смариды, кефали и ставриды при стандартном и общем

Кефаль		Ставрида	
Экскреция азота ($t=18,5^{\circ}\text{C}$, $n=12$)	Потребление кислорода* ($t=20^{\circ}\text{C}$, $n=17$)	Экскреция азота ($t=23^{\circ}\text{C}$, $n=5$)	Потребление кислорода ($t=20-21^{\circ}\text{C}$, $n=9$)
$0,157 \pm 0,009$	0,145	$0,303 \pm 0,031$	$0,187 \pm 0,018$
$0,278 \pm 0,021$	0,354	$0,402 \pm 0,019$	0,402
1,77	2,44	1,32	2,15

при стандартном и общем обмене в условиях разных температур

Экскреция азота, мг/г в 1 сут		Потребление кислорода, мл/г в 1 ч*	
12°С	18,5°С	12°С	20°С
$n=7$	$n=9$	$n=17$	$n=17$
<i>Кефаль</i>			
$0,078 \pm 0,010$	$0,157 \pm 0,009$	0,067	0,145
$0,182 \pm 0,014$	$0,278 \pm 0,021$	$n=10$ 0,226	$n=10$ 0,354
2,34	1,77	3,37	2,44
2,91		2,62	
1,86		1,74	

окончании опытов пробах морской воды измеряли содержание выделенных конечных азотистых продуктов: аммиака и мочевины. Аммиак определяли по методу Конвея, мочевину—колориметрическим методом с применением диацетилмонооксида [107].

Для определения роли белка в общем энергетическом обмене наши результаты мы сопоставляли с имеющимися данными по потреблению кислорода, полученными на этих же видах рыб в одинаковых условиях опыта Ю. С. Белокопытиным и Л. В. Ракицкой. Потребление кислорода при стандартном обмене измеряли в замкнутых сосудах, а содержание его в воде определяли методом Винклера.

Таблица 23. Энергетические траты белка у рыб при стандартном и общем обмене ($t=18,5\div 20^{\circ}\text{C}$)

Обмен	Экскреция азота, мкг/г в 1 ч	Расход белка, мкг/г в 1 ч	Потребление кислорода, мкл/г в 1 ч	Энергия, выделенная при окислении белка, кал/г в 1 ч	Энергия, соответствующая потребленному кислороду, кал/г в 1 ч	Доля энергии, выделенной при окислении белка (от общего количества энергии), %
<i>Смарида</i>						
Стандартный	10,00	62,5	140	0,33	0,68	48,5
Общий	13,10	81,9	401	0,43	1,98	21,7
<i>Кефаль</i>						
Стандартный	6,55	40,9	145	0,21	0,70	30,0
Общий	11,58	72,4	354	0,38	1,72	22,1
<i>Ставрида</i>						
Стандартный	12,62	88,9	187	0,47	0,91	51,6
Общий	16,75	104,7	402	0,55	1,95	28,2

Таблица 24. Энергетические траты белка у рыб в условиях разных температур

Обмен	Смарида			Кефаль		
	Расход белка, мкг/г в 1 ч	Энергия, выделенная при окислении белка, кал/г в 1 ч	Доля энергии, выделенной при окислении белка от общей энергии, %	Расход белка, мкг/г в 1 ч	Энергия, выделенная при окислении белка, кал/г в 1 ч	Доля энергии, выделенной при окислении белка от общей энергии, %
$t=20^{\circ}\text{C}$						
Стандартный	62,5	0,33	48,5	40,9	0,21	30,0
Общий	81,9	0,43	21,7	72,4	0,38	22,1
$t=18,5^{\circ}\text{C}$						
Стандартный	30,5	0,16	47,6	20,3	0,11	34,4
Общий	62,5	0,33	25,4	47,4	0,25	22,7
$t=12^{\circ}\text{C}$						

Результаты опытов представлены в табл. 21—24. В табл. 21 показана сравнительная интенсивность экскреции азота и потребления кислорода у указанных выше трех видов рыб при

стандартном обмене и активном плавании. Как видно, экскреция азота у всех рыб при плавании возрастает. У смариды и ставриды она увеличивается по сравнению со стандартным обменом в 1,3 раза, у кефали — в 1,7 раза. Потребление кислорода при этом повышается в большей мере: в 2,8 и 2,4 раза.

Таким образом, азотистые соединения, как и другие энергетические источники, расходуются при общем обмене более интенсивно.

Интенсивность экскреции азота в наших опытах выражалась количеством суммарного азота аммиака и мочевины, так как известно, что у рыб в отличие от наземных позвоночных эти соединения, и главным образом аммиак, представляют собой подавляющую часть выделяемого азота [241, 288, 291]. Ранее нами было показано также, что у смариды, кефали и ставриды суммарный азот аммиака и мочевины составлял в среднем 83—97% общего выделяемого азота [108]. Аммонотелизм у активно плавающих рыб также сохранялся. Азот аммиака в общем суммарном азоте с мочевиной составлял у них 86—91%. Таким образом, количество суммарного азота аммиака и мочевины, и главным образом аммиака, может в достаточной степени определять у рыб интенсивность общих энергетических трат азотистых соединений.

На основании количества выделяемого азота нами были рассчитаны величины расходуемого белка (умножением на коэффициент 6,25), которые затем выражены в калориях, и вычислена доля общей энергии, получаемой за счет белка. При этом принималось, что у рыб как у аммонотеличных водных животных при окислении 1 мг белка образуется 5,3 кал, а 1 мл поглощенного кислорода соответствует 4,86 кал выделенной энергии¹. Полученные результаты приведены в табл. 23. Они представляют собой средние значения величин за 5-часовой опытный период, выраженные на единицу массы животного в 1 ч. В таблице показано, что количество энергии, выделенной за счет белка, при общем обмене у рыб по сравнению со стандартным обменом возрастает и составляет в час у смариды соответственно 0,33 и 0,43 кал/г, у кефали—0,21 и 0,38, у ставриды—0,47 и 0,55 кал/г. В то же время процент энергии, образованной за счет белка, в общем количестве выделенной энергии при активном плавании снижается.

Так, эта доля составляла для стандартного и общего обмена у смариды 48,5 и 21,7%, у кефали 30,0 и 22,1 и у ставриды 51,6 и 28,2%

¹ Поскольку величину расходуемого белка мы рассчитывали по количеству выделенного суммарного азота аммиака и мочевины, в основном аммиака, мы исходили из калорийности белка, равной 5,3 [34].

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ЭКСКРЕЦИИ АЗОТА ПРИ ОБЩЕМ ОБМЕНЕ

Изучение изменений интенсивности азотистого обмена под действием температуры в условиях активности рыб представляет большой интерес, так как позволяет судить об одновременном влиянии указанных факторов на обмен и энергетическое расходование белка.

Исследовали интенсивность экскреции азота у смяриды и кефали при двух разных естественных температурах—18—20°С

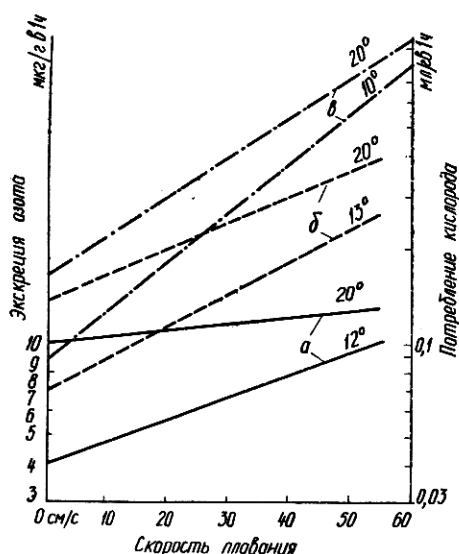


Рис. 29. Зависимость интенсивности экскреции азота (а) и потребления кислорода (б, в — у лососей [219]) от скорости плавания у смяриды при разных температурах. Шкала полулогарифмическая.

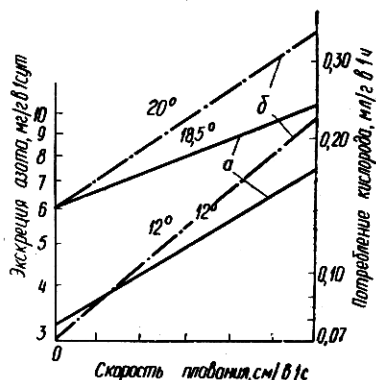


Рис. 30. Интенсивность экскреции азота (а) и потребления кислорода (б) у кефали при стандартном обмене и активном плавании в условиях разных температур.

и 12—13° С в условиях стандартного обмена и активного плавания в гидродинамической трубе. Полученные результаты представлены в табл. 22, 24 и на рис. 29, 30.

В табл. 22 показаны различия в величинах экскреции, обнаруживаемые у рыб при воздействии указанных факторов. Как видно из таблицы, как в покое, так и при плавании с возрастанием температуры экскреция азота у рыб увеличивается. Однако в условиях активного движения зависимость величины экскреции от температуры уменьшается. Так, при стандартном обмене экскреция изменяется в данном температурном диапазоне в большей мере, чем при плавании. Вычисленные величины Q_{10} для интенсивности экскреции равны у смяриды 3,2 при стандартном и 1,4 при общем обмене, у кефали — соответственно 2,9 и 1,8. Вследствие этого разница между обменом при активном плавании и стандартным обменом, т. е. активный обмен при высоких температу-

рах уменьшается. Так, у смариды интенсивность экскреции при плавании в условиях низкой температуры возрастает в 2,3, в то время как при высокой — в 1,3 раза. У кефали общий обмен увеличивается в 2,3 и 1,8 раза соответственно при низкой и высокой температурах. Таким образом, при низкой температуре и принудительном плавании рыбы способны достигать сравнительно высокого уровня общего обмена и скоростей движения. Высокая температура оказывает тормозящее влияние на обмен при больших скоростях плавания. Очевидно, в условиях нагрузок проявляется неблагоприятное действие высоких температур на интенсивность обмена рыб как холоднокровных животных.

Такая же закономерность наблюдается и для общего энергетического обмена изученных видов. Как видно из табл. 22, в этом случае можно также отметить два момента. Во-первых, наблюдается снижение зависимости потребления кислорода от температуры при активном плавании. У смариды величина Q_{10} для стандартного обмена равна 2,7, для общего — 1,8, у кефали — соответственно 2,6 и 1,7. Во-вторых, активность при низких температурах возрастает в большей степени, чем при высоких. При температуре 12°C потребление кислорода при плавании у смариды увеличивается в 3,8, при температуре 20° С — в 2,8 раза, у кефали — соответственно в 3,4 и 2,4 раза. Указанные закономерности особенно наглядно представлены на рис. 29 и 30.

Как видно из рисунков, при активном движении величины интенсивности экскреции азота и потребления кислорода у смариды и кефали, измеренные в условиях разных температур, сближаются между собой. Для сравнения на рис. 29 нанесены данные по потреблению кислорода мальками лососей в условиях разных температур и скоростей плавания, полученные Д. Р. Бреттом [219]. Очевидно, что эти результаты подтверждают зависимость, отмеченную в наших опытах. В табл. 24 показаны относительные энергетические траты белка у рыб при разных температурах опыта. Приведенные величины свидетельствуют о том, что абсолютное количество энергии, выделяемой при окислении белка, во время общего обмена при низких температурах возрастает в большей мере, чем при высоких. Однако доля энергии, получаемой за счет белка, в процентах от ее общего количества при общем обмене по сравнению со стандартным снижается независимо от температуры. Стандартный обмен можно рассматривать как минимальный общий обмен, состоящий из основного и активного. В то время как различия в основном обмене у рыб разной подвижности невелики, величина общего обмена у активных рыб по сравнению с малоподвижными видами может значительно возрастать [8, 20]. Наибольшие различия выявляются при сравнении стандартного обмена у придонных, большей частью неподвижных рыб и активных пелагических видов. В наших опытах самые большие различия в интенсивности экскреции азота при стандартном

обмене показаны для ставриды и скорпены. То же самое наблюдается и для интенсивности потребления кислорода. Таким образом, воздействие фактора активности на интенсивность азотистого и энергетического обмена является сходным.

Экспериментальное изучение влияния двигательной активности на скорость экскреции азота показало, что у всех трех видов эта величина возрастала в 1,3—1,8 раза. Абсолютное увеличение экскреции свидетельствует о повышении расходования азотистых соединений и, следовательно, увеличении потребностей в белке у активно плавающих рыб. Однако доля белка в общей затрачиваемой энергии снижается от 30—50% в состоянии относительного покоя до 20—28% при активном движении. Это, очевидно, отражает то обстоятельство, что в условиях эксперимента в большей мере расходуются другие энергетические источники: углеводы и жир [18, 104, 173, 277]. Аналогичное влияние наблюдалось во время активного плавания у форели. Было показано, что при больших скоростях плавания возрастание экскреции азота отставало от увеличения потребления кислорода [229].

Следует отметить, что наши опыты по изучению интенсивности экскреции при общем обмене проводились в определенных условиях. Скорость плавания рыб в приборе составляла 50—60 см/с. Это была оптимальная большая скорость, при которой рыбы могли плыть в потоке в течение многих часов. По мнению Д. Р. Бретта [220], скорость 50 см/с является устойчивой эффективной скоростью для лосося и с такой скоростью он плавает в открытом океане. В других условиях постановки опыта—скорости и продолжительности плавания, массе рыб, температуре, способах расчета интенсивности экскреции—могут быть получены несколько иные показатели, о чем свидетельствуют имеющиеся литературные данные. Большие величины экскреции азота и соотношения с потребляемым кислородом [272] наблюдали у мальков тилапии — массой 6,5 г, адаптированных к температуре 30°C. При активном плавании к концу опыта они увеличивали экскрецию в 3,5 раза по сравнению с обычным метаболизмом. При этом аммиачный коэффициент (A/Q) возрастал и свидетельствовал об интенсивном расходовании белка.

У лососей были определены непосредственные энергетические траты по изменению общей массы, содержанию белка и жира в теле в результате работы, совершаемой при длительном плавании. Показано, что мальки лососей массой 5 г при скорости плавания 50 см/с за 20 ч плавания затрачивают 55% всей энергии за счет белка и 45% за счет жира [270]. Сходные результаты были показаны на молодых и взрослых лососях, которые после 14—20 суток плавания с относительно большой для них скоростью получали в среднем 40% энергии за счет белка и 60% за счет жира. Эти величины соответствовали количеству общей энергии, расходуемой лососем и рассчитанной по потреблению кислорода

[223]. Природные наблюдения за лососем во время нерестовой миграции, плывущим со средней рассчитанной скоростью 65 см/с в течение 20 суток, показали, что за это время он расходует 53% белка и 96% жира [260]. Как следует из приведенных данных, в расходовании энергетических резервов при плавании рыб значительная доля участия принадлежит белку.

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что температура оказывает большое влияние на интенсивность экскреции азота. Температурный коэффициент при стандартном обмене в интервале 12—20°C в среднем составлял величину около 3, при активном — 1,65. Аналогичная закономерность повторяется для потребления кислорода, в этом случае Q_{10} равнялось соответственно 2,65 и 1,75. Таким образом, величины Q_{10} при активном плавании снижались по сравнению со стандартным обменом. Если рассматривать полученные результаты в свете совокупного влияния температуры и активности на обмен, то, как видно в условиях наших опытов, одновременное максимальное воздействие обоих факторов оказывает отрицательное, тормозящее влияние на возрастание скорости обмена. При большой активности плавания снижается величина Q_{10} по сравнению со стандартным обменом, а высокая температура опытов приводит к уменьшению степени увеличения общего обмена. Литературные данные по температурному влиянию на экскрецию азота известны только для стандартного обмена. Так, было показано, что температурный коэффициент для экскреции азота у карпа в диапазоне температур 10—20°C составлял 2,87—величину, близкую к полученной нами. В пределах температур 20—30°C он снижался до 1,46 [124]. Зависимость экскреции азота от температуры в интервале 15,6—29,4°C показана также для ушастого окуня [288]. Сведений о влиянии температуры на экскрецию азота при активном плавании рыб мы не обнаружили. Снижение зависимости от температуры при высоких скоростях плавания отмечено для энергетического обмена рыб [32, 96, 143, 260]. Эта закономерность была хорошо показана на лососях, адаптированных к температурам от 5 до 20°C, у которых по мере увеличения скорости плавания влияние температуры на активный обмен снижалось и при максимальной скорости становилось почти независимым от температуры [219].

ЛИПИДЫ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИ ПЛАВАНИИ РЫБ

ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О РОЛИ ЛИПИДОВ В БИОЭНЕРГЕТИКЕ РЫБ

В настоящее время в экологической физиологии рыб липидам уделяется большое внимание. Столь пристальный интерес к ним объясняется двумя причинами. Во-первых, липиды играют исключительно важную физиологическую роль в этой группе позвоночных. Во-вторых, они чрезвычайно чувствительны к экологическим факторам, что позволяет использовать их характеристики в качестве тонких индикаторов состояния рыб на различных этапах жизненного цикла и при различных условиях обитания.

Высокие калорийность и термоустойчивость, низкие теплопроводность и удельный вес, способность образовывать инертные комплексы и вместе с тем большая метаболическая активность — все это определило многообразие функций липидов у рыб. Структурные липиды рыб способствуют быстрой адаптации к резко меняющимся факторам среды, прежде всего температуре.

Резервные липиды служат основными источниками энергии при генеративном синтезе, нересте, миграциях и зимовке. Являясь важным регулятором плавучести рыб, они участвуют в пластическом обмене, например при формировании половых продуктов.

Не вызывает сомнений важная роль липидов и в биоэнергетике плавания рыб. Как известно, основными энергетическими источниками при ресинтезе АТФ у животных являются глюкоза и свободные, точнее, незатерифицированные жирные кислоты (НЭЖК). Глюкоза образуется из гликогена, а НЭЖК — из липидов. Важнейшим источником НЭЖК в организме являются резервные липиды — триглицериды, образующие так называемые жировые депо.

Гликоген и триглицериды имеют определяющее значение в аккумуляции и мобилизации резервной энергии у животных. При этом гликоген как наиболее легко мобилизуемое «запальное топливо» используется для производства кратковременной неэнергоемкой работы. Для обеспечения длительной энергоемкой работы используется более калорийное «стратегическое топливо» —

триглицериды, или, как часто упоминается в литературе, жир¹.

Естественно, человек, малоподвижные дикие, все домашние, а также классические лабораторные животные, не приспособленные к производству энергоемкой работы, в качестве основного источника энергии используют гликоген. Как известно, основы биоэнергетики были исследованы главным образом на этих объектах. Именно поэтому даже в современных руководствах по физиологии и биохимии животных, как правило, очень далеких от экологии, роль гликогена как основного источника энергии экстраполируется на животный мир в целом.

Несомненно, это заблуждение. В настоящее время многочисленными исследованиями показано, что у подвижных диких млекопитающих (как сухопутных, так и морских), перелетных птиц, большинства рыб (прежде всего пелагических форм и активных мигрантов), летающих насекомых, планктонных ракообразных, головоногих моллюсков основным источником энергии при движении являются триглицериды (жир).

Важную роль в качестве источника энергии у животных играют также белки. Особенно велика эта роль у малоподвижных беспозвоночных. По-видимому, белки были первой, неспецифической формой аккумуляции энергии у животных. В процессе эволюции животного мира, однако, эта форма была в значительной степени заменена специфической формой—гликогеном и жиром.

Физиологической роли липидов у рыб посвящена огромная литература. Вместе с тем исследований, непосредственно касающихся использования липидов при плавании рыб, очень мало. Это объясняется, несомненно, серьезными методическими трудностями при организации и проведении таких исследований.

Роль липидов при плавании рыб может быть установлена одним из следующих трех способов:

1. По уменьшению содержания липидов в тканях рыб (или в теле в целом) при плавании. При этих исследованиях либо заставляют рыб плавать в специально сконструированных гидродинамических стендах, либо определяют убыль жира в их теле во время длительных протяженных миграций. Последнее лучше всего делать на лососевых, у которых нерестово-миграционное голодание не затушевывает истинной картины расхода липидов.

2. По дыхательному коэффициенту (RQ), представляющему отношение выделенной при дыхании углекислоты к потребленному кислороду. В сочетании с данными по экскреции азота это дает возможность рассчитать соотношение в использовании белков, гликогена и липидов в энергетическом обмене.

3. По убыли меченых (например, по C^{14}) липидов в теле рыб.

¹ Согласно современной терминологии, жиры—это только нейтральные липиды, прежде всего триглицериды; таким образом, жиры и триглицериды часто рассматриваются как синонимы.

При этом совершенно ясно, что сам по себе факт использования липидов при плавании рыб является достаточно тривиальным. Смысл исследования состоит в том, чтобы количественно рассчитать соотношения траты липидов с величиной пройденного рыбой пути, временем и скоростью плавания.

Пожалуй, первая попытка рассчитать энергетические затраты при плавании рыб (не только по убыли жира, но и по убыли общей калорийности) была сделана в классическом исследовании Б. П. Пентегова, Ю. Н. Ментова и Е. Ф. Курнаева [117], изучавших миграцию кеты *Onchorinchus keta* вверх по Амуру. Ими было показано, что во время 2000-километровой миграции кета теряет 26—28 тыс. кал на 1 кг массы в сутки. Впоследствии этими данными воспользовался Г. Г. Винберг [32], рассчитавший соотношение общего, активного и основного обмена у кеты. Данные, полученные аналогичным образом, приводятся также в работе Д. Р. Айdlера и Ч. Битнерса [259], определявших затраты энергии при миграции тихоокеанского лосося *O. nerka* в реке Фрейзер в Канаде.

При всей заманчивости расчеты указанных авторов страдали одной и той же существенной методической ошибкой. Они не учитывали того, что содержание жира и общая калорийность лососей во время нерестовой миграции уменьшались не только за счет энергетических трат, связанных с движением, но и за счет огромного расхода вещества и энергии непосредственно на синтез генеративной ткани. Этот расход настолько велик, что в свое время С. В. Грин [253] назвал его «драматическим».

Расчеты энергетических трат (по убыли жира) при плавании рыб в гидродинамическом стенде связаны с работами Д. Р. Бретта [220, 223]. Д. Р. Бретт исходил из правильного допущения, что основные энергетические затраты рыб при плавании определяются расходом липидов. Действительно, по его данным, а также по данным З. А. Муравской (см. главу V), лишь 20% энергетических затрат при длительном плавании рыб приходится на белок. Некоторая часть энергетических затрат, по данным Е. С. Блэка [212] и А. Л. Морозовой и др. (см. гл. VII), приходится также на гликоген, но эти затраты связаны в основном с «пусковым периодом» плавания.

Расчеты Д. Р. Бретта показали, что траты энергии на обмен при крейсерском плавании молоди нерки составили 0,85—1,13 ккал/кг массы в час. Интересно, что продолжительность плавания равнялась 20 суткам (!), что свидетельствует о совершенстве использованного в эксперименте прибора.

Проведенные параллельно определения энергетических затрат по потреблению кислорода дали величины в среднем на 20% более низкие, чем указанные выше. Эта разница, по мнению Бретта, связана с недоучетом кислородным методом недоокисленных продуктов липидного катаболизма, которые к тому же могут экскретироваться из тела рыбы.

В отличие от Д. Р. Бретта Г. М. Крюгер и др. [270] в экспериментах на молоди кижуча получили значительно большее расхождение между кислородным и «липидным» методами расчета энергетических затрат при плавании рыб. Проведенные эксперименты и их результаты произвели на Д. Р. Бретта столь сильное впечатление, что он, будучи ведущим специалистом в области кислородной методики, признал определение энергетических затрат у рыб по убыли жира более совершенным, чем определение по потреблению кислорода.

С этим утверждением Д. Р. Бретта вряд ли можно согласиться. Нет сомнения в том, что в некоторых отношениях методика определения энергетических затрат по убыли жира имеет преимущество перед «кислородной» методикой. Это преимущество заключается прежде всего в том, что для определения затрат жира не требуется столь громоздкий прибор, каким является замкнутый респирометр. В открытом гидродинамическом лотке, в котором обычно определяют затраты жира, можно исследовать рыб гораздо больших размеров, чем в респирометре. Кроме того, кислородная методика достаточно капризна и требует значительного времени, особенно при определении кислородного долга.

И все же методика определения энергетических затрат по убыли жира имеет еще более существенные недостатки. Они связаны прежде всего с необходимостью использования в опыте очень большого количества рыб (значительно большего, чем при «кислородных» опытах). Объясняется это большой вариабельностью содержания жира в теле рыб. Эта вариабельность может достигать десятков процентов. Следовательно, для ее нивелирования необходимо и в опыт, и в контроль брать большое количество рыб (не менее 20 для опыта и столько же для контроля). При этом рыбы должны быть близких размеров, сходного физиологического состояния (прежде всего стадии зрелости) и, разумеется, из одного улова. Каждый новый опыт требует соответственно и нового контроля. Все это значительно затрудняет постановку экспериментов, особенно в полевых условиях. К этому следует добавить, что в отличие от кислородного метода липидный предполагает лишь однократное использование подопытного материала. Наконец липидный метод также недоучитывает часть энергетических затрат (прежде всего белка, о чем упоминалось выше).

Значение липидного метода определения энергетических затрат у рыб состоит в том, чтобы быть хорошим подспорьем кислородному методу и применяться либо параллельно с ним, либо самостоятельно, когда проведение кислородных экспериментов невозможно или затруднено.

Опыты по определению дыхательных коэффициентов у плавающих рыб также немногочисленны. Они относятся к карасю, радужной форели, тиляпии [271, 272], байкальскому хариусу и байкальскому омулю [14]. Этими опытами доказано, что при

плавании RQ снижается и устанавливается в пределах значений, свидетельствующих о преимущественном использовании липидов в качестве источников энергетических затрат. Сколько-нибудь основательных опытов по использованию меченых липидов при плавании рыб нам не известно, хотя несомненно, что этот метод может оказаться полезным в биоэнергетических исследованиях.

Косвенным, но весьма показательным способом доказательства важной роли липидов при плавании рыб является сопоставление уровня липидов и их фракционного состава у рыб с различным уровнем активности.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИПИДОВ У РЫБ С РАЗЛИЧНЫМ УРОВНЕМ АКТИВНОСТИ

Исследования по жирам рыб ведутся уже почти сто лет. Однако требованиям современной экологической физиологии удовлетворяют исследования лишь последних двадцати лет. В эти годы широко развернулось изучение липидов в связи с проблемами экологии видов и популяций. Были разработаны и повсеместно используются методы тонкослойной и газовой хроматографии, позволяющие исследовать фракционный и жирнокислотный состав липидов. Новая лабораторная техника дает возможность выявлять роль липидов в тканевом обмене и функционировании клеточных мембран. Все эти вопросы исследуются и на рыбах. Широкую известность приобрели фундаментальные работы Р. Г. Акмана [197], Т. Фаркаша и С. Геродека [238], Е. М. Крепса и др. [81], в которых выявляются связи между фракционным и жирнокислотным составом липидов и функциональным состоянием рыб; Ч. Билински [207] и Г. Брокерхоффа [226] — по липидному метаболизму; Т. Р. Андерсона [199] — о роли фосфолипидов в температурных адаптациях рыб.

На протяжении последних двадцати лет сначала в Азовско-Черноморском научно-исследовательском институте морского рыбного хозяйства и океанографии (Азчерниро), а затем в Институте биологии южных морей АН СССР проводились исследования динамики содержания липидов и липидного состава рыб в связи с проблемами годовых циклов и экологической специфичности метаболизма [168, 170, 181, 188, 189]. В процессе этих исследований было установлено, что образ жизни рыб откладывает существенный отпечаток на уровень и распределение липидов в их тканях, характер динамики на протяжении годового и жизненного циклов, физико-химические характеристики липидов, их фракционный и жирнокислотный составы.

Одной из существенных черт образа жизни животных вообще и рыб в частности является их подвижность. Подвижность — мощный фактор, формирующий в значительной степени весь облик поведения и метаболизма животных. Придавая огромное значе-

ние подвижности в формировании всего жизненного стереотипа животных, А. Н. Северцов [137], И. И. Шмальгаузен [163], Л. А. Орбели [113], Е. М. Крепс [80], Л. Г. Лейбсон [88], И. А. Аршавский [15] указывают, что подвижность в значительной степени может служить показателем уровня их функциональной активности.

Чтобы выяснить, как подвижность рыб влияет на особенности их липидов, в отделе физиологии животных ИнБЮМ проведены специальные исследования. Они включали изучение содержания липидов в тканях, их фракционного состава и сезонной динамики (В. Я. Щепкин); определение степени ненасыщенности жиров (Г. Е. Шульман) и содержания в них метаболитически наиболее активных полиеновых жирных кислот (К. К. Яковлева). Исследования проводили на отличающихся подвижностью рыбах Азовского, Черного и Средиземного морей. В большинстве случаев анализировали белые и красные мышцы и печень рыб. В некоторых случаях исследовали валовой жир тела. Помимо сопоставления рыб с различной подвижностью сравнивали различающиеся метаболической активностью ткани. В ряде случаев удалось установить общие закономерности в изменении липидных характеристик на видовом и тканевом уровнях. Рыб для анализов вылавливали тралами, сачками во время световых станций или ставными сетями. Проводили биологический анализ выловленных рыб (определяли массу, длину, пол, стадию зрелости половых продуктов).

Содержание и фракционный состав липидов. Навески белых спинных, красных латеральных мышц и печени гомогенизировали в смеси органических растворителей (хлороформ-этанол, 2:1). Экстракцию проводили по методу Д. Фолча [240]. Липиды разделяли в тонком слое силикагеля КСК в восходящем потоке смеси растворителей (гексан-диэтиловый эфир—ледяная уксусная кислота). Пятна хроматограмм проявляли 50-процентной серной кислотой. Липиды разделяли на пять фракций: фосфолипиды, холестерин, незэстерифицированные жирные кислоты (НЭЖК), триглицериды, эфиры холестерина. Количественные определения проводили либо регистрирующим микрофотометром МФ-4, либо с помощью цветных реакций и последующей регистрации экстинкции на ФЭК-56. Фосфолипиды определяли методом Барлета в модификации Н. А. Шабановой [161], холестерин и холестериды—по реакции Либермана—Бурхарда, триглицериды—по реакции с хлорным железом, НЭЖК—методом Новака [283]. Общее содержание липидов в ткани вычисляли суммированием всех липидных фракций. Сыворотку крови обрабатывали по стандартной методике.

Иодные числа жира определяли методом Вийса без отгонки растворителя [12] либо в пробах сырого рыбного фарша (хамса), либо в навесках белых мышц (ставрида, султанка, смарида, камбала, мерланг, скорпена). Навеску растирали с безводным

сульфатом натрия; обезвоженный материал экстрагировали серным эфиром.

Для определения полиеновых (полиненасыщенных) жирных кислот мышцы и печень обезвоживали серноокислым натрием. Жир экстрагировали серным эфиром. Определяли пять физиологически важных кислот (линолевую — 18 : 2, линоленовую 18 : 3, арахидоновую — 20 : 4, пентаеновую — 20 : 5, 22 : 5 и гексаеновую — 22 : 6) по методике Н. Н. Крыловой и Ю. Н. Лясковской [83] на спектрофотометре СФ-4А при длинах волн 233, 268, 315, 346 и 374 мкм.

ОБЩИЕ ЛИПИДЫ И ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ ТКАНЕЙ

Содержание липидов и липидный состав красных и белых мышц черноморских рыб — ставриды (*Trachurus mediterraneus*—*ponticus* Aleev) и скорпены (*Scorpaena porcus* L.) разные (табл. 25). Эти два вида значительно различаются. Ставрида — активная пелагическая форма, хороший пловец; скорпена — малоподвижная донная форма, хищник-засадчик. Приведенные материалы получены в апреле—мае 1970 г. в районе Севастополя. В это время оба вида рыб находились в преднерестовом периоде годового цикла и имели относительно низкий уровень жировых запасов.

Суммарное содержание липидов в красных и белых мышцах ставриды приблизительно в два раза больше, чем у скорпены. Выше указывалось, что основной липидной фракцией, аккумулирующей энергию, являются триглицериды. В мышцах ставриды эта фракция преобладающая. Содержание триглицеридов в красных мышцах в пять, а в белых мышцах — в десять раз больше, чем у скорпены. Значительно выше в мышцах ставриды также содержание НЭЖК. Эти различия сохраняются на протяжении полного годового цикла [179]. Они хорошо проиллюстрированы на рис. 31, на котором показана сезонная динамика триглицеридов в белых мышцах ставриды и скорпены.

Более высокий уровень общих липидов, триглицеридов и НЭЖК наблюдается также в крови ставриды, чем у скорпены (табл. 26). Указанными отличиями липиды тканей ставриды и скорпены не ограничиваются. В противоположность ставриде в мышцах скорпены как по абсолютным, так и по относительным показателям преобладают не триглицериды, а фосфолипиды, холестерин и его эфиры. Основные же концентрации липидов у скорпены находятся не в мышцах, как у ставриды, а в печени [177]. По-видимому, одной из причин концентрации жировых запасов у ставриды в мышцах, а не в печени является удобство их быстрой мобилизации при мышечной работе.

Несомненно, что отличия в уровне содержания липидов характерны не только для ставриды и скорпены, но и для подвижных и малоподвижных рыб вообще. Сравним, к примеру, уровень жировых запасов и их динамику на протяжении годового цикла у

ставриды и трех других черноморских рыб — смарида (*Spicara smaris* L.), барабули (*Mullus barbatus ponticus* Essipov) и мерланга (*Odontogadus merlangus euxinus*) (рис. 32). Все указанные виды не являются дальними мигрантами и поэтому легко сопоставимы¹.

Ставрида обладает наибольшей подвижностью. Смариды и барабуля — придонные формы с умеренными плавательными способностями. Мерланг — самая малоподвижная придонная форма. По уровню жировых запасов и сезонных колебаний жирности

Таблица 25. Содержание липидов в мышцах ставриды и скорпены ($\bar{x} \pm S_x$), мг% на сырую массу ткани

Мышца	Количество определений	Фосфолипиды	Холестерин	НЭЖК	Триглицериды	Эфиры холестерина	Сумма липидов
<i>Ставрида</i>							
Красная	12	2071 ± 145	1379 ± 58	291 ± 32	6140 ± 624	615 ± 67	10496 ± 649
Белая	12	1152 ± 60	1026 ± 53	166 ± 22	2190 ± 155	390 ± 57	4924 ± 146
<i>Скорпена</i>							
Красная	9	1709 ± 115	1418 ± 109	31 ± 7	1084 ± 91	927 ± 43	5169 ± 274
Белая	11	1542 ± 10	605 ± 21	22 ± 6	122 ± 39	530 ± 44	2822 ± 66

Таблица 26. Содержание суммы липидов, триглицеридов и НЭЖК в сыворотке крови ставриды и скорпены ($\bar{x} \pm S_x$), мг% на сырую массу ткани

Пол	Стадия зрелости гонад	Количество определений	НЭЖК	Триглицериды	Сумма липидов
<i>Ставрида</i>					
Самки	III	4	124 ± 36	586 ± 145	3375 ± 489
	IV	9	159 ± 87	1269 ± 194	4615 ± 216
	VI	3	70 ± 30	208 ± 51	1513 ± 404
Самцы	IV	4	159 ± 15	1002 ± 132	3493 ± 213
	VI	5	154 ± 21	298 ± 29	2512 ± 165
<i>Скорпена</i>					
Самки	II	6	26 ± 6	76 ± 13	572 ± 45
	III	8	34 ± 8	136 ± 7	1017 ± 52
	IV	10	80 ± 17	453 ± 60	1597 ± 149
	VI	5	10 ± 2	46 ± 11	344 ± 8
Самцы	IV	4	62 ± 15	179 ± 19	845 ± 108
	VI	4	22 ± 8	73 ± 10	629 ± 118

¹ Известно, что дальние мигранты накапливают значительные запасы жира и тем резко отличаются от рыб, не совершающих протяженных миграций.

ставрида резко превосходит смариду и барабулю (жирность и ее динамика у двух этих видов совпадают), а те в свою очередь — мерланга. Данные по общему уровню жировых запасов у ставриды, полученные в начале 60-х годов [170], легко сопоставимы с данными содержания триглицеридов в мышцах этой рыбы, полученными позже [178]. Результаты, полученные по мерлангу [171], близки к тем, которые получены по скорпене [177].

Таким образом, при исследовании пяти черноморских видов (ставриды, смариды, барабули, мерланга и скорпены) доказано,

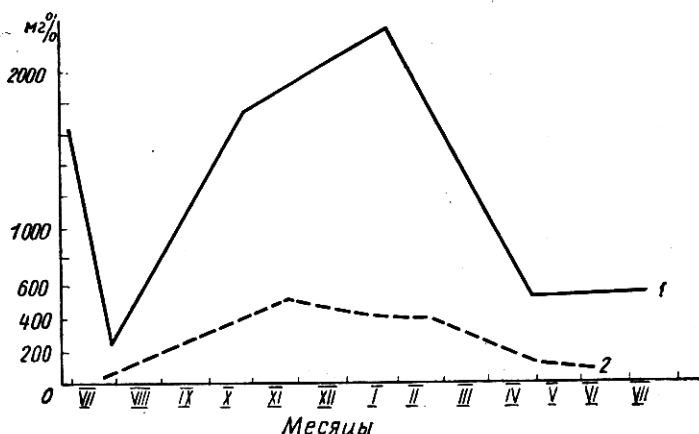


Рис. 31. Сезонная динамика триглицеридов в белых мышцах ставриды (1) и скорпены (2).

что при увеличении подвижности рыб уровень содержания липидов в их теле (главным образом в мышцах) растет, увеличиваются колебания жирности на протяжении годового цикла.

Для еще более тесной увязки данных по липидам и степени подвижности рыб сопоставим материалы, полученные на семи видах средиземноморских рыб во время экспедиции в августе—сентябре 1973 г. (табл. 27). В период исследования взятые для анализов рыбы (за двумя исключениями) находились на одинаковой стадии посленерестового нагула.

Обращает на себя внимание четкая связь между содержанием триглицеридов в белых и красных мышцах и подвижностью исследованных видов рыб. Все виды по рассматриваемому показателю выстраиваются в ряд: скумбрия — макрелешука — крупная обыкновенная ставрида — мелкая средиземноморская ставрида — ласкирь — мерланг — скорпена.

Как известно, скумбрия относится к категории наиболее совершенных пловцов среди рыб. Макрелешука также обладает способностью к быстрому стремительному движению. О ставриде, мерланге и скорпене уже говорилось выше. Ласкирь — придонная форма с умеренной подвижностью, сходная по этому призна-

ку со смаридой и султанкой. Можно считать, что концентрация триглицеридов в мышцах рыб отражает «двигательный потенциал» исследованных видов.

Уровень общих липидов в мышцах средиземноморских рыб в основном дает ту же картину, что и уровень триглицеридов¹. Таким образом, данные по средиземноморским рыбам сходные с данными по черноморским.

Таблица 27. Содержание триглицеридов и суммарных липидов в мышцах средиземноморских рыб ($\bar{x} \pm S_x$), мг% на сырую массу ткани

Вид	Стадия зрелости	Количество определений	Белые мышцы		Красные мышцы	
			Триглицериды	Сумма липидов	Триглицериды	Сумма липидов
Скумбрия— Scomber Scombrus L.	II	9	5189±889	6570±877	8344±488	9949±594
Макреле- щука—Scom- beresox sau- rus L.	II	8	3114±135	—*	6000±560	8153±530
Ставрида обы- кновенная— Trachurus— trachurus L.	II	10	2221±93	4125±360	3608±360	7012±516
Ставрида средиземно- морская—Tr. mediterraneus Strdr.	IV—V	8	2041±257	2993±289	2679±440	4470±426
Ласкирь— Diplodus an- nularis L.	II	7	1992±53	3054±198	—**	—
Мерланг— Gadus merl- angus L.	II	8	1823±288	2712±326	—**	—
Скорпена— Scorpaena scrofa	VI—IV	10	596±123	1519±135	—**	—

* В белых мышцах макрелешуки сумма не была вычислена, так как определены не все фракции липидов.

** Масса мышц оказалась слишком мала, что не позволило произвести определения.

До сих пор мы сравнивали виды, отличающиеся уровнем подвижности. Но те же закономерности в изменении липидов наблюдаются на одном и том же виде тканей, различающихся уровнем метаболической активности. В красных мышцах всех иссле-

¹ Более низкое содержание суммарных липидов белых мышц ставриды — *Tr. mediterraneus*, чем у ласкиря, несомненно, объясняется тем, что ставрида находилась в состоянии, близком к нересту, когда жировые запасы резко сокращены.

дованных видов рыб содержание общих липидов больше, чем в белых (см. табл. 25 и 27). Выше также содержание большинства липидных фракций [180]. Особенно четко выявляется преобладание в красных мышцах доли триглицеридов. Известно, что красные мышцы рыб, как и других животных, — это мышцы с высоким уровнем окислительного обмена, который обеспечивается целым комплексом механизмов (густая капиллярная сеть, наличие гемоглобина, богатая оснащенность митохондриями и высокий

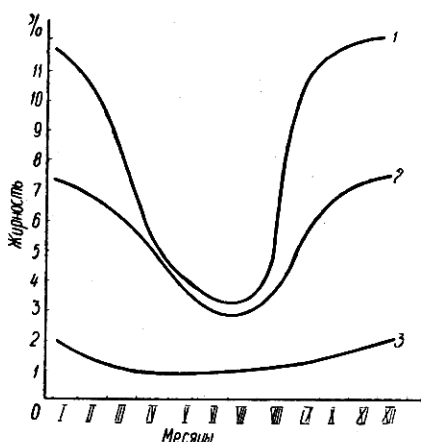


Рис. 32. Сезонная динамика общих липидов у ставриды (1), смяриды и барабули (2), мерланга (3).

уровень активности окислительных ферментов). Поскольку основными источниками запасной энергии в окислительном (аэробном) обмене являются липиды, их концентрация в красных мышцах (особенно триглециридной фракции) высока. Напротив, принято считать, что белые мышцы животных — это мышцы анаэробного обмена, использующие в качестве источника запасной энергии прежде всего гликоген. Этим можно было бы объяснить пониженное содержание липидов в белых мышцах по сравнению с красными.

Таким образом, увеличение метаболической активности как на видовом, так и на тканевом уровнях приводит у рыб к одной и той же тенденции — увеличению содержания липидов (главным образом за счет триглицеридов). На самом деле эта тенденция носит еще более общий характер и прослежена у рыб также на организменном и популяционном уровнях [175]. Она выявлена на головоногих моллюсках — при сравнении кальмаров различной подвижности [180]. Более того, эти же различия существуют и при сравнении крупных таксонов, например, резко различающихся по подвижности отрядов моллюсков, ракообразных. По-видимому, у животных конвергентно выработалось приспособление решать сходные функциональные задачи с помощью сходных биохимических субстратов, в данном случае триглицеридов.

На этом можно и закончить, если бы не одно чрезвычайно важное обстоятельство. Считается аксиомой, что красные мышцы в силу своего биохимизма и функциональных особенностей обеспечивают длительную энергоемкую работу, а белые способны лишь на кратковременные «взрывные» усилия. Это положение, безусловно, справедливое для высших животных, вызывает значительные возражения по отношению к рыбам. Действительно, в

отличие от высших животных у рыб красные мышцы по своей массе значительно уступают белым мышцам. У большинства видов — хороших пловцов — ставриды, например, масса красных мышц не превышает 5% массы тела, в то время как белые мышцы составляют около 50% массы тела [65]. Как видим, соотношение массы красных и белых мышц 1:10. Даже у наиболее быстрых пловцов среди рыб — тунцов — масса красных рыб составляет 1/3 массы белых [246]. Что же касается рыб с незначительными плавательными способностями, то красные мышцы у них вообще почти не выражены. Значительную часть времени рыбы — хорошие пловцы — проводят в крейсерском, т. е. равномерном, длительном плавании с нефорсированными скоростями. Возникает законный вопрос, может ли столь незначительная масса красных мышц обеспечить эту энергоемкую двигательную активность. А если нет, то не выполняют ли ее, в противоположность высшим животным, все-таки не красные, а белые мышцы? Простой расчет показывает, что с учетом десятикратного преобладания массы белых мышц основные запасы липидов в теле рыб находятся не в красных, а в белых мышцах. По нашим данным, у ставриды и султанки 70—80% всех мышечных запасов липидов связаны с белыми и только 20—30% — с красными мышцами [174, 176]. Трудноразрешимый, на первый взгляд, парадокс заключается в том, что основным аккумулятором и «генератором» энергии, освобождаемой в аэробном цикле, являются белые «анаэробные» мышцы.

В свое время мы пытались объяснить этот феномен одной из двух возможных причин [181]:

«1) Липиды (триглицериды) мышц лишь «топографически», но не метаболически связаны с белыми мышцами. Они аккумулярованы в соединительной ткани между мышечными волокнами, а также в самих волокнах и по развитой кровеносной системе доставляются к красным мышцам, где окисляются и используются для обеспечения сократительной функции.

2) Триглицериды используются непосредственно в белых мышцах с помощью неясного пока нам механизма».

В последнее время появились факты, которые могут свидетельствовать не только в пользу первого, но и второго предположения. Опытами с C^{14} было показано [122], что триглицериды в белых мышцах рыб в процессе липолиза распадаются на глицерин и НЭЖК, НЭЖК вовлекаются в аэробный обмен и окисляются с выделением энергии, а глицерин трансформируется в глюкозу и используется анаэробно. Опыты, проведенные в нашей лаборатории Т. В. Хоткевич [154], показывают, что меченые триглицериды обмениваются в белых мышцах ничуть не менее активно, чем в красных.

А как быть со способностью белых мышц к кратковременным «взрывным» сокращениям? В последнее время установлено, что крейсерское плавание рыб не представляет собой монотонный

процесс, а состоит из нескольких «взрывных» фаз и скольжения по инерции [305]. Ясно, что для такого характера работы больше пригодны белые, а не красные мышцы. Какое же функциональное значение в свете изложенного придается все-таки красным мышцам рыб? Конечно, нельзя отрицать их локомоторной роли. Об этом говорят многочисленные данные [56, 104]. Просто роль эта по сравнению с белыми мышцами, по-видимому, невелика. Есть основания считать, что красные мышцы рыб играют главную роль в статических напряжениях, прежде всего в обеспечении работы плавников, удерживающих тело рыбы в вертикальном положении [42]. Наконец, очень интересную гипотезу высказал в свое время О. Р. Бреккан [216]. Она широко пропагандируется и развивается Виттенбергером [310]. Эти авторы считают, что в силу своей малой массы красные мышцы рыб выполняют в основном не локомоторную, а метаболическую роль, уподобляясь дополнительной «второй печени». Эта гипотеза имеет своих многочисленных сторонников и противников и широко обсуждается в литературе, поэтому останавливаться на ней более подробно, по-видимому, нет оснований.

СТЕПЕНЬ НЕНАСЫЩЕННОСТИ ЛИПИДОВ И СОДЕРЖАНИЕ В НИХ ПОЛИНЕНАСЫЩЕННЫХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ

Степень ненасыщенности липидов определяется йодным числом, т. е. количеством йода, способным замещать ненасыщенные двойные связи в жирных кислотах. Чем выше йодное число, тем выше реакционноспособность, лабильность и метаболическая активность липидов. Сопоставим йодные числа липидов восьми видов азово-черноморских рыб (табл. 28). Все данные относятся к октябрю, т. е. ко времени завершения рыбами предзимовального нагула. В этот период жирность рыб достигает максимума.

По степени ненасыщенности липидов все исследованные рыбы четко разделяются на две группы. В первую группу с высокими йодными числами (150 и выше) входят активные пелагические ставрида, азовская и черноморская хамса¹. Во вторую группу с низкими йодными числами (107—121) входят остальные рыбы. Все они — придонные или донные — формы с умеренной или низкой двигательной активностью. Таким образом, у рыб с повышением подвижности увеличивается метаболическая активность липидов.

Сходная тенденция выявляется также при сопоставлении процентного содержания в липидах полиненасыщенных (полиеновых) жирных кислот. Сравним в этой связи процентное содержание пяти главных полиеновых кислот в резервных липидах ставриды и скорпены (рис. 33). Резервные липиды ставриды сосредото-

¹ По единичным статистически не обработанным данным, пелагические черноморские сельдь и атерина также имеют йодные числа липидов 150 и выше [172].

точены в мышцах, а у скорпены—в печени. В резервных липидах ставриды содержание наиболее ненасыщенных — пентаеновой и особенно гаксаеновой кислот выше, чем у скорпены. Эти метаболически наиболее активные кислоты в основном и определяют общую ненасыщенность липидов.

Существует еще одно различие между полиненасыщенными жирными кислотами активных и малоактивных рыб. Оно касается отношения показателей ω_3/ω_6 . Показатель ω указывает положение первой двойной связи, считая от терминального метилового конца цепи в молекуле жирной кислоты, ω_3 свидетельствует

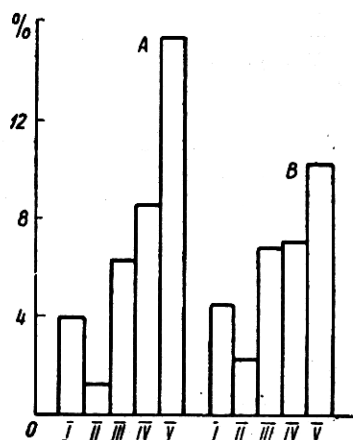


Рис. 33. Процентное содержание полиненасыщенных жирных кислот в жире мышц ставриды (А) и печени скорпены (В):

I — линолевая кислота; II — линоленовая; III — арахидоновая; IV — пентаеновая; V — гексаеновая.

Таблица 28. Йодные числа (% I₂) общих липидов рыб

Вид	Количество проб	Количество экземпляров во всех пробах	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$
Ставрида	23	531	150,0 $\pm$ 1,75
Азовская хамса	5	133	158,2 $\pm$ 3,16
Черноморская хамса	5	131	154,0 $\pm$ 3,00
Барабуля	12	204	120,0 $\pm$ 1,96
Смариды	5	84	107,0 $\pm$ 3,52
Камбала	3	7	121,3 $\pm$ 2,27
Мерланг	10	150	114,2 $\pm$ 4,25
Скорпена	9	9	121,2 $\pm$ 2,77

Примечание. У азовской и черноморской хамсы анализировали валовой жир тела, у остальных рыб — жир белых мышц.

о принадлежности кислоты к линоленовому семейству (C_{18:3}, C_{20:5}, C_{22:6}), а ω_6 — к линоленовому (C_{18:2}, C_{20:4}).

Обработав соответствующие данные Г. С. Христоферзена [155] и К. К. Яковлевой [188, 189], получаем отношение ω_3/ω_6 для азово-черноморских рыб (табл. 29).

У всех подвижных рыб $\omega_3/\omega_6 > 2$, а у малоподвижных $\omega_3/\omega_6 < 2$. Известно, что соотношение ω_3/ω_6 изменяется также при адаптациях рыб к различным факторам среды, прежде всего температурным [81, 199, 238, 278]. Эти изменения свидетельствуют о чрезвычайной лабильности полиненасыщенных жирных кислот рыб, особенно за счет ненасыщенных кислот линоленового ряда.

Повышение ω_3/ω_6 у подвижных рыб, очевидно, свидетельствует об увеличении метаболической активности их липидов, которая осуществляется прежде всего за счет линоленовых кислот.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЛИПИДОВ ПРИ ПЛАВАНИИ РЫБ

В начале главы указывалось, что опыты по использованию липидов при плавании рыб единичны [220, 223, 270]. Вместе с тем сходные эксперименты широко проводятся на насекомых и птицах, что позволяет рассчитать энергетические затраты при различных режимах полета [20, 41, 201, 265, 302].

Наши эксперименты были проведены в сентябре 1970 г., июне 1972 г. и июне 1975 г. на базе Карадагского отделения

Таблица 29. Соотношение кислот линоленового и линолевого семейств в липидах мышц азово-черноморских рыб

Вид	Кислоты линолено- вого семейства, %	Кислоты линолевого семейства, %	ω_3/ω_6
Сельдь	28,4	8,4	3,4
Тюлька	20,1	7,0	2,9
Сарган	33,3	11,6	2,9
Ставрида	24,1	9,8	2,5
Скумбрия	24,6	10,9	2,3
Султанка	15,2	7,7	2,0
Бычок-кругляк	11,9	6,5	1,8
Камбала-калкан	16,6	9,4	1,8
Скорпена	22,7	13,6	1,7

Института биологии южных морей АН УССР. В 1970 и 1972 гг. исследовали ставриду, а в 1975 — барабулю. Для исследования использовали гидродинамический стенд с объемом рабочей камеры 0,8 м³. Подробное описание этого стенда дано в работе А. Л. Морозовой и В. В. Трусевича [104].

Использование общих липидов исследовалось нами в опытах 1972 и 1975 гг., в 1970 г. — использование отдельных

липидных фракций. Поэтому результаты исследований мы излагаем не в хронологическом порядке.

Ставрида — опыты 1972 г. Исследование проводили на взрослых рыбах размером 11,8—14,7 см (масса 12,5—29,5). В работе использовали самцов и самок одновременно. Все рыбы в период исследования имели IV стадию половых продуктов (по шкале Мейена). На этой стадии черноморские теплолюбивые рыбы имеют минимальную жирность [172]. Рыб вылавливали ставными неводами и выдерживали в течение 24 ч в просторных бассейнах с проточной водой. Перед опытом рыб разделяли на две группы. Одну брали для лабораторных анализов (контроль), другую помещали в гидродинамический лоток (опыт). Рыбы в лотке плавали в течение 1 ч в спокойной воде. После этого их подвергали воздействию потока воды. Скорость потока составляла 0,8 м/с. Для рыб указанных выше размеров эта скорость является промежуточной между бросковой и крейсерской. Температура воды в опыте равнялась 22° С. Рыбы (в опыте использовалась группа) в лотке находились в устойчивом состоянии, продолжительное время ориентируясь против потока. За утомление («отход») принимался момент, когда рыба начинала сноситься потоком и прижиматься к заградительной решетке. В

этот момент рыбу извлекали из трубы. Опыт был проведен в течение одного дня (14 июня). В контроле было 39 рыб (19 самок и 20 самцов), в опыте — 24 рыбы (16 самок и 8 самцов). Размеры рыб в контроле и опыте были одинаковыми. Рыбы в опыте плавали от 4 до 22 ч (в среднем 13 ч). «Отход» рыб во время опыта был равномерным.

Анализировали навески (200—350 мг) спинных белых и латеральных красных мышц. В предыдущем разделе указывалось,

Таблица 30. Содержание жира в мышцах ставриды, мг/г массы ткани

Ткань	Контроль			Опыт		
	Самки	Самцы	Среднее	Самки	Самцы	Среднее
Красные мышцы	33,9± ±56(17)	34,5± ±6,1(18)	34,2± ±4,1(35)	22,0± ±2,4(15)	18,8± ±1,7(6)	21,1± ±1,7(21)
Белые мышцы	20,7± ±3,3(19)	21,4± ±3,5(20)	21,0± ±2,4(39)	12,0± ±1,3(16)	13,7± ±2,4(8)	12,6± ±1,2(24)

Примечание. В скобках—количество проанализированных рыб.

что именно в мышцах находится подавляющая часть липидных запасов ставриды. Ткань обезвоживали растиранием с сульфатом натрия. Липиды экстрагировали по методу Фолча. Липидный экстракт высушивали в вакуумном шкафу при комнатной температуре, переносили на планшеты и взвешивали на микроаналитических весах ВЛМ-1г (СМД-1000) (табл. 30).

Половые различия в содержании жира в мышцах ставриды оказались несущественными. Это позволяет анализировать полученные материалы по усредненным данным. Содержание жира в красных и белых мышцах ставриды значительно ниже в опыте по сравнению с контролем ($0,01 > p > 0,001$). Следовательно, во время плавания в гидродинамическом лотке содержание жира в мышцах ставриды достоверно уменьшается.

Нам не удалось уловить разницу в содержании жира в мышцах рыб, плававших разное количество времени (от 4 до 22 ч). По-видимому, это связано со значительной индивидуальной вариабельностью содержания жира в мышцах рыб в момент старта. Тем не менее в подавляющем большинстве случаев содержание жира в мышцах ставриды в опыте было ниже, чем в контроле. Чтобы нивелировать индивидуальные колебания в содержании жира, мы ведем все дальнейшие расчеты, принимая среднюю продолжительность плавания равной 13 ч. Расход жира за 13 ч плавания ставриды составляет на 1 г красных мышц 13,1, а на 1 г белых — 8,4 мг. Соответственно за 1 ч плавания этот расход равен 1,1 и 0,6 мг. Принято считать, что у

большинства рыб (в том числе у ставриды) на 100 г массы приходится 5 г красных и 50 г белых мышц [65]. Следовательно, на 100 г массы ставриды затратила за 1 ч плавания $1,1 \cdot 5 = 5,5$ мг жира в красных и $0,6 \cdot 50 = 30,0$ мг — в белых мышцах.

Несмотря на более интенсивное расходование жира у ставриды при плавании в красных мышцах, общий расход жира у ставриды при плавании в красных мышцах и общий расход жира (за счет большей массы ткани) в белых мышцах в 5,5 раза выше. В предыдущем разделе указывалось, что в белых мышцах содержится 70—80% общего жирового запаса ставриды. Соответственно этому происходит и использование липидов, 80% общего расхода липидов приходится на белые и только 20% — на красные мышцы. Суммарные траты жира в белых и красных мышцах на 100 г массы ставриды составляют $(30,0 \text{ мг} + 5,5 \text{ мг})$ 35,5 мг/ч. На один грамм массы ставриды эти затраты составляют 0,355 мг/ч. Умножив эту величину на калорический коэффициент 9,3 кал), получаем 3,3 кал на 1 г/ч. Эта величина того же порядка, что и величины, полученные Ю. С. Белокопытиным (см. главу III), измерявшим потребление кислорода у ставриды во время плавания (скорость плавания и размеры рыбы в наших опытах и опытах Ю. С. Белокопытина аналогичны).

Таким образом, расчеты энергетических затрат у ставриды при плавании, проведенные двумя различными методами (по потреблению кислорода и по убыли жира в теле), дали хорошую совместимость результатов.

Барабуля — опыты 1975 г. Опыты на барабуле имели своей целью сопоставить траты липидов при плавании у рыб с невысокой подвижностью с соответствующими тратами у активных рыб (ставрида). Опыты проводили в том же гидродинамическом лотке по той же методике и в тот же месяц (20 июня), что и на ставриде. Температура воды в опыте также равнялась 22° С. Скорость плавания барабули была 0,4 м/с, что соответствует, по наблюдениям сотрудников Карадагского отделения ИнБЮМ АН УССР [104], скорости плавания ставриды, равной 0,8 м/с. Для барабули эта скорость промежуточная между крейсерской и бросковой. В опыте использовали рыб размером 10—15 см (масса 10—30 г), что соответствует размерам и массе ставриды в опытах 1972 г. В дополнение к красным и белым мышцам анализировали также печень. Все исследованные рыбы имели IV—V стадию зрелости половых продуктов. Контроль состоял из 17 рыб (все самки), а опыт — из 49 рыб (42 самки и 7 самцов). Рыбы в опыте плавали от 2 до 30 ч. Следует отметить, что небольшая часть рыб (8 экз.) была прижата к решетке в течение первого часа (эта группа анализируется нами отдельно) (табл. 31).

В процессе плавания барабули содержание жира в красных и белых мышцах достоверно снижается (в обоих случаях

$p < 0,05$). В печени оно остается неизменным. Относительное снижение содержания жира в красных и белых мышцах практически одинаково и составляет около 40%. Содержание жира в красных мышцах барабули в контроле и опыте значительно выше, чем в белых. В печени контрольных рыб содержание жира несколько выше, чем в белых мышцах. В процессе плавания разница в содержании жира печени и белых мышц увеличивается.

Таблица 31. Содержание жира в тканях барабули, мг/г массы ткани

Ткань	Контроль	Опыт	
		2—30 ч плавания	0,10—1 ч плавания
Красные мышцы	$238,6 \pm 38,3(17)$	$140,5 \pm 9,4(42)$	$78,8 \pm 13,2(8)$
Белые мышцы	$50,4 \pm 5,3(17)$	$29,8 \pm 2,0(38)$	$21,9 \pm 5,2(8)$
Печень	$58,3 \pm 2,8(17)$	$56,7 \pm 3,3(41)$	$59,7 \pm 3,8(8)$

Примечание. В скобках—количество проанализированных рыб.

Следует отметить, что содержание жира в красных и белых мышцах рыб, «утомившихся» в течение первого часа плавания, значительно ниже, чем у рыб как в контроле, так и опыте ($p < 0,05$). Несомненно, что в данном случае мы имеем дело с рыбами, обладающими малыми жировыми запасами. Очевидно, плавательные возможности этих рыб чрезвычайно снижены по сравнению с основной массой использованных в опыте рыб. Можно принять, что масса белых мышц у барабули и ставриды составляет около 50% массы тела, а красных — около 5%. Следовательно, на 1 г массы барабули приходится 25 мг жира в белых и 12 мг жира в красных мышцах. Общее содержание жира в мышцах составляет 37 мг на 1 г массы рыбы (70% этого запаса приходится на белые, а 30% на красные мышцы). В процессе плавания расход жира у барабули на 1 г красных мышц составляет 98,1 мг и на 1 г белых — 20,6 мг. Среднюю продолжительность плавания барабули принимаем равной 16 ч. Тогда за 1 ч плавания этот расход составляет соответственно 6,1 и 1,3 мг.

На 100 г массы барабули затратила за 1 ч плавания $6,1 \cdot 5 = 30,5$ мг жира в красных и $1,3 \cdot 50 = 65$ мг в белых мышцах. Суммарные траты жира на 100 г массы рыбы составляют $30,5 + 65 = 95,5$ мг/ч (из них $2/3$ за счет белых и $1/3$ за счет красных мышц).

На 1 г массы барабули этот расход равен 0,955 мг/ч. Умножив эту величину на калорический коэффициент жира, получаем 8,88 кал на 1 г/ч. Таким образом, энергетические затраты за счет жира у барабули при плавании в 2,7 раза выше, чем у ставриды в аналогичных условиях. Столь значительные разли-

Таблица 32. Липидный состав тканей ставриды, мг% на сырую массу ткани

Фракция	Белые мышцы	Красные мышцы	Печень
Фосфолипиды	$\frac{781 \pm 131}{(576 \pm 53) - (502 \pm 129)}$	$\frac{983 \pm 76}{(846 \pm 103) - (815 \pm 158)}$	$\frac{975 \pm 100}{(813 \pm 78) - (1176 \pm 324)}$
Диглицириды	$\frac{200 \pm 60}{(86 \pm 33) - (218 \pm 138)}$	$\frac{414 \pm 71}{(311 \pm 67) - (486 \pm 143)}$	$\frac{462 \pm 75}{(377 \pm 89) - (717 \pm 130)}$
Холестерин	$\frac{624 \pm 82}{(574 \pm 105) - (533 \pm 162)}$	$\frac{880 \pm 118}{(727 \pm 83) - (657 \pm 174)}$	$\frac{886 \pm 110}{(836 \pm 116) - (1341 \pm 198)}$
НЭЖК	$\frac{479 \pm 82}{(454 \pm 75) - (593 \pm 185)}$	$\frac{785 \pm 108}{(782 \pm 99) - (819 \pm 199)}$	$\frac{779 \pm 127}{(959 \pm 99) - (1250 \pm 130)}$
Триглицериды	$\frac{6836 \pm 848}{(5108 \pm 748) - (4415 \pm 1428)}$	$\frac{11014 \pm 1121}{(7182 \pm 666) - (6507 \pm 1117)}$	$\frac{6450 \pm 888}{(6380 \pm 717) - (5206 \pm 927)}$
Эфиры холестерина	$\frac{661 \pm 132}{(330 \pm 78) - (325 \pm 166)}$	$\frac{879 \pm 150}{(556 \pm 119) - (467 \pm 130)}$	$\frac{873 \pm 167}{(1127 \pm 211) - (1130 \pm 340)}$
Число исследованных рыб	$\frac{20}{22-8}$	$\frac{20}{22-8}$	$\frac{20}{22-8}$

Примечание. В числителе—контроль; в знаменателе слева—после 1–6 ч плавания; справа—после 7–8 ч плавания.

чия в тратах энергии на плавание барабули и ставриды, с нашей точки зрения, могут быть объяснены разными гидродинамическими качествами и разными плавательными способностями этих рыб. Барабуля по форме тела и по образу жизни мало приспособлена к быстрому плаванию. Ставрида, напротив, обладает совершенным в гидродинамическом отношении обтекаемым телом. Естественно, что эффективность, или экономичность, плавания у барабули должна быть значительно ниже, чем у

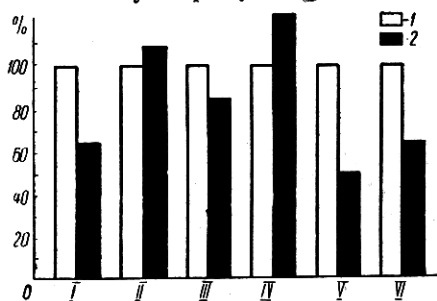


Рис. 34. Липидный состав белых мышц ставриды до плавания (1) и после 7,5 ч плавания (2). (Первоначальный уровень принимается за 100%):

I — фосфолипиды; II — диглицериды; III — холестерин; IV — НЭЖК; V — эфиры холестерина; VI — триглицериды.

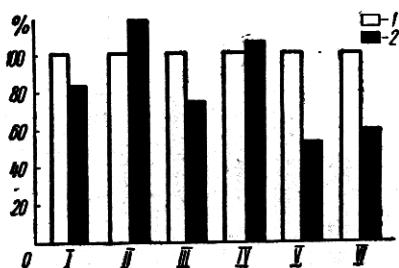


Рис. 35. Липидный состав красных мышц ставриды. Здесь и на рис. 36 обозначения те же, что на рис. 34.

ставриды. Наше заключение хорошо согласуется с данными Ю. С. Белокопытина (глава III) и К. Д. Алексеевой (глава IV), показавших, что при одинаковой скорости плавания потребление кислорода у активных рыб ниже, чем у рыб, менее активных.

Приведенные в исследовании материалы указывают также на существенную роль уровня жировых запасов в качестве «индикаторов» плавательных способностей рыб. Рыбы, обладавшие самыми низкими жировыми запасами (8 экземпляров из 50), утомились в течение первого часа плавания, так и не приняв участия в опыте. Интересно, что анализ индивидуальной вариативности содержания жира у популяций барабули района Карадага показал тот же процент рыб с низкой жирностью (16%), что и в представленных выше материалах.

Ставрида — опыты 1970 г. Задачей исследования в этой серии опытов было определение трат не общих липидов, а отдельных липидных фракций. Опыты ставили в последней декаде сентября при температуре воды 19° С. Рыбы были крупнее, чем в двух рассматриваемых выше сериях; их размеры составляли 15—18 см, а масса 30—70 г. Скорость потока для этих рыб равнялась 1,2 м/с, что соответствует скорости 0,8 м/с для рыб меньших размеров. В контроле было 20 экземпляров. Значительная часть рыб утомилась в течение 1—6 ч после начала плавания

(22 рыбы). Лишь небольшая часть (8 рыб) держалась в потоке в течение 7—8 ч. Размеры рыб во всех трех группах были одинаковыми. В конце сентября ставрида завершала предзимоваальный нагул, ее половые железы находились на II стадии зрелости, жировые запасы были близки к максимальным. Методика обработки проб для определения липидных фракций была аналогична описанной выше.

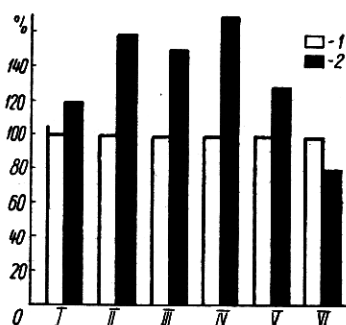


Рис. 36. Липидный состав печени ставриды.

1 — красные и 2 — белые мышцы.

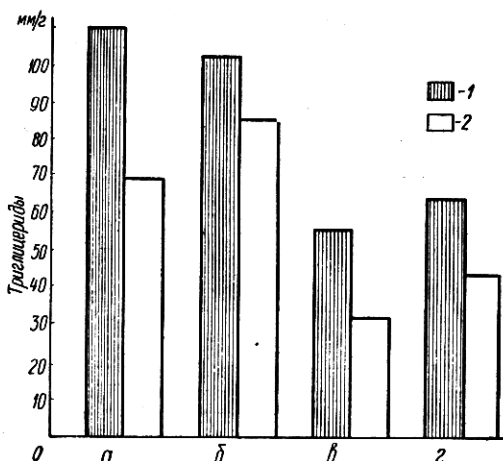


Рис. 37. Содержание триглицеридов в красных (1) и белых (2) мышцах ставриды во время плавания:

а — контроль; б — 1 ч плавания; в — утомившиеся за 1 ч плавания; г — 7—8 ч плавания.

Материалы исследования представлены в табл. 32 и на графиках (рис. 34—36).

При плавании ставриды в белых и красных мышцах значительно уменьшается концентрация нескольких липидных фракций: триглицеридов, фосфолипидов, холестерина и его эфиров. Несколько возрастает лишь концентрация диглицеридов и НЭЖК. Абсолютное уменьшение концентрации, естественно, самое большое у триглицеридной фракции. Именно они обеспечивают основные потребности рыбы в энергии. Увеличение фракций диглицеридов НЭЖК свидетельствует об интенсивной мобилизации триглицеридов.

Несколько неожиданно уменьшение фракции фосфолипидов, как известно, играющих важнейшую роль в структурном формировании тканевых оболочек, клеточных и субклеточных мембран. В настоящее время показано, что фосфолипиды мышечной ткани также участвуют в энергетическом обмене (особенно при сильных мышечных напряжениях) [89]. Содержание фосфолипидов заметно уменьшается в митохондриях мышц. Эти данные получены на крысах. Но нет оснований сомневаться, что полу-

ченные результаты могут быть справедливы также и для рыб. Кроме того, в работающей ткани, очевидно, возрастают катаболические процессы, связанные со структурным обеспечением энергетических превращений. По-видимому, фосфолипиды играют важную роль и в этих процессах. Этим, вероятно, можно объяснить и снижение фракций холестерина и его эфиров.

Печень ставриды из-за своих малых размеров не является резервным энергетическим «депо». Вместе с тем концентрация триглицеридов в печени ставриды при плавании несколько снижается. Зато резко возрастает концентрация всех остальных липидных фракций, что, вероятно, свидетельствует об интенсификации липидного обмена в этом «метаболическом котле» организма.

Параллельно с определением трат липидных фракций во время плавания в опытах 1970 г. исследовано содержание триглицеридов у рыб, утомившихся в течение первого часа плавания. Таких рыб было восемь. Одновременно было определено содержание триглицеридов у 12 рыб, плававших нормально, но изъятых из лотка через час после начала плавания. На рис. 37 приведены данные, полученные на этих двух группах. Они сопоставлены с данными по контролю и группе, плавающей 7—8 ч (см. табл. 32). Из всех четырех сравниваемых групп рыбы, утомившиеся в течение первого часа плавания, имели самое низкое содержание триглицеридов в красных и белых мышцах. Эти данные аналогичны данным, полученным в опытах на султанке (см. табл. 31). Общим для обоих видов рыб является то, что в их популяциях присутствуют рыбы, характеризующиеся одновременно чрезвычайно низким содержанием липидов (по сравнению со средним содержанием в популяции) и очень низкими плавательными способностями. Эти данные еще раз подчеркивают тесную связь между уровнем жировых запасов и плавательными способностями рыб.

УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН ПРИ ПЛАВАНИИ РЫБ

Многие виды рыб характеризуются значительными нерестовыми, зимовальными или нагульными миграциями. Эти утомительные продолжительные переходы рыбы нередко совершают против течения, при резком снижении интенсивности питания или полном его прекращении, т. е. энергетические затраты на мышечную и генеративную функции в этот период обеспечиваются в основном за счет тканевых запасов. Способность рыб в таких жестких условиях обеспечивать необходимой энергией интенсивную мышечную функцию объясняется рядом морфологических и локомоторных особенностей, а также спецификой обмена веществ в тканях и физиологических систем этих животных. До настоящего времени эта специфика не выяснена.

Первые материалы по влиянию мышечных нагрузок на химический состав тканей рыб и характер метаболизма были получены в условиях естественных миграций или в примитивных экспериментальных установках. Исследуя биохимические процессы в тканях рыб в период миграций, невозможно расчленить на составляющие комплекс факторов, одновременно воздействующих в этот период на организм рыб. В частности, невозможно выявить изменения, обусловленные непосредственно мышечной работой, а тем более строго дозировать и количественно выразить выполненную мышечную работу. Невозможно, следовательно, и рассчитать энергетический баланс организма. Использование гидродинамических лотков и труб с регуляцией скоростей потока, условий кислородного и температурного режимов, освещенности, а при необходимости — и давления позволило перейти к изучению дозированных мышечных нагрузок при точном учете и возможности моделирования важнейших факторов среды.

В последние три десятилетия значительно возросло количество работ, прямо или косвенно относящихся к актуальной и сложной проблеме — исследованию биоэнергетических и гидродинамических аспектов движения водных животных. К числу таких относятся крупные монографические работы и отдельные исследования, посвященные решению частных вопросов биохимии

мии рыб [1, 17, 27, 96, 102, 212, 277]. Тем не менее в настоящее время многие авторы при попытке обобщить имеющийся материал по указанной проблеме констатируют отсутствие четкого представления об энергетических возможностях организма рыб и физиолого-биохимических механизмах, позволяющих рыбам столь экономно и эффективно использовать энергию при мышечной работе [96]. Еще первыми работами [122] было показано значительное снижение содержания белка и липидов в тканях, что позволило отнести их к ведущим в энергетическом обмене рыб. Работы последних лет подтвердили, что липиды и белки непосредственно участвуют в процессе энергетического обеспечения мышечной функции низших позвоночных [236, 259, 261, 296].

Однако Е. С. Блэк [212] считает, что скорость потребления жиров в тканях рыб при мышечной работе не соответствует резко возрастающей энергетической потребности организма. По мнению Е. С. Блэка, повышенная потребность в химической энергии в период нерестовых миграций и при экспериментальной нагрузке, скорее всего, обеспечивается сочетанием различных механизмов продуцирования энергии и использованием в качестве субстратов белков, липидов и углеводов одновременно. Преобладание того или иного механизма и доля участия каждого из перечисленных субстратов определяются внешними условиями, внутренним состоянием организма и рядом других факторов [211, 212].

Ткани позвоночных животных, особенно ведущих водный образ жизни, постоянно испытывают в той или иной степени условия гипоксии. Одним из примеров является функционирование тканей при повышенных мышечных нагрузках. Наиболее жестко проявляется гипоксия в тканях в пусковой период работы, при мышечных нагрузках предельной интенсивности и продолжительности и при других условиях дефицита кислорода в среде или отдельных тканях. В таких случаях анаэробные пути продуцирования химической энергии в тканях имеют первостепенное значение, несмотря на их незначительную по сравнению с аэробным окислением энергетическую эффективность.

Одним из наиболее лабильных и легко мобилизуемых энергетических субстратов в тканях позвоночных являются углеводы. Ткани позвоночных способны использовать углеводы как в аэробных, так, что особенно важно, и в анаэробных условиях. Уровни содержания углеводов и продуктов их метаболического превращения в тканях практически являются результатом одновременно протекающих и противоположно направленных процессов (распада и ресинтеза) и не могут поэтому в полной мере характеризовать интенсивность каждого из них. Тем не менее до сих пор количественное определение исходных субстратов и конечных или промежуточных метаболитов в тканях используется при изучении обмена веществ и является одним из

показателей эффективности регуляторных механизмов животных.

Практически все исследователи, работавшие с рыбами, отмечают значительный разброс биохимических и физиологических показателей. Этот разброс объясняется методическими трудностями работы с рыбами, значительным видовым разнообразием класса рыб, значительными вариациями условий среды обитания, неидентичностью условий эксперимента, методов фиксации и обработки ткани, игнорированием сезонных годовых циклов при подборе экспериментального материала, анализе и обобщении данных и рядом других причин. При изучении мышечных нагрузок рыб весьма затрудняет постановку эксперимента и интерпретацию данных отсутствие до настоящего времени единой классификации скоростей плавания рыб и других плавательных характеристик этих животных. Нет четкой терминологии по скоростям рыб и методов их определения [35, 133, 152].

Работы сотрудников лаборатории биохимии Карадагского отделения Инбюм, отдела физиологии животных Института биологии южных морей АН УССР, Института физиологии СО АН СССР, Института эволюционной биохимии и физиологии им. Сеченова касаются различных сторон физиологии и биохимии активного обмена морских и пресноводных рыб, подтверждают и расширяют полученные ранее канадскими исследователями на лососевых и тресковых материалы по влиянию мышечной работы на характер и интенсивность обмена веществ в тканях рыб [16, 17, 27, 96, 101—104, 147, 148, 150, 152, 153].

Результаты этих исследований полученные на таком большом и разнообразном в видовом отношении экспериментальном материале, указывают на единство основных биохимических характеристик энергетического обмена у рыб и высших позвоночных. Вместе с тем отмечаются существенные различия у рыб и теплокровных позвоночных. Это прежде всего различные исходные уровни энергетических субстратов в тканях этих животных, различная активность анаэробных и аэробных ферментов тканей, специфика механизмов гормональной регуляции обмена веществ и др. [27, 31, 102, 122, 212, 232, 236]. До настоящего времени остается много пробелов в изучении биохимии активного обмена: отсутствуют данные об энергетических процессах в тканях рыб при различных режимах плавания, влияния экологии на плавательную способность рыб и адаптационные биохимические механизмы в этих условиях. Интенсивно дискутируется вопрос о функциональной роли красных латеральных мышц у рыб. Большой интерес вызывают исследования, касающиеся вопросов утомления рыб и процессов послерабочего (реституционного) периода.

Для исследования были выбраны пять видов костистых рыб (семейство окунеобразных — Perciformes), существенно отличающихся по экологии, в частности по степени естественной подви-

жности и типу движения: ставрида — *Trachurus mediterraneus ponticus* Al.— пелагическая, активная, стайная форма, характеризуется высокими скоростями плавания, отличными гидродинамическими качествами, совершает длительные миграции, хищник; смарида — *Spicara smaris* L.— пелагическая, активная прибрежная форма, держится обособленными косяками, длительных миграций не совершает, хищник; ласкирь — *Diplodus annularis* L.— пелагическая, прибрежная форма, обитает небольшими стаями среди водорослей, больших миграций не совершает; барабуля — *Mullus barbatus ponticus* E.— придонная, относительно подвижная форма, держится немногочисленными группами, дальних миграций не совершает; скорпена — *Scorpaenopsis* L.— придонная, малоподвижная форма, держится у берегов, среди камней, способна совершать мощные броски, длительных миграций не совершает, хищник. При учете способности к длительным миграциям, характера и особенностей плавания исследованные рыбы были условно отнесены к двум группам — подвижным (ставрида, смарида, ласкирь) и малоподвижным (барабуля, скорпена). Рыбу отлавливали ставными сетями в районе Карадага в основном в весенне-осенний период (апрель — октябрь). В опыт брали одноразмерную (для каждого отдельного вида) рыбу. Перед опытом рыбу выдерживали в течение суток в бассейне с проточной морской водой, без кормления. Партию рыб после суточной акклимации в бассейне считали контрольной. Физиологическое состояние рыб из этой партии мы принимали за состояние относительного покоя. Определяли содержание гликогена, молочной кислоты и глюкозы в мозгу, сердце, красных и белых скелетных мышцах, печени и крови рыб в состоянии относительного покоя (контроль), при дозированной по интенсивности (скорости), продолжительности мышечной работе и в период послерабочего отдыха (до 48 ч). Количественное определение гликогена, молочной кислоты и глюкозы в тканях рыб проводили по стандартным цветным реакциям с антроном и пара-оксидифенилом, с незначительными модификациями, обусловленными количественным содержанием этих веществ в тканях рыб, с соблюдением необходимого режима охлаждения при фиксации ткани и при ее дальнейшей обработке. Концентрацию исследуемых веществ выражали в мг% на сырую массу ткани. Исследуемую рыбу подвергали полному биологическому анализу. Результаты статистически обрабатывали.

Дозированную мышечную нагрузку изучали на гидродинамическом стенде (рис. 38). Принцип работы стенда основан на реофильной реакции рыб. Изучали два режима экспериментальных нагрузок: плавание с крейсерской скоростью и плавание с максимальной скоростью. При классификации скоростей плавания использовали терминологию Е. Н. Сабуренкова, Ю. Н. Сбикина, Д. С. Павлова [133]. Согласно указанной

схеме к крейсерским скоростям относятся скорости плавания, которые выдерживаются рыбами больше часа, а к максимальным — в течение нескольких минут. Для каждого исследуемого вида рыб мы подбирали в специальных экспериментах режимы нагрузок, когда при крейсерских скоростях абсолютное большинство рыб (до 90%) утомлялось после нескольких часов плавания (для разных видов время до утомления колебалось от 2 до 10 ч), а при максимальных скоростях — после 2—3 мин плавания. Установлено, что величина крейсерской и максимальной

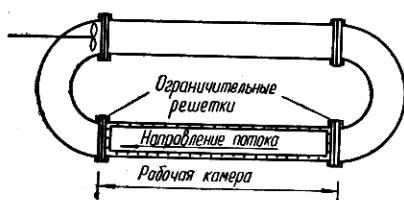


Рис. 38. Схема гидродинамической трубы:

объем—0,8 м³, длина рабочей камеры—1,7 м, площадь сечения — 30×30 см².

Таблица 33. Плавательные характеристики рыб разной экологии

Вид	Скорость, м/с		Выносливость к плаванию с крейсерской скоростью, ч
	максимальная	крейсерская	
Ставрида	2,9	1,2	8—10
Смарида	1,7	0,8	6,0
Ласкирь	1,8	0,9	4,0
Барабуля	1,8	0,9	2,0

скоростей и выносливость рыб (т. е. время плавания рыб до утомления) зависят от степени естественной подвижности рыб и тренированности их к конкретному режиму плавания (скоростному или продолжительному). Быстроплавающие рыбы значительно выносливее и характеризуются более высокими скоростями плавания (табл. 33). Время плавания до утомления при крейсерской скорости для ставриды равно 8—10 ч, крейсерская скорость равна 1,2 м/с, а максимальная—3 м/с. Малоподвижные рыбы менее выносливы, время плавания до утомления у них значительно меньше (для барабули —2 ч, для ласкиря —4, для смариды —6 ч), крейсерская скорость ниже, чем у ставриды, и равна для барабули и ласкиря 0,9 м/с, для смариды —0,8 м/с. При исследовании крейсерских скоростей плавания рыб продолжительность мышечной активности дозировали временем пребывания рыб в потоке воды. Изучали 15, 30, 60 и 120-минутные нагрузки и состояние утомления, которое наступало в зависимости от вида рыбы после 2—10 ч плавания.

СОДЕРЖАНИЕ УГЛЕВОДОВ В ТКАНЯХ РЫБ В СОСТОЯНИИ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ПОКОЯ

Первые данные о содержании углеводов в тканях рыб относятся к 1848 г. [122]. С тех пор углеводный обмен рыб был предметом многочисленных исследований. Неоднократно предпринимались попытки обобщить огромное количество разрозненного и противоречивого материала и вскрыть причины столь

значительного разброса результатов исследований [31, 116, 122, 212]. По уровню важнейших углеводов и продуктов их обмена ткани рыб несколько отличаются от тканей высших позвоночных. Вместе с тем механизмы расщепления и синтеза гликогена в тканях низших и высших позвоночных аналогичны. В общих чертах эта аналогия достаточно убедительно доказана многочисленными исследованиями на пресноводных и морских видах рыб [27, 31, 79, 116, 122]. Однако филогенетическое положение и большое видовое разнообразие класса рыб, а также специфика кислородного, температурного режимов водной среды не могли не отразиться на некоторых характеристиках углеводного метаболизма и в целом энергетического обмена рыб. Специфичность углеводного обмена в тканях рыб проявляется прежде всего в распределении важнейших углеводов (гликогена и глюкозы) в тканях.

Материал, полученный нами на протяжении ряда лет, а также анализ литературных данных позволяют заключить, что в тканях рыб максимальная концентрация гликогена на единицу сырой массы ткани отмечена в печени (до 15 000 мг%), несколько меньше содержится гликогена в красных мышцах (до 1200 мг%), сердце (до 1000 мг%), белых скелетных мышцах (200—300 мг%) и мозгу (100—400 мг%) (табл. 34).

Уровень глюкозы в крови рыб чрезвычайно лабилен — для морских рыб отмечается 4—5-кратное колебание этого показателя (см. табл. 34) [122]. Содержание глюкозы в мозгу ставриды составляет в среднем 150 мг% (см. табл. 34). У высших позвоночных, напротив, отмечено незначительное (46 мг%) содержание глюкозы в мозговой ткани [122]. Содержание глюкозы в мышцах колеблется в довольно широких пределах (1—74 мг%), близких к результатам подобных исследований в мышцах теплокровных [122]. Из-за незначительного содержания в скелетных мышцах рыб глюкоза не может быть использована в качестве энергетического субстрата. Основным энергетическим субстратом углеводной природы в скелетных мышцах рыб является гликоген. Концентрация гликогена в мозгу ставриды колеблется от 86 до 135 мг% (см. табл. 34). Наши данные согласуются с результатами, полученными на этом виде рыб Э. М. Плисецкой [122], и подтверждают заключение предыдущих исследований о высоком содержании гликогена в мозгу костистых рыб. Углеводы и прежде всего глюкоза крови являются основным энергетическим источником для обеспечения функции головного мозга позвоночных [87, 127, 186, 227].

Содержание молочной кислоты в различных тканях исследуемых рыб неодинаково (см. табл. 34). Нами показано очень низкое содержание молочной кислоты в мозгу, сердце и печени и относительно высокое — в скелетных мышцах. Различия тканей по содержанию гликогена, глюкозы, количественному и качественному составу продуктов их метаболического превращения

Таблица 34. Содержание углеводов в тканях рыб разной экологии в состоянии относительного покоя ($M \pm m$, мг% на сырую массу ткани)

Вид	Определяемое вещество	Мозг	Сердце	Белые мышцы	Красные мышцы	Печень	Кровь
Ставрида	Гликоген	103,3±8,6	343,1±29,9	189,1±28,3	589,3±55,4	6397,1±546,8	—
	Лактат	2,4±0,6	6,2±0,6	214,0±5,8	132,4±8,6	37,3±3,9	—
	Сахар	162,0±29,3	—	—	—	—	137,9±10,7
Смарида	Гликоген	146,5±9,8	389,3±30,8	179,6±22,0	314,2±25,6	2054,8±373,4	—
	Лактат	—	—	208,5±12,7	148,0±6,3	113,5±11,0	—
	Сахар	149,3±11,6	—	—	—	—	182,9±21,9
Ласкирь	Гликоген	171,7±19,5	494,4±24,1	158,8±18,8	904,7±48,5	4757,6±102,1	—
	Сахар	322,9±28,8	—	—	—	—	—
Барабуля	Гликоген	93,4±6,1	700,3±45,5	189,3±18,5	313,1±26,3	1459,8±399,0	—
	Лактат	4,5±1,6	170,9±16,4	200,3±12,7	232,6±20,5	289,8±65,0	—
	Сахар	142,8±10,7	—	—	—	—	123,5±9,8
Скорпена	Гликоген	275,7±3,9	738,1±16,3	265,5±23,4	848,0±61,6	6863,3±164,7	—
	Лактат	—	—	228,5±9,4	177,2±6,9	36,6±7,4	15,2±4,2
	Сахар	255,0±14,4	—	—	—	—	32,3±3,3

Примечание. Для расчета средней $M \pm m$ использовали 30—40 рыб.

Таблица 35. Сезонные изменения содержания углеводов в тканях ставриды ($M \pm m$, мг% на сырую массу ткани)

Ткань	Определяемое вещество	Преднерестовый нагул		Нерест		Посленерестовый нагул		
		май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь
Мозг	Глюкоза	$216,3 \pm 22,1$ (10)	$136,0 \pm 29,3$ (42)	$132,1 \pm 14,1$ (30)	—	—	$219,5 \pm 15,0$ (6)	—
	Гликоген	$93,1 \pm 6,8$ (11)	$124,9 \pm 5,2$ (16)	$113,3 \pm 4,8$ (30)	$86,0 \pm 10,9$ (22)	$105,4 \pm 16,8$ (18)	$135,7 \pm 8,8$ (6)	—
Сердце	Гликоген	$311,9 \pm 21,3$ (22)	$245,5 \pm 26,0$ (36)	$325,1 \pm 26,1$ (30)	$324,6 \pm 13,0$ (16)	—	$457,5 \pm 37,1$ (30)	—
Белые мышцы	Гликоген	$123,5 \pm 1,8$ (18)	$47,7 \pm 4,4$ (22)	$131,1 \pm 19,2$ (13)	$222,9 \pm 27,5$ (16)	$249,1 \pm 23,6$ (18)	—	$370,7 \pm 24,6$ (16)
	Лактат	—	$211,0 \pm 5,9$ (24)	$111,9 \pm 13,2$ (23)	$122,3 \pm 6,8$ (16)	$164,4 \pm 19,7$ (18)	$77,0 \pm 10,9$ (16)	$25,2 \pm 5,6$ (16)
Красные мышцы	Гликоген	$602,9 \pm 65,0$ (36)	$226,0 \pm 44,6$ (30)	$392,0 \pm 49,3$ (16)	$689,8 \pm 117,6$ (16)	$710,3 \pm 100,8$ (18)	—	$618,1 \pm 100,5$ (16)
	Лактат	—	$130,4 \pm 7,3$ (12)	$94,8 \pm 5,3$ (12)	$132,4 \pm 8,0$ (22)	—	$37,2 \pm 5,0$ (12)	$23,7 \pm 5,8$ (10)
Печень	Гликоген	—	—	$6397,1 \pm 546,8$ (16)	—	—	—	—
	Лактат	—	—	$70,7 \pm 3,9$ (12)	—	$37,3 \pm 3,0$ (16)	—	—
Кровь	Глюкоза	$156,5 \pm 12,3$ (11)	$154,4 \pm 14,3$ (16)	$137,9 \pm 10,7$ (12)	$135,5 \pm 7,9$ (11)	—	—	—

Примечание. Цифры в скобках — количество рыб в опыте.

обусловлены прежде всего физиологической ролью и функциональной нагрузкой тканей. Функциональная нагрузка тканей в свою очередь определяет кислородный и температурный режимы тканей и обеспечивает тем самым анаэробный или аэробный путь превращения углеводов. Кроме того, характер углеводного обмена зависит от наличия в тканях других метаболитов, проявляющих ингибирующее или активирующее действие на тот или другой путь использования углеводов.

У высших позвоночных уровень гликогена выше в белых мышцах по сравнению с красными [186]. Как показали наши исследования и работы ряда других авторов [27, 101, 122, 153, 277], у рыб, напротив, более высоким содержанием гликогена характеризуются красные скелетные мышцы. Так, содержание гликогена в красных мышцах ставриды (см. табл. 34) в среднем колеблется от 224,1 до 710,3 мг%, т. е. в 3—4 раза выше, чем в белых. Пересчет концентраций исследуемых веществ в мг% на единицу сырой массы ткани, который использовался нами в настоящей работе, дает возможность дать характеристику насыщенности ткани углеводами и сравнивать их именно по этому показателю, но не позволяет оценить (без дополнительного расчета) общую «вместимость» ткани по отношению к исследуемому веществу. Для получения количественного выражения «вместимости» ткани по отношению к гликогену мы сделали пересчет с учетом массы всей ткани. Этот пересчет показал, что, несмотря на относительно высокий уровень содержания гликогена в красных мышцах, основные запасы этого полисахарида сосредоточены в белых мышцах, масса которых превосходит массу красных скелетных мышц в 10 раз. Различия красных и белых скелетных мышц касаются и других показателей химического состава и обмена веществ в этих тканях, а также подтверждаются многочисленными морфологическими и физиологическими исследованиями [90, 101, 122, 216, 277, 308].

Часто значительная противоречивость данных по химическому составу тканей рыб объясняется тем, что мышцы для анализа берут в различных участках тела и их локализация не всегда учитывается авторами. По нашим данным, у черноморской ставриды в состоянии относительного покоя мышцы спинной и хвостовой частей тела содержат практически одинаковое количество гликогена. Запасы гликогена в мышечной ткани скорпены, напротив, распределены неравномерно, а именно: хвостовая содержит вдвое больше гликогена по сравнению со спинной. По содержанию фосфорных соединений мышцы спины и хвоста не имеют достоверных различий как у ставриды, так и у скорпены [102]. Содержание гликогена в мышцах лососевых, по данным Е. С. Блэка [212], связано с локализацией мышц, но эти различия не являются резко выраженными. Отсутствие значительной разницы в химическом составе мышц хвостовой и спинной частей тела лососевых и ставридовых показывает, что «энерго-

вооруженность» мышечной ткани этих видов не зависит от локализации мышц, что в свою очередь может быть объяснено характером движения и равной степенью участия этих групп мышц в движении рыбы. Указанный вывод подтверждается тем, что при экспериментальной мышечной нагрузке скорость расходования гликогена в спинной и хвостовой мышцах ставриды одинакова.

Неоднородность мышечной ткани по ряду физиологических и биохимических показателей проявляется также в красных мышцах рыб: различают поверхностные и глубоководные красные мышцы. Химический состав, характер обмена веществ в этих мышцах также значительно различаются [277]. Большинство исследователей объясняют химическую неоднородность мышечной ткани рыб различной функциональной нагрузкой отдельных участков тела, обусловленной типом плавания и экологическими особенностями вида [27, 31, 122]. Мы также придерживаемся этой точки зрения. Однако Р. М. Лав [277], анализируя данные по этому вопросу, ставит под сомнение вывод о функциональном значении указанной гетерогенности мышечной ткани и считает, что изменения свойств белков, увеличение концентрации ДНК, натрия, липидов и, возможно, других веществ в направлении к хвостовому отделу являются, скорее, результатом увеличения числа клеток на 1 г массы и количества соединительной ткани, а не усиления метаболической активности.

СОДЕРЖАНИЕ УГЛЕВОДОВ В ТКАНЯХ РЫБ РАЗНОЙ ПОДВИЖНОСТИ

Данные рисунка 39 и табл. 36 свидетельствуют об отсутствии прямой зависимости уровня углеводов в тканях рыб от уровня их естественной подвижности.

Содержание гликогена в скелетных мышцах у активных форм (ставриды) ниже, чем у малоподвижных (скорпены). Содержание гликогена в печени, мозгу и сердце, глюкозы в мозгу также значительно выше у малоподвижных форм по сравнению с активными. Аналогичная зависимость отмечается Э. М. Плисецкой [122]. Эти особенности в содержании углеводов в тканях рыб, несомненно, связаны с повышенной ролью гликолитического пути мобилизации энергии у малоактивных форм по сравнению с активными. При этом надо отметить, что так называемые малоактивные рыбы, к которым относится скорпена (а также бычки), способны совершать резкие кратковременные броски, развивая при этом значительные мышечные усилия, которые по мощности намного превосходят усилия некоторых активных рыб [35]. Разумеется, энергию для этих резких усилий малоподвижные рыбы получают за счет мобилизации гликогена.

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА В ТКАНЯХ РЫБ

Мы не располагаем, к сожалению, полными данными для анализа сезонной изменчивости показателей углеводного обмена в тканях рыб. Тем не менее данные, полученные нами в течение ряда лет, позволяют заключить, что содержание углеводов в тканях рыб значительно изменяется в течение года (табл. 35).

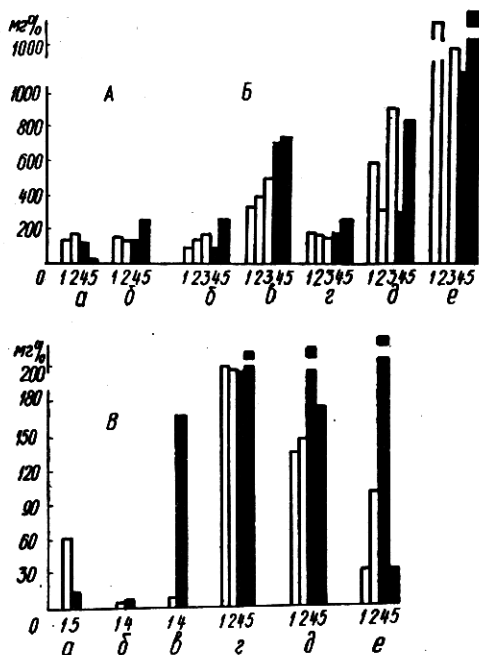


Рис. 39. Содержание углеводов: глюкозы (А), гликогена (Б) и лактата (В) в тканях рыб разной подвижности:

а — кровь; б — мозг; в — сердце; г — белые мышцы; д — красные мышцы; е — печень. Белые столбики — подвижные рыбы (1 — ставрида; 2 — смирда; 3 — ласкерь); черные — малоподвижные (4 — барабуля; 5 — скорпена).

Наиболее высоким содержанием гликогена характеризуются мышцы ставриды в весенний (май) и осенний (октябрь) периоды. Наименьшая концентрация гликогена отмечена в летний (июль — август) период. На протяжении летнего нерестового периода содержание гликогена постепенно уменьшается. Сезонная динамика содержания гликогена в красных мышцах аналогична динамике для белых.

Несмотря на значительные различия в содержании гликогена в красных и белых мышцах ставриды, уровень молочной кислоты в них практически одинаков и также характеризуется значительными колебаниями в течение года. В посленерестовый период (сентябрь — октябрь) содержание молочной кислоты в белых и красных мыш-

цах ниже по сравнению с предшествующим нерестовым периодом. Характер отмеченных изменений подтверждает на примере углеводного обмена наличие определенных физиологических годовых циклов у рыб, а именно: преднерестового, нерестового, посленерестового, или нагульного и зимовального периодов [172]. В течение года значительно изменяются характер и интенсивность питания рыб, подвижность, интенсивность генеративных процессов и другие характеристики физиологичес-

кого состояния рыб, которые в той или иной степени определяют энергетический баланс в организме, т. е. соотношение энергетических потребностей и возможностей организма. Необходимое соответствие достигается за счет значительной лабильности биохимических процессов в организме рыбы, достаточно высоко развитых регулирующих систем, обеспечивающих в случае необходимости неоднократное переключение одного механизма продуцирования и утилизации энергии на другой. Возможность переключения показана на тканях холоднокровных позвоночных Н. А. Вержбинской и М. В. Савиной [31].

Наиболее резко выражена сезонная изменчивость химического состава в тканях, которые выполняют функцию депо для определенных веществ. Так, очень существенно в течение года изменяется содержание жира и гликогена в печени рыб, скелетных мышцах [172]. Значительным сезонным колебаниям подвержена химическая структура крови — как основной транспортной системы организма. Вместе с тем наиболее жизненно важные органы, такие, как сердце, мозг, сохраняют определенную стабильность своего химического состава, в том числе углеводов. Сезонная изменчивость обычно менее выражена у оседлых, малоподвижных форм (скорпена) по сравнению с активными, мигрирующими видами (ставрида). Это говорит в пользу заключения о первостепенности фактора мышечной активности по сравнению с воздействием других факторов. Именно поэтому необходимо строго учитывать мышечную активность животных перед взятием проб на анализ. Способы отлова, транспортировки и содержания рыбы до опыта могут значительно изменить истинную, соответствующую состоянию относительного покоя, величину концентрации углеводов в тканях рыб. Так, нами было показано, что в тканях только что выловленной скорпены содержание гликогена вдвое меньше по сравнению с мышцами рыб после суточной акклимации в бассейне при отсутствии дополнительного кормления (рис. 40). Изменение уровня углеводов в тканях рыб после отлова определяется рядом причин: различной степенью асфиксии, определенной, не поддающейся дозированию и количественному выражению мышечной работой, вызванной сопротивлением рыбы, стрессовым состоянием выловленной и помещенной в неестественные условия рыбы.

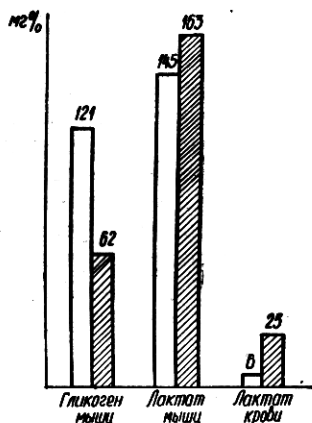


Рис. 40. Влияние мышечной нагрузки при отлове рыб на содержание углеводов у скорпены. Столбики белые — состояние относительного покоя; заштрихованные — после отлова (цифры — численные значения концентраций в мг%).

Не меньшее значение имеют, по мнению Н. Томлинсона [299], способ умерщвления и методы фиксации тканей. Различная точность методов количественного определения гликогена и глюкозы, применяемых при исследовании химического состава тканей рыб, вносит дополнительный разброс в получаемый цифровой материал [96, 102, 122].

УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН В ТКАНЯХ РЫБ ПРИ ПЛАВАНИИ С КРЕЙСЕРСКОЙ СКОРОСТЬЮ

Наиболее полно изучено нами участие углеводов в энергетическом обеспечении повышенной мышечной функции при дозированном по времени плавании с крейсерской скоростью на примере двух видов рыб разной подвижности. В качестве представителя активных рыб была использована ставрида, менее активных — смарида. На этих видах рыб изучали влияние 15, 30, 60, 120-минутных нагрузок и утомления (6—10 ч плавания) на содержание исследуемых углеводов в тканях. На барабуле и ласкире изучали влияние мышечных нагрузок этих же режимов при 15-минутном плавании и в состоянии утомления (после 2—4 ч плавания).

Прежде всего мышечная работа изменяет интенсивность обмена и вызывает изменение химического состава в скелетных мышцах, затем указанные изменения затрагивают кровь, печень, менее значительны сдвиги метаболических показателей в таких органах и тканях, как сердце, мозг.

Скелетные мышцы. Подвергая ставриду и смариду умеренной продолжительной нагрузке, мы наблюдали наиболее резкие изменения уровня гликогена и лактата в скелетных мышцах в первые 15 мин плавания рыб (рис. 41 и 42, табл. 36), указывающие на интенсивный гликолитический распад углеводов. Скорость снижения уровня мышечного гликогена (для белых мышц ставриды) в пусковой период равна 5,1 мг% в минуту. Соответственно отмечена максимальная скорость образования молочной кислоты в этот период (13,5 мг% в минуту). Величиной такого же порядка характеризуется скорость гликолиза в тканях форели при мышечной нагрузке, определенной Е. С. Блэком [211] как «тяжелая». В красных скелетных мышцах ставриды скорость использования гликогена в первые 15 мин работы почти в 7 раз выше, чем в белых мышцах, и равна 37 мг% в минуту. Вместе с тем прирост молочной кислоты в этих типах мышц почти одинаков. После 30-минутного плавания в режиме крейсерских скоростей в скелетных мышцах ставриды и смариды отмечается четкая тенденция к стабилизации этих показателей. Скорость распада мышечного гликогена после 15 мин плавания резко падает (с 5,1 до 1,6 мг% в минуту в белых мышцах и с 37 до 10 мг% в минуту в красных мышцах ставриды). Одновременно отмечается существенное снижение уровня лакта-

та в мышцах и особенно в крови (рис. 42 и 43). При продолжительных нагрузках, вероятно, включается более эффективный окислительный путь ресинтеза АТФ, а также начинают использоваться в качестве энергетических субстратов жиры и белки [207].

Относительно стабильное состояние углеводного баланса в мышцах исследованных рыб наступает при разной степени использования гликогена и сохраняется до проявления первых

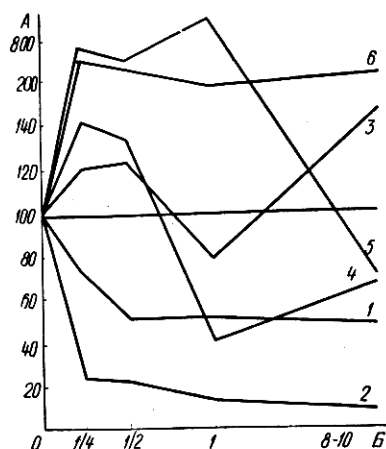


Рис. 41. Содержание углеводов в мышцах и крови ставриды при продолжительной мышечной нагрузке (плавание с крейсерской скоростью):

А — содержание вещества (в % к уровню покоя, принятому за 100%); Б — продолжительность плавания (в часах); 1 — гликоген белых мышц; 2 — гликоген красных мышц; 3 — лактат белых мышц; 4 — лактат красных мышц; 5 — глюкоза крови; 6 — лактат крови.

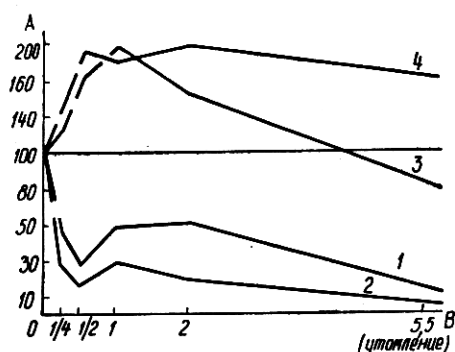


Рис. 42. Содержание гликогена и лактата в мышцах смариды при длительном плавании с крейсерской скоростью. Обозначения те же, что и на рис. 41.

признаков утомления рыб. Степень использования мышечного гликогена при активном плавании рыб разной экологии различна и связана обратной зависимостью с естественной подвижностью. Так, в красных мышцах ставриды концентрация гликогена резко падает в первые 15 мин нагрузки и составляет 25% исходной величины. Снижение гликогена в красных мышцах наблюдается в течение всего дальнейшего периода нагрузки. При утомлении содержание гликогена минимально и составляет 6—8% содержания при состоянии покоя. Это свидетельствует о полном расходовании гликогена в красных мышцах. В белых мышцах такого значительного снижения не отмечается. У малоподвижных рыб утомление наступает при больших количествах гликогена в красных мышцах (у смариды—10%, у барабули—17, у

ласкиря — 34%) (см. рис. 43). Более активные рыбы (ставрида) в меньшей степени тратят также гликоген белых мышц (на 50% от покоя), а малоподвижные—в большей степени: у барабули гликоген белых мышц расходуется на 80, у ласкиря — на 70, а у смариды—на 85%. У барабули и ласкиря траты гликогена в белых и красных мышцах при длительном умеренном плавании почти одинаковы. В мышцах смариды, а тем более ставриды, различия в степени использования гликогена в этих двух типах

Таблица 36. Скорости расходования гликогена и накопление лактата в тканях рыб разной подвижности при двух режимах нагрузки (мг% в 1 мин)

Вид	Крейсерская скорость				Максимальная скорость			
	Белые мышцы		Красные мышцы		Белые мышцы		Красные мышцы	
	Гликоген	Лактат	Гликоген	Лактат	Гликоген	Лактат	Гликоген	Лактат
Ставрида	5,1	13,5	37,0	3,3	39	28	32	10
Смариды	4,6	5,0	12,0	2,0	—	—	—	—
Барабуля	—	—	—	—	57	28	68	9

мышц более выражены. Гликоген красных мышц ставриды используется на 96, белых—на 50%, у смариды—на 88 и 83, у барабули — на 84 и 82, у ласкиря — на 68 и 66% соответственно. Различный характер использования гликогена в белых и красных скелетных мышцах рыб при нагрузке более ярко выражен у хороших пловцов и еще раз подтверждает метаболические и функциональные различия этих типов мышц. Количество фактов, иллюстрирующих эти различия, постоянно растет за счет изучения новых видов рыб и исследования новых химических компонентов скелетных мышц. Возросший интерес исследователей к функциональной, локомоторной и метаболической роли этих типов мышц у рыб вызван гипотезой О. Р. Брэkena [216], С. Виттенбергера [308], согласно которой красные скелетные мышцы рыб не участвуют непосредственно в обеспечении движения, т. е. выполняют не локомоторную функцию, а главным образом метаболическую, как печень. В монографии Р. М. Лава [277] дан критический анализ работ как сторонников «печеночной», так и «локомоторной» теорий в отношении функции красных мышц рыб. Р. М. Лав справедливо отмечает, что в настоящее время имеется достаточно фактов в защиту каждой из теорий и в опровержение их. Наши данные и работы Л. А. Бельченко [27] позволяют считать красные мышцы активным компонентом локомоторной мускулатуры рыб. Электробиологические характеристики скелетных рыб также говорят в пользу этого заключения [27, 96]. Степень участия красных и белых мышц рыб в движении определяется режимом работы и эко-

логическими особенностями вида. Высказывается мнение, что красные мышцы играют основную роль при умеренном плавании и оказывают существенное влияние на общий метаболизм в скелетной мускулатуре. При бросковых скоростях плавания основная локомоторная нагрузка приходится на белые мышцы [27, 277]. Одновременно с использованием гликогена в красных и белых скелетных мышцах рыб резко увеличивается содержание молочной кислоты в них. В пусковой период нагрузки содержание лактата в белых мышцах ставриды увеличивается на 20%, после чего на протяжении всего дальнейшего периода нагрузки концентрация молочной кислоты постепенно снижается, а в состоянии утомления вновь увеличивается (см. рис. 41). У сариды концентрация лактата в белых мышцах к концу пускового периода увеличивается вдвое (на 180%) и сохраняется на этом уровне до утомления рыб (см. рис. 42).

В красных мышцах в первые 15 мин нагрузки содержание лактата у ставриды увеличивается на 41%

исходного уровня. При утомлении содержание молочной кислоты несколько повышается, но все же остается ниже нормы на 34%. В белых мышцах в состоянии утомления концентрация лактата выше нормы на 48%. Наши результаты указывают на высокую интенсивность гликолиза в начальный период нагрузки и при утомлении рыб; по мере адаптации к мышечной работе, т. е. в период устойчивого состояния, уровень гликогена стабилизируется, а молочной кислоты — постепенно падает, что может быть следствием снижения интенсивности гликолиза, усиления ресинтеза гликогена за счет аминокислот и липидов, а также за счет активации аэробных окислительных процессов.

Кровь и печень. Резкое увеличение гликемии в первые 15 мин работы на фоне уже описанных изменений уровня гликогена и лактата (см. рис. 41 и 42) указывают на усиленное использование гликогена тканей, а следовательно, на анаэробный характер условий, в которых происходит мышечная работа. В период устойчивого состояния, когда уровень гликогена в мышцах и печени, лактата в мышцах и крови несколько стабилизируется, содержание глюкозы продолжает возрастать с довольно высокой скоростью. В конце периода устойчивого состо-

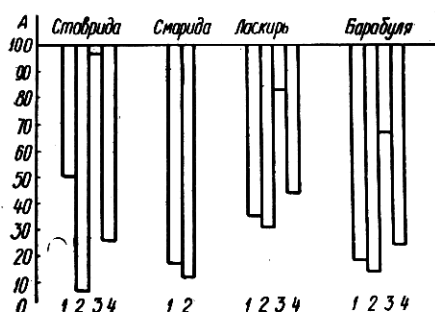


Рис. 43. Влияние утомления после продолжительной нагрузки умеренной интенсивности на содержание гликогена в тканях рыб разной подвижности (А — содержание вещества в процентах к уровню относительного покоя, принятому за 100%):

1 — белые мышцы; 2 — красные мышцы; 3 — мозг; 4 — сердце.

яния гликемии достигает очень высокого уровня (в 8—12 раз выше исходного). Такая значительная гипергликемия является, скорее всего, следствием нескольких причин: интенсивно идущего гликогенолиза и мобилизации всех внутренних механизмов поддержания высокой гликемии в организме. На фоне значительной гипергликемии в период устойчивого состояния наиболее резко заметно падение сахара в начальный период утомления. Возможно, что наступление гипогликемии при утомлении нарушает функцию нервной системы, вследствие чего рыба теряет способность ориентироваться против потока воды и ее сносит к ограничительной решетке рабочей камеры. Уровень гликемии является важным показателем энергетического обмена, так как в условиях повышенной мышечной активности глюкоза является одним из основных энергетических источников для функции многих тканей, в первую очередь нервной.

В первые 15 мин нагрузки гликоген печени используется менее интенсивно по сравнению с гликогеном мышц. В конце 60-минутного периода работы градиент расходования гликогена в печени становится выше, чем в мышцах. Этот факт подтверждает возросшую роль углеводов печени при длительных нагрузках, когда гликоген мышц значительно израсходован и не может быть восстановлен за счет его ресинтеза.

При мышечной работе характер изменения содержания молочной кислоты в крови и скелетных мышцах практически одинаков. Однако прирост концентрации лактата в крови характеризуется большей интенсивностью по сравнению с мышцами. Часто уровень молочной кислоты в тканях рыб считают показателем интенсивности выполненной работы, а нередко — причиной утомления и гибели рыб при мышечной нагрузке [205, 211, 212]. Скорость образования молочной кислоты в тканях рыб ниже, чем у млекопитающих. Высказывается предположение, что это вызвано малой скоростью диффузии лактата через стенки клеток и сосудов ввиду низкой температуры тела и среды. Однако Н. А. Вержбинская [31] высказывает сомнение относительно ведущей роли температуры в регуляции углеводного метаболизма рыб. Изучение углеводного обмена при мышечной работе рыб в условиях значительного естественного колебания температуры воды в течение 7—10 дней (которое часто наблюдается в районе Карадага) также не дает нам оснований говорить о наличии какой-либо температурной зависимости. Вместе с тем В. В. Трусевичем [148, 150] в этих условиях показана вполне четкая связь характера фосфорного метаболизма в «работающих» мышцах и температурного режима.

Мозг и сердце. При всех исследуемых режимах крейсерской нагрузки, включая утомление, содержание гликогена в мозгу ставриды сохраняется постоянным (рис. 44). Однако для менее подвижных рыб отмечается существенное снижение уровня гликогена в мозгу. Так, в мозгу барабули после 2-часового умерен-

ного плавания уровень гликогена падает до 65%, а в мозгу ласкиря после 4-часового плавания — до 45% от состояния покоя. Высокая стабильность уровня гликогена в мозгу характерна для высших позвоночных [186]. Существенные изменения концентрации гликогена в головном мозгу наблюдаются лишь при тяжелой форме утомления и других резко выраженных патологических состояниях организма [186]. Поэтому можно предположить, что для малоподвижных рыб (барабуля, ласкирь) значительно

меньшая выносливость к мышечным нагрузкам, отмеченная нами ранее, обуславливает в какой-то мере их неспособность сохранять стабильность химического состава нервной ткани. Активные рыбы типа ставриды способны даже при утомлении, сопровождающемся резкой гипогликемией, сохранять уровень гликогена в мозгу на уровне покоя. Можно предположить, что по аналогии с высшими позвоночными высокая стабильность уровня гликогена в мозгу ставриды объясняется повышенной обновляемостью гликогена мозга при мышечной работе и преимущественным использованием глюкозы в качестве основного энергетического субстрата [127]. Не исключено, что резкое снижение притока глюкозы при утомлении может быть частично компенсировано

усиленным использованием других субстратов окисления — аминокислот, аминов и др. Содержание глюкозы в мозгу ставриды увеличивается при нагрузке, а в момент утомления резко снижается и составляет 66% исходной величины. Мышечная работа приводит к изменению режима работы сердца и увеличению скорости обменных процессов в сердечной мышце. В мышце сердца активируются окислительные процессы ресинтеза гликогена за счет глюкозы и молочной кислоты крови [115]. Ряд исследователей отмечает определенную стабильность запасов гликогена в сердце позвоночных животных. Вместе с тем показано снижение уровня гликогена в сердце утомленных животных [186]. Из наших данных видно, что пусковой период нагрузки концентрация гликогена в сердечной мышце ставриды снижается на 10%, в период устойчивого состояния (после 15 мин плавания) содержание гликогена увеличивается по сравнению с со-

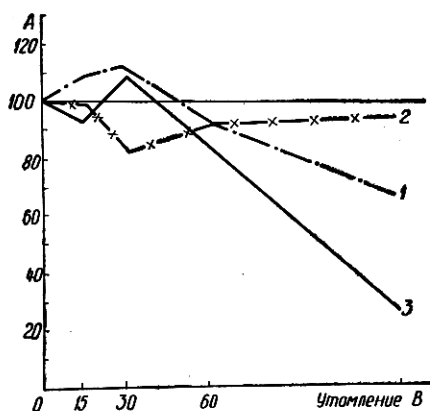


Рис. 44. Содержание углеводов в мозгу (1 — глюкоза; 2 — гликоген) и сердце (3 — гликоген) ставриды при продолжительной мышечной нагрузке умеренной интенсивности (плавание с крейсерской скоростью).

А — содержание вещества в процентах к уровню покоя, принятому за 100%; В — продолжительность плавания в минутах. Утомление — после 8—10 ч плавания.

стоянием покоя на 10%. Состояние утомления сопровождается резким падением уровня гликогена в сердечной мышце (на 75% от исходной величины). В сердечной мышце ласкиря в состоянии утомления сохраняется 45% гликогена по сравнению с состоянием покоя, а у барабули — около 20. Таким образом, более подвижные виды рыб характеризуются способностью сохранять в условиях утомления более высокий уровень гликогена в мозгу и в сердечной мышце. Этот факт подтверждает повышенную выносливость активных рыб к мышечным нагрузкам.

УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН В ТКАНЯХ РЫБ ПРИ ПЛАВАНИИ С МАКСИМАЛЬНОЙ СКОРОСТЬЮ

В естественных условиях движение рыб часто характеризуется короткими стремительными бросками, скорость которых в несколько раз превышает крейсерскую. Эти скорости классифицируют как максимальные и бросковые [133]. Обмен веществ и энергии при плавании рыб в режиме максимальных скоростей практически не изучен. Энергетические потребности мышечной ткани и организма в целом при кратковременной и интенсивной работе значительно отличаются от энергетических потребностей при режиме умеренных нагрузок [186]. Анализ особенностей энергетического обмена при плавании в двух режимах (максимальных и крейсерских скоростей) дает возможность определить степень функциональной нагрузки отдельных тканей и групп мышц, а также их энергетическую роль в активном обмене.

Нами исследовались максимальные скорости плавания, величина которых превышала крейсерскую в 2 раза (см. табл. 33). Установлено, что величина максимальной скорости, как и крейсерской, зависит от степени естественной подвижности рыб, а именно: у активных рыб она выше, у менее активных — ниже. Плавание с максимальной скоростью рыбы выдерживают не больше 2—3 мин.

После указанного режима нагрузки падает уровень гликогена в белых мышцах исследуемых рыб (рис. 45). Причем малоподвижные рыбы (барабуля) используют гликоген белых мышц на 86% со скоростью 57 мг% в минуту, а активные (ставрида) расходуют в значительно меньшей степени — на 25% со скоростью 39 мг% в минуту. В красных мышцах барабули и ставриды при плавании с максимальными скоростями изменения концентрации гликогена менее значительны, чем в белых, и наиболее выражены также у малоподвижных видов. Так, у барабули гликоген красных мышц тратится на 37% со скоростью 68 мг% в минуту, а у ставриды — 6% со скоростью 32 мг% в минуту.

Таким образом, степень использования гликогена белыми и красными скелетными мышцами рыб находится в обратной зависимости от их естественной подвижности. Эта зависимость

сохраняется при пересчете трат гликогена на всю массу белых и красных скелетных мышц рыб. Вместе с тем по скорости расходования гликогена в единицу времени не показано различий между красными и белыми мышцами обоих видов рыб при режиме максимальных нагрузок. Степень использования гликогена красными и белыми мышцами у рыб разной подвижности при плавании с максимальной скоростью различна. У барабули и ставриды белые мышцы используют гликоген в несколько раз больше, чем красные, но скорости расходования, как мы только что отмечали, в красных и белых мышцах рыб практически одинаковы. По скорости накопления лактата в скелетных мышцах рыб более высокими величинами характеризуются белые скелетные мышцы обоих видов рыб. Высокая скорость накопления лактата в белых мышцах рыб указывает на интенсивный гликолиз в этих мышцах в условиях максимальных нагрузок. Согласно полученным данным, интенсивность гликолиза при плавании рыб с максимальной скоростью в несколько раз превышает интенсивность гликолиза в пусковой период при умеренном плавании. К аналогичным выводам пришла Л. А. Бельченко [27], изучая особенности гликолиза в скелетных мышцах пресноводных рыб при дозированном плавании. Эти материалы позволяют считать, что при плавании в режиме максимальной скорости белые скелетные мышцы рыб характеризуются высокой функциональной нагрузкой.

В мозгу рыб при кратковременной интенсивной работе отмечено незначительное (до 10%) увеличение уровня гликогена. Изменение содержания гликогена в сердечной мышце у барабули и ставриды носит противоположный характер. В сердце ставриды уровень гликогена несколько снижается по сравнению с состоянием покоя, а в сердце барабули — увеличивается почти на 15%. Также противоположно направлены кривые, характеризующие динамику содержания гликогена в печени этих видов рыб: в печени ставриды уровень гликогена увеличивается на 20, а у барабули — снижается на 50%.

После 2-минутного плавания с максимальной скоростью в крови и скелетных мышцах рыб увеличивается уровень молочной кислоты (см. рис 45). Причем степень увеличения уровня лактата в скелетных мышцах барабули выше, чем у ставриды. У барабули больше молочной кислоты накапливают белые мышцы, у ставриды, напротив, — красные.

Вскрыть причины и дать глубокий анализ отмеченных различий в настоящее время не представляется возможным из-за значительной противоречивости цифрового материала и фрагментарности литературных данных. Сравнивая результаты собственных исследований и литературные материалы по влиянию кратковременной интенсивной работы на углеводный обмен в тканях рыб, можно заключить, что анаэробные пути продуцирования энергии для мышечной функции являются при жестком

режиме нагрузки преобладающими. Интенсивность гликолиза в различных тканях, так же как и при умеренном плавании, определяется экологическими особенностями рыб, их приспособленностью к конкретному режиму нагрузки — скоростному или продолжительному.

Сравнение характера углеводного обмена в тканях исследованных рыб при нагрузках двух режимов позволяет заключить, что интенсивность и продолжительность плавания, а также степень естественной тренированности рыб к выполнению конкретной мышечной работы определяют специфику углеводного ба-

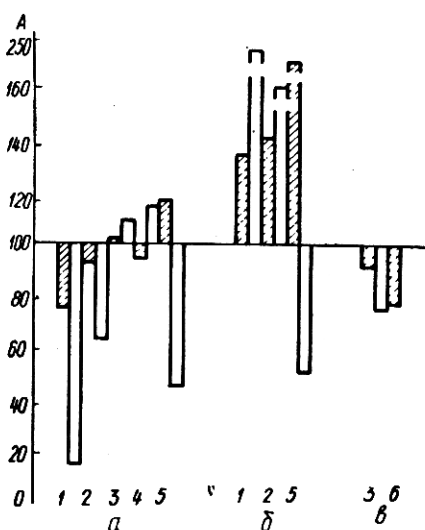


Рис. 45. Влияние кратковременного плавания с максимальной скоростью на содержание гликогена (а), лактата (б) и сахара (в) в тканях рыб разной подвижности. А — содержание вещества в процентах к уровню покоя, принятому за 100%. Заштрихованные столбики — подвижные рыбы (ставрида); белые — малоподвижные рыбы (барабуля); 1 — белые мышцы; 2 — красные мышцы; 3 — мозг; 4 — сердце; 5 — печень; 6 — кровь.

Эти метаболиты вызывают в периоды (период устойчивого рабочего отдыха) активацию тканевого дыхания, что приводит к ликвидации «избыточного» лактата в тканях рыб и восстановлению израсходованных энергетических веществ, в частности гликогена. Синтез гликогена наиболее выражен в период

ланса в различных тканях и органах рыб. Умеренные по интенсивности мышечные нагрузки обычно лежат в диапазоне естественных крейсерских скоростей и могут выдерживаться рыбами продолжительное время. Морские костистые рыбы выдерживают плавание с крейсерской скоростью до 10 ч.

Реакция рыб на увеличение интенсивности плавания выражается в изменении поведения, а также в ряде физиологических и метаболических адаптационных процессов. По характеру указанных адаптаций продолжительную мышечную нагрузку умеренной интенсивности, по аналогии с высшими позвоночными, можно разделить на три периода: начальный, или пусковой, период стационарного плавания и утомление. В пусковой период и при утомлении в тканях рыб отмечаются максимальная интенсивность гликолиза и накопление конечных продуктов анаэробного метаболизма — молочной кислоты, пирувата, неорганического фосфора и др.

в тканях рыб в последующие периоды (период устойчивого состояния и период после рабочего отдыха) активацию тканевого дыхания, что приводит к ликвидации «избыточного» лактата в тканях рыб и восстановлению израсходованных энергетических веществ, в частности гликогена. Синтез гликогена наиболее выражен в период

послерабочего отдыха. Продолжительность указанных периодов адаптации к мышечной нагрузке и характер углеводного обмена в каждый из этих периодов определяются режимами нагрузки и тренированностью рыб к конкретному виду работы. Кратковременная работа максимальной интенсивности по характеру физиологических и биохимических адаптаций аналогична пусковому периоду нагрузки, но характеризуется более резкими изменениями в тканях по сравнению с последним.

При мышечной нагрузке наиболее выражены траты гликогена в депонирующих тканях — печени, красных и белых скелетных мышцах. Исключение составляет максимальная нагрузка для ставриды. В этом случае отмечено незначительное снижение гликогена в скелетных мышцах, а в печени, напротив, увеличение. Скорее всего, это исключение является доказательством влияния естественной тренированности рыб к определенному режиму работы на характер обмена веществ в тканях. Движение пелагических активных рыб характеризуется нестационарным режимом и наличием рывков. Вероятно, по интенсивности и продолжительности кратковременная нагрузка, исследуемая нами, была близка к естественному режиму плавания.

В наиболее важных для жизнедеятельности органах (мозгу и сердце) практически не меняется уровень гликогена при кратковременных нагрузках независимо от их интенсивности. Вместе с тем продолжительное плавание, даже умеренной интенсивности, приводит к существенному расходу гликогена в этих тканях. В период отдыха, напротив, сердечная мышца и мозг первыми восстанавливают исходный уровень гликогена. В крови в результате мышечной работы накапливается молочная кислота и растет уровень гликемии. В состоянии утомления рыб отмечена резкая гипогликемия. Степень использования гликогена в тканях рыб находится в обратной зависимости от их естественной подвижности. Доля участия красных скелетных мышц в обеспечении мышечной работы определяется режимом нагрузки и естественной подвижностью рыб. Характер изменения уровня гликогена при плавании рыб в красных мышцах и печени аналогичен, что тем не менее не исключает локомоторной функции этих мышц.

Таким образом, характер использования углеводов для энергетического обеспечения мышечной функции у рыб разной экологии в условиях дозированной по продолжительности и интенсивности мышечной работы позволяет заключить, что несмотря на дополнительное подтверждение принципиального единства метаболических процессов, сопровождающих мышечную работу, для всего типа позвоночных, для рыб показано наличие ряда специфических черт, которые обусловлены прежде всего особенностями среды обитания водных позвоночных, их филогенетическим положением и высокой экологической пластичностью.

Часто при анализе материалов, полученных на рыбах, используют выводы из исследований, выполненных на теплокровных. Многочисленные факты, подтверждающие принципиальное единство обмена веществ у всего типа позвоночных, позволяют в некоторых случаях использовать эти данные. Однако необходимо иметь в виду, что при исследовании экспериментальных мышечных нагрузок высших позвоночных обычно используются весьма далекие от естественных стимуляторы мышечной активности, такие, как электрический ток или принудительное плавание животных, обремененных грузом (например, крыс). Характер и условия мышечной работы в таких экспериментах существенно отличаются от естественных, сопряжены со значительным стрессовым воздействием, что, конечно, необходимо строго учитывать.

ФОСФОРНЫЙ ОБМЕН ПРИ ПЛАВАНИИ РЫБ

В регуляции метаболических процессов в организме важная роль принадлежит макроэргическим фосфорным соединениям. Уровень содержания АТФ, а также соотношение компонентов фракции адениловых нуклеотидов оказывает определяющее влияние на характер, интенсивность и пути ресинтеза АТФ и метаболизма в целом, поэтому изучение динамики содержания макроэргических соединений в тканях является одной из важных задач при изучении энергетических процессов в организме.

Изучению энергетике плавания рыб теперь уделяют большое внимание, о чем свидетельствует появление большого количества работ, посвященных решению общих и частных вопросов этой актуальной и сложной проблемы [92, 102, 114, 122, 208, 222, 277]. Основные сведения об энергетических процессах в организме рыб при активном плавании получены на основании изучения газообмена, а также углеводного и жирового обмена [27, 96, 102, 176, 208, 222, 247]. В то же время в литературе содержится сравнительно мало сведений об особенностях фосфорного метаболизма в тканях рыб, характеризующегося рядом специфических черт организации по сравнению с теплокровными. Имеющиеся немногочисленные литературные данные касаются в основном сезонной динамики фосфорных соединений, а также изменений в уровне содержания фосфатов в мышцах, вызванных отловом, умерщвлением и способом хранения и переработки рыб [96, 266, 282, 299, 300].

Мы можем назвать только несколько работ, посвященных изучению влияния дозированной мышечной нагрузки на обмен макроэргических фосфатов в мышцах рыб, причем выводы этих исследований в значительной степени противоречивы [96, 102, 152, 282].

Исследованиями, проведенными в лаборатории биохимии Карадагского отделения Инбюм, было показано, что дозированная мышечная нагрузка и утомление незначительно изменяют общее содержание фракции легкогидролизуемых фосфатов в скелетных мышцах ставриды [103]. Вместе с тем отмечено, что продолжительность плавания рыб до утомления и градиент сниже-

ния уровня креатинфосфата в мышцах «работающей» ставриды зависят от температуры воды [150]. Плавательная активность, выносливость к мышечной нагрузке, а также интенсивность метаболических процессов в организме рыб как пойкилотермных животных в значительной степени определяются температурой воды [126, 222, 245, 273]. Физиологические механизмы адаптации организма рыбы к мышечным нагрузкам в условиях различных температур достаточно хорошо изучены [222]. Однако до настоящего времени не ясны механизмы сопряжения физиологических реакций с биохимическими процессами, обеспечивающими эти адаптации [96]. В литературе практически отсутствуют сведения об особенностях фосфорного метаболизма в мышцах рыб при плавании в условиях различных температурных режимов.

Скелетная мускулатура рыб состоит из двух типов мышц — красных и белых, существенно отличающихся по морфологическим, функциональным и биохимическим свойствам [56, 61, 216, 308]. У большинства видов рыб красные мышцы занимают незначительный объем, что, по мнению ряда исследователей, обусловлено филогенетическим положением этих животных [61]. Степень развития красных мышц тесно связана с естественной подвижностью рыб [277]. Литературные сведения о функциональных и биохимических особенностях красных мышц рыб чрезвычайно противоречивы. До настоящего времени дискутируется вопрос о роли красных мышц в моторике рыб. Так, по мнению О. Р. Бреккена и С. Виттенбергера [216, 308], метаболическая роль красных мышц аналогична роли печени и заключается главным образом в энергетическом обеспечении функции белых мышц. Некоторые авторы считают, что красные латеральные мышцы рыб обеспечивают медленное крейсерское плавание рыб, а белые — мощные рывковые движения [56, 277].

Основные сведения о биохимических особенностях красных и белых мышц рыб и их функциональной роли получены главным образом на основании исследований углеводного и жирового обмена [96, 216, 247, 277, 308]. В наших предыдущих работах представлены данные о характере фосфорного метаболизма в белых мышцах при дозированной мышечной нагрузке [103, 149, 150]. В настоящей главе приводятся данные наших экспериментов, посвященных изучению особенностей фосфорного метаболизма в белых скелетных и красных латеральных мышцах ставриды при дозированной мышечной нагрузке и утомлении в условиях различных температур. Работа проведена на черноморской ставриде (*Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev) и скорпене (*Scorpaena porcus* L.), являющихся характерными представителями различных экологических групп. Рыб вылавливали ставным неводом в районе Карадагской бухты. Отловленную рыбу в садках доставляли на берег. Методика постановки опыта и экспериментальная установка описаны нами ранее [103]. Исследования прове-

дены при трех естественных температурах воды в море: 19—22° С (август—сентябрь), 15—16° С (октябрь) и 11—12° С (ноябрь). Исследовали содержание адениловых нуклеотидов (АТФ, АДФ, АМФ), креатинфосфата и неорганического фосфора в белых и красных мышцах ставриды, белых мышцах скорпены и мозгу обоих видов рыб в состоянии относительного покоя. Влияние дозированной мышечной нагрузки (плавание против потока воды со скоростью 1,2 м/с в течение 15, 30, 60, 120 мин, а также в состоянии утомления) изучали только на ставриде. За состояние утомления принимали момент, когда рыба после продолжительного плавания теряет способность сопротивляться потоку и сносится к ограничительной решетке рабочей камеры гидродинамической трубы. Перед анализом рыбу быстро промораживали в замораживающей смеси ацетона и твердой углекислоты (—82° С). Навеску белой мышцы брали в середине тела, под спинным плавником, красную мышцу и мозг обоих видов рыб использовали для анализа полностью, ткань не размораживали. Дальнейшие операции анализа проводили в условиях достаточного охлаждения. Навеску ткани гомогенизировали в 5% трихлоруксусной кислоте (ТХУ) в соотношении 1 : 6. Экстрагировали на холоду в течение часа. ТХУ-экстракты использовали для определения содержания адениловых нуклеотидов, креатинфосфата и неорганического фосфора. Адениловые нуклеотиды разделяли методом одномерной нисходящей хроматографии на бумаге [29] ленинградской фабрики № 2 и немецкой типа «Филтрак», средней. ТХУ-экстракты перед нанесением на хроматограмму обрабатывали охлажденным эфиром, насыщенным водой. После отстаивания тщательно удаляли эфир и пробы в течение нескольких минут встряхивали со смолой «Дауэкс 50х1». На бумаге наносили пробы в количестве 0,2—0,3 мл, подсушивая в токе холодного воздуха. Нуклеотиды разделяли растворителем Хейнса-Ишервуда, состоящего из н-пропанола, 25% аммиака и воды в соотношении 60 : 30 : 10 по объему. Количественное содержание адениловых нуклеотидов определяли спектрофотометрически по аденину и выражали в микромолях на 1 г сырой массы.

Креатинфосфат и неорганический фосфор определяли в ТХУ-экстрактах после осаждения тканевого неорганического фосфора магниезиальной смесью на холоду. Содержание креатинфосфата и тканевого неорганического фосфора определяли по Фиске-Суббароу и выражали в мг % на сырую массу ткани.

СОДЕРЖАНИЕ ФОСФОРНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В ТКАНЯХ РЫБ В СОСТОЯНИИ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ПОКОЯ

Фосфорный метаболизм у рыб не имеет принципиальных отличий от описанного для высших позвоночных. Однако наряду с этим он характеризуется рядом особенностей, что объясняется своеоб-

разием путей проникновения, характером накопления и трансформации фосфорных соединений в тканях рыб, обусловленных филогенетическим положением и особенностями водного образа жизни рыб [30, 31, 152, 299, 300]. В тканях рыб отмечены практически все фосфорные соединения, характерные для высших животных, различия носят количественный характер. По данным ряда исследователей, ткани рыб характеризуются более высоким уровнем содержания фосфатов по сравнению с теплокровными [266, 286, 299]. В отличие от высших позвоночных, в организм рыб фосфор попадает несколькими путями: с кормом, через кожу, слизистую рта и поверхность жаберных лепестков. Уже через некоторое время после проникновения он переходит в состав органических соединений. Следует отметить, что основное количество необходимых фосфатов организм рыбы получает этим путем.

Сведения об уровне содержания макроэргических фосфорных соединений в тканях рыб малочисленны и противоречивы [266, 277, 282, 286, 300]. Уровень содержания энергетических веществ в мышцах рыб может колебаться в значительных пределах и определяется рядом факторов: видовой принадлежностью рыб, функциональными особенностями органов и тканей, сезоном года, физиологическим состоянием организма рыб перед анализом и др. [172, 282, 299].

Основное количество макроэргических фосфорных соединений в виде АТФ и креатинфосфата сосредоточено в мышечной ткани рыб. Мышечная ткань костистых рыб характеризуется сравнительно высоким содержанием макроэргических фосфорных соединений. По уровню содержания макроэргов скелетные мышцы рыб приближаются к мышцам теплокровных [266, 282, 286, 300].

По данным наших исследований, содержание адениловых нуклеотидов в белых скелетных мышцах ставриды значительно и изменяется на протяжении исследованного периода: АТФ — от 4,56 до 5,44 мкмоль/г, АДФ — от 0,74 до 1,23 и АМФ — от 0,3 до 0,63 мкмоль/г. При изучении энергетического метаболизма важным показателем является не только абсолютное содержание, но и количественное соотношение между компонентами фракции адениловых нуклеотидов, играющее, как указывалось выше, важную роль в регуляции метаболических процессов в организме. Процентное соотношение между компонентами фракции адениловых нуклеотидов (АТФ: АДФ: АМФ) в мышцах ставриды составляет 81 : 13 : 6 (табл. 37).

Вторым важным макроэргическим соединением в мышцах является креатинфосфат, используемый организмом только для поддержания уровня АТФ путем передачи своей макроэргической группы молекуле АТФ. В виде КФ организм может накапливать энергию макроэргических фосфорных связей даже в большей мере, чем в виде АТФ.

Таблица 37. Соотношение компонентов фракции адениловых нуклеотидов в белых мышцах ставриды

Месяц	АТФ+АДФ+АМФ, мкмоль/г сырой массы	АТФ/АДФ	АТФ/АТФ+АДФ+АМФ	АТФ:АДФ:АМФ, %
V	5,64	6,16	0,81	80,0:13:6,1
VI	6,3	6,33	0,78	78,4:12,4:9,2
VII	6,17	4,33	0,74	74,1:17,2:8,4
VIII	7,3	4,42	0,75	74,6:16,8:8,6
X	6,9	4,32	0,75	74,5:17,2:8,3
XI	5,8	5,94	0,81	81,6:13,5:4,9

Таблица 38. Содержание адениловых нуклеотидов, креатинфосфата, неорганического фосфора в белых скелетных мышцах ставриды в состоянии относительного покоя

Вещество	Месяц	1971 г.		1972 г.	
		$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
АТФ, мкмоль/г сырой массы	V	—	—	$4,56 \pm 0,23$	15
	VI	—	—	$4,94 \pm 0,26$	12
	VII	$4,98 \pm 0,28$	24	$4,59 \pm 0,21$	15
	VIII	$5,02 \pm 0,17$	9	$5,44 \pm 0,47$	9
	X	$4,31 \pm 0,25$	27	$5,15 \pm 0,24$	10
	XI	$5,68 \pm 0,2$	24	$4,69 \pm 0,08$	9
АДФ, мкмоль/г сырой массы	V	—	—	$0,74 \pm 0,07$	14
	VI	—	—	$0,78 \pm 0,07$	10
	VII	$0,8 \pm 0,2$	20	$1,06 \pm 0,12$	9
	VIII	$1,03 \pm 0,05$	10	$1,23 \pm 0,15$	7
	X	$0,73 \pm 0,03$	26	$1,19 \pm 0,23$	9
	XI	$1,09 \pm 0,06$	23	$0,79 \pm 0,04$	9
АМФ, мкмоль/г сырой массы	V	—	—	$0,34 \pm 0,02$	13
	VI	—	—	$0,58 \pm 0,05$	10
	VII	$0,32 \pm 0,05$	10	$0,52 \pm 0,04$	9
	VIII	$0,36 \pm 0,02$	10	$0,63 \pm 0,05$	9
	X	$0,29 \pm 0,06$	33	$0,60 \pm 0,05$	8
	XI	$0,53 \pm 0,08$	22	$0,28 \pm 0,05$	9
КФ, мг% отщеп- ленного фосфора	V	—	—	$34,1 \pm 2,4$	18
	VI	—	—	$35,4 \pm 2,58$	9
	VII	$14,6 \pm 3,4$	24	$31,5 \pm 2,3$	15
	VIII	$23,5 \pm 0,48$	12	$33,7 \pm 2,3$	18
	X	$41,3 \pm 2,2$	22	$49,7 \pm 2,8$	12
	XI	$36,0 \pm 1,98$	24	$63,7 \pm 2,9$	9
НФ, мг%	V	—	—	$67,1 \pm 2,65$	16
	VI	—	—	$45,8 \pm 4,3$	9
	VII	$44,2 \pm 2,3$	18	$56,5 \pm 4,4$	14
	VIII	$63,5 \pm 4,6$	12	$69,1 \pm 3,5$	15
	X	$65,3 \pm 3,0$	22	$49,9 \pm 1,44$	9
	XI	$65,6 \pm 3,4$	23	$47,3 \pm 2,5$	9

Белые скелетные мышцы ставриды характеризуются высоким уровнем содержания креатинфосфата (31,5—63,7 мг%), что несколько ниже по сравнению с мышцами теплокровных и практически равно уровню содержания креатинфосфата в мышцах лягушки [63, 64, 239]. Уровень содержания креатинфосфата в мышцах ставриды характеризуется значительными индивидуальными колебаниями, что объясняется высокой лабильностью этого соединения. Величина квадратического отклонения состав-

Таблица 39. Содержание адениловых нуклеотидов, креатинфосфата, неорганического фосфора в красных латеральных мышцах ставриды в состоянии относительного покоя

Вещество	Месяц	1971 г.		1972 г.	
		$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
АТФ, мкмоль/г сырой массы	V	—	—	$1,29 \pm 0,2$	10
	VI	—	—	$2,81 \pm 0,14$	8
	VII	$1,32 \pm 0,14$	12	$3,13 \pm 0,11$	18
	VIII	$1,15 \pm 0,2$	6	$2,01 \pm 0,05$	9
	X	$2,25 \pm 0,2$	18	$1,39 \pm 0,09$	9
	XI	$2,28 \pm 0,11$	23	—	—
	XII	—	—	$1,33 \pm 0,04$	9
АДФ, мкмоль/г сырой массы	V	—	—	$0,69 \pm 0,008$	18
	VI	—	—	$1,19 \pm 0,07$	6
	VII	$0,45 \pm 0,14$	12	$1,2 \pm 0,05$	15
	VIII	$2,13 \pm 0,2$	6	$1,42 \pm 0,08$	8
	X	$0,75 \pm 0,06$	18	$1,24 \pm 0,05$	6
	XI	$1,15 \pm 0,08$	23	—	—
	XII	—	—	$0,55 \pm 0,05$	9
АМФ, мкмоль/г сырой массы	V	—	—	$0,37 \pm 0,03$	18
	VI	—	—	$0,51 \pm 0,03$	6
	VII	$0,28 \pm 0,14$	8	$0,51 \pm 0,02$	12
	VIII	$0,74 \pm 0,04$	6	$1,13 \pm 0,09$	9
	X	$0,51 \pm 0,06$	17	$0,52 \pm 0,03$	6
	XI	$0,64 \pm 0,04$	24	—	—
	XII	—	—	$0,27 \pm 0,03$	9
КФ, мг% отщепленного фосфора	V	—	—	$12,8 \pm 0,89$	17
	VI	—	—	$15,2 \pm 1,2$	5
	VII	$8,2 \pm 1,3$	12	$14,8 \pm 0,73$	12
	VIII	$16,2 \pm 1,07$	6	$9,9 \pm 0,49$	21
	X	$7,9 \pm 1,1$	16	$10,0 \pm 0,75$	11
	XI	$5,4 \pm 0,4$	24	—	—
	XII	—	—	$10,0 \pm 0,5$	11
НФ, мг%	V	—	—	$46,5 \pm 2,1$	13
	VI	—	—	$16,0 \pm 1,9$	6
	VII	$25,4 \pm 1,8$	12	$22,8 \pm 1,7$	16
	VIII	$47,6 \pm 2,5$	6	$28,7 \pm 2,4$	14
	X	$37,9 \pm 1,9$	12	$33,4 \pm 2,3$	8
	XI	$48,5 \pm 1,9$	23	—	—
	XII	—	—	$41,8 \pm 2,07$	10

ляет 25—30% среднеарифметической величины. Данные различных лет существенно отличаются по величинам содержания креатинфосфата в отдельные месяцы (табл. 38).

Одним из показателей интенсивности процессов использования макроэргических фосфатов в организме является накопление в тканях конечного продукта фосфорного метаболизма — неорганического фосфора, поэтому многие исследователи используют этот показатель для характеристики интенсивности

Таблица 40. Соотношение компонентов фракции адениловых нуклеотидов в красных мышцах ставриды

Месяц	АТФ+АДФ+АМФ, мкмоль/г сырой массы	АТФ/АДФ	АТФ/АТФ+АДФ+АМФ	АТФ:АДФ:АМФ, %
V	2,35	1,87	0,55	54,9:29,4:15,7
VI	4,51	2,36	0,63	62,3:26,4:11,3
VII	4,84	2,61	0,65	64,7:24,8:10,5
VIII	4,56	1,42	0,44	44,1:31,1:24,8
X	3,15	1,12	0,44	44,1:39,4:16,5
XII	2,15	1,41	0,68	61,9:25,6:12,5

протекания энергетических процессов в тканях. Содержание неорганического фосфора в белых мышцах ставриды в различные месяцы исследованного периода изменяется от 45,8 до 69,1 мг% и характеризуется значительными индивидуальными колебаниями (см. табл. 38). Данные 1971 и 1972 гг. отличаются по уровню содержания неорганического фосфора в отдельные месяцы, хотя среднеарифметическое содержание его практически одинаково. По данным А. Л. Морозовой [102], содержание неорганического фосфора в мышцах черноморской ставриды составляет 130—140 мг%, что выше величин, полученных нами, и является, вероятно, следствием различий методов определения.

Некоторые исследователи не отмечают достоверных различий в уровне содержания исследуемых фосфорных соединений в красных и белых мышцах рыб [299]. В то же время в литературе имеется достаточное количество работ, указывающих на более низкий уровень содержания фосфорных соединений в красных мышцах рыб [213, 282, 286, 308].

Результаты наших исследований свидетельствуют о наличии достоверных различий в уровне содержания исследуемых фосфорных соединений в красных и белых мышцах черноморской ставриды и вполне согласуются с последними. Содержание АТФ в красных мышцах ставриды ниже по сравнению с белыми мышцами и изменяется на протяжении исследованного периода времени от 1,3 до 3,1 мкмоль/г сырой массы (табл. 39).

Уровень содержания АДФ и АМФ в красных мышцах незначительно отличается по абсолютным величинам от соответствующих величин белых мышц. На протяжении исследованного пе-

риода содержание АДФ изменяется от 0,55 до 1,4 и АМФ — от 0,3 до 1,13 мкмоль/г. Процентное отношение компонентов фракции адениловых нуклеотидов в красных мышцах в преднерестовом периоде составляет 61,9 : 25,6 : 12,5, т. е. доля АТФ значительно меньше, чем в белых мышцах, в то время как доля АДФ и АМФ в два раза превышает соответствующие величины для белых мышц. Красные латеральные мышцы ставриды характеризуются также более низким уровнем содержания креатинфосфата

Таблица 41. Содержание адениловых нуклеотидов, креатинфосфата и неорганического фосфора в мозгу ставриды

Вещество	Месяц	Покой		Утомление		
		$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	p
АТФ, мкмоль/г сырой массы	V	$0,48 \pm 0,03$	8	—	—	—
	VI*	$0,3 \pm 0,02$	6	—	—	—
	VII	$0,5 \pm 0,06$	9	$0,45 \pm 0,05$	14	$p > 0,1$
	VIII	$0,52 \pm 0,04$	9	—	—	—
	XI	$0,32 \pm 0,04$	6	—	—	—
АДФ, мкмоль/г сырой массы	V	$0,35 \pm 0,008$	7	—	—	—
	VI*	$0,3 \pm 0,01$	6	—	—	—
	VII	$0,32 \pm 0,02$	10	$0,33 \pm 0,026$	24	$p > 0,2$
	VIII	$0,19 \pm 0,03$	9	—	—	—
	XI	$0,36 \pm 0,03$	8	—	—	—
АМФ, мкмоль/г сырой массы	V	$0,28 \pm 0,02$	10	—	—	—
	VI*	$0,6 \pm 0,08$	6	—	—	—
	VII	$0,42 \pm 0,03$	12	$0,62 \pm 0,03$	35	$p < 0,2$
	VIII	$0,7 \pm 0,04$	9	—	—	—
	XI	$0,33 \pm 0,03$	8	—	—	—
КФ, мг% отщепленного фосфора	V	$1,56 \pm 0,14$	14	—	—	—
	VI*	$2,6 \pm 0,36$	5	—	—	—
	VII	$4,05 \pm 0,34$	10	$2,64 \pm 0,21$	31	$p < 0,1$
	VIII	$2,48 \pm 0,27$	9	—	—	—
	XI	$5,5 \pm 0,36$	13	—	—	—
НФ, мг%	V	$28,6 \pm 1,5$	17	—	—	—
	VI*	$31,8 \pm 2,9$	5	—	—	—
	VII	$28,6 \pm 1,24$	18	$35,9 \pm 1,8$	27	$p < 0,1$
	VIII	$38,7 \pm 1,7$	9	—	—	—
	XI	$29,7 \pm 1,5$	12	—	—	—

Примечание. Цифры, помеченные звездочкой, получены в экспериментах 1973 г.

