

УДК 597—112 : 597—105

**О ЗАВИСИМОСТИ ДЫХАНИЯ РЫБ
ОТ СОДЕРЖАНИЯ РАСТВОРЕННОГО КИСЛОРОДА****Л. Б. Кляшторин, А. А. Яржомбек**

Содержание кислорода — один из важнейших факторов, лимитирующих существование рыб и других гидробионтов в водоемах. Знание физиологически допустимых пределов содержания растворенного кислорода позволяет оценить устойчивость к недостатку кислорода у рыб разных видов. Это представляет интерес как с точки зрения исследования экологической физиологии рыб, так и для практики рыбоводства.

Рассматривая вопрос о влиянии размера (массы) рыб на положение критической точки, Винберг (1956) указывает, что мелкие рыбы (по сравнению с крупными) имеют более высокие значения критических точек, поскольку им присуща большая (по сравнению с крупными) интенсивность потребления кислорода.

Следуя этой концепции можно придти к выводу о том, что с увеличением массы рыб параллельно снижению интенсивности обмена уменьшается величина критической точки. Этот вывод весьма ответствен, поскольку приходится допустить, что молодь рыб более чувствительна к дефициту кислорода, чем взрослые особи. Кроме того, возникает вопрос о возможностях регуляции потребления кислорода у разноразмерных рыб при повышении температуры. В противоречии с этим выводом находятся результаты экспериментов Джоба (Job, 1955), который не обнаружил различий в характеристиках зависимости дыхания от содержания O_2 у гольца в широком диапазоне размеров. Как указывает Фрай (Fry, 1957), имеющих данных недостаточно для окончательного вывода о независимости значений критических и пороговых точек у разноразмерных рыб.

Увеличение интенсивности потребления кислорода (выше уровня стандартного обмена) при данной температуре, вызванное возрастанием двигательной активности животного, приводит к повышению величины критического содержания O_2 (Graham, 1949; Fry, 1957). Поэтому величина критического содержания кислорода имеет смысл только при указании уровня обмена животного (Винберг, 1956). Значения критической и пороговой точек принято по этой причине давать для уровня стандартного обмена как физиологически нормального минимума потребления кислорода.

В практическом аспекте критическое содержание кислорода может быть определено как наименьшее содержание O_2 , при котором потребление кислорода рыбой остается на уровне ее стандартного обмена. Пороговое содержание O_2 определяется как содержание кислорода, при котором происходит потеря равновесия (переворачивание рыбы).

Вполне понятно, что для определения кислