

ОБ АКТИВНОМ ОБМЕНЕ АЗОВСКИХ БЫЧКОВ

Е. П. СКАЗКИНА

Количественные показатели энергетического обмена рыб (L. Bertalanffy, 1951; E. Zeuten, 1953; S. Job, 1955; Винберг, F. Fry, 1957) характеризуют в основном стандартный или обычный обмен рыб в состоянии относительного покоя. Активный обмен рыб во время плавания исследован главным образом у лососей и сельдей и других быстро плавающих рыб (Ивлев, 1962; J. Brett, 1964, 1964, 1967; Алексеева, 1967). Для изучения энергетических процессов у рыб необходимо знать средний уровень энергетического обмена рыб определенных видов, который складывается из обмена во время движения и покоя.

В специально сконструированном аппарате активного обмена были исследованы четыре вида азовских бычков рода *Gobius*. После регулирования стока Дона бычки стали основными представителями донного комплекса ихтиофауны этого водоема. Их биомасса в последние годы оценивается в 2 млн. ц с лишним, а уловы достигают 900 тыс. ц в год (Карневич, 1965; Костюченко, 1966). 90% в уловах составляет бычок-кругляк. В связи с установлением величины пищевых потребностей кругляка, играющего важную роль в трофических цепях Азовского моря, возникла необходимость выяснения среднего уровня его энергетического обмена в условиях, приближающихся к природным, а следовательно и установления уровня активного обмена и его соотношения со стандартным.

Как уже говорилось, данное исследование выполнено на азовских бычках: кругляке — *Gobius melanostomus*, песочнике — *G. fluviatilis*, мартовике — *G. batrachocephalus* и сирмане — *G. sylvan*. Длина рыб была 75—110 мм, вес — от 19,2 до 34,6 г, стадии зрелости — II и III. Опыты проводили в аквариальной АзчерНИРО в мае — июне 1968 г. при температуре воды 19—21°С и солености 14‰.

Аппарат для опытов был изготовлен по принципиальной схеме К. Блажки (K. Blaska, M. Volf, M. Cepela, 1960) и состоял из двух концентрических цилиндров, внутренний из которых меньшего диаметра (74 мм) и короче внешнего. Пропеллер, помещенный в начале аппарата и соединенный ременной передачей через Латр-2 с двигателем от швейной машины, гонит воду во внутренний цилиндр, а система регулирующих пластин, установленная непосредственно за пропеллером, гасит завихрения и создает ток воды параллельный продольной оси аппарата. Дойдя до конца внутреннего цилиндра, вода возвращается к венту в пространстве между цилиндрами. Длина аппарата — 250 мм, емкость — 1200 мл; скорость потока (от 20 до 70 см/сек) определяли по разности уровней в трубках манометра, установленного в аппарате.

Перед опытом рыбу помещали во внутренний цилиндр аппарата и в течение 1—1,5 суток выдерживали в проточной воде. Затем перекрывали поступление и выход воды из аппарата и измеряли величину стандартного обмена. После опыта, включив подачу воды на 20—30 мин, пока вода полностью не сменится, определяли уровень активного обмена. Для этого вновь перекрывали поступление и выход воды из аппарата и включали двигатель на заданную скорость. Так как на малые скорости потока рыбы не реагировали, а большие сносили их к задней стенке аппарата, то для бычков разных видов предварительно были установлены оптимальные скорости потока, при которых рыбы могли бы сопротивляться току воды, либо плавать, либо удерживаясь на месте при помощи присоски. После прекращения мышечной нагрузки находили величину энергетических затрат подопытных рыб за время плавания. Величину «кислородного долга» определяли в течение 5 ч после мышечной нагрузки, измеряя количество потребленного кислорода через каждый час — так же как и при установлении величины сирмана устанавливали на рыбах, пойманных за 1—2 суток до опыта.

По окончании опытов проводили полный биологический анализ. Результаты опытов обработаны статистически.

Соотношение периодов покоя и плавания у кругляка, песочника и сирмана устанавливали на рыбах, пойманных за 1—2 суток до опыта и помещенных в большие аквариумы (около 4 м³) с естественным грунтом. Отсчеты фиксировали по секундомеру в течение 10—15 мин. Весной, летом и осенью хронометрирование проводили 6 раз в сутки через каждые 4 ч.

Поскольку уровень активного обмена непосредственно зависит от величины мышечной нагрузки, охарактеризуем скорость и продолжительность плавания бычков в аппарате. В литературе отсутствуют данные по скорости плавания бычков, исключение составляет единичное измерение максимальной скорости бычка-кругляка в желобе (Радаков, 1964).

Наибольшие скорости развивал песочник (48—50 см/сек), несколько меньше — сирман (44 см/сек), самые низкие — кругляк (не более 34 см/сек) (табл. 1). Мартовик в аппарате не плыл — при скорости потока около 30 см/сек, он мог сопротивляться току воды, удерживаясь на месте. Продолжительность плавания в аппарате для каждого из этих видов также оказалась неодинаковой. Песочник мог плыть 10—15 мин, кругляк — 3—4 мин, а затем, как и мартовик удерживался на месте, сирман — 8—10 мин. По скорости и продолжительности плавания наилучшим пловцом среди исследуемых видов оказался песочник, затем следует сирман и кругляк, и, наконец, мартовик. Хронометрирование периодов покоя и плавания у бычков в аквариуме также показало, что песочник и сирман находятся в движении большую часть суток (42—37% времени) по сравнению с кругляком (28,6%).

Интересно сопоставить полученные данные с некоторыми биохимическими показателями крови бычков.

М. Беде (M. Bede, 1959) установил, что относительная величина альбуминовой фракции крови рыб связана с их подвижностью. Так, у пелагических рыб, тунцов и скумбрии, — альбуминовая фракция составляет 60% от общего белка, у донных мигрирующих форм собственно окуневых — 40% и у ведущих малоподвижный образ жизни скорпеп — 5%. По данным Н. И. Куликовой (1970), исследовавшей сывороточные белки крови бычков, максимальное количество альбумина (27%) содержится в сыворотке крови песочника, несколько меньшее (26,2%) — у сирмана, минимальное у кругляка (22,6%) и у мартовика (16,8%). Следовательно, по содержанию альбумина бычки

располагаются в той же последовательности, которая установлена нами.

Обмен бычков во время плавания резко возрастает. Так, интенсивность обмена песочников весом 20—30 г во время движения составляет 0,381 мл/г-ч (Q_a) против 0,139 мл/г-ч, потребляемых в относительно неподвижном состоянии ($Q_{ст}$). Столь же значительное увеличение обмена отмечено и для второй весовой группы песочников 30—40 г. Аналогичные изменения в обмене происходят у мартовика, сирмана и кругляка (см. табл. 1).

Таблица 1
Стандартный ($Q_{ст}$) и активный обмен (Q_a) песочника, сирмана, кругляка и мартовки при температуре 19—20°C

Вид	Средний вес, г	Длина, мм	Потребление кислорода, мл/г-ч		Q_a		n	Скорость потока, см/сек	Продолжительность плавания, мин
			$Q_{ст}$	Q_a	$Q_{ст}$				
Песочник	26,2	85	0,139±0,003	0,381±0,022	2,74		7	48—50	10—15
	31,5	92	0,119±0,006	0,355±0,015	2,98	2,86	6		
Сирман	19,2	102	0,127±0,010	0,297±0,022	2,33		3	40—44	До 8
	27,5	107	0,103±0,015	0,308±0,010	2,99	2,66	8		
Кругляк	19,0	75	0,200	0,374±0,006	1,87		4	30—33	3—4
	26,6	90	0,122±0,004	0,293±0,028	2,39	2,11	8		
	35,6	96	0,109±0,004	0,227±0,019	2,09		10		
Мартовик	29,2	102	0,143±0,011	0,299±0,009	2,09		5	28—30 *	Не плыл
	34,6	110	0,132±0,008	0,256±0,006	1,94	2,01	5		

Так как для характеристики активного обмена рыб важны не абсолютные его показатели, а соотношения со стандартным обменом, проведены соответствующие расчеты. У песочника и сирмана обмен во время плавания повышается по сравнению со стандартным в 2,66 и в 2,86 раза, у кругляка и мартовика — в 2,11 и 2,01 раза. По литературным данным, у рыб соотношение $Q_a/Q_{ст}$ — меняется в довольно значительных пределах (от 2 до 14 раз) и зависит как от скорости плавания, так и от экологических особенностей вида (W. Sproog, 1946; H. Smit, 1965; Ивлев, 1962; J. Graham, 1949; S. Job, 1955; Алексева, 1965, 1967). Как видим, у бычков возрастание обмена во время плавания невелико. Не исключено, что это связано с малыми нагрузками в наших опытах.

Кислородный долг после плавания изучали у бычка-кругляка. Как видно из табл. 2, обмен бычков не сразу снижался до уровня стандартного: у семи рыб из 13-ти величина обмена в течение первых 40—50 мин после мышечной нагрузки (Q_1) превышала стандартный обмен ($Q_{ст}$) на 8,2—22,5%. У остальных рыб Q_2 почти не отличалось от $Q_{ст}$ (разница не превышала ошибку опыта).

Наблюдения за обменом в последующие 2—5 ч после нагрузки показали, что величины, характеризующие обмен в это время — Q_2 — Q_5 , практически не отличались от стандартного обмена до опыта.

Сравнение величин потребления кислорода бычком-кругляком
до мышечной нагрузки ($Q_{ст.}$) во время ее (Q_a)
и на протяжении 5 ч после нагрузки ($Q-Q_5$)

Вес, г	Потребление кислорода, мл/г-ч							$V = Q - Q_{ст.}$		
	$Q_{ст.}$	Q_a	Q через 40-50 мин	Q_2	Q_3	Q_4	Q_5	в мл	в % от $Q_{ст.}$	в % от Q_a
9,0	0,220	0,380	0,211	—	—	—	—	-0,009	-4,0	-2,4*
25,0	0,149	0,282	0,171	0,157	0,151	0,148	0,154	0,022	14,8	7,8
27,5	0,110	0,192	0,119	—	—	—	—	0,009	8,2	4,7
36,5	0,124	0,207	0,119	0,096	0,096	0,116	0,122	-0,005	-4,0	-2,4*
39,0	0,093	0,183	0,114	0,095	—	—	—	0,021	22,5	11,5
42,0	0,123	0,278	0,139	0,127	0,138	0,120	0,124	0,016	13,0	5,7
42,0	0,122	0,218	0,119	0,129	0,912	0,123	0,130	-0,003	-2,4	-1,4*
44,0	0,093	0,263	0,085	0,074	0,087	0,092	0,081	-0,007	-7,5	-2,7*
44,5	0,092	0,146	0,089	0,078	0,098	0,093	0,077	-0,003	-3,26	-2,0*
46,0	0,135	0,278	0,148	0,133	0,140	0,141	0,138	0,013	9,6	4,5
46,0	0,116	0,176	0,118	0,115	0,114	0,120	0,110	0,002	1,5	0,9*
44,0	0,093	0,316	0,112	—	—	—	—	0,019	20,4	6,0
41,0	0,127	0,231	0,123	0,123	0,131	0,126	0,130	-0,004	-3,2	1,7*

* Величины менее 3% не учитывались.

Опыты позволяют рассчитать поправку к активному обмену на кислородную задолженность. Кислородный долг, образовавшийся в результате 8—10-минутной нагрузки, ликвидировался в течение 40—50 мин. Если считать, что в течение всего этого времени у кругляка Q_1 превышало $Q_{ст}$ в среднем на 3,2% от величины активного обмена, то поправка на кислородный долг к активному обмену во времени десятиминутного плавания должна составить 15—20% от активного обмена. При больших и длительных нагрузках кислородный долг у рыб достигает огромных величин (70%) и ликвидируется в течение 10—24 ч (A. Heat and Pritchard, 1962; J. Brett, 1964). В ряде работ Блейка с сотрудниками (E. Black, 1957; E. Black and oth., 1960, 1962) исследовано изменение содержания молочной кислоты и других продуктов обмена в крови рыб после интенсивной мышечной работы. Ими показано, что для ликвидации кислородного долга требуется не менее 6—8 ч. По данным К. Д. Алексеевой (1967), кислородный долг у кефалей и смарид исчезает в течение часа. Очевидно, кислородный долг существенно дополняет активный обмен и должен учитываться при балансовых расчетах. Так, поправка введенная нами в кислородный долг, увеличила соотношение активного и стандартного обмена с 2,11 до 2,4.

На основании данных по стандартному обмену (Сказкина, 1969), активному обмену и кислородному долгу, а также по хронометрированию периодов покоя и плавания была рассчитана средняя величина энергетического обмена в условиях, приближающихся к природным, которая составила 140% от величины стандартного обмена и 50% — от активного обмена. Впоследствии эта характеристика была использована для балансовых расчетов при установлении величин пищевых рационов кругляка в Азовском море (Сказкина, Костюченко, 1968).

Г. Г. Винберг (1956) на основании сопоставления величин рационов, полученных прямыми методами и рассчитанными по обмену, пришел к выводу, что средний уровень энергетического обмена рыб в природных условиях примерно в два раза выше стандартного, причем у малоподвижных рыб $Q_{ср}$ будет приближаться к $Q_{ст}$, а у хороших пловцов, ведущих активный образ жизни, существенно превышать его.

На основании наших данных можно заключить, что характеристика среднего уровня энергетического обмена рыб в условиях, приближающихся к природным, должна устанавливаться в каждом конкретном случае экспериментальным путем, а именно, по уровню стандартного и активного обмена с поправкой на кислородный долг и по хронометрированию периодов покоя и плавания.

ВЫВОДЫ

1. В аппарате, специально сконструированном для определения активного обмена бычков, песочник мог развивать скорость 48—50 см/сек в течение 10—15 мин, сирман — 44 см/сек в течение 8—10 мин, кругляк — 34 см/сек в течение 3—4 мин. Мартовик при помощи присоски удерживался на месте при скорости потока 30 см/сек в течение 10—15 мин.

2. По сравнению с обменом покоя обмен во время плавания возрастал у песочника в 2,56 раза, у сирмана — в 2,86, у кругляка — в 2,11 и мартовика — в 2,01 раза.

3. Кислородный долг у кругляка в среднем составлял около 20% от величины активного обмена и ликвидировался в течение часа. Введение поправки на кислородный долг изменило соотношение $Q_a/Q_{ст}$ с 2,11 до 2,4.

4. Средний уровень энергетического обмена бычка-кругляка в условиях, приближающихся к естественным, рассчитанный на основании хронометрирования периодов покоя и плавания по стандартному и активному обмену с учетом кислородного долга, составляет $1,4Q_{ст}$.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева К. Д. Активный обмен водных животных. В кн. «Физиологические основы экологии водных животных». Севастополь, Изд. АН СССР, 1965.
- Алексеева К. Д. Влияние мышечной работы на энергетический обмен у рыб. М., изд-во «Наука», 1967.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, Изд-во Бел. гос. ун-та, 1956.
- Ивлев В. С. Техника измерения активного обмена. Сб. «Руководство по методике исследований физиологии рыб». М., Изд. АН СССР, 1962.
- Ивлев В. С. Активный энергетический обмен у мальков балтийского лосося (*Salmo Salar*) «Вопр. ихтиолог.» Т. 2, 1962.
- Карпевич А. Ф. Изменение продуктивности Азовского моря в условиях зарегулированного стока рек. «Гидробиологический журнал». Вып. 2, 3, Киев, 1965.
- Костюченко В. А. Влияние промысла на популяцию азовского бычка-кругляка. Труды АзчерНИРО. Вып. 24, 1966.
- Куликова Н. И. Исследования сывороточных белков азовских бычков методом электрофореза в агаровом геле. Труды ВНИРО. Т. XIX, 1970.
- Радаков Д. В. Скорости движения рыб. Сб. «Скорости движения и некоторые особенности зрения рыб». М., изд-во «Наука», 1964.
- Сказкина Е. П., Костюченко В. А. Пищевые рационы азовского бычка-кругляка. «Вопр. ихтиолог.» Т. 8. Вып. 2, 1968.
- Сказкина Е. П. О сезонных изменениях стандартного обмена у бычка-кругляка Труды АзчерНИРО. Т. 26, 1969.
- Bede, M. The proteins and lipids of the plasma of some species of Australian fresh and salt-water fish. J. Cell. Comp. Physiol. Vol. 54, No. 3, 1959.
- Bertalanffy, L. Metabolism types and growth types. Amer. Nat. Vol. 85, 1951.
- Black, E. C. Alterations of the blood level of lactic acid in certain salmonid fishes following muscular activity. J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 14, No. 6, 1957.
- Black, E. C., Robertson, A. C., Hanslip, A. R. and Chiu, W. G. Alterations in glycogen, glucose and lactate in rainbow and Kamloops trout, *Salmo gairdneri*, following muscular activity. J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 17, No. 4, 1960.
- Black, E. C., Connor, A. R., Lam, K. C. and Chiu, W. G. Changes in glycogen pyruvate and lactate in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) during and following muscular activity. J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 19, No. 3, 1962.
- Blazka, P., Volf, M., Cepela, M. A new type of respirometer for the determination of the metabolism of fish in an active state. Physiol. Biochem. Vol. 9, Prague, 1960.
- Brett, J. R. Some consideration in the study of respiratory metabolism in fish, particularly salmon. J. Fish. Res. Bd. Can. 1962, Vol. 19, No. 6.
- Brett, J. R. The swimming energetics of salmon. Sci. Amer. Vol. 213, No. 2, 1965.
- Brett, J. R. Swimming performance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to fatigue, time and temperature. J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 24, No. 8, 1967.
- Fry, F. E. The aquatic respiration of fish. Physiol. of Fishes. N.-Y. Vol. 1, Part 1, 1957.
- Graham, J. M. Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of the speckled trout, *Salvelinus fontinalis*. Can. J. Res., Vol. 27, No. 5, 1949.
- Heat, A. G. and Prichard, A. W. Changes in the metabolic rate and blood lactic acid of bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. Raf., following severe muscular activity. Physiol. Zool., Vol. 35, No. 4, 1962.
- Job, S. V. The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*. Univ. Toronto Biol. Ser. 61, 1955.
- Smit, H. Some experiments on the oxygen consumption of goldfish (*Carassius auratus*) in relation to swimming speed. Can. J. Zool., Vol. 43, No. 4, 1965.
- Spoor, W. A. A quantitative study of the relationships between the activity and oxygen consumption of the goldfish and its application to the measurements of respiratory metabolism in fishes. Biol. Bull. Vol. 91, No. 3, 1946.
- Zeuten, E. Oxygen uptake as related to body size in organisms. Quart. Rev. Biol. Vol. 28, No. 1, 1953.

Summary

The active metabolism in goby was studied with the help of a specially constructed hydrodynamic unit at the current velocity of 37 to 50 cm/sec. Under these conditions the level of active metabolism exceeded the level of resting metabolism by 2.7 times for monkey goby, *Gobius fluviatilis*, 2.9 times for syrman goby, *Gobius syrman*, 2.1 times for round goby, *Gobius melanostomus*, and was twice that of toad goby, *Gobius batrachocephalus*. The average oxygen debt amounted to 20% of the level of active metabolism and was replaced within an hour. The mean level of metabolism in goby, typical of their way of life in a body of water, constituted 1.4 of their standard metabolism value.

ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ
Труды ВНИРО, том LXXXV «Вопросы физиологии рыб».

Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
9	15-ая сверху	Musqurnus	Misgurnus
10	17-ая сверху	$n \cdot 10^{-4}$	$n \cdot 10^{-11}$
10	22-ая сверху	Cr ⁹⁰	Sr ⁹⁰
10	25-ая сверху	$1,4 \cdot 10^{-10}, 1,4 \cdot 10^{-6}$	$1,4 \cdot 10^{-10}, 1,4 \cdot 10^{-8}, 1,4 \cdot 10^{-6}$
28	Таблица	Cr ¹³⁷	Cs ¹³⁷
60	Таблица 5	г/кг веса рыбы (P)	мг/кг веса рыбы (P)
108	11-ая снизу	$N = (10_n (\lg N_N - \lg N_o) - 1) \cdot 100$	$N = (10 \frac{1}{n} (\lg N_N - \lg N_o) - 1) \cdot 100$
115	21-ая снизу	saktilis	saxatilis
117	Название статьи	NOTOTENIA	NOTOTHENIA
119	3-я снизу	negleta	neglecta
126	21-ая снизу	antartcum	antarcticum
126	19-ая снизу	gibberibrons	gibberifrons
127	19-ая снизу	жизнестойкое и потомство	жизнестойкое потомство
148	19-ая снизу	(Vallas)	(Pallas)
148	13-ая снизу	Oncorhynchus	Oncorhynchus
148	10-ая снизу	O. mason	O. masu
139	17-ая сверху	сирмана устанавливали на ры- бах, пойманных за 1—2 су- ток до опыта	стандартного обмена
149	Таблица, послед- няя строка	+ + по данным 1962	O. rhodurus + + по данным Hikita, 1962
151	10-ая сверху	Oncorhynchis	Oncorhynchus
152	16-ая сверху	(Baalsrood)	(Baalsrud, 1956)