и неорганического фосфора по сравнению с белыми мышцами (табл. 40). Несомненно, отмеченные различия уровней содержания фосфорных соединений в красных и белых мышцах рыб указывают на особенности метаболических процессов в этих типах мышц и являются отражением их функциональных особенностей [61, 216, 277].

Изучению регуляторных механизмов энергетического обмена у низших позвоночных посвящены исследования Н. А. Вержбин-

ской [30, 31], Л. Г. Лейбсона [87], Э. М. Плисецкой и др. [122]. Работами этих исследователей показано, что мозг рыб характеризуется рядом специфических черт организации метаболических процессов по сравнению с теплокровными. Для мозга рыб характерен более древний путь энергетического обеспечения метаболических процессов, что выражается в большей автономности процессов энергетического обеспечения работы мозга, о чем свидетельствует высокий уровень содержания энергетических веществ в мозгу рыб. Содержание гликогена в 2—9 раз, а креатинфосфата в 1,5—2 раза больше в мозгу рыб, чем у теплокровных.

В мозгу ставриды уровень содержания адениловых нуклеотидов сравнительно высок и колеблется: АТФ — от 0,32 до 0,52 мкмоль/г, АДФ — от 0,32 до 0,46 и АМФ — от 0,3 до 0,7 мкмоль/г (табл. 41).

Обращает внимание очень высокое относительное содержание АДФ и АМФ по сравнению с АТФ в мозгу ставриды на протяжении всего исследованного периода времени. Отношение АТФ/АДФ в мозгу ставриды колеблется от 1 до 1,6, в то время как в белых мышцах ставриды уровень АТФ превышает содержание АДФ в 4—6 раз. Особенно высокий уровень АМФ в мозгу ставриды отмечен в августе — 0,7 мкмоль/г. В мозгу ставриды отмечается сравнительно высокий уровень содержания креатинфосфата и неорганического фосфора. Наши данные об уровне содержания макроэргических фосфорных соединений в мозгу ставриды несколько ниже по сравнению с величинами, приводимыми для мозга карпа [279], однако вполне согласуются с величинами, приводимыми для мозга форели [251].

Уровень содержания макроэргических фосфатов в мышцах определяется экологическими особенностями рыб и может варьировать в значительных пределах у различных видов [266, 282, 286, 299, 300]. По данным наших экспериментов, в мышцах быстроплавающей ставриды уровень содержания исследуемых фосфатов значительно выше по сравнению с мышцами малоподвижной скорпены. В белых мышцах скорпены уровень содержания АТФ и креатинфосфата в 2 раза ниже по сравнению с белыми мышцами ставриды. В то же время уровень содержания АДФ, АМФ и неорганического фосфора выше в мышцах скорпены, что, вероятно, может свидетельствовать о меньшей скорости процессов ресинтеза АТФ в тканях скорпены по сравнению с тканями быстроплавающей ставриды. Суммарное содержание адениловых нуклеотидов в преднерестовом периоде в 2 раза ниже, чем в мышцах ставриды, на столько же ниже и соотношение АТФ/АДФ в этом периоде.

Зависимость химического состава тканей и общего уровня обмена веществ от уровня естественной активности рыб была показана на примере белкового, углеводного, жирового обмена и ряда других биохимических и физиологических показателей

[96, 102, 172, 277]. Фосфорный обмен как связующее звено метаболических процессов энергетического обмена в такой же степени подтверждает эту зависимость. Указанные различия являются отражением функциональных особенностей мышц ставриды и скорпены, обусловлены интенсивностью протекания, а также характером направленности обменных процессов в них и тесно связаны с экологией этих видов рыб.

Мозг скорпены, как и мышцы, характеризуется более низким уровнем содержания АТФ по сравнению с мозгом ставриды, уровень содержания креатинфосфата и неорганического фосфора отличается незначительно (см. табл. 41). Суммарное содержание адениловых нуклеотидов в мозгу скорпены практически равно, как и у ставриды. Однако соотношение компонентов фракции адениловых нуклеотидов отличается. Отношение АТФ/АДФ в мозгу скорпены несколько ниже, чем в мозгу ставриды. Очень высокий уровень содержания АМФ в мозгу скорпены по сравнению с мозгом ставриды; вероятно, в мозгу скорпены, как и в мышцах, скорость протекания метаболических процессов ниже.

Уровень содержания фосфорных соединений в мышцах может колебаться в зависимости от сезона. Мы не располагаем данными о содержании фосфорных соединений в белых мышцах ставриды и скорпены на протяжении всего года. Однако имеющиеся данные с мая по ноябрь охватывают преднерестовый, нерестовый и посленерестовый периоды, характеризующиеся наибольшей естественной активностью и максимальной перестройкой метаболических процессов в организме рыб. Уровень содержания адениловых нуклеотидов непостоянен на протяжении исследованного периода времени. Минимальный уровень содержания отмечается в преднерестовом периоде, затем содержание постепенно увеличивается, достигая максимума в августе (нерестовый период) и вновь постепенно снижается в посленерестовом периоде, возвращаясь к первоначальному уровню в ноябре. Суммарное содержание адениловых нуклеотидов в белых мышцах ставриды (см. табл. 37) в преднерестовом периоде составляет 5,64 мкмоль/г, в нерестовом периоде увеличивается до 7,3 и возвращается к норме в посленерестовом периоде. В красных мышцах суммарное содержание адениловых нуклеотидов в нерестовом периоде увеличивается практически в 2 раза по сравнению с преднерестовым периодом (см. табл. 40). Изменяется процентное соотношение компонентов фракции. Анализ отношения АТФ, АДФ и АТФ, суммы адениловых нуклеотидов, а также процентного соотношения компонентов фракции показывает, что несмотря на увеличение абсолютного уровня АТФ в мышцах в нерестовом периоде, доля ее значительно снижается при одновременном увеличении доли АДФ и АМФ.

В нерестовом периоде уменьшается содержание креатинфосфата в красных и белых мышцах рыб (см. табл. 38, 39), что ука-

зывает на интенсивное использование макроэргов в период нереста, характеризующегося максимальной метаболической активностью в тканях рыб. Нами не установлено достоверных изменений уровня содержания неорганического фосфора в мышцах ставриды в исследованные периоды, что объясняется высокой лабильностью этого показателя в мышцах рыб.

Характер сезонных изменений содержания адениловых нуклеотидов в мышцах скорпены отличается от приведенного для мышц ставриды. С мая по ноябрь оно постепенно увеличивается, достигая максимума в ноябре. Одновременно в нерестовом и посленерестовом периоде резко увеличивается уровень содержания АДФ в мышцах скорпены. Аналогично адениловым нуклеотидам содержание креатинфосфата постепенно снижается в мышцах скорпены в нерестовом и посленерестовом периодах. Характер сезонных изменений в содержании адениловых нуклеотидов, креатинфосфата и неорганического фосфора в мозгу рыб аналогичен отмеченному для мышц ставриды. Указанные сезонные изменения содержания макроэргических фосфорных соединений в тканях рыб на протяжении исследованного периода (май — ноябрь) включают преднерестовый, нерестовый и посленерестовый периоды и совпадают с годовыми физиологическими ритмами рыб [102, 172, 277, 282, 300]. Поэтому в настоящей работе с целью исключения влияния сезонных изменений уровня исследуемых фосфатов на результаты опытов контрольную и опытную группу рыб брали из одного улова.

Результаты наших предыдущих исследований, а также данные настоящей работы, полученные на черноморской ставриде, не показали различий в уровне содержания основных фосфорных соединений на протяжении года в мышцах самцов и самок рыб. Не установлено размерных и возрастных различий в уровне содержания фосфатов в мышцах исследованных рыб [102, 103, 149, 150], поэтому расчет содержания фосфорных соединений производили без учета пола, массы и размера рыб.

Учитывая высокую скорость протекания процессов перефосфорилирования в тканях, следует признать, что большое влияние на уровень содержания фосфорных соединений в тканях рыб оказывает физиологическое состояние рыб перед анализом, методы умерщвления и взятия пробы, способы фиксации и хранения тканей [103, 266, 277, 282, 300]. Так, ряд авторов отмечают наличие высокого уровня содержания инозиновой кислоты в мышцах рыб. Она образовывается вследствие быстрого расщепления адениловых нуклеотидов в результате отлова. Наиболее высокий уровень содержания инозиновой кислоты отмечается в мышцах рыб, отловленных жестким способом, в результате длительной борьбы на крючке или длительного преследования [266, 286, 300]. Установлено, что условия и продолжительность хранения образцов ткани перед анализом также оказывают большое влияние на уровень содержания макроэргических соедине-

ний. Деградация адениловых нуклеотидов и утилизация энергетических продуктов происходят в тканях рыб даже при отрицательных температурах, что также не всегда учитывается исследователями [266, 277, 286, 300].

ВЛИЯНИЕ ДОЗИРОВАННОЙ МЫШЕЧНОЙ НАГРУЗКИ И УТОМЛЕНИЯ НА СОДЕРЖАНИЕ ИССЛЕДОВАННЫХ ФОСФОРНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В МЫШЦАХ СТАВРИДЫ

Белые мышцы. Литературные данные и результаты наших исследований позволяют считать, что использованная для создания дозированных нагрузок скорость плавания рыб (1,2 м/с) для ставриды является крейсеровской и выдерживается ею в течение 7—10 ч плавания [102, 114, 149, 213]. Одним из важных факторов, определяющих плавательную активность и выносливость рыб, является температура воды.

Установлено, что максимальные скорость движения и выносливость рыб отмечаются в зоне оптимальных температур [114, 126, 222]. Изменение температуры воды в сторону увеличения или уменьшения от оптимальной резко снижает плавательную активность и выносливость рыб [114, 126, 222, 245]. Как указывалось выше, наши исследования проведены в течение июля — ноября при различных температурных режимах в море: 19—22° С (август — сентябрь), 15—16° С (октябрь — ноябрь), 11—12° С (ноябрь), поэтому при анализе результатов мы будем рассматривать три указанных температурных режима. Наибольшая выносливость рыб к исследованным нагрузкам (5—7 ч плавания) отмечена при температуре воды 19—22° С, при 15—16° С — 3,5—4 ч и минимальная (до 1 ч) — при температуре 11—12° С (табл. 42, рис. 46, 47, 48).

Анализируя особенности обмена веществ в тканях теплокровных при длительных нагрузках умеренной интенсивности, обычно весь период нагрузки разделяют на три периода: пусковой, период устойчивого состояния и утомление [186]. Как показали исследования Е. С. Блэка и А. Л. Морозовой [102, 208], эта схема справедлива и для рыб и будет использована нами при обсуждении полученных материалов.

Пусковой период. При температуре воды 19—22° С наиболее существенные изменения уровня креатинфосфата и неорганического фосфора в белых мышцах ставриды отмечены в первые 15 мин плавания, т. е. в пусковой период. Плавание в течение первых 15 мин снижает содержание креатинфосфата на 57% и увеличивает содержание неорганического фосфора на 41% по сравнению с уровнем относительного покоя (см. рис. 46). Незначительно увеличивается в этот период содержание АТФ и АДФ (107 и 114% соответственно) (изменения не достоверны). В работах, выполненных ранее на мышцах теплокровных и лягушки, получены аналогичные результаты [63, 186]. Согласно

результатам этих работ, а также исследованиям углеводного обмена и процессов гликолиза в тканях рыб при продолжительной мышечной нагрузке [27, 96, 102, 103, 208, 264], пусковой период характеризуется значительным преобладанием гликолитических процессов в мышцах и интенсивным использованием креатинфосфата мышц. Следствием указанных метаболических изменений в тканях в пусковой период является значительное изменение уровня АТФ и креатинфосфата, а также гликогена в

Таблица 42. Содержание адениловых нуклеотидов, креатинфосфата и неорганического фосфора в мышцах и мозгу скорпены

Вещество	Месяц	Мышцы		Мозг	
		$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
АТФ, мкмоль/г сырой массы	V	$2,26 \pm 0,31$	11	$0,27 \pm 0,05$	6
	VI*	$2,36 \pm 0,3$	5	$0,3 \pm 0,02$	7
	VII	$2,5 \pm 0,4$	5	$0,57 \pm 0,02$	6
	VIII	$2,7 \pm 0,2$	5	—	—
	XI	$3,18 \pm 0,3$	4	$0,2 \pm 0,04$	5
АДФ, мкмоль/г сырой массы	V	$0,75 \pm 0,06$	11	$0,27 \pm 0,05$	6
	VI*	$0,78 \pm 0,08$	5	$0,37 \pm 0,06$	7
	VII	$1,13 \pm 0,2$	6	$0,5 \pm 0,04$	6
	VIII	$2,08 \pm 0,15$	11	—	—
	XI	$3,02 \pm 0,23$	5	$0,2 \pm 0,02$	7
АМФ, мкмоль/г сырой массы	V	$0,43 \pm 0,06$	7	$0,53 \pm 0,06$	6
	VI*	$0,52 \pm 0,14$	5	$0,46 \pm 0,07$	6
	VII	$0,89 \pm 0,06$	5	$0,8 \pm 0,05$	6
	VIII	$1,54 \pm 0,21$	5	—	—
	XI	$0,39 \pm 0,18$	6	$0,33 \pm 0,04$	10
КФ, мг% отщепленного фосфора	V	$15,9 \pm 1,16$	5	$5,65 \pm 0,7$	6
	VI*	$9,5 \pm 0,86$	15	$7,9 \pm 0,8$	18
	VII	$10,7 \pm 1,9$	5	$2,1 \pm 0,25$	6
	VIII	$9,98 \pm 0,08$	15	$7,9 \pm 1,0$	15
	XI	$7,3 \pm 0,87$	16	$7,47 \pm 0,45$	10
НФ, мг%	V	$91,6 \pm 5,25$	10	$31,0 \pm 1,7$	9
	VI*	$83,4 \pm 6,5$	10	$25,7 \pm 2,2$	16
	VII	$73,3 \pm 4,4$	6	$17,5 \pm 1,2$	10
	VIII	$77,4 \pm 3,2$	15	$31,6 \pm 1,6$	15
	XI	$97,3 \pm 3,4$	15	$23,7 \pm 0,53$	11

Примечание. Цифры, помеченные звездочкой, получены в экспериментах 1973 г.

мышцах и печени. Одновременно происходит накопление в тканях АДФ, неорганического фосфора и молочной кислоты [102, 103, 186].

Для рыб величина этих изменений тесно связана с температурой воды, причем при температуре воды 11—12°С указанные изменения в содержании исследованных фосфатов в пусковом периоде выражены более резко. Содержание креатинфосфата снижается на 79, а АТФ — на 19% к уровню покоя. Концентра-

ция АДФ увеличивается на 33, неорганического фосфора на 55% (табл. 38, рис. 47). Характер биохимических изменений в мышцах рыб в пусковой период при различных температурах воды позволяет провести аналогию между снижением температуры воды и увеличением интенсивности нагрузки [186, 208].

При температуре воды 15–16° С, в отличие от других температурных режимов, в пусковой период отмечено некоторое увеличение уровня АТФ в мышцах ставриды (рис. 48). Для оди-

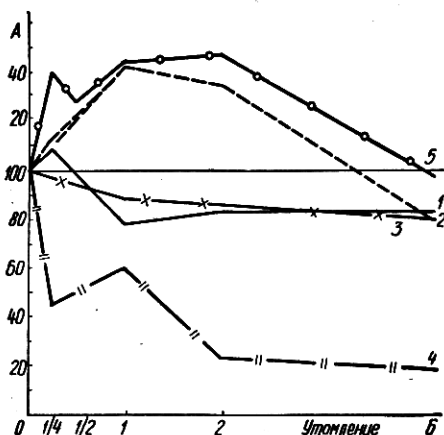


Рис. 46. Влияние дозированной мышечной нагрузки и утомления на содержание адениловых нуклеотидов (1 — АТФ; 2 — АДФ; 3 — АМФ), креатинфосфата (4) и неорганического фосфора (5) в белых скелетных мышцах ставриды при температуре воды 19–20° С.

А — содержание вещества в процентах к уровню относительного покоя; Б — продолжительность нагрузки в часах.

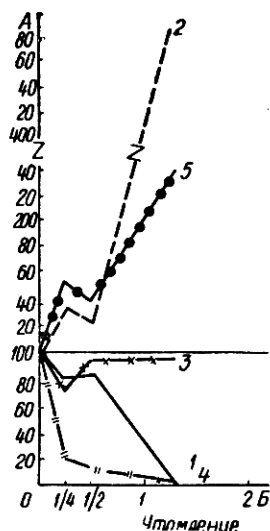


Рис. 47. Обозначения те же, что на рис. 46; температура воды 11–12° С.

ночного мышечного волокна аналогичная картина была отмечена А. Флекенштейном [239]. Увеличение содержания АТФ в мышцах лягушки, работающих в ритме коротких тетанусов с частотой свыше 40 Гц, обнаружено М. В. Кирзон и В. П. Мановцевой [64]. Высказывается предположение, что наблюдаемое накопление АТФ в мышце является следствием биохимической суммации. Кроме того, в мышцах рыб отмечают высокую интенсивность гликолитических процессов ресинтеза АТФ, достигающих в отдельных случаях величины дыхательного фосфорилирования [232]. В настоящее время для этого факта трудно найти объяснение из-за недостаточного количества экспериментальных данных.

Период устойчивого состояния. При продолжительных нагрузках умеренной интенсивности вслед за пусковым периодом в организме происходят определенные адаптивные физиолого-биохимические изменения, направленные на обеспечение возросших энергетических потребностей организма. В период устойчивого состояния (от 15 мин плавания до первых признаков утомления) при всех исследованных температурах происходит восстановление уровня макроэргов в скелетных мышцах ставриды,

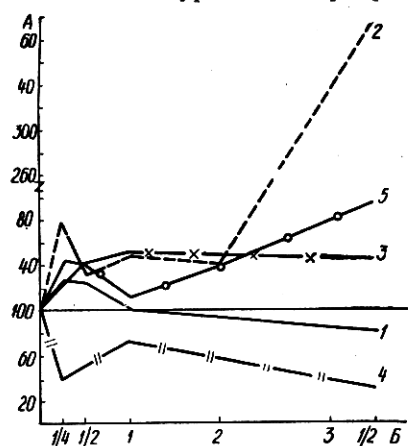


Рис. 48. То же, что на рис. 46. Температура воды 15—16° С.

с чем свидетельствует некоторая стабилизация уровня АТФ и неорганического фосфора. Повышенный ресинтез макроэргов в тканях ставриды является, вероятно, следствием резкого увеличения интенсивности тканевого дыхания, сопряженного с фосфорилированием, которое в свою очередь активируется накоплением в мышцах в пусковом периоде продуктов гликолиза: АДФ, неорганического фосфора, лактата [27, 96]. В организме рыб в этот период резко увеличивается интенсивность дыхания (частота дыхания), исчезает кислородная задолженность,

улучшается кровоснабжение мышц [96], в мышцах снижается концентрация лактата [27, 102], уменьшается скорость использования гликогена [102, 103], накапливается пируват и одновременно уменьшается активность ферментов гликолиза, увеличивается интенсивность тканевого дыхания и активность окислительных ферментов [27, 96]. Замена гликолитического ресинтеза АТФ на дыхательный у рыб связана с преимущественным использованием высококалорийных энергетических веществ — жиров [102, 172, 176, 247]. По данным В. А. Чуйко [160], через несколько минут активного плавания жиры интенсивно используются мышцами рыб. Интенсивное использование жира при продолжительном плавании подтверждено рядом авторов [27, 160, 172, 176, 247, 308]. Несмотря на низкую активность ферментов окислительного фосфорилирования, белые мышцы рыб при крейсерском плавании окисляют основное количество жира, механизм этого процесса до настоящего времени не ясен [176].

По нашим данным, в период плавания от 15 мин до 1 ч отмечается некоторое восстановление уровня креатинфосфата. Одновременно снижается уровень содержания АТФ и увеличивается содержание АДФ и неорганического фосфора. Вероятно, в этот период еще сказывается влияние дефицита кислорода, которое

испытывали ткани в начальный период нагрузки, поэтому значительная роль в процессах ресинтеза макроэргов еще принадлежит гликолизу и переэстерификации с креатинфосфатом, что и объясняет в некоторой степени увеличение уровня содержания АДФ и НФ. Позже отмечаются стабилизация и незначительное увеличение уровня АТФ. Содержание АДФ и неорганического фосфора при этом резко снижается, что может свидетельствовать об активации процессов окислительного фосфорилирования. Однако содержание креатинфосфата продолжает снижаться, причем в начальный период устойчивого состояния градиент снижения креатинфосфата выше, чем после двухчасового плавания. В аналогичных условиях эксперимента А. Л. Морозова [102] отмечает постепенное снижение уровня содержания гликогена в белых мышцах ставриды. Объяснение этому факту следует искать в недостаточной способности белых мышц рыб к удовлетворению энергетических потребностей аэробным путем [31, 96, 102, 308], поэтому для обеспечения мышечной нагрузки этой интенсивности наряду с окислительными процессами в мышцах ставриды одновременно протекают процессы гликолиза и перифосфорилирования с креатинфосфатом.

Материалы проведенных исследований показывают, что характер восстановления уровня макроэргов в мышцах ставриды в период устойчивого состояния при различных температурных режимах различен, а именно: чем ниже температура воды, тем больше нарушен баланс макроэргов в мышцах ставриды в пусковом периоде, тем меньше выражена способность мышц к ресинтезу АТФ в период устойчивого состояния. Так, при температуре воды 15—16°С уже после часового плавания увеличивается содержание неорганического фосфора и АДФ (см. рис. 48), уровень содержания АТФ и креатинфосфата постепенно снижается. Ранее было показано, что снижение температуры воды уменьшает в тканях рыб интенсивность тканевого дыхания, активность потребления кислорода организмом рыбы [114, 126, 222, 245]. Время наступления, продолжительность периода устойчивого состояния, а также характер биохимических процессов в этот период в значительной степени определяются температурой воды. При температуре воды 11—12°С, судя по характеру фосфорного метаболизма, устойчивое состояние не наступает вообще и выносливость рыб резко снижается (см. рис. 47). Понижение температуры воды при постоянной скорости плавания является по характеру воздействия на организм рыб аналогичным увеличению интенсивности нагрузки. Чем выше интенсивность нагрузки, тем позже наступает устойчивое состояние и тем в меньшей степени нормализуется баланс АТФ [186].

Утомление. Длительное плавание в течение определенного промежутка времени приводит рыб к утомлению. В наших экспериментах, как указывалось выше, утомление наступало в за-

висимости от температуры воды через различные промежутки времени.

Утомление ставриды при всех исследованных температурах сопровождается некоторым снижением содержания АТФ, значительным использованием запасов креатинфосфата и соответственно повышением уровня АДФ и неорганического фосфора. При низких температурах (11—12° С) запасы АТФ и креатинфосфата исчерпываются практически полностью, а уровень АДФ и неорганического фосфора в несколько раз превышает исходную величину (см. рис. 47). При высокой температуре (19—22° С) утомление рыб, напротив, сопровождается снижением уровня АДФ и неорганического фосфора, стабилизацией уровня АТФ (см. рис. 46), что может свидетельствовать об активном процессе фосфорилирования в мышцах.

Имеющиеся в литературе материалы по фосфорному метаболизму в тканях рыб при нагрузке весьма противоречивы. Так, значительное снижение уровня АТФ в мышцах рыб, отловленных различным образом или изнуренных длительным преследованием, отмечали многие авторы [266, 282, 286, 300]. Е. С. Блэк [208] считает истощение запасов АТФ в мышцах в результате тяжелой мышечной работы одной из возможных причин гибели рыб. В то же время работами некоторых исследователей доказано, что утомление рыб в результате мышечной нагрузки наступает при еще значительном содержании гликогена и других энергетических веществ в мышцах [103, 208]. Некоторые авторы высказывают предположение, что утомление является следствием исчерпывания запасов креатинфосфата в мышцах [42]. Вместе с тем работами многих исследователей отмечено незначительное изменение в содержании фосфорных соединений в мышцах утомленных рыб [102, 103, 152, 282]. Существует мнение, что утомление организма является следствием исчерпывания запасов макроэргов в мозгу. Однако работами Л. П. Астаховой и А. Л. Морозовой [101, 102] доказано, что утомление не изменяет содержания гликогена в мозгу ставриды. Данные наших экспериментов также не устанавливают достоверных изменений в уровне содержания макроэргических соединений в мозгу утомленных рыб (табл. 43).

Из предыдущих исследований [149, 150] и данных этой работы следует, что утомление рыб всегда сопровождается значительным использованием запасов креатинфосфата и некоторым снижением уровня АТФ, причем выносливость рыб и скорость использования макроэргов зависят от температуры воды. При плавании рыб в условиях пониженных температур градиент использования креатинфосфата возрастает. Мышечная нагрузка в условиях пониженных температур приводит к резкому нарушению в пусковой период баланса макроэргов в мышцах. В этом случае период устойчивого состояния практически не наступает, что приводит к быстрому исчерпыванию запасов креатинфосфа-

Таблица 43. Физиолого-биохимические особенности рыб с различным уровнем естественной подвижности (А—активные, М—малоактивные рыбы)

Вид и характеристика обмена	Исследованный показатель	Объект исследования	У каких рыб показатель преобладает
Окислительный обмен			
Общий	Потребление кислорода	Целый организм	А
Основной или стандартный	То же	» »	А
Активный	» »	» »	А (при естественных скоростях плавания) М (при одинаковых скоростях)
Тканевое дыхание	» »	Красные мышцы	А
		Белые мышцы	А
		Печень	А
Окислительные ферменты	Активность цитохромоксидазы	Красные мышцы	А
		Белые мышцы	А
		Печень	А
		Красные мышцы	А
		Белые мышцы	А
		Печень	А
«Энерговооруженность»	Количество митохондрий	Печень	А
	Концентрация эритроцитов	Кровь	А
	Концентрация гемоглобина	»	А
	Содержание миоглобина	Красные мышцы	А
Липидный обмен			
Уровень липидных резервов	Содержание общих липидов, % к сырой массе ткани	Красные мышцы	А
		Белые мышцы	А
		Печень	М
	Содержание триглицеридов (мг% в ткани и % к общей сумме липидов)	Красные мышцы	А
		Белые мышцы	А
		Кровь	А
		Печень	М
	Неэстерифицированные жирные кислоты (мг% и %)	Красные мышцы	А
		Белые мышцы	А
		Кровь	А
	Изменчивость общих липидов и триглицеридов на протяжении годового цикла	Печень	М
		Красные мышцы	А
		Белые мышцы	А
		Печень	М
Степень ненасыщенности липидов	Иодные числа	Белые мышцы	А
		Печень	А
Жирнокислотный состав липидов	Полиеновые кислоты (мг% от сырой массы ткани и % к общей сумме кислот)	Белые мышцы	А
		Печень	А
	Гексаеновая кислота (мг% и %)	Белые мышцы	А
		Печень	А
	Отношение суммы линолевых к сумме линолевых кислот (ω_3/ω_6)	Белые мышцы	А
		Печень	А

Вид и характеристика обмена	Исследованный показатель	Объект исследования	У каких рыб показатель преобладает
Использование липидов при плавании	Снижение содержания (мг% в сыром весе ткани) общих липидов и триглицеридов	Красные мышцы Белые мышцы	А А (при естественных скоростях) М (при одинаковых скоростях)
Доля липидов в общем энергетическом обмене	Дыхательный коэффициент Соотношение трат липидов и общего потребления кислорода	Целый организм Целый организм	А А
<i>Азотистый обмен</i>			
Конечный	Потребление и усвоение «сырого протеина»	Целый организм	А
	Экскреция азота или аммиака	Целый организм	А
Межуточный	Содержание аминного азота	Кровь	А
	Активность трансаминаз	Белые мышцы	А
	Сывороточный альбумин	Печень	А
	(% в белковой смеси крови)	Белые мышцы	А
	Использование альбумина при плавании	Печень	А
		Кровь	А
		Кровь	М
Доля белков в общем энергетическом обмене	Соотношение экскреции азота и общего потребления кислорода	Целый организм	М
<i>Углеводный обмен</i>			
Уровень углеводных резервов	Гликоген в ткани, мг%	Красные мышцы	М
		Белые мышцы	М
	Глюкоза (сахар), кровь А, мг%	Печень	М
		Сердце	М
		Мозг	М
Интенсивность гликолиза	Накопление лактата	Красные мышцы	М
		Белые мышцы	М
		Печень	М
	Активность фосфоорилазы	Белые мышцы	А
		Печень	М
Использование углеводов при плавании	Снижение содержания гликогена в сырой массе ткани, мг%	Красные мышцы	М
		Белые мышцы	М
		Печень	М
Доля углеводов в общем энергетическом обмене	Дыхательный коэффициент	Целый организм	М
	Соотношение трат гликогена, липидов и белков	То же	М
	«Кислородный долг»	» »	М
	Соотношение гликолиза и окислительного обмена	» »	М

Вид и характеристика обмена	Исследованный показатель	Объект исследования	У каких рыб показатель преобладает
Фосфорный обмен			
Уровень «макро-эргов»	Содержание АТФ и креатинфосфата в ткани, мг%	Красные мышцы	А
		Белые мышцы	А
		Печень	А
Окислительное фосфорилирование	Сопряжение дыхания с фосфорилированием	Красные мышцы	А
		Белые мышцы	А
		Печень	А

та и АТФ и вызывает резкое снижение выносливости рыбы. Аналогичная зависимость отмечена для высших позвоночных при увеличении интенсивности нагрузки [186].

Таким образом, характер обмена макроэргических фосфорных соединений в мышцах рыб и теплокровных позвоночных при нагрузке и утомлении в общих чертах аналогичен. Особенности фосфорного метаболизма в тканях рыб при нагрузке объясняются спецификой рыб как пойкилотермных животных [30, 31].

Красные мышцы. В литературе содержится очень мало сведений о биохимических процессах в красных латеральных мышцах рыб при адаптации организма рыбы к продолжительной мышечной нагрузке. Мы можем назвать только несколько работ, посвященных изучению динамики содержания углеводов и активности ферментов гликолиза в красных мышцах рыб при дозированной мышечной нагрузке [27, 101, 102, 264]. Сведений о характере фосфорного метаболизма в красных мышцах рыб при дозированной нагрузке практически нет.

Наши данные об особенностях фосфорного метаболизма в красных латеральных мышцах ставриды под влиянием дозированной мышечной нагрузки и утомления при различных температурах воды представлены в табл. 42 и на рис. 49, 50, 51.

Приступая к обсуждению полученных материалов, необходимо еще раз указать на отсутствие до настоящего времени единого взгляда на функциональную роль красных латеральных мышц рыб. Анализ литературных материалов достаточно полно дан в монографии Р. М. Лава [277].

Результаты наших исследований показывают, что при температуре воды 19—22° С и 15—16° С фосфорный метаболизм в красных и белых мышцах ставриды не имеет принципиальных отличий (рис. 49, 50). По характеру фосфорного метаболизма в красных мышцах рыб можно отметить три периода адаптации к продолжительной мышечной нагрузке. Пусковой период — первые 15 мин плавания, как и в белых мышцах ставриды, ха-

рактизуется преимущественным использованием макроэргических фосфатов и накоплением продуктов их использования, причем при температуре воды 15–16°С глубина изменений больше. В периоде устойчивого состояния в красных мышцах происходит восстановление содержания АТФ и их креатинфосфата, использованных в пусковом периоде, и резкое снижение уровня АДФ. Эти изменения могут свидетельствовать о переключении гликолитического ресинтеза АТФ на более эффективный — дыхательный. Красные мышцы богато капилляризированы и интенсивно снабжаются кровью. Система ферментов окислительного фосфорилирования в красных мышцах рыб хорошо развита, и активность ферментов резко увеличивается при продолжительном плавании [27, 264]. Показано, что основным энергетическим субстратом в красных мышцах рыб является жир [61, 247, 277, 308]. Многие исследователи указывают на интенсивное использование углеводов красными мышцами рыб в период устойчивого состояния [27, 101, 102]. Этим, вероятно, можно объяснить заметное увеличение уровня АТФ и креатинфосфата в красных мышцах ставриды к концу периода двухчасового плавания. Следует отметить, что восстановление уровня креатинфосфата в красных мышцах происходит до более высокого уровня по сравнению с белыми мышцами. В красных мышцах ставриды момент утомления, как и в белых мышцах, характеризуется новой вспышкой гликолитических процессов, на что указывают снижение уровня АТФ, практически полное использование запасов креатинфосфата и резкое увеличение уровней АДФ и неорганического фосфора.

Как указывалось выше, по мнению многих авторов, красные латеральные мышцы рыб функционально аналогичны печени и не принимают непосредственного участия в локомоции рыб [216, 308]. Предполагается участие красных мышц в движении только при медленном плавании, обеспечивающем полупассивное дыхание быстроплавающих рыб [56, 277]. Вместе с тем данные настоящего исследования указывают на значительные количественные изменения макроэргических фосфатов в красных мышцах ставриды при продолжительном интенсивном плавании и

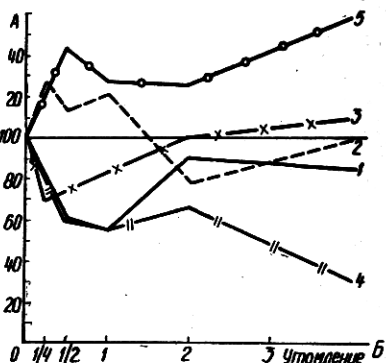


Рис. 49. Влияние дозированной мышечной нагрузки и утомления на содержание адениловых нуклеотидов (1 — АТФ; 2 — АДФ; 3 — АМФ), креатинфосфата (4) и неорганического фосфора (5) в красных латеральных мышцах ставриды при температуре воды 19–22°С.

А — содержание вещества в процентах к уровню относительного покоя; Б — продолжительность нагрузки в часах.

на активное участие этих мышц в моторике рыб. При плавании ставриды в условиях пониженной температуры воды ($11-12^{\circ}\text{C}$) изменения в содержании фосфорных соединений, отмеченные в красных мышцах, отличаются по характеру от таковых в белых мышцах (см. рис. 51). В белых мышцах отмечены резкое снижение запасов АТФ и креатинфосфата и накопление продуктов их использования на протяжении всего периода нагрузки, а к моменту утомления происходит полное истощение запасов

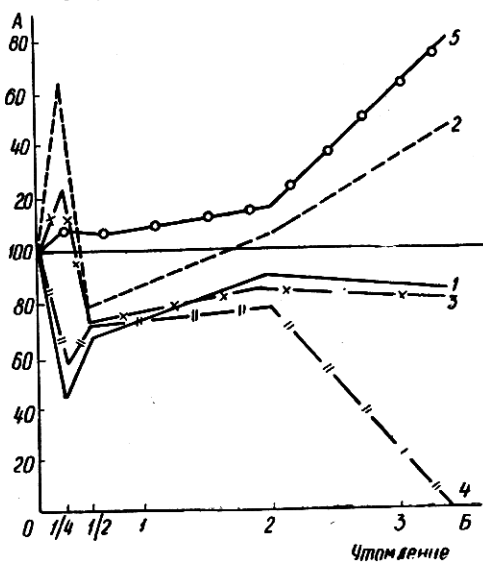


Рис. 50. Обозначения те же, что на рис. 49; температура воды $15-16^{\circ}\text{C}$.

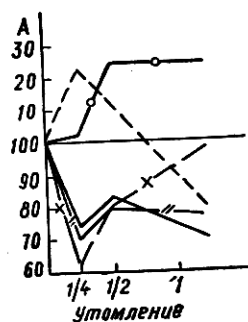


Рис. 51. Обозначения те же, что на рис. 49; температура воды $11-12^{\circ}\text{C}$.

макроэргов. Напротив, в красных мышцах запасы макроэргов снижаются только в пусковом периоде. В период устойчивого состояния отмечается интенсивное восстановление их

уровней, которое к моменту утомления остается сравнительно высоким, причем уровень креатинфосфата приближается к уровню покоя. При обсуждении этого факта следует обратить внимание на особенности поведения рыб в потоке при плавании в условиях пониженных температур. По нашим данным, снижение температуры воды оказывает определяющее влияние на характер плавательных движений рыб в потоке. При температуре воды $19-22^{\circ}\text{C}$ и $15-16^{\circ}\text{C}$ рывковый характер движений рыб отмечается в пусковом периоде, который затем сменяется равномерным устойчивым плаванием в периоде устойчивого состояния. По мере утомления рыбы вновь начинают совершать рывковые движения, тем более частые и короткие, чем более выражено утомление. В то же время плавание рыб при температуре воды $11-12^{\circ}\text{C}$ на протяжении всего периода носит рывковый характер, рыбы не образуют стаи, резко снижена их выносливость. Вероятно, рывковые движения при плавании рыб в этих условиях обеспечиваются в основном белыми мышцами, красные мышцы

играют второстепенную роль в обеспечении мышечной работы [56, 61, 264, 277].

Таким образом, данные настоящего исследования позволяют предположить, что красные латеральные мышцы ставриды принимают участие в обеспечении продолжительной мышечной работы умеренной интенсивности, причем биохимические процессы энергетического обеспечения функции красных и белых мышц однонаправлены. Снижение температуры воды до 11—12° С резко уменьшает выносливость рыб, изменяет характер движения и в этих условиях доля участия красных мышц в локомоции рыб уменьшается. Сформулированное ранее предположение о том, что снижение температуры воды при плавании рыб можно рассматривать как увеличение интенсивности нагрузки, вполне согласуется с выводами настоящего исследования.

ОСОБЕННОСТИ БЕЛКОВОГО СОСТАВА КРОВИ ПРИ ПЛАВАНИИ РЫБ

Объектами изучения особенностей белкового состава сыворотки крови рыб различной естественной подвижности при дозированной мышечной нагрузке были выбраны два вида черноморских рыб с различной естественной подвижностью — ставрида и ласкирь.

Отловленную рыбу (отлов производили ставным неводом) сутки содержали в бетонированном бассейне с проточной морской водой. Затем ее (20—30 шт.) отсаживали в рабочую камеру (с проточной морской водой) гидродинамического стенда, где 30 мин она находилась в состоянии относительного покоя. Далее рыбу подвергали действию нагрузки. Конструкция гидродинамического стенда описана ранее [103]. Мышечная нагрузка дозировалась различной продолжительностью сопротивления рыбы потоку воды. Исследовали нагрузки 15, 30, 60, 120, 360 мин — для ставриды и 60, 105 мин — для ласкиря. По окончании опыта у рыб из хвостовой артерии стеклянной пипеткой брали кровь. Сыворотку получали путем центрифугирования (8 тыс. об/мин). Параллельно брали кровь у рыб, находившихся в состоянии относительного покоя (контрольная группа). Скорость потока воды в гидродинамическом стенде для ставриды 1,2, для ласкиря — 0,9 м/с. Фракционирование исследуемых сывороток крови проводили в полиакриламидном геле по методике Б. Д. Дэвис и Л. Орнштейн [233] с некоторыми модификациями [135]. Режим электрофореза: сила тока — 0,2 мА в начале опыта, 5 мА в конце опыта на каждую трубочку. Время электрофореза 70 мин. Окраску гелевых трубочек проводили амидошварцем 10 В, отмывка и фиксация в 7-процентном растворе уксусной кислоты. Для электрофореза использовали прибор «Модель -69» фирмы «Реанал».

Содержание общего белка сыворотки крови определяли биуретовым методом, предложенным Л. И. Слуцким. Количественная обработка на ФЭКе (зеленый светофильтр). Материалы обработаны статистически.

Выделенные на электрофореграммах белковые фракции сыворотки крови характеризовали по относительной электрофоретической подвижности. В качестве свидетеля использовали сыворотку крови человека.

ОБЩИЙ БЕЛОК СЫВОРОТКИ КРОВИ РЫБ РАЗНОЙ ЭКОЛОГИИ ПРИ ВЫПОЛНЕНИИ МЫШЕЧНОЙ РАБОТЫ

Мышечная работа существенно изменяет концентрацию общего белка в сыворотке крови ставриды. Характер этих изменений зависит от продолжительности экспериментальной мышечной нагрузки (рис. 52).

В сыворотке крови относительно спокойной ставриды содержание общего белка не превышало 3,3 г%. Под действием мышечной работы отмечено изменение его концентрации. После кратковременной 15-минутной нагрузки уровень общего белка значительно увеличивается, достигая 5,2 г%. Рыба в этот период находится в состоянии, для которого характерна повышенная мобилизация энергетических ресурсов анаэробного характера. При этом происходит ряд адаптивных приспособлений в связи с возникающей мышечной активностью. По мере «вращения» рыбы уже после 30-минутной работы наблюдается снижение уровня общего белка до 4,6 г%. Часовая нагрузка сопровождается дальнейшим уменьшением концентрации общего белка до исходного уровня (3,6 г%). После 120-минутного плавания вновь наблюдается увеличение концентрации общего белка крови (до 4 г%). Этот уровень практически сохраняется на протяжении всей дальнейшей нагрузки (360 мин). Довольно стабильное содержание общего белка сыворотки крови при плавании свыше двух часов, вероятно, является следствием обеспечения энергетических затрат организма углеводными и липидными ресурсами мышц и печени, как было показано работами А. Л. Морозовой и В. В. Трусевича [103], Г. Е. Шульмана и др. [176], выполненными также на черноморской ставриде.

Характер «расходования» белка в сыворотке крови ласкиря под воздействием мышечных нагрузок отличается от описанного у ставриды. Мышечная 60-минутная работа сопровождается резким увеличением концентрации общего белка до 4,9 г% (против 3,7 г% в состоянии относительного покоя). Более длительная 105-минутная нагрузка проходит на фоне резкого падения концентрации общего белка ниже исходного уровня (до 2,6 г%). Вероятно, за исследуемый период времени процесс адаптации к мышечной нагрузке в крови ласкиря еще не завершился, вследствие чего отмечено резкое колебание концентрации общего белка. Ласкирь в естественных условиях не развивает высоких скоростей плавания и не способен в короткий период времени адаптироваться к интенсивной мышечной работе, требующей больших затрат энергии. Скорость плавания ласки-

ря в гидродинамическом стенде ниже, чем у ставриды. Однако плавание с этой нагрузкой существенно сказывается на обменных процессах ласкиря. По-видимому, обменные процессы в тканях ласкиря под действием нагрузок характеризуются большей стабильностью, чем у быстроплавающей в естественных условиях ставриды. Исследования влияния мышечной работы на белковый обмен выполнены в основном на млекопитающих и человеке. Подобных работ о характере белкового обмена у рыб под действием экспериментальной мышечной нагрузки нами не найдено.

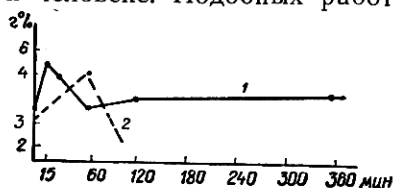


Рис. 52. Влияние мышечной работы на содержание общего белка (в г%) в сыворотке крови ставриды (1) и ласкиря (2).

В настоящее время является бесспорным сходство метаболических процессов у рыб и высших позвоночных, что делает возможным сравнение результатов исследований белкового обмена у высших позвоночных при выполнении мышечных нагрузок с ана-

логичными показателями у рыб. Мышечная работа у высших позвоночных сопровождается повышением вязкости крови, увеличением числа тромбоцитов, сопровождающимся в свою очередь ускорением свертывания. Изменения в составе крови спортсменов при мышечной работе являются следствием выхода крови из кровяных депо и ее перераспределением. Важно также отметить, что при одной и той же мышечной работе сдвиги в этих показателях состава крови тем менее выражены, чем более тренированы исследуемые лица [151].

Зависимость содержания общего белка крови рыб от подвижности вида можно проследить на рыбах отряда окунеобразных, в пределах которого встречаются рыбы различной естественной подвижности. Так, в крови стремительных пелагических рыб, совершающих длительные миграции (тунцовые, скумбриевые), содержится 60% общего белка. У менее подвижных — оседлых, придонных (собственно окуневых) — 40%. Наконец, в крови малоподвижных (скорпены, бычки) — 5—15% общего белка. Уровень общего белка примитивных рыб гораздо ниже, чем в сыворотке высших [172].

Изменения содержания общего белка в сыворотке крови рыб различной естественной подвижности аналогичны описанному у теплокровных животных. Так, Н. Р. Чаговец [157], исследуя влияние кратковременных нагрузок на белковый обмен крыс, показал уменьшение концентрации общего белка в мышцах при одновременном его повышении в крови. Действие длительных нагрузок на содержание общего белка в сыворотке крови сопровождается увеличением его концентрации. Состояние, близкое к утомлению, характеризуется восстановлением содержания общего белка почти до исходного уровня. Ряд наблюдений, прове-

денных на спортсменах, выполнявших физические упражнения различной продолжительности и нагрузки, также показывают при этом увеличение концентрации общего белка. Однако в этом случае немаловажным фактором является степень индивидуальной тренированности спортсмена. Л. Ф. Краснова [77] описала изменение содержания общего белка в крови после выполнения интенсивной мышечной работы у лиц престарелого возраста, занимающихся спортом в «группах здоровья». Для недостаточно тренированных лиц престарелого возраста отмечалось повышение концентрации общего белка в крови после выполнения интенсивной мышечной работы. Напротив, у лиц, хорошо тренированных, отмечено лишь незначительное повышение концентрации общего белка. Автор делает заключение о повышении адаптации к мышечной нагрузке у лиц, систематически занимающихся физическими тренировками.

Таким образом, можно предположить, что характер участия тканевых белков в обеспечении мышечной функции у рыб аналогичен белковому обмену при мышечных нагрузках у теплокровных животных. Характер белкового обмена при нагрузках у рыб связан с естественной подвижностью исследуемых видов.

ФРАКЦИОННЫЙ СОСТАВ БЕЛКОВ СЫВОРОТКИ КРОВИ СТАВРИДЫ И ЛАСКИРЯ ПОСЛЕ ВЫПОЛНЕНИЯ МЫШЕЧНОЙ РАБОТЫ

Отмечено, что среди окунеобразных относительная величина альбуминовой фракции сыворотки находится в тесной связи со степенью подвижности рыбы. Установлено относительно большее содержание сывороточного альбумина у лососевых рыб по сравнению с сельдевыми, у речных угрей по сравнению с морскими. Содержание альбумина в сыворотке стоящих высоко в филогенетическом ряду, но малоподвижных форм, относящихся к отрядам Zeiformes, Tetrodontiformes, невысоко [206]. У примитивных рыб альбумин иногда отсутствует вообще. Известно, что альбумин крови повышает ее вязкость, это в свою очередь должно соответствовать более интенсивному кровообращению у подвижных рыб по сравнению с малоподвижными [172].

На фоне изменения концентрации общего белка сыворотки крови ставриды и ласкиря под действием экспериментальных мышечных нагрузок мы наблюдали также перестройки в белковом спектре сыворотки и количественные изменения отдельных фракций.

В сыворотке крови ставриды кратковременная (15- и 30-минутная) нагрузка сопровождается увеличением количественного содержания альбумина и α -4-глобулиновой фракции (рис. 53). Увеличение после 15-минутного плавания количественного содержания β -1- и β -4-глобулиновых фракций носит непродолжительный характер и после 30-минутного плавания содержание этих фракций восстанавливается до первоначального уровня.

Увеличение β -4- и β -5-глобулиновых фракций, наступившее после 15 мин работы, носит устойчивый характер, не изменяясь и после 30 мин плавания; 30-минутная работа сопровождается увеличением количественного содержания α -2- и β -2-глобулиновых фракций при одновременном значительном уменьшении β -1-глобулиновой фракции. Характерно также отсутствие на электрофореграмме α -5-глобулиновой фракции. Из четырех γ -глобулиновых фракций после выполнения 15-минутной работы незначительно увеличивается γ -3-глобулиновая фракция. После

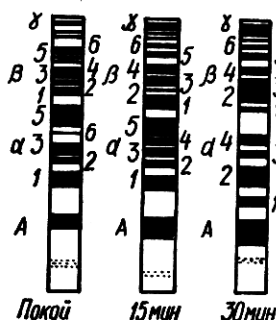


Рис. 53. Электрофореграммы сыворотки крови ставриды после выполнения кратковременной мышечной работы:

А — альбумин; α , β , γ — глобулины; 1–6 подфракции.

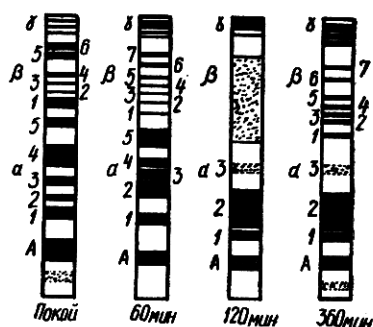


Рис. 54. Электрофореграммы сыворотки крови ставриды после выполнения длительной мышечной работы:

А — альбумин; α , β , γ — глобулины; 1–7 подфракции.

выполнения 30-минутной работы эта фракция вновь возвращается к исходному содержанию при одновременном увеличении γ -2-глобулиновой фракции (см. рис. 53). При более длительной 60-минутной нагрузке в сыворотке крови ставриды наблюдается количественное уменьшение альбуминовой фракции, одновременно увеличивается содержание α -2- и α -5-глобулиновых фракций (рис. 54). В группе β -глобулинов появление одной дополнительной (β -7) фракции сопровождается уменьшением количественного содержания β -1-глобулиновой фракции.

120-минутная нагрузка сопровождается уменьшением общего числа всех фракций (до восьми). В группе α -глобулинов выделено только три фракции, из которых α -3, уменьшаясь количественно, теряет на электрофореграмме четкость. Фракция α -2 количественно увеличивается. β -Глобулины теряют дифференциацию на отдельные фракции, образуя на электрофореграмме обширную, интенсивно окрашенную зону γ -глобулины теряют одну фракцию. После выполнения длительной утомляющей работы (360 мин) в электрофореграфическом спектре сыворотки крови ставриды вновь выделяются семь четко дифференцированных β -глобулиновых фракций. В группе γ -глобулинов появляется четвертая фракция. Количественное содержание альбумина,

α -1- и α -2-глобулинов не изменяется по отношению к их содержанию после выполнения 120-минутной работы.

По отношению к состоянию относительного покоя различие в электрофоретическом спектре белков сыворотки крови ставриды после выполнения 360-минутной работы состоит прежде всего в уменьшении количественного содержания альбумина и уменьшении числа α -глобулиновых фракций до трех (против пяти) в состоянии относительного покоя при одновременном значительном увеличении количественного содержания α -2-глобулиновой фракции. Наиболее существенным изменением фракционного состава сыворотки крови ласкиря после 60-минутного плавания является количественное уменьшение содержания альбуминовой фракции. Частично уменьшаются α -2- и α -3-глобулиновые фракции. Появляются две дополнительные β - и γ -глобулиновые фракции (рис. 55).

При дальнейшей, более длительной нагрузке (105 минут) альбуминовая фракция не изменяется, оставаясь на том же уровне, что и после выполнения часовой работы. Отмечено незначительное уменьшение α -2-, α -3- и α -5-глобулинов при одновременном увеличении α -4-глобулиновой фракции, γ -глобулины остаются без видимых изменений. Характерно также, что белковые фракции сыворотки крови ласкиря после 105-минутной работы четко дифференцированы и интенсивно окрашены.

Таким образом, мышечная работа в начальный период сопровождается уменьшением количественного содержания альбумина в сыворотке крови ласкиря. При более длительной мышечной работе содержание его стабилизируется на одном уровне. Показанные изменения в α -4- и β -глобулиновых фракциях непродолжительны и выявляются лишь в начальный период работы. Описанное явление, вероятно, является следствием «вработывания» рыбы. В этот период в белковой системе крови наблюдается некоторая стабилизация в количественном содержании фракций.

Исследуя характер влияния мышечных нагрузок на белковую систему крови, можно отметить ряд общих черт у рыб различной естественной подвижности. Альбуминовая фракция в сыворотке крови ставриды и ласкиря отражает роль белковой системы крови в активном обмене рыб при выполнении мышечной работы. При кратковременной мышечной работе, когда рыба в состоянии «вработывания», в сыворотке крови ставриды увеличивается содержание альбумина. После выполнения более длительной работы — уменьшается. Это относится и к ласкирю.

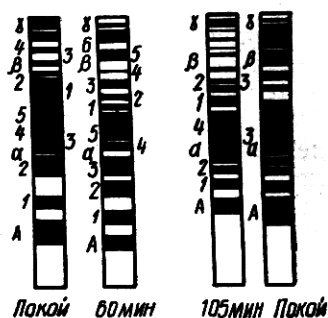


Рис. 55. Электрофореграммы сыворотки крови ласкиря после выполнения мышечной работы:
А — альбумин; α , β , γ — глобулины; 1—6 подфракции.

Возможно, альбумин является основным резервным белком в сыворотке крови рыб, за счет которого происходит относительное «выравнивание» белкового баланса при интенсивной мышечной работе, связанной с большими энергетическими затратами. Изменения других белковых фракций в сыворотке крови ласкиры и ставриды под действием нагрузок индивидуальны для каждого вида. Необходимо отметить также, что α - и β -глобулиновые фракции в сыворотке обоих видов подвержены внутренним перестройкам в зависимости от продолжительности нагрузки.

Сравнивая полученные нами результаты с описанными изменениями белковой системы крови у высших позвоночных, можно отметить ряд общих закономерностей.

Л. Ф. Красновой [78] отмечено, что длительная мышечная деятельность приводит к снижению содержания низкомолекулярной фракции (альбумин) и повышению высокомолекулярных (глобулинов) в сыворотке крови крыс. Н. Р. Чаговец [158], исследуя влияние кратковременных нагрузок на содержание белковых фракций сыворотки крови крыс, также наблюдал повышение содержания альбуминовой и уменьшение количественного содержания глобулиновых фракций. Длительная утомляющая работа сопровождалась понижением содержания альбумина при одновременном увеличении содержания глобулиновых компонентов белковой системы крови. Автор делает заключение об изменении содержания белковых фракций крови в зависимости от продолжительности и интенсивности нагрузки.

Наблюдаемое нами влияние мышечной нагрузки на белковый обмен в сыворотке крови рыб позволяет сделать предположение о сходном характере участия белков крови в обеспечении мышечной функции у теплокровных животных и рыб.

До настоящего времени нет данных, позволяющих объяснить механизм перестроек фракционного состава сыворотки крови животных, наблюдаемых под действием мышечной работы. Известно, что большая часть белков синтезируется в печени. С. Я. Капланский [59] описал уменьшение содержания альбуминов и повышенное поступление в кровяное русло гамма-глобулинов при нарушении функциональной роли печени. По данным В. О. Рогозкина [132], длительные, приводящие к утомлению нагрузки ведут к усилению азотистого обмена.

Таким образом, мышечные нагрузки, ведущие к изменению функционального состояния некоторых органов (в частности, мышц и печени), влекут за собой количественные изменения концентрации общего белка и изменения в соотношении альбумина и некоторых глобулиновых фракций сыворотки крови рыб. Характер этих изменений зависит от интенсивности и продолжительности нагрузки и от естественной подвижности исследуемых видов рыб. Отмеченные изменения белкового состава крови, очевидно, говорят об участии белков в качестве энергетического субстрата при обеспечении мышечной функции.

ОСОБЕННОСТИ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОГО ПЕРИОДА У РЫБ ПОСЛЕ ПЛАВАНИЯ

Адаптивные перестройки в организме позвоночных при мышечной активности зависят от режима работы, естественной тренированности животного и обеспечиваются главным образом за счет обратимых физиологических и биохимических процессов. Обратимый характер этих изменений позволяет животным в период отдыха или при снижении интенсивности нагрузки восстанавливать исходное «дорабочее» состояние физиологических и биохимических функций. Некоторое восстановление возможно и в процессе работы. Только в крайне жестких условиях мышечной работы и при работе максимальной интенсивности и продолжительности могут произойти необратимые изменения в организме, которые сопровождают тяжелую форму утомления и нередко приводят к летальному исходу. Изучение физиологических и биохимических изменений в организме в послерабочий период, наряду с исследованием непосредственно периода работы, необходимо для объективной оценки эффективности мышечной работы и энергетического баланса организма.

Зависимость между периодом работы и периодом послерабочего отдыха по основным физиологическим и метаболическим параметрам достаточно полно изучена на примере высших позвоночных, в частности на человеке [184, 186]. Восстановительные механизмы и процессы в тканях рыб в период послерабочего отдыха, так же как и в период мышечной работы, несколько отличаются по характеру и скорости от аналогичных процессов в тканях теплокровных позвоночных. Биохимия и физиология послерабочего периода отдыха (восстановительного периода) у рыб в настоящее время практически не изучена.

Наличие небольшого числа публикаций, содержащих фрагментарные сведения о восстановительном периоде у рыб, еще раз подтверждают отсутствие единого методического подхода к изучению активного обмена рыб, использование большого числа видов, экология которых и физиологическое состояние зачастую не принимались во внимание [205, 210, 228, 289]. Вышедшие в последние годы обзорные работы или вообще не содержат материалов по восстановительному периоду у рыб, или затра-

гивают эти вопросы поверхностно в связи с обсуждением непосредственно рабочего периода [96, 122, 205, 232, 294]. Наиболее глубоко изучен в настоящее время характер газообмена в восстановительный период у рыб. Разнообразные вопросы дыхания, кровообращения у рыб в период послерабочего отдыха обсуждаются в работах К. Д. Алексеевой [5, 7], В. А. Долинина [39], Д. Р. Бретта [219, 220], Е. Д. Стевенсена [294], В. А. Матюхина [96].

Отмечено, что изменения газообмена, вызванные мышечной работой, в период отдыха постепенно приходят к исходному уровню. Это касается частоты дыхания и сокращения сердца, а также глубины дыхания [294, 295]. Возвращается к норме систолический объем сердца, объем проходящей через жаберную полость воды. Полученные данные по газообмену у рыб в период послерабочего отдыха также зачастую противоречивы и трудно сопоставимы, что значительно затрудняет правильную оценку эффективности плавания рыбы и энергетического баланса в тканях рыб в условиях мышечной работы.

Кроме того, по мнению В. А. Матюхина [96], значительно снижена ценность приводимых по газообмену рыб материалов из-за отсутствия данных по потреблению кислорода в восстановительный период. Так, используя метод непрерывной записи потребления кислорода в течение всего периода нагрузки и послерабочего восстановительного периода у байкальского хариуса, В. А. Матюхин [96] отметил, что потребление его во время интенсивной нагрузки возрастает в 3,5 раза, а в начале восстановительного периода сразу же начинает снижаться. Интенсивность потребления кислорода приходит к исходной величине после 70 мин отдыха рыб. Автор отмечает отсутствие в современной литературе данных, аналогичных полученным в его лаборатории, и считает поэтому величины КПД, приводимые в литературе, завышенными.

Время ликвидации кислородного долга колеблется, по данным разных исследователей, и зависит прежде всего от величины кислородного долга, условий восстановительного периода, а также от индивидуальных качеств организма. Чем выше начальная скорость плавания рыб, тем значительнее прирост потребления кислорода при нагрузке и тем продолжительнее восстановительный период [96]. У морских костистых рыб (кефалей) кислородный долг после интенсивной работы, составляющей 12% активного и 50% стандартного обмена, ликвидируется через 30—60 мин [7]. У пресноводных рыб ликвидация кислородного долга, по данным В. А. Матюхина [96], равно 60 мин. По материалам Д. Р. Бретта [219], период восстановления может длиться 24 ч.

У высших позвоночных изменения параметров газообмена, вызванные мышечной работой, приходят к норме за более короткий период отдыха [186]. Восстановительный период в тканях

позвоночных животных характеризуется очень сложной картиной. Эта сложность обусловлена прежде всего фазным и гетерохронным характером восстановления работоспособности организма в период отдыха. Волнообразный (фазный) характер имеют процессы восстановления газообмена, а также процессы восстановления исходных уровней энергетических веществ и продуктов их использования [157, 186]. Этим отчасти можно объяснить некоторую противоречивость данных по газообмену и метаболизму в период послерабочего отдыха.

Для процесса восстановления отмечают три фазы: восстановление, сверхвосстановление и возвращение к исходному уровню [186]. Причем эта затухающая кривая может в процессе отдыха повторяться неоднократно. Позже была исследована зависимость характера процессов восстановления от состояния нервной системы и доказана ведущая регуляторная роль ЦНС в обеспечении процессов восстановления работоспособности организма. Изменения функционального состояния ЦНС в период мышечной работы и в восстановительный период определяются режимом нагрузки и условиями отдыха, а также степенью естественной тренированности организма к конкретному режиму работы. Гетерохронный характер процессов восстановления заключается в сдвиге по времени восстановления различных физиологических и биохимических показателей, а также в неодновременности протекания этих процессов в различных тканях и органах [184—186].

Для теплокровных позвоночных отмечается чрезвычайно быстрое восстановление запасов АТФ (в течение минут или даже секунд), КФ. Для восстановления уровня гликогена в тканях высших позвоночных требуются минуты и даже часы [184—186]. Содержание белка восстанавливается еще дольше [157].

По данным других авторов, уровень АТФ восстанавливается в период отдыха также в последнюю очередь.

Прежде всего восстанавливается содержание гликогена в мозгу, затем в сердце, скелетных мышцах и с большей задержкой — в печени [184—186].

Большую роль в регуляции газообмена и метаболизма помимо ЦНС играет накопление в тканях молочной кислоты и других недоокисленных продуктов обмена веществ. Концентрация этих продуктов в тканях определяет величину кислородного долга, а следовательно, характер и продолжительность восстановительного периода. Способность организма рыб восстанавливать в период отдыха израсходованные при мышечной работе запасы углеводов изучалась на некоторых видах проходных и пресноводных рыб Блэком и др. [208—211], на атлантической треске — Ф. В. Бимишем [205]. В этих работах показано, что после прекращения нагрузки у рыб уровень важнейших углеводов и продуктов их обмена приходит к норме в среднем за

24 ч отдыха. Скорость восстановления зависит от совершенной работы, сезона года [306].

Особенности восстановительного периода после мышечной работы разного режима изучались нами на примере углеводного обмена у четырех видов черноморских рыб, характеризующихся различной экологией, различными плавательными характеристиками: ставрида, смарида, барабуля и ласкирь. Рабочий и восстановительный периоды исследовали одновременно на одном

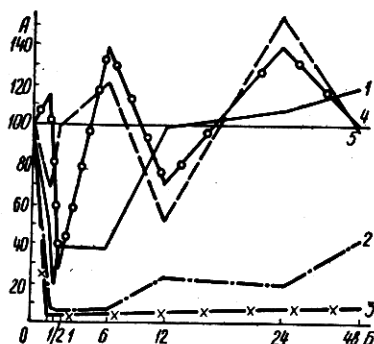


Рис. 56. Изменение содержания гликогена и лактата в мышцах и печени ставриды в период отдыха после длительного плавания с крейсерской скоростью:

А — содержание вещества в процентах к уровню покоя, принятому за 100%; Б — продолжительность отдыха в часах; 1 — гликоген белых мышц; 2 — гликоген красных мышц; 3 — гликоген печени; 4 — лактат белых мышц; 5 — лактат красных мышц.

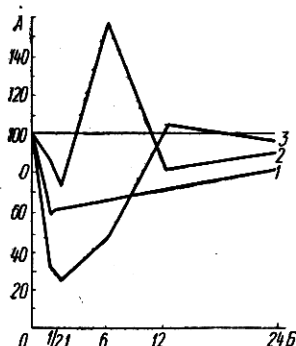


Рис. 57. Изменение содержания углеводов в крови (1 — глюкоза), мозгу (2 — глюкоза), сердце (3 — гликоген), ставриды в период отдыха после длительного плавания с крейсерской скоростью:

А — содержание вещества в процентах к уровню покоя, принятому за 100%; Б — продолжительность отдыха в часах.

и том же экспериментальном материале, в один сезон года. Продолжительность послерабочего отдыха варьировали от 30 мин до 48 час. Характер изменения основных показателей углеводного обмена в тканях ставриды в восстановительный период после мышечной работы умеренной интенсивности показан на рисунках 56 и 57. Содержание гликогена в белых скелетных мышцах ставриды в момент утомления после 8—10 ч плавания с крейсерской скоростью (1,2 м/с) составляет 50% к уровню относительного покоя. В первые 30 мин отдыха уровень гликогена в белых мышцах продолжает снижаться. К концу 12-часового отдыха концентрация гликогена полностью восстанавливается и равняется исходной величине (100%). При более продолжительном отдыхе наблюдается сверхвосстановление гликогена в белых мышцах ставриды. После 48-часового отдыха уровень гликогена в белых мышцах на 25% превышает исходную величину.

В красных мышцах ставриды в состоянии утомления после крейсерской нагрузки содержание гликогена составляет лишь

6—8% к контролю. Первые 6 ч отдыха не изменяют концентрации гликогена и его содержание сохраняется на уровне состояния утомления. Незначительное восстановление его в красных мышцах, равное 20%, отмечается после 12-часового отдыха, но последующие 12 часов не приводят к существенному изменению его содержания и только к концу 48-часового отдыха уровень гликогена в красных мышцах вновь несколько увеличивается (до 40% нормы). Восстановление уровня гликогена в белых скелетных мышцах после точного отдыха отмечено нами для всех исследованных видов рыб (рис. 58, 59). Восстановление исходной концентрации гликогена в красных мышцах барабули и ласкиря не отмечено. В красных мышцах ставриды уровень гликогена после 24 ч отдыха увеличивается лишь на 10% по сравнению с уровнем утомления. Можно считать, что более продолжительный отдых вряд ли обеспечит условия для восстановления гликогена в красных мышцах, так как есть данные о возможности перераспределения во время отдыха энергетических субстратов, в том числе гликогена, между тканями [186, 190]. Именно по этой причине мы не можем, вероятно, определить наличие ресинтеза гликогена в красных мышцах ставриды во время отдыха. Кроме того, необходимо иметь в виду, что условия нашего опыта предусматривают содержание рыб на протяжении всего эксперимента (т. е. в течение 2—3 суток) без кормления, что не может не отразиться на углеводном балансе организма, и в первую очередь на процессах восстановления углеводов. В состоянии утомления красные и белые скелетные мышцы ставриды характеризуются различным уровнем содержания молочной кислоты — в белых мышцах уровень лактата выше нормы на 15—20%, а в красных, напротив, — на 25—30% ниже исходной величины. Восстановление исходного уровня лактата в этих тканях в начальный период отдыха (первые 60 мин) обеспечивается поэтому противоположно направленными процессами: в белых мышцах уровень лактата снижается, а в красных — повышается. При отдыхе свыше часа направленность и

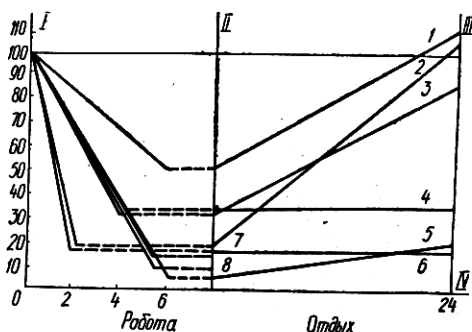


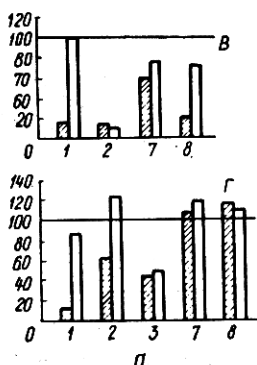
Рис. 58. Содержание гликогена в белых и красных мышцах рыб разной подвижности при утомлении после длительного плавания с крейсерской скоростью и отдыха:

I — гликоген (%) к уровню относительного покоя, принятому за 100%; II — гликоген в момент утомления; III — гликоген после отдыха; IV — продолжительность работы и отдыха в часах; 1 — белые мышцы ставриды; 2 — белые мышцы барабули; 3 — белые мышцы ласкиря; 4 — красные мышцы ласкиря; 5 — красные мышцы ставриды; 6 — красные мышцы барабули; 7 — белые мышцы смариды; 8 — красные мышцы смариды.

субстратов, в том числе гликогена, между тканями [186, 190]. Именно по этой причине мы не можем, вероятно, определить наличие ресинтеза гликогена в красных мышцах ставриды во время отдыха. Кроме того, необходимо иметь в виду, что условия нашего опыта предусматривают содержание рыб на протяжении всего эксперимента (т. е. в течение 2—3 суток) без кормления, что не может не отразиться на углеводном балансе организма, и в первую очередь на процессах восстановления углеводов. В состоянии утомления красные и белые скелетные мышцы ставриды характеризуются различным уровнем содержания молочной кислоты — в белых мышцах уровень лактата выше нормы на 15—20%, а в красных, напротив, — на 25—30% ниже исходной величины. Восстановление исходного уровня лактата в этих тканях в начальный период отдыха (первые 60 мин) обеспечивается поэтому противоположно направленными процессами: в белых мышцах уровень лактата снижается, а в красных — повышается. При отдыхе свыше часа направленность и

интенсивность этих процессов в обоих типах мышц выравнивается и характеризуется наличием двух пиков суперкомпенсации — после 6- и 24-часового отдыха.

Полностью отсутствуют какие-то бы ни было признаки восстановления гликогена в печени ставриды. В конце 48-часового отдыха уровень гликогена в печени практически равен уровню состояния утомления. Как мы уже отмечали, без кормления рыб в течение всего эксперимента нельзя ожидать существенного вос-



становления гликогена в депонирующих тканях, главными из которых у рыб являются печень и красные скелетные мышцы. Запасы гликогена в этих тканях являются основными источниками для пополнения углеводов в других тканях. Поэтому даже при возможном ресинтезе углеводов в печени и красных мышцах уровень гликогена в них может

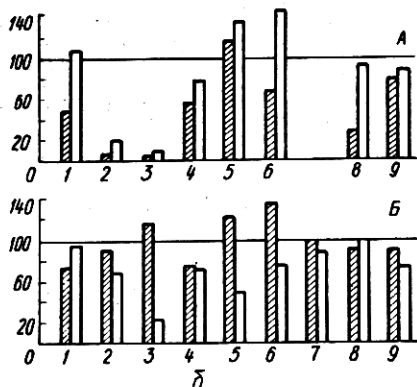


Рис. 59. Содержание углеводов в тканях рыб разной подвижности при утомлении после двух режимов плавания и отдыха.

По оси ординат — содержание вещества в процентах к уровню покоя, принятому за 100%. А — утомление после длительного плавания с крейсерской скоростью (ставрида); Б — утомление после кратковременного плавания с максимальной скоростью (ставрида); В — утомление после длительного плавания с крейсерской скоростью (барабуля); Г — утомление после кратковременного плавания с максимальной скоростью (барабуля); 1 — гликоген белых мышц; 2 — гликоген красных мышц; 3 — гликоген печени; 4 — глюкоза крови; 5 — лактат белых мышц; 6 — лактат красных мышц; 7 — гликоген мозга; 8 — гликоген сердца; 9 — глюкоза мозга; заштрихованный столбик — утомление, чистый — отдых.

заметно не изменяться. Гликоген или образовавшаяся из него глюкоза перераспределяются по мере необходимости в наиболее важные для жизни органы (мозг, сердце) для обеспечения в них восстановления исходного уровня углеводов или использования в качестве энергетического субстрата для их функции.

Количество гликогена в сердце ставриды снижается при утомлении на 70% и продолжает падать в первые 60 мин отдыха. После 6 ч отдыха содержание гликогена в сердечной мышце начинает быстро увеличиваться. После 12 ч отмечено восстановление и незначительная суперкомпенсация гликогена. Сердечная мышца барабули и ласкиря также восстанавливает исход-

ное содержание гликогена в течение 24 ч отдыха (рис. 59, 60). Причем для ласкиря отмечено значительное сверхвосстановление гликогена в сердечной мышце (на 40%). Относительно высокая активность гексокиназы в сердечной мышце рыб, которая была отмечена для лососевых [280], подтверждает способность сердца рыб осуществлять более интенсивный ресинтез гликогена по сравнению со скелетными мышцами. Активность гексокиназы в мышцах рыб значительно ниже по сравнению с сердечной мышцей. Восстановление гликогена в мозгу показано на примере барабули. Содержание глюкозы в мозгу ставриды при утомлении рыб и в первые 360 мин отдыха снижается. После часового отдыха уровень глюкозы в мозгу быстро увеличивается и к концу 6-часового периода превышает исходную величину на 57%. В течение следующих 6 ч отдыха уровень глюкозы резко падает и к концу этого периода составляет 80% от величины покоя.

Концентрация глюкозы в крови утомленных умеренным плаванием рыб на 40% ниже исходной величины. Некоторое восстановление глюкозы в крови отмечается

в первые минуты отдыха рыб, но исходной величины гликемии не достигает даже за 24 ч отдыха. Состояние утомления после кратковременной, максимальной по интенсивности работы (в условиях наших опытов — плавание с максимальной скоростью в течение 2—3 мин) вызывает в тканях рыб биохимические изменения, отличные от изменений после плавания в режиме крейсерских нагрузок.

После предъявления рыбам максимальных нагрузок мы изучали период отдыха лишь в одном временном интервале — после 24 ч. Поэтому в настоящее время мы не имеем возможности дать полную характеристику динамики изменения показателей углеводного обмена в тканях рыб, используя более короткие временные интервалы для отдыха рыб (как это было сделано при изучении периода отдыха после умеренных продолжительных нагрузок). Мы не можем судить о фазном и гетерохронном характере процессов восстановления углеводного баланса в тканях рыб после максимальных нагрузок, а будем анализиро-

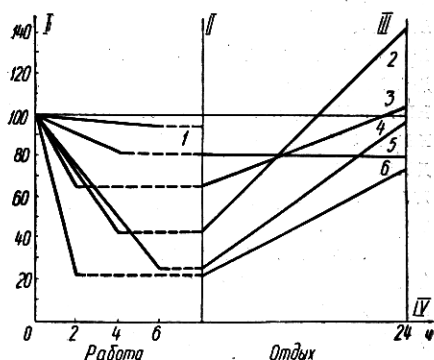


Рис. 60. Содержание гликогена в мозгу и сердце рыб разной подвижности при утомлении после длительного плавания с крейсерской скоростью и отдыха:

I — гликоген в процентах к уровню покоя, принятому за 100%; II — гликоген в момент утомления; III — гликоген после отдыха; IV — продолжительность работы и отдыха в часах; 1 — мозг; 2 — сердце ласкиря; 3 — мозг барабули; 4 — сердце ставриды; 5 — мозг ласкиря; 6 — сердце барабули.

вать лишь данные после 24-часового отдыха рыб. Из данных рис. 59 видно, что за 24 ч отдыха после плавания рыб (ставриды и барабули) с максимальной скоростью почти полностью восстанавливается уровень гликогена в белых скелетных мышцах рыб. Практически не изменяется содержание гликогена в мозгу и сердечной мышце рыб как при работе, так и после суточного отдыха после нее. Изменения уровня лактата в красных и белых скелетных мышцах аналогичны и приводят к ликвидации «избыточного» лактата в мышцах ставриды. Не отмечено восстановления исходного уровня для лактата крови, сахара в крови и мозгу. Этот факт трудно объяснить, тем более, что продолжает использоваться с большей скоростью гликоген красных мышц и печени ставриды (рис. 60, В — 2, 3). Дать четкую картину перераспределения углеводных резервов в тканях «отдыхающих» рыб в настоящее время почти невозможно, поскольку очень скудны и противоречивы имеющиеся в литературе материалы.

Несмотря на различную степень использования гликогена в белых мышцах «работающих» ставриды и барабули, 24-часовой отдых приводит к почти полному восстановлению исходного уровня гликогена в белых мышцах. В красных мышцах ставриды и барабули характер количественного изменения гликогена в период отдыха противоположен. У ставриды гликоген красных мышц продолжает снижаться и после 24 ч отдыха составляет 75% к покою. У барабули содержание гликогена в красных мышцах растет и после суточного отдыха составляет 125%. Это значит, что у барабули траты гликогена на максимальную нагрузку больше, чем у ставриды, но 24-часовой отдых в значительно большей степени приближает эти показатели к уровню покоя по сравнению со ставридой.

Ряд исследователей отмечают взаимозависимость скорости процессов расходования и восстановления гликогена в мышцах [191]. Чем интенсивнее расходуется гликоген во время мышечной работы, тем интенсивнее он восстанавливается во время отдыха и тем более выражена суперкомпенсация. Нами такой зависимости не отмечено.

В период послерабочего отдыха резко снижается расход энергии на мышечную функцию, но потребление кислорода продолжает оставаться повышенным, так как организм в начальный период отдыха все еще испытывает кислородный долг. В начальный период отдыха сохраняется высокая активность дегидраз и фосфорилазы — окислительных ферментов, участвующих в процессах ресинтеза. Все это обеспечивает повышенную продукцию энергии в тканях, основным потребителем которой в период отдыха становится пластический обмен, т. е. процессы ресинтеза.

Механизмы синтеза гликогена в тканях рыб и высших позвоночных аналогичны. Гликоген в тканях рыб может синтезиро-

ваться из глюкозы, а также путем глюконеогенеза, т. е. из углеводовных источников — белков и липидов [235]. Второй путь синтеза гликогена характерен для печени рыб. Основные ферменты синтеза гликогена обнаружены в тканях многих рыб (гексокиназа, фосфоглюкомутаза, гликогенсинтетаза, трансаминазы и др.) и характеризуются значительной активностью. Отмечено, что активность гликогенсинтазы в красных скелетных мышцах карпа и форели значительно выше, чем в белых [122]. Причем у форели отмечена одинаковая активность этого фермента в красных мышцах и печени. В красных мышцах рыб обнаружена глюкозо-6-фосфатаза [290]. Этот фермент считается конечным ферментом глюконеогенеза. В красных мышцах рыб значительно выше активность трансаминаз по сравнению с белыми мышцами [310].

Если перечисленные ферментативные свойства тканей рыб справедливы и для морских костистых рыб, то отсутствие восстановления гликогена в красных мышцах и печени ставриды и барабули в период отдыха после двух режимов нагрузки объясняется относительно низким содержанием в тканях липидов и белков, что может лимитировать глюконеогенез. Учитывая сезон года и условия постановки опыта (отсутствие питания), можно предположить, что ткани рыб испытывают недостаток в субстратах для ресинтеза гликогена и других энергетических веществ. Состояние утомления, наступающее в результате мышечной нагрузки и предшествующее периоду отдыха, характеризуется повышенным содержанием молочной кислоты, неорганического фосфата в крови, резкой гипогликемией, значительным использованием углеводовных резервов тканей [102, 150], а также существенным нарушением баланса фосфорсодержащих макроэргических соединений [150].

Все перечисленные изменения оказывают стимулирующее влияние на процессы тканевого дыхания, что в свою очередь позволяет обеспечить энергетические потребности организма в период отдыха за счет энергетически более эффективных аэробных механизмов, с использованием в качестве субстратов главным образом липидов.

Таким образом, полученный нами материал и литературные данные свидетельствуют о том, что обмен веществ в тканях рыб, в частности углеводный, в период послерабочего отдыха направлен на ликвидацию метаболических изменений, вызванных мышечной работой.

В период отдыха после продолжительной работы умеренной интенсивности (плавание с крейсерской скоростью) прежде всего идет восстановление гликогена в мозгу и сердце, глюкозы в мозгу и крови. К 12 ч отдыха полностью восстанавливается исходный уровень гликогена в белых скелетных мышцах рыб. Очень незначительно увеличивается по сравнению с состоянием утом-

ления уровень гликогена в красных мышцах и абсолютно не увеличивается содержание гликогена в печени.

Отдых в течение 24 ч после кратковременной интенсивной работы (плавание с максимальной скоростью до утомления) приводит к полному восстановлению гликогена в белых мышцах рыб и значительной суперкомпенсации гликогена в красных мышцах барабули. Гликоген красных мышц ставриды и гликоген печени обоих видов рыб после суточного отдыха значительно ниже исходных величин. Кратковременные нагрузки не изменяют уровня гликогена в мозгу и сердце, поэтому в период отдыха отмечено сохранение стабильности этих показателей.

Восстановление исходного уровня лактата в мышцах, в частности устранение «избыточного лактата» в белых мышцах рыб, особенно четко иллюстрирует фазный характер процессов реституции, который был установлен на высших позвоночных в 1949 г. Г. Ф. Фольбортом (цит. по Н. Н. Яковлеву [186]). По другим показателям углеводного обмена в тканях рыб в условиях исследованного режима реституции (до 48 ч) фазный характер процессов восстановления менее выражен.

Данные С. Виттенбергера [308—310] о наличии в красных мышцах рыб активного фермента глюконогенеза (глюкозо-6-фосфатазы) и результаты наших исследований говорят в пользу гипотезы О. Р. Брекена и С. Виттенбергера [308] о наличии определенной метаболической и функциональной аналогии между печенью рыб и красными скелетными мышцами. Вместе с тем эти данные не опровергают локомоторной функции красных мышц, а также свидетельствуют о возможности перераспределения гликогена в тканях рыб. Красные мышцы не только обеспечивают длительную мышечную нагрузку рыб [56, 308], но и процессы восстановления в период послерабочего отдыха.

Характеристика энергетической роли углеводов в тканях рыб разной экологии при плавании в режиме крейсерских и максимальных скоростей, а также в период послерабочего отдыха дает возможность определить функциональную нагрузку и метаболическую роль тканей, степень их участия в энергетическом обмене, а также проанализировать выявленные особенности в экологическом аспекте.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Материалы монографии позволяют сделать обобщения, касающиеся физиологии и биохимии энергетического обмена рыб в целом.

Физиолого-биохимические особенности рыб с различным уровнем естественной подвижности. Схематично эти особенности отражены в табл. 43 (см. с. 162). В основу таблицы положены результаты, представленные в монографии, а также некоторые другие данные, ссылки на которые приведены в соответствующих главах. Из таблицы видно, что различия в естественной активности откладывают существенный отпечаток на отдельные стороны энергетического и пластического обмена и на метаболизм рыб в целом. Высокая естественная подвижность, тесно связанная с общей функциональной активностью вида, определяет прежде всего высокий уровень общего и основного энергетического обмена рыб. Этот уровень проявляется при исследованиях, проводимых на целом организме и на тканях, клеточных и субклеточных элементах, а также ферментных системах. Строго говоря, активный обмен также выше у рыб с высокой подвижностью. При этом следует помнить, что рыбы с повышенной естественной подвижностью в силу более совершенных гидродинамических качеств затрачивают энергии меньше, чем рыбы — плохие пловцы (при производстве одинаковой работы во время плавания). Этим и объясняется тот факт, что активный обмен при одинаковой скорости плавания у малоподвижных рыб выше, т. е. плывут они менее экономично, чем хорошие пловцы. Восстановление энергетических затрат после плавания у хороших пловцов происходит также быстрее, чем у плохих. Естественно, что при больших скоростях плавания, недоступных малоподвижным рыбам, хорошие пловцы имеют гораздо выше уровень активного обмена, чем плохие.

Высокий уровень энергетического обмена у рыб — активных пловцов обеспечивается за счет повышенного уровня окислительного обмена, в котором основную роль в качестве источников энергии для ресинтеза АТФ играют липиды. У малоактивных

рыб относительно большую роль в энергетическом обмене играют белковые и углеводные субстраты. Этим и объясняются более высокое содержание энергоемких липидов в мышечной ткани подвижных рыб и их повышенная метаболическая активность. Несмотря на меньший удельный вес нелипидных соединений в общем энергетическом обмене хороших пловцов, уровень азотистого обмена у них все же выше, чем у малоподвижных рыб. Наряду с более интенсивным и лабильным метаболизмом у подвижных рыб более «реактивные» эндокринная и нервная системы и более совершенные морфологические структуры, обеспечивающие повышенный уровень обмена (развитая кровеносная система, большой процент красных мышц).

Вместе с тем малоактивные рыбы также имеют некоторую метаболическую компенсацию за низкий общий уровень подвижности. У них более высокий уровень углеводных резервов в тканях. Активность некоторых ферментов углеводного, азотистого, липидного и фосфорного обмена у них не ниже, а в ряде случаев выше, чем у подвижных рыб. Скорость включения (и выведения) C^{14} в белковые и липидные субстраты у скорпены, например, не уступает скорости этих же процессов у более подвижной смариды. У скорпены, бычков и многих малоподвижных рыб энергетические запасы сконцентрированы в метаболически наиболее активном органе — печени, что облегчает их быструю мобилизацию. Высокая концентрация ряда веществ у них в крови. По-видимому, с возможностью в большой степени интенсифицировать обмен связана способность малоподвижных рыб совершать резкие бросковые движения, которые часто недоступны даже и очень подвижным рыбам.

Несмотря на большую специфичность метаболизма у рыб, рассмотренные различия между высоко- и малоактивными формами в этом классе позвоночных имеют много аналогий в других группах животных, начиная от низших беспозвоночных и кончая высшими млекопитающими.

В монографии подробно проанализированы также **особенности биоэнергетики рыб при плавании**. С увеличением скорости плавания рыбы резко интенсифицируют обмен. В пределах между крейсерской и критической скоростями уровень общего обмена у рыб повышается пропорционально квадрату или кубу скорости. В первый «пусковой» период крейсерского плавания мобилизуются запасы «запального топлива» — гликогена, после чего основная роль в обеспечении энергией рыбы на протяжении всего времени плавания переходит к липидам. При бросковых скоростях энергетическое обеспечение рыбы осуществляется исключительно за счет гликогена и глюкозы. В восстановительный период (после утомления) происходит увеличение растраченных запасов гликогена (а также АТФ и креатинфосфата) до исходного уровня (по-видимому, за счет катаболизма липидов и белков).

С понижением температуры уровень общего обмена у рыб при плавании снижается, тем не менее утомление рыб при крейсерском плавании наступает быстрее, а критические скорости плавания снижаются. Вероятно, это связано с замедлением энергетического метаболизма у рыб при низких температурах, который не в состоянии обеспечить высокие плавательные нагрузки.

У рыб, как и у других животных, существуют различия в функциональном значении и метаболических особенностях **красных и белых мышц**. Красные мышцы в большей степени приспособлены к аэробному, а белые — к анаэробному обмену. У рыб относительная масса красных мышц мала, а белых — велика. Очевидно, красные мышцы помимо локомоторной выполняют также и метаболическую функцию. Основная роль в локомоции рыб, по-видимому, принадлежит белым мышцам.

На основании всего изложенного следует наметить основные перспективы и принципы исследования физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб, которые можно рассматривать как следующий этап работ, проводимых в Институте биологии южных морей АН УССР и его Карадагском отделении.

Прежде всего необходимо расширение и углубление исследований, проведенных за прошедшие годы. Это означает: включение в исследование новых видов и форм, резко отличающихся от уже изученных естественной подвижностью. В первую очередь в этом плане нас будут интересовать наиболее быстроплавающие рыбы — тунцы, макрели и др. Для работы на этих видах необходимо создание новых типов аппаратуры, обладающей большими объемами и высокой степенью автоматизированности; использование в исследованиях новых режимов плавания с тем, чтобы выявить всю гамму переходов метаболической активности рыб; привлечение новых физиолого-биохимических показателей, вскрывающих механизмы обеспечения плавательных возможностей рыб.

Все указанные направления должны развиваться в рамках исследований, рассмотренных в монографии. Но помимо этого необходимо развивать исследования, основанные на интегрированном подходе и призванные объединить разработку отдельных направлений в единое целое.

В этой связи намечается:

1. Определение уровня энергетического обмена в природных популяциях рыб, т. е. выявление суточного и сезонного ритмов активности рыб с тем, чтобы экстраполировать данные, полученные в эксперименте, на природную обстановку и определить истинный уровень общего и активного метаболизма на протяжении суточных и годовых циклов.

2. Определение на протяжении этих же циклов направленности и интенсивности метаболических процессов (белкового и азотистого, липидного, углеводно-фосфорного обменов), обес-

печивающих уровень энергетического обмена рыб. Решение этих задач позволит определить баланс и поток вещества и энергии через популяции рыб.

3. Установление четких количественных соотношений в использовании различных субстратов для обеспечения общего, активного и основного обменов у рыб. Для решения этой задачи помимо определения убыли липидов, гликогена и белков необходимо определение дыхательного коэффициента, экскреции азотистых продуктов, скорости использования меченых соединений при плавании рыб. Важно также установить величину ресинтеза основных энергетических субстратов при плавании и прежде всего наиболее лабильного из них — гликогена.

4. Выявление функциональных и метаболических особенностей красных и белых мышц рыб и установление количественных соотношений каждого из этих типов в осуществлении локомоторных и метаболических процессов.

5. Установление точных количественных соотношений (сопряженности) между биохимией, энергетикой и гидродинамикой плавания рыб, иными словами, — установление энергетической стоимости (эффективности) плавания.

6. Выявление и использование физиолого-биохимических индикаторов плавательных способностей и утомления рыб.

7. Установление зависимости биоэнергетики рыб и обеспечивающих ее физиолого-биохимических механизмов от состояния рыб (периоды годового цикла, степень накормленности, «стресс» и др.).

8. Установление зависимости этих же характеристик от факторов внешней среды (температура, газовый режим, соленость, концентрация пищи, наличие хищников и др.).

Нам представляется, что интенсивные и разносторонние исследования в указанных направлениях необходимы для решения важных в научном и практическом отношении проблем биоэнергетики рыб.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М., Изд-во АН СССР, 1963. 247 с.
2. Алеев Ю. Г., Курбатов Б. В. Гидродинамическое сопротивление живых рыб и некоторых других нектеров на участке инерционного плавания.— *Вопр. ихтиологии*, 1974, 14, вып. 1, с. 173—176.
3. Алеев Ю. Г., Овчаров О. П. О роли вихреобразования и влияния границы двух сред на картину обтекания.— *Зоол. журн.*, 1971, 50, № 2, с. 228—234.
4. Александр Р. Биомеханика. М., «Мир», 1969. 320 с.
5. Алексеева К. Д. Интенсивность дыхания некоторых морских рыб при активном движении.— *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 1964, вып. 15, с. 371—391.
6. Алексеева К. Д. Влияние мышечной работы на энергетический обмен у рыб.— В кн.: *Обмен веществ и биохимия рыб*. М., 1967, с. 193—198.
7. Алексеева К. Д. Активный обмен у некоторых черноморских рыб.— В кн.: *Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов*. М., 1968, с. 220—223.
8. Алексеева К. Д. Определение общего, активного и основного обмена у рыб различной экологии.— В кн.: *Экспедиционные исследования в Средиземном море в августе—сентябре 1969 г.* К., 1970, с. 49—53.
9. Алексеева К. Д. Затраты энергии на движение у кефалей.— *Бионика*, 1972, вып. 6, с. 7—12.
10. Алексеева К. Д. О методе измерений энергозатрат на движение у морских рыб.— В кн.: *Проблемы бионики*. М., 1973, с. 447—451.
11. Алексеева К. Д. Скорость энергетического обмена у молоди некоторых средиземноморских рыб.— *Гидробиол. журн.*, 1973, 9, № 3, с. 38—44.
12. Алексеева К. Д. Методика определения активного обмена при произвольном плавании молоди рыб.— *Вопр. ихтиологии*, 1975, 15, вып. 2, с. 369—371.
13. Аликин Ю. С. Оценка стандартного метаболизма по выделяющейся углекислоте у некоторых пресноводных рыб при естественных температурах среды.— В кн.: *Энергетические аспекты роста и обмена водных животных*. К., 1972, с. 6—7.
14. Аликин Ю. С. Выделение углекислоты у байкальского хариуса во время плавания.— В кн.: *Энергетические аспекты роста и обмена водных животных*. К., 1972, с. 8—9.
15. Аршавский И. А. О проблеме физиологических механизмов, обуславливающих возникновение ароморфозов и адаптаций по А. Н. Северцову.— *Зоол. журн.*, 1966, 45, вып. 9, с. 1308—1322.
16. Астахова Л. П. Динамика углеводов в головном мозге и сердце ставриды при адаптации к продолжительной мышечной нагрузке.— *IV Всесоюз. конф. по экол. физиологии*, 11—15 сент. 1972 г. Тез. докл. Краснодар, 1972, с. 306—307.
17. Астахова Л. П. Влияние мышечной нагрузки и утомления на содержание гликогена в головном мозгу ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus*.— *Журн. эволюц. биохимии и физиологии*, 1976, 12, № 1, с. 82—84.

18. Астахова Л. П., Коваль Е. Н. Содержание углеводов в тканях некоторых рыб Черного моря.— III Респ. конф. Укр. фил. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 26—29 мая 1975 г. Тез. докл. Черновцы, 1975, с. 176—177.
19. Бабская Н. Е., Посконова М. А. Влияние неорганического фосфата на развитие утомления мышц.— Физиол. журн. СССР, 1969, 55, № 1, с. 87—92.
20. Белокопытин Ю. С. Уровень основного обмена у некоторых черноморских рыб.— Вопр. ихтиологии, 1968, 8, вып. 2, с. 382—385.
21. Белокопытин Ю. С. О возможности измерения основного обмена у рыб.— Гидробиол. журн., 1968, 4, № 3, с. 16—23.
22. Белокопытин Ю. С. Исследования основного обмена у черноморских рыб.— В кн.: Энергетический обмен водных животных. М., 1973, с. 117—128.
23. Белокопытин Ю. С. Особенности активного обмена черноморских рыб.— Всесоюз. симпоз. по изученности Чер. и Средизем. морей, использ. и охране их ресурсов. 16—19 дек. 1973 г. Тез. докл. Севастополь, 1973, с. 35—36.
24. Белокопытин Ю. С. Потребление кислорода при активном плавании у некоторых рыб Средиземного моря.— В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном море в июле—сентябре 1973 г. К., 1975, с. 20—24.
25. Белокопытин Ю. С. Методы определения и способы обработки данных по основному и активному обмену у рыб.— Бионика, 1977, вып. 10, с. 57—59.
26. Белокопытин Ю. С., Ракицкая Л. В. Потребление кислорода у морских рыб при активном плавании.— Всесоюз. конф. по экологической физиологии рыб. 24—26 янв. 1973 г. Тез. докл. М., 1973, с. 250—251.
27. Бельченко Л. А., Гладко Т. Т. Влияние дозированных плавательных нагрузок на показатели терминальной стадии гликолиза в красных и белых мышцах хариуса.— IV Всесоюз. конф. по экологич. физиологии. 11—15 сент. 1972 г. Тез. докл. Краснодар, 1972, с. 13—14.
28. Бендолл Д. Мышцы, молекулы, движение. М., «Мир», 1970. 220 с.
29. ВенкстERN Т. В., Баев А. А. Нуклеотидный состав ядерных эритроцитов.— Биохимия, 1957, 22, с. 1043—1049.
30. Вержбинская Н. А. Окислительное фосфорилирование в мозге позвоночных животных на разных этапах эволюции.— V Международ. биохим. конгр. 10—16 авг. 1961 г. Тез. докл. Москва, 1962, с. 403—406.
31. Вержбинская Н. А., Савина М. В. Основные направления эволюции тканевого энергетического обмена в ряду позвоночных.— Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1965, № 1, с. 26—33.
32. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, Изд-во Белорус. ун-та, 1956. 253 с.
33. Винберг Г. Г. Новые данные об интенсивности обмена у рыб.— Вопр. ихтиологии, 1961, вып. 1, с. 157—165.
34. Винберг Г. Г. Методическое руководство по Международной биологической программе (продуктивность). Л., 1972. 38 с.
35. Выскребенцев Б. В., Савченко Н. В. Экспериментальное изучение бросковых скоростей движения рыб.— Рыб. хоз-во, 1970, № 6, с. 15—17.
36. Головкин Н. И. Электрофоретическое исследование белков крови «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря.— Тр. АзЧерниро, 1964, вып. 22, с. 73—93.
37. Грудницкий В. А. Энергетические закономерности во время роста-меченосцев.— Симпоз. «Энергет. аспекты роста и обмена вод. животных». 9—11 окт. 1972 г. Тез. докл. Севастополь, 1972, с. 40—41.
38. Гуревич М. И., Зайцев В. П. Об определении поверхности рыбы.— Рыб. хоз-во, 1955, № 6, с. 25—27.
39. Долинин В. А. К вопросу о максимальных энергетических возможностях рыб.— Симпоз. «Энергет. аспекты роста и обмена вод. животных». 9—11 окт. 1972 г. Тез. докл. Севастополь, 1972, с. 53—55.
40. Дольник В. Р. Энергетический обмен и эволюция животных.— Успехи соврем. биологии, 1968, 66, вып. 2, с. 276—293.

41. Дольник В. Р. Биоэнергетика летящей птицы.— Журн. общ. биологии, 1969, 30, № 3, с. 273—291.
42. Дубасова Н. В. Количество крови и гемоглобина в организме балтийского леща.— XIV науч. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики, 1968. Тез. докл. Рига, 1, ч. 1, 1968, с. 15—16.
43. Ивлев В. С. Энергетический баланс карпов.— Зоол. журн., 1939, 13, вып. 2, с. 315—326.
44. Ивлев В. С. Зависимость интенсивности обмена у рыб от веса их тела.— Физиол. журн., 1954, 10, № 6, с. 717—721.
45. Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М., Пищепромиздат, 1955. 252 с.
46. Ивлев В. С. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена.— Журн. общ. биологии, 1959, 20, № 2, с. 94—103.
47. Ивлев В. С. Экологические принципы современного рыбоводства.— Изв. ГосНИОРХ, 1961, 21, с. 7—14.
48. Ивлев В. С. Уровень энергетического обмена ланцетника.— ДАН СССР, 1961, 140, № 5, с. 1217—1219.
49. Ивлев В. С. Физиологические предпосылки изменений величины тела животных в филогенетических ветвях.— Физиол. журн., 1962, 48, № 11, с. 1427—1430.
50. Ивлев В. С. Активный энергетический обмен у мальков балтийского лосося (*Salmo salar* L.).— Вopr. ихтиологии, 1962, 2, вып. 1, с. 158—168.
51. Ивлев В. С. Техника измерения активного обмена.— В кн.: Руководство по методике исследований физиологии рыб. М., 1962, с. 97—106.
52. Ивлев В. С. Метод вычисления количества пищи, потребляемой растущей рыбой.— VII науч. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. 1962 г. Тез. докл. Рига, 1962, с. 132—137. (в 1962 г. тезисы изданы в одной книге, Т и N не указывались).
53. Ивлев В. С. О параметрах, характеризующих уровни энергетического обмена животных.— В кн.: Применение математических методов в биологии. Л., 1963, с. 146—151.
54. Ивлева И. В. Влияние температуры на скорость метаболизма пойкилотермных животных.— Успехи соврем. биологии, 1972, 73, вып. 1, с. 134—136.
55. Ионас Г. П. Геометрическое подобие форм тела рыб.— Тр. ВНИРО, 1971, 78, с. 6—21.
56. Итина Н. А. Структура и функция мышечных волокон у низших позвоночных.— Успехи соврем. биологии, 1970, 70, вып. 2, с. 286—304.
57. Калабухов Н. И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. М., «Сов. наука», 1951. 176 с.
58. Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков, Изд-во Харьк. ун-та, 1950, 270 с.
59. Капланский С. Я. Изменение сывороточных белков при некоторых заболеваниях.— Вестн. АН СССР, 1962, № 9, с. 10—21.
60. Карзинкин Г. С., Кривобок М. Н. Методика постановки балансовых опытов по изучению обмена азота у рыб.— В кн.: Руководство по методике исследования физиологии рыб. М., 1962, с. 108—126.
61. Кашпур А. М., Шесно Т. Ю. Черты ароморфоза в биохимизме мышц у высших позвоночных.— Журн. общ. биологии, 1968, 29, № 1, с. 88—93.
62. Квасова И. П. О белковой системе сыворотки крови налима.— В кн.: Эколого-физиологические особенности крови рыб. М., 1968, с. 110—115.
63. Кирзон М. В., Аллик Т. А., Шестаков С. В. Биохимические характеристики скелетной мышцы лягушки в разных стадиях утомления при одиночных раздражениях с нерва.— Бюл. эксперим. биологии и медицины, 1962, вып. 9, с. 29—36.
64. Кирзон М. В., Мановцева В. П. Накопление АТФ в скелетной мышце при тетанусе как выражение суммационного процесса.— Физиол. журн. СССР, 1972, 58, № 9, с. 1403—1408.
65. Клейменов И. Я. Химический и весовой состав рыб водоемов СССР и зарубежных стран. М., «Рыб. хоз-во», 1962. 142 с.

66. *Кляшторин Л. Б.* Энергетика плавания и гидродинамические характеристики активно плывущих рыб.— Экспресс информ. ЦНИИТЭИРХ, 1973, вып. 6, с. 1—19.
67. *Кляшторин Л. Б., Яржомбек А. А.* Гидродинамические характеристики рыб по данным энергетики активного плавания.— Океанология, 1973, 13, № 6, с. 1104—1107.
68. *Ковалевская Л. А.* Энергетика движущейся рыбы.— Тр. Мор. Гидрофиз. ин-та АН УССР, 1956, 7, с. 161—165.
69. *Козлов Л. Ф.* О биологическом коэффициенте полезного действия некоторых морских рыб.— Бионика, 1970, вып. 4, с. 44—46.
70. *Козлов Л. Ф., Пятецкий В. Е., Савченко Ю. Н.* Буксировочная мощность и возможные скорости плавания дельфина.— Бионика, 1971, вып. 5, с. 39—48.
71. *Кокшайский Н. В.* О диапазоне чисел Рейнольдса у биологических объектов.— В кн.: Вопросы бионики. М., 1967, с. 543—549.
72. *Кокшайский Н. В.* Энергетика полета птиц и насекомых.— Журн. общ. биологии, 1970, 31, № 5, с. 527—549.
73. *Кокшайский Н. В.* Биологическая гидродинамика.— В кн.: Итоги науки и техники. Бионика. М., 1973, с. 9—85.
74. *Кокшайский Н. В.* Очерк биологической аэро- и гидродинамики. М., «Наука», 1974. 254 с.
75. *Кондратьева Т. П.* Влияние мышечной нагрузки на содержание общего белка и фракционный состав сыворотки крови ставриды.— В кн.: Самоочищение, биопродуктивность и охрана водоемов и водотоков Украины. К., 1975, с. 181.
76. *Королева В. И.* Изменение содержания общего белка в сыворотке крови радужной форели в зависимости от возраста и питания.— ДАН СССР, 1963, 49, № 5, с. 1185—1186.
77. *Краснова Л. Ф.* Влияние физических упражнений на белковые фракции сыворотки крови у лиц старшего возраста.— Физиол. журн. СССР, 1964, 50, № 6, с. 756—761.
78. *Краснова Л. Ф.* Саркоплазматические белки мышц и белки сыворотки при длительной мышечной работе и отдыхе.— Укр. биохим. журн., 1964, 34, № 2, с. 209—215.
79. *Крепс Е. М.* Сравнительная биохимия мышечной деятельности.— Физиол. журн. СССР, 1933, 16, вып. 4, с. 343—347.
80. *Крепс Е. М.* Развитие эволюционной физиологии и эволюционной биохимии в СССР.— Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1967, 3, № 6, с. 497—502.
81. *Крепс Е. М., Акулин В. Н., Чеботарева Н. А.* Жирнокислотный состав фосфолипидов мозга, мышц и печени проходного лосося в пресноводных и морских условиях существования.— Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1969, № 5, с. 446—456.
82. *Кривобок М. Ф.* Значение изучения обмена веществ азота у рыб для рыбоводной практики.— Тр. совещ. по физиологии рыб. М., 1958, с. 197—204.
83. *Крылова Н. Н., Лясковская Ю. Н.* Физико-химические методы исследования продуктов животного происхождения. М., Пищепромиздат, 1965, 316 с.
84. *Кузьмина В. В.* Электрофоретическое изучение белков сыворотки крови рыб при длительном голодании.— Гидробиол. журн., 1966, 2, № 4, с. 74—77.
85. *Куликова Н. И.* Электрофоретическое исследование крови крупной и мелкой ставриды Черного моря.— Тр. АзЧерниро, 1964, вып. 22, с. 73—93.
86. *Лазаревский А. А.* Техно-химический контроль в рыбоперерабатывающей промышленности. М., Пищепромиздат, 1955, 519 с.
87. *Лейбсон Л. Г., Плисецкая Э. М.* Эндокринные факторы в регуляции углеводного обмена в онто- и филогенезе.— В кн.: Ведущие проблемы возрастной физиологии и биохимии. М., 1966, с. 313—331.

88. Лейбсон Л. Г., Плисецкая Э. М. Гормоны и их роль в регуляции метаболизма у холоднокровных позвоночных.— Успехи физиол. наук, 1972, 3, № 4, с. 26—44.
89. Лешкевич Л. Г., Чаговец Н. Р. Содержание фосфолипидов в митохондриях скелетных мышц при работе и отдыхе.— Биохимия, 1971, 36, № 4, с. 712—716.
90. Лобынцев К. С. Материалы к экологической гистологии туловищной мускулатуры некоторых костистых рыб.— Арх. анатомии гистологии и эмбриологии, 1961, 41, № 11, с. 79—85.
91. Логвинович Г. В. Гидродинамика тонкого гибкого тела.— Бионика, 1970, вып. 4, с. 5—11.
92. Логвинович Г. В. Гидродинамика плавания рыб.— Бионика, 1973, вып. 7, с. 3—8.
93. Малинин Л. К. Домашние участки и фактический путь рыб в речном плесе Рыбинского водохранилища.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1971, вып. 22, с. 25—31.
94. Малинин Л. К. Скорость миграций рыб.— Рыб. хоз-во, 1973, № 8, с. 16—20.
95. Маляревская А. Я. Азотистый обмен у карпа. К., «Наук. думка», 1959. 88 с.
96. Матюхин В. А. Биоэнергетика и физиология плавания рыб. Новосибирск, «Наука», 1973. 153 с.
97. Матюхин В. А., Аликин Ю. С., Столбов А. Я., Турецкий В. И. Экспериментальные исследования коэффициента полезного действия рыб.— Бионика, 1973, вып. 7, с. 31—37.
98. Матюхин В. А., Турецкий В. И. Динамика формирования зоны плато КПД у байкальского хариуса.— Симпоз. «Энергет. аспекты роста и обмена вод. животных.» 9—11 окт. 1972 г. Тез. докл. Севастополь, 1972, с. 132—135.
99. Матюхин В. А., Турецкий В. И. Исследование сопротивления действующего на тело плывущей рыбы.— Бионика, 1972, вып. 6, с. 3—6.
100. Матюхин В. А., Хаскин В. В., Столбов А. Я. Установка для комплексного изучения энергетики и физиологии плавания рыб.— Вopr. ихтиологии, 1970, 10, вып. 5, с. 925—928.
101. Морозова А. Л., Астахова Л. П. Характер углеводного обмена в тканях рыб при мышечной работе.— Симпоз. «Энергет. аспекты роста и обмена вод. животных.» 9—11 окт. 1972 г. Тез. докл. Севастополь, 1972, с. 154—155.
102. Морозова А. Л., Астахова Л. П., Коваль Е. Н. Особенности углеводного обмена в тканях рыб разной экологии при дозированной мышечной нагрузке и в восстановительный период.— III Всесоюз. конф. по эколог. физиологии рыб. 17—19 нояб. 1976 г. Тез. докл. Ч. 1. К., 1976, с. 95—96.
103. Морозова А. Л., Трусевич В. В. Содержание кислоторастворимых фосфатов в скелетных мышцах и крови ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev при мышечной нагрузке.— В кн.: Эволюция вегетативных функций. Л., 1971, с. 48—55.
104. Морозова А. Л., Трусевич В. В. Содержание углеводов в тканях ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev при мышечной нагрузке.— В кн.: Эволюция вегетативных функций. Л., 1971, с. 56—63.
105. Муравская З. А. Соотношение интенсивности азотистого и энергетического обмена у рыб с различной экологией.— III Всесоюз. совещ. по эколог. физиологии, биохимии и морфологии. Март 1967 г. Тез. докл. Новосибирск. 1967, с. 99—101.
106. Муравская З. А. Интенсивность азотистого и энергетического обмена у некоторых морских рыб и беспозвоночных с различной естественной активностью.— Симпоз. «Энергет. аспекты роста и обмена вод. животных.» 9—11 окт. 1972 г. Тез. докл. Севастополь, 1972, с. 152—153.
107. Муравская З. А. Определение мочевины в морской воде.— Гидробиол. журн., 1973, 9, № 2, с. 127.
108. Муравская З. А., Баленко Е. И. Интенсивность экскреции азота у неко-

- торых морских беспозвоночных и рыб.— Гидробиол. журн., 1975, 11, № 5, с. 106—110.
109. *Муравская З. А., Вербицкая В. Ф.* Определение интенсивности экскреции азота у некоторых морских рыб при голодании.— *Вопр. ихтиологии*, 1974, 14, вып. 2, с. 338—341.
 110. *Никишова О. Д.* К вопросу о биоэнергетике плавания дельфинов.— *Бионика*, 1973, вып. 7, с. 44—49.
 111. *Овчаров О. П.* Вихреобразование в гидродинамическом следе рыбы при движении.— *Зоол. журн.*, 1971, 50, вып. 11, с. 1757—1758.
 112. *Олифиренко Л. Н.* Белки сыворотки крови горбуши в период нерестовой миграции.— *Реф. науч. работ ин-та биологии моря. Владивосток*, 1969, с. 115—119.
 113. *Орбели Л. А.* Основные задачи и методы эволюционной физиологии.— В кн.: *Эволюция нервной системы*. Л., 1958, с. 7—17.
 114. *Павлов Д. С.* Оптомоторная реакция и особенности поведения рыб в потоке воды. М., «Наука», 1970. 147 с.
 115. *Паладин А. В.* Биохимия тренированных мышц.— *Успехи соврем. биологии*, 1945, 19, вып. 3, с. 316—323.
 116. *Пасынский А. Г.* Биофизическая химия. М., «Наука», 1968. 370 с.
 117. *Пентегов Б. П., Ментов Ю. Н., Курнаев Е. Ф.* Физико-химическая характеристика нерестово-миграционного голодания кеты.— *Изв. Тихоокеан. науч.-промысл. ст.*, 1928, 2, вып. 1, с. 1—68.
 118. *Першин С. В.* Биогидродинамические закономерности плавания водных животных как принципы оптимизации в природе погруженных тел.— В кн.: *Вопросы бионики*. М., 1967, с. 549—555.
 119. *Перцева М. Н., Желудкова Э. П.* Начальные этапы углеводного обмена скелетных мышц в филогенезе (обзор).— В кн.: *Ферменты в эволюции животных*. Л., 1969, с. 85—93.
 120. *Петрова И. М.* Гидробионика в судостроении. М., Изд-во ЦНИИТЭИС, 1970. 250 с.
 121. *Печуренков В. Л., Федорченко В. И., Мамай Р. И.* О методах определения поверхности тела рыбы.— *Рыб. хоз-во*, 1959, № 3, с. 26—28.
 122. *Плисецкая Э. М.* Гормональная регуляция углеводного обмена у низших позвоночных. Л., «Наука», 1975. 215 с.
 123. *Плисецкая Э. М., Кузьмина В. В.* Содержание гликогена в органах круглоротых и рыб.— *Вопр. ихтиологии*, 1972, 22, вып. 2, с. 335—343.
 124. *Пора А. С., Прекуп О.* О выделительных процессах у пресноводных рыб.— *Вопр. ихтиологии*, 1960, вып. 14, с. 119—138.
 125. *Прандтль Л.* Гидроаэромеханика. М., Изд-во иностр. лит., 1951. 520 с.
 126. *Проссер Л., Браун Ф.* Сравнительная физиология животных. М., «Мир», 1967. 766 с.
 127. *Прохорова М. И., Матвеева И. М., Путилина Ф. Е., Соколова Г. П.* Скорость обновления некоторых пластических и энергетических веществ в головном мозгу.— *Нерв. система*, 1960, вып. 2, с. 22—30.
 128. *Пучков Н. В.* Физиология рыб. М., Пищепромиздат, 1954. 371 с.
 129. *Пятацкий В. Е.* Гидродинамические характеристики плавания некоторых быстроходных морских рыб.— *Бионика*, 1970, вып. 4, с. 20—27.
 130. *Пятацкий В. Е., Каян В. П.* О характеристиках плавания озерной форели.— *Бионика*, 1972, вып. 6, с. 13—16.
 131. *Пятацкий В. Е., Савченко Ю. П.* О влиянии слизи на гидродинамическое сопротивление рыб.— *Бионика*, 1969, вып. 3, с. 90—96.
 132. *Рогозкин О. В., Яковлев М. М.* Азотистый обмен при мышечной деятельности различного характера.— *Укр. биохим. журн.*, 1960, 32, № 6, с. 485—503.
 133. *Сабуренков Е. Н., Сбкин Ю. Н., Павлов Д. С.* О скоростях движения рыб в потоке.— В кн.: *Поведение рыб в зоне гидротехнических сооружений*. М., 1967, с. 124—136.
 134. *Салехова Л. П.* Возрастные изменения морфологии некоторых придонно-пелагических рыб и их функциональное значение.— *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 1960, 13, с. 166—179.

135. Сафонов В. И., Сафонова М. П. Анализ белков растений методом вертикального микроэлектрофореза в полиакриламидном геле.— Физиология растений, 1969, 16, вып. 2, с. 350—356.
136. Световидов А. Н. Рыбы Черного моря. М., «Наука», 1964. 551 с.
137. Северцев А. Н. Главные направления эволюционного процесса (морфо-биологическая теория эволюции). М., Изд-во Моск. ун-та, 1967. 139 с.
138. Седов Л. И. Методы подобия и размерности в механике. М., «Физматгиз», 1972. 350 с.
139. Сказкина Е. П. Об активном обмене азотистых веществ.— Тр. ВНИРО, 1972, 85, с. 138—144.
140. Слоним А. Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961. 432 с.
141. Слуцкий Л. И. Количественное определение альбуминов в сыворотке крови.— Лаб. дело, 1964, № 9, с. 596—600.
142. Сорвачев К. Ф. Изменение белков сыворотки крови карпа во время зимовки.— Биохимия, 1957, 8, вып. 5, с. 874—878.
143. Столбов А. Я. Влияние дозированных нагрузок на интенсивность газообмена у некоторых видов байкальских рыб.— Симпоз. «Энергет. аспекты роста и обмена вод. животных». 9—11 окт. 1972 г. Тез. докл. Севастополь, 1972, с. 209—210.
144. Столбов А. Я. Влияние дозированных нагрузок на интенсивность газообмена байкальского хариуса.— Вопр. ихтиологии, 1972, 15, № 2, с. 332—338.
145. Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. М., Изд-во Моск. ун-та, 1962. 444 с.
146. Сушняя Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. К., «Наук. думка», 1972. 195 с.
147. Тихомиров О. Б. Показатели углеводного обмена у радужной форели при плавании в потоке воды.— В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1975, № 15, с. 32—37.
148. Трусевич В. В. Влияние мышечной нагрузки и утомления на содержание аденозинтрифосфата и креатинфосфата в скелетных мышцах ставриды *Trachurus mediterraneus*.— Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1972, 8, с. 629—632.
149. Трусевич В. В. Фосфорный метаболизм в красных и белых мышцах ставриды при функциональной нагрузке.— Симпоз. «Энергет. аспекты роста и обмена вод. животных». 9—11 окт. 1972 г. Тез. докл. Севастополь, 1972, с. 216—217.
150. Трусевич В. В. Использование макроэргических фосфатов белыми скелетными мышцами ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* при дозированной мышечной нагрузке и утомлении.— В кн.: Физиология и биохимия низших позвоночных. Л., 1974, с. 55—61.
151. Фарфель В. С., Коц Я. М. Физиология человека. М., «Физкультура и спорт», 1970. 420 с.
152. Халяпин Б. Д. Некоторые биохимические показатели скелетных мышц рыб при дозированных скоростных нагрузках.— Симпоз. «Энергет. аспекты роста и обмена вод. животных». 9—11 окт. 1972 г. Тез. докл. Севастополь, 1972, с. 225—226.
153. Хаскин В. В. Роль цитохромной системы в функционально-биохимическом взаимодействии красных и белых мышц у рыб.— IV конф. физиологов Средней Азии и Казахстана. 19 июля 1969 г. Тез. докл. Новосибирск, 1969, с. 79—80.
154. Хоткевич Т. В. Особенности накопления и выведения радиоактивной метки белками скорпены и смариды в предзимовальный и преднерестовый периоды.— Биология моря, 1975, № 1, с. 68—72.
155. Христоферзен Г. С. Содержание полиненасыщенных жирных кислот в жирах основных промысловых рыб Азово-черноморского бассейна.— Вопр. питания, 1964, 23, № 5, с. 17—19.
156. Чаговец Р. В. Вопросы биохимии тренировки мышц.— В кн.: Вопросы биохимии мышц. К., 1954, с. 159—162.

157. Чаговец Н. Р. Биохимические изменения в мышцах в период отдыха и после физической работы.— Укр. биохим. журн., 1957, 29, № 4, с. 450—457.
158. Чаговец Н. Р. Саркоплазматические белки мышц при работе и отдыхе.— Вopr. мед. химии, 1962, 8, вып. 6, с. 599—602.
159. Честной В. Н. Максимальные скорости движения рыб.— Рыб. хоз-во, 1961, № 9, с. 22—27.
160. Чуйко В. А., Белоус А. М., Медведова И. А. Особенности обмена веществ у толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix*) и карпа (*Cyprinus carpio*) при охлаждении до 0° и последующем отогревании.— В кн.: Физиология и биохимия низших позвоночных. Л., 1974, с. 79—84.
161. Шабанова Н. А. Количественное определение фосфолипидов в мышце сердца крыс методом ТСХ.— Биохимия, 1967, 32, вып. 6, с. 1155—1160.
162. Шлихтинг Г. Теория пограничного слоя. М., «Наука», 1969. 630 с.
163. Шмалгаузен И. И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция.— Бюл. МОИП, 1961, 46, вып. 2, с. 104—134.
164. Шубина Т. Н. Пути и скорости движения севрюги в нижнем течении Волги во время нерестовой и посленерестовой миграции.— Вopr. ихтиологии, 1971, 11, вып. 1, с. 113—118.
165. Шулейкин В. В. Энергетика морских животных.— ДАН СССР, 1965, 163, № 3, с. 754—757.
166. Шулейкин В. В. Энергетика и скорости миграции рыб, дельфинов, китов.— Тр. ВНИРО, 1966, 60, с. 27—39.
167. Шулейкин В. В. Физика моря. М., «Наука», 1968. 1083 с.
168. Шульман Г. Е. Динамика химического состава азовской хамсы в связи с особенностями ее биологии.— Тр. АзЧерниро, 1960, вып. 18, с. 130—144.
169. Шульман Г. Е. Элементы азотного баланса и пищевые рационы азовской хамсы.— ДАН СССР, 1962, 147, № 3, с. 724—726.
170. Шульман Г. Е. Сезонные изменения содержания жира в теле «мелкой» черноморской ставриды.— Вopr. ихтиологии, 1964, 4, вып. 4, с. 764—768.
171. Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в теле некоторых черноморских рыб.— Тр. АзЧерниро, 1966, вып. 24, с. 183—197.
172. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., «Пищ. пром-сть», 1972. 366 с.
173. Шульман Г. Е., Сигаева Т. Г., Щепкин В. Я. Затраты жира как показатель уровня обмена ставриды во время плавания.— ДАН СССР, 1973, 211, № 6, с. 1482—1484.
174. Шульман Г. Е., Хоткевич Т. В. Использование жира при плавании черноморской султанки.— Журн. эволюц. физиологии и биохимии, 1977, 13, № 1, с. 57—60.
175. Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Конвергентные особенности липидного состава и аккумуляции энергии у животных.— Журн. общ. биологии, 1974, 35, № 4, с. 640—644.
176. Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Сигаева Т. Г. Динамика липидного обмена мышц и печени ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev при плавании в гидродинамической трубе.— Вopr. ихтиологии, 1973, 13, вып. 4, с. 699—708.
177. Щепкин В. Я. Динамика липидного состава скорпены в связи с созреванием и нерестом.— Вopr. ихтиологии, 1971, 11, вып. 2, с. 332—337.
178. Щепкин В. Я. Динамика липидного состава черноморской ставриды в связи с созреванием и нерестом.— Вopr. ихтиологии, 1971, 11, вып. 4, с. 697—701.
179. Щепкин В. Я. Сравнительная характеристика липидов печени и мышц ставриды и скорпены.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1972, № 2, с. 36—39.
180. Щепкин В. Я., Шульман Г. Е. Особенности липидного состава тканей средиземноморских кальмаров с различной экологией.— Гидробиол. журн., 1976, 12, вып. 3, с. 76—79.

181. *Щепкин В. Я., Шульман Г. Е., Гончарова Л. И.* Липидный состав мышц разных типов у ставриды и скорпены.— В кн.: Физиология и биохимия низших позвоночных. Л., 1974, с. 62—67.
182. *Эголинский Я. А.* Выделение при мышечной деятельности.— В кн.: Физиология мышечной деятельности, труда и спорта. Л., 1969, с. 290—292.
183. *Яковлев Н. Н.* Некоторые стороны обмена веществ при длительных физических нагрузках.— Укр. биохим. журн., 1952, 24, № 1, с. 113—120.
184. *Яковлев Н. Н.* Очерки по биохимии спорта. М., «Физкультура и спорт», 1955. 185 с.
185. *Яковлев Н. Н.* Проблема биохимической адаптации в зависимости от характера деятельности.— Журн. общ. биологии, 1958, 19, № 6, с. 417—427.
186. *Яковлев Н. Н.* Физиология мышечной деятельности труда и спорта. Л., «Наука», 1969. 584 с.
187. *Яковлев Н. Н., Чаговец Н. Р., Горохов А. Л.* Значение симпато-адреналиновой системы в период отдыха и при адаптации к мышечной деятельности.— Физиол. журн. СССР, 1972, 8, № 7, с. 1132—1137.
188. *Яковлева К. К.* Динамика полиненасыщенных жирных кислот у некоторых видов черноморских рыб. Сообщ. I. Скорпена.— Вопр. ихтиологии, 1969, 9, вып. 4, с. 741—747.
189. *Яковлева К. К.* Динамика полиненасыщенных жирных кислот у некоторых видов черноморских рыб. Сообщ. II. Ставрида.— Вопр. ихтиологии, 10, вып. 1, с. 137—142.
190. *Ямпольская Л. И.* Суперкомпенсация в содержании гликогена в периоде отдыха после работы различного ритма и длительности.— Физиол. журн. СССР, 1950, 36, с. 749—754.
191. *Ямпольская Л. И., Яковлев Н. Н.* Углеводно-фосфорный обмен в мышцах при различных по характеру нагрузках и тренировке.— Физиол. журн. СССР, 1951, 37, № 1, с. 110—119.
192. *Яржомбек А. А.* Скорости и энергетика движения рыб в экспериментальных условиях, в естественной среде и зоне орудий лова. М., Изд-во ВНИРО, 1974. 52 с.
193. *Яржомбек А. А.* Скорость рыб в неподвижной стае.— Рыб. хоз-во, 1974, № 8, с. 22—23.
194. *Яржомбек А. А.* Природа скоростей рыб.— Рыб. хоз-во, 1975, № 8, с. 26—27.
195. *Яржомбек А. А., Кляшторин Л. Б.* Формула для расчета энергетических затрат рыб на плавание.— Рыб. хоз-во, 1973, № 5, с. 19—20.
196. *Яржомбек А. А., Кляшторин Л. Б.* Соотношение стандартного обмена и обмена покоя у рыб.— Вопр. ихтиологии, 1974, 14, вып. 3, с. 508—513.
197. *Ackman R. G.* Characteristics of the fatty acid composition and biochemistry of some freshwater fish oils and lipids in comparison with marine oils and lipids.— Comp. Biochem. and Physiol., 1967, 22, N 3, p. 907—922.
198. *Adkins M. A.* Method for determining basal metabolism of the fishes.— Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., 1930, N 28, p. 259—263.
199. *Anderson T. R.* Temperature adaptation and the phospholipids of membranes in gold fish.— Comp. Biochem. and Physiol., 1970, 33, N 3, p. 663—687.
200. *Atkins M. D.* Lipid loss with flight in the Douglasfir beetle.— Can. Entomol., 1969, 101, N 2, p. 164—165.
201. *Baggott G.* Flight power consumption of house sparrows.— J. Durham Univ. Biol. Soc., 1970, 16, p. 10—15.
202. *Bainbridge R.* Problems of fish locomotion.— Vertebr. locomotion. Symp. Zool. Soc. London, 1961, 5, p. 13—32.
203. *Basu S. P.* Active respiration of fish in relation to ambient concentrations of oxygen and carbon dioxide.— J. Fish. Res. Board. Can., 1959, 16, N 2, p. 175—212.
204. *Beamish F. W. H.* Swimming endurance of some northwest atlantic fishes.— J. Fish. Res. Board Can., 1966, 23, N 3, p. 341—347.
205. *Beamish F. W. H.* Glycogen and lactic acid concentrations in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to exercise.— J. Fish. Res. Board Can., 1968, 25, N 5, p. 837—851.

206. *Bede M.* The proteins and lipids of plasma of some species of Australian fish and water salt fish.—*J. Cell. Physiol.*, 1959, 54, N 3, p. 221—230.
207. *Bilinski E.* Utilization of lipids by fish.—*Can. J. Biochem. and Physiol.*, 1963, 41, N 1, p. 107—112.
208. *Black E. C.* Energy stores and metabolism in relation to muscles activity in fishes.—*J. Fish. Res. Board Can.*, 1958, 15, N 4, p. 573—587.
209. *Black E. C., Chiu W. G., Lam K. C., Hanslip R.* Glycogen levels for muscle and liver in spawning Kamloops trout, *Salmo gairdneri* following exercise.—*Proc. Roy. Soc. Can.*, 1959, 28, 5, p. 67—78.
210. *Black E. C., Manning G. T., Koichiro H.* Changes in levels of hemoglobin, oxygen, carbon dioxide, pyruvate and lactate in venous blood of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, during and following severe muscular activity.—*J. Fish. Res. Board Can.*, 1966, 23, N 6, p. 783—795.
211. *Black E. C., Robertson A., Hanslip A. R., Chiu Wing-Gay.* Alterations in glycogen and lactate in rainbow and Kamloops trout, *Salmo gairdneri*, following muscular activity.—*J. Fish. Res. Board Can.*, 1960, 17, N 4, p. 487—500.
212. *Black E. C., Robertson A. C., Parker R. R.* Some aspects of carbohydrate metabolism in fish.—In: *Comparative physiology of carbohydrate metabolism in heterothermic animals*. Ed. Seattle Union Washington press, 1961, p. 89—124.
213. *Blaxter J. H. S.* Swimming speeds of fish.—*FAO Fish. Repts*, 1969, 62, N 2, p. 69—100.
214. *Blaxter J. H. S., Dickson W.* Observations on the swimming speeds of fish.—*J. Cons. Perm. Intern. Explor. Mar.*, 1959, 24, N 3, p. 246—251.
215. *Blazka P., Volf M., Cepela M.* A new type of respirometer for the metabolism of fish in an active state.—*Physiol. Biochem.*, 1960, 9, p. 187—199.
216. *Braekken O. R.* The function of the red muscle in fish.—*Nature*, 1956, 178, p. 747—748.
217. *Brett J. B.* Some considerations in the study of respiratory metabolism in fish, particularly salmon.—*J. Fish. Res. Board Can.*, 1962, 19, N 6, p. 1026—1038.
218. *Brett J. R.* The energy, required swimming by young sockeye salmon with a comparison of drag force of dead fish.—*Trans. Roy. Soc. Can. Ser.* 4, 1963, 1, p. 441—457.
219. *Brett J. R.* The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon.—*J. Fish. Res. Board Can.*, 1964, 21, N 5, p. 1183—1226.
220. *Brett J. R.* The swimming energetics of salmon.—*Sci. Amer.*, 1965, 213, N 2, p. 80—85.
221. *Brett J. R.* The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon.—*J. Fish., Res. Board Can.*, 1965, 22, N 6, p. 1491—1501.
222. *Brett J. R.* Swimming performance of sockeye salmon in relation to fatigue time and temperature.—*J. Fish. Res. Board Can.*, 1967, 24, N 8, p. 1315—1327.
223. *Brett J. R.* Energy expenditure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) during sustained performance.—*J. Fish. Res. Board Can.*, 1973, 30, N 12, p. 1799—1809.
224. *Brett J. R., Glass N. R.* Metabolic rates and critical swimming speeds of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to size and temperature.—*J. Fish. Res. Board Can.*, 1973, 30, N 2, p. 379—387.
225. *Brett J. R., Sutherland D. B.* Respiratory metabolism of pumpkinseed in relation to swimming speed.—*J. Fish. Res. Board Can.*, 1965, 22, N 2, p. 405—426.
226. *Brockerhoff H., Hoyle R. J.* On the structure of the depots of fats marine fish and mammals.—*Arch. Biochem. and Biophys.*, 1963, 102, N 3, p. 452—455.
227. *Brown W. D.* Glycose metabolism in carp.—*J. Cell. Comp. Physiol.*, 1960, 55, p. 81—85.

228. *Caillout C.* Blood lactic acid levels of carp, bullhead and channel cat-fish before and after exercise.—Pap. Meet. Amer. Fish. Soc. Memphis, Tenn., 1961, 15, Sept., p. 43—45.
229. *Chalupova Z., Blažka P.* Metabolism bílkovin u ryb. *Studia o srovnávací fyziologii metabolismu*, Praha, 1968, p. 139—143.
230. *Connor A. R., Elling C. H., Black E. C., Collins G. B., Gauley J. R., Trevor-Smith E.* Changes in glycogen and lactate levels in migrating salmonid fishes ascending experimental «endless» fish-ways.—*J. Fish. Res. Board Can.*, 1964, 21, p. 255—290.
231. *Cordier G., Cordier M.* Phosphorolyse du glycogène du muscle strié chez les poissons marins.—*C. r. Soc. Biol.*, 1957, 151, p. 1909—1911.
232. *Dando P. R.* Lactate metabolism of fish.—*J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1969, 49, N 1, p. 209—223.
233. *Davis B. J., Ornstein L.* A new high resolution electrophoresis method. In: *Deliv. at the Soc. for the Study of Blood*. New York Acad. Med., 1959, p. 147—155.
234. *Dickinson J.* The efficiency of bicycle pedalling as affected by speed and load.—*J. Physiol. (Gr. Brit.)*, 1929, 67, N 2, p. 242—255.
235. *Drummond G. I.* Muscle metabolism.—*Fortschr. Zool.*, 1967, 28, p. 359—429.
236. *Drummond G. I., Black E. C.* Comparative physiology: fuel of muscle metabolism.—*Ann. Rev. Physiol.*, 1960, 22, p. 169—190.
237. *Ferner G. J., Beamish E. W. H.* Oxygen consumption of *Tilapia nilotica* in relation to swimming speed and salinity.—*J. Fish. Res. Board Can.*, 1969, 26, N 11, p. 1803—1821.
238. *Farkas T., Heródek S.* On the origin of the characteristic fatty acid composition of water organisms. *Magy. tud. akad. Tihanyi biol. kutatóintéz. évk.*, 1962, 29, p. 79—83.
239. *Fleckenstein A., Gerlach E., Janke I.* Die inkorporation vom markiertem Sauerstoff aus Wasser in die ATP-, Kreatinphosphat- und Orthophosphat-Fraktion intakter Muskeln bei Ruhe, tetanischer Reizung und Erholung.—*Pflügers. Arch.*, 1960, 271, N 1, p. 75—104.
240. *Folch J., Ascoli J., Lees M., Meath G. A., Baron F. H.* Preparation of lipid extracts from brain tissues.—*J. Biol. Chem.*, 1951, 191, N 2, p. 833—836.
241. *Forster R. P., Goldstein L.* Formation of excretory products. In: *Fish physiology*. Vol. 1. New York, Acad. press, 1969, p. 313—345.
242. *Fry F. E. J.* Effect of the environment on animal activity.—*Univ. Toronto, Stud. Biol. Ser. 55. Publ. Ont., Fish. Res. Lab.*, 1947, N 68, p. 1—62.
243. *Fry F. E. J.* The aquatic respiration of fish.—In: *The physiology of fishes*. New York, 1957, p. 1—63.
244. *Fry F. E. J., Cox E. T.* A relation of size to swimming speed in rainbow trout.—*J. Fish. Res. Board Can.*, 1970, 27, N 5, p. 976—978.
245. *Fry F. E. J., Hart I. S.* The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish.—*Biol. Bull.*, 1948, 94, N 1, p. 66—67.
246. *George J. C.* A histological study of the red and white muscle of the mackerel.—*Amer. Midland Natur.*, 1962, 68, N 2, p. 487—494.
247. *George J. C., Bokdawala F. D.* Cellular organization and fat utilization in fish muscle.—*J. Anim. Morphol. and Physiol.*, 1964, 12, p. 124—136.
248. *Gerking S. D.* Endogenous nitrogen excretion of bluegill sunfish.—*Physiol. Zool.*, 1955, 28, p. 283—289.
249. *Gontrea J., Sutzescuo P., Dumitrache S.* Recherches concernant l'influence de l'activité musculaire sur le métabolisme azoté et sur le besoin en protéines de l'homme.—*Ann. nutr. et alim.*, 1968, 22, N 4, p. 183—238.
250. *Graham J. M.* Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity speckled trout, *Salve limis fontinalis*.—*Can. J. Res. Bd.*, 1949, 27, p. 270—289.
251. *Gras J., Gantheron D., Henry J. C.* Phosphorilated fractions and free nucleotides in various organs of rainbow trout.—*C. r. Acad. Sci.*, 1967, 265, p. 1547—1551.

252. *Gray J.* Studies in animal locomotion. 6. The propulsive powers of the dolphin.—*J. Exp. Biol.*, 1936, 13, N 2, p. 192—199.
253. *Greene C. W.* The physiology of the spawning migration.—*Physiol. Revs.*, 1926, 6, p. 201—241.
254. *Hammond B. R., Hiskman C. P. J.* The effect of physical conditioning in rainbow trout, *Salmo gairdneri*.—*J. Fish. Res. Board Can.*, 1966, 23, N 1, p. 65—83.
255. *Hemmingsen A. M.* Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces and its evolution.—*Repts Steno Mem. Hosp. and Nordisk Insulin Lab. Copenhagen*, 1960, 9, N 2, p. 136—146.
256. *Hertel H.* Structure, form and movement. New York. Rein. Publ. Corp., 1966. 251 p.
257. *Hochachka P. W.* Glycose and acetate metabolism in fish.—*Can. J. Biochem. Physiol.*, 1961, 39, p. 1937—1941.
258. *Hochachka P. W.* Glycogen stores in trout tissues before and after stream planting.—*J. Fish. Res. Board Can.*, 1962, 19, N 1, p. 127—136.
259. *Idler D. R., Bithers I.* Biochemical studies on sockeye salmon during spawning migration: 11. Cholesterol, fat, protein, and water in the flesh of standard fish.—*Can. J. Biochem. and Physiol.*, 1958, 36, p. 793—798.
260. *Idler D. R., Clemens W. A.* The energy expenditures of Fraser River sockeye salmon during the spawning migration to Chilko and Stuart Lakes.—*Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Progr. Rept.*, 1959, p. 1—80.
261. *Idler D. R., Rand D., Tsuyuki H.* Biochemical studies on sockeye salmon during spawning migration: 1. Physical measurements plasma cholesterol and electrolyte measurements.—*Can. J. Biochem. and Physiol.*, 1958, 36, p. 783—791.
262. *Job S. V.* The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis* Univ.—*Univ. Toronto Biol. Ser.*, 1955, N 61, p. 1—39.
263. *Johnston J. A., Goldspink G. J.* A study of glycogen and lactate in the myotomal muscles and liver of the Coalfish (*Gadus virens*).—*J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1973, 53, N 1, p. 17—24.
264. *Johnston J. A., Goldspink G. A.* Study of the swimming performance of the crucian carp *Carassius* (L) in relation to the effects of exercises and recovery on biochemical changes in the myotomae muscles and liver.—*J. Fish Biol.*, 1973, 5, N 2, p. 249—260.
265. *Johnston D. W., McFarlane R. W.* Migration and bioenergetics of flight in the Pacific golden plover.—*Condor*, 1967, 69, N 2, p. 111—117.
266. *Jones N. R., Murrey J.* The Acid-soluble nucleotides of golding (*Gadus callarius*) muscle.—*J. Biochem.*, 1960, 77, p. 567—575.
267. *Kilborn L. G., MacLeod J. J.* Observations on the glycogen content of certain invertebrates and fishes.—*Quart. J. Exp. Physiol.*, 1920, 12, p. 317—330.
268. *Kleiber M.* Body size and metabolic rate.—*Physiol. Revs.*, 1947, 27, p. 511—541.
269. *Krogh A.* The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals.—*Int. Z. Physik-Chem. Biol.*, 1914, N 1, p. 491—508.
270. *Krueger H. M., Saddler J. B., Chapman G. A., Tinsley J. G., Lowry R. R.* Bioenergetics, exercise and fatty acids of fish.—*Amer. Zool.*, 1968, 8, N 1, p. 119—129.
271. *Kutty M. N.* Respiratory quotients in gold fish and rainbow trout.—*J. Fish. Res. Board Can.*, 1968, 25, N 8, p. 1689—1728.
272. *Kutty M. N.* Respiratory quotient and ammonia excretion in *Tilapia mosambica*.—*Mar. Biol.*, 1972, 16, N 2, p. 126—133.
273. *Kuusi Taina, Aalto Mauri.* On postmortem changes in the nucleotides of fresh-water fish muscle.—*J. Food Technol.*, 1968, 3, N 2, p. 107—114.
274. *Lighthill M. J.* Hydromechanics of aquatic animals.—*Annu. Rev. Fluid Mech.*, 1969, 1, p. 413—446.
275. *Lighthill M. J.* Large amplitude elongated body theory of fish locomotion.—*Proc. Roy. Soc. London B*, 1971, 179, p. 135—138.

276. *Lindtroth A.* Sauerstoffverbrauch der Fische bei verschiedenem Sauerstoffdruck und verschiedenem Sauerstoffbedarf.— *Z. vergl. Physiol.*, 1940, 28, S. 142—152.
277. *Love R. M.* The chemical biology of fishes. L. H. Y. Acad. press, 1970. 547 p.
278. *Lovern J. A.* The chemistry and metabolism of fat in fish.— In: The biochemistry of fish. Cambridge, 1951, p. 80—85.
279. *McDougal D. B., Holowach J.* The effects of anoxia upon energy and selected metabolism intermediates in the brains of fish, frog and turtle.— *J. Neurochem.*, 1968, 15, p. 577—588.
280. *McLeod R. A., Jonas R. E. E., Roberts E.* Glycolytic enzymes in the tissues of a salmonoid fish (*Salmo gairdnerii gairdnerii*).— *Can. J. Biochem. and Physiol.*, 1963, 41, p. 1971—1981.
281. *Miller R. B., Miller F.* Diet, glycogen reserves and resistance to fatigue in hatchery rainbow trout.— *J. Fish. Res. Board Can.*, 1962, 19, № 3, p. 365—368.
282. *Nakano T., Tsuchia Y.* Studies on the physiological chemistry of phosphorus compounds in fish muscle.— *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1962, 28, N 2, p. 173—178.
283. *Novak M.* Colorimetric ultramicro method for determination of free fatty acids.— *J. Lipid Res.*, 1965, 6, p. 431—433.
284. *Parker R. R., Black E. C.* Muscular fatigue and mortality in troll-caught chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*).— *J. Fish. Res. Board Can.*, 1959, 16, N 1, p. 95—106.
285. *Ritchie A. D.* The comparative physiology of muscle tissue. Cambridge, Univ. press, 1928. 111 p.
286. *Saito T., Arai K., Yajima T.* Changes in purine nucleotides of red lateral muscle of rainbow trout.— *Nature*, 1959, 184, p. 1415—1416.
287. *Savitz J.* Effects of temperature and body weight on endogenous nitrogen excretion in the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*).— *J. Fish. Res. Board Can.*, 1969, 26, N 7, p. 1813—1821.
288. *Savitz J.* Nitrogen excretion and protein consumption of the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*).— *J. Fish. Res. Board Can.*, 1971, 28, N 1, p. 449—451.
289. *Secondat M.* Influence de l'exercice musculaire sur la teneur de la carpe, *Cyprinus*.— *C. r. Acad. sci.*, 1950, p. 796—799.
290. *Shiele O.* Möglichkeiten der Vortriebserzeugung mit instationären Methoden.— *Technica*, 1962, 11, N 23, S. 1765—1768.
291. *Shimeno S., Ikeda S.* Studies on glycose-6-phosphatase of aquatic animals. 11. Enzyme act. fish tissues.— *Bull. Jap. Soc. Fish.*, 1967, 33, p. 112—116.
292. *Smith H. W.* The excretion of ammonia and urea by the gills of fish.— *J. Biol. Chem.*, 1929, 81, p. 271—282.
293. *Spande J. I.* Schottelius chemical basis of fatigue in isolated mouse soleus muscle.— *Amer. J. Phys.*, 1970, 219, N 5, p. 1490—1495.
294. *Spoor W. A.* A quantitative study of the relationship between the activity and oxygen consumption of the gold fish and its application to the measurement of respiratory metabolism in fishes.— *Biol. Bull.*, 1946, 91, N 3, p. 312—325.
295. *Stevens E. D., Black E. C.* The effect of intermittent exercise on carbohydrate metabolism in rainbow trout, *Salmo gairdneri*.— *J. Fish. Res. Board Can.*, 1966, 23, p. 471—485.
296. *Stevens E. D., Randall D. J.* Changes in blood pressure, heart rate and breathing rate during moderate swimming activity in rainbow trout — *J. Exp. Biol.*, 1967, 46, N 2, p. 307—315.
297. *Stimpson J. H.* Comparative aspects of the control of glycogen utilization in vertebrate liver.— *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1965, 15, p. 187—197.
298. *Sundues G.* Energy metabolism and migration of fish.— *Int. Congr., North. Atl. Fish. (ICNAF)*,— *Environ. Symp. Publ.*, 1963, N 6, p. 743—746.
299. *Tarr L. A.* Biochemistry of fishes.— *Annu. Rev. Biochem.*, 1958, 27, p. 223—228.

300. Tomlinson N., Geiger S. E. Glycogen concentration and post mortem loss of adenosine triphosphate in fish and mammalian skeletal muscle (a review).—J. Fish. Res. Board Can., 1962, 19, N 6, p. 997—1003.
301. Trautner K., Bramstedt F. Der Einfluss verschiedener Fang- und Tötungsmethoden auf den Glikogengehalt der Forellen muskulatur.—Arch. Fischereiwiss., 1962, 13, N 13, S. 130—138.
302. Tytler P. Relationship between oxygen consumption and swimming speed of haddock.—Nature, 1969, 221, N 5177, p. 274—275.
303. Utter L. M., Le Febvre E. A. Energy expenditure for free flight by the purple martin.—Comp. Biochem. and Physiol., 1970, 35, N 3, p. 713—719.
304. Webb P. W. The swimming energetic of trout. 1. Thrust and power output at the cruising speeds. 2. Oxygen consumption and swimming efficiency.—J. Exp. Biol., 1971, 55, N 2, p. 489—540.
305. Webb P. W. Effect of caudal fin partial amputation on the kinematics and metabolic rate of underyearling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at steady swimming speeds.—J. Exp. Biol., 1966, 59, N 2, p. 565—581.
306. Webb P. W. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion.—Bull. Fish. Res. Board Can., 1975, N 190, p. 159.
307. Wendt C. Liver and muscle glycogen and blood lactate in hatchery-reared *Salmo salar* L. following exercise in winter and summer.—Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1965, 46, p. 167—184.
308. Wittenberger C. On the function of the lateral red muscle of teleost fishes.—Rev. roum. biol. Sér. zool., 1967, 12, N 2, p. 139—144.
309. Wittenberger C. Evolutia functiei musculare la vertebrate Bucuresti, Ed. Acad. Repub. Soc. Rom., 1971, 315 p.
310. Wittenberger C. Metabolic interaction between isolated white and red carp muscles.—Rev. roum. biol. Sér. zool., 1973, 18, p. 71—76.
311. Wittenberger C., Giurgea R. Transaminase activities in muscle and liver of the carp.—Rev. roum. biol. Sér. zool., 1973, 18, p. 441—444.
312. Weihs D. Optimal fish cruising speed.—Nature, 1973, 245, N 5491.
313. Yuen H. S. H. Behaviour of skipjack tuna, as determined by tracking with ultrasonic devices.—J. Fish. Res. Board Can., 1970, 27, N 11, p. 946—951.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I. Количественные подходы к оценке активного обмена у рыб	7
Глава II. Оценка гидродинамических характеристик рыб по данным энергетики активного плавания	22
Глава III. Уровни энергетического обмена у взрослых рыб	46
Глава IV. Уровни энергетического обмена у молоди рыб	64
Глава V. Особенности азотистого обмена у рыб при плавании	87
Глава VI. Липиды и их использование при плавании рыб	100
Глава VII. Углеводный обмен при плавании рыб	122
Глава VIII. Фосфорный обмен при плавании рыб	145
Глава IX. Особенности белкового состава крови при плавании рыб	168
Глава X. Особенности восстановительного периода у рыб после пла- вания	175
Заключение	185
Литература	189

КИРА ДМИТРИЕВНА АЛЕКСЕЕВА, ЛЮДМИЛА ПАВЛОВНА АСТАХОВА,
ЮРИЙ СЕРГЕЕВИЧ БЕЛОКОПЫТИН, ЛЕОНИД БОРИСОВИЧ КЛЯШТОРИН,
ТАТЬЯНА ПАВЛОВНА КОНДРАТЬЕВА, АЛЛА ЛЕОНТЬЕВНА МОРОЗОВА,
ЗИНАИДА АЛЕКСЕЕВНА МУРАВСКАЯ, ЕЛИЗАВЕТА НИКОЛАЕВНА СИЛКИНА,
ВАЛЕРИЙ ВЛАДИМИРОВИЧ ТРУСЕВИЧ, ТАТЬЯНА ВЛАДИЛЕНОВНА ХОТКЕВИЧ,
ГЕОРГИЙ ЕВГЕНЬЕВИЧ ШУЛЬМАН, ВЛАДИМИР ЯКОВЛЕВИЧ ЩЕПКИН,
КАЯ КОНСТАНТИНОВНА ЯКОВЛЕВА, АЛЕКСАНДР АЛЕКСАНДРОВИЧ ЯРЖОМБЕК

ЭЛЕМЕНТЫ ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ ОБЩЕГО И АКТИВНОГО ОБМЕНА У РЫБ

*Печатается по постановлению ученого совета
Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского АН УССР*

Редактор А. М. Ковалевская
Оформление художника Д. Д. Грибова
Художественный редактор Р. И. Калыш
Технический редактор И. Н. Лукашенко
Корректоры А. И. Разбицкая, М. В. Гайдамак

Информ. бланк № 1553.

Сдано в набор 25.11.77 г. Подп. в печ. 05.04.77 г. БФ 00213.
Формат 60×90/16. Бумага типогр. № 1. Лит. гарн. Выс. печ. Усл. печ. л. 12,75.
Уч.-изд. л. 13,56. Тираж 1000 экз. Заказ 7-678. Цена 2 руб. 30 коп.

Издательство «Наукова думка», 252601, Киев, ГСП, Репина, 3.

Киевская книжная типография научной книги Республиканского производственного объединения «Полиграфкнига» Госкомиздата УССР, 252004, Киев-4, Репина, 4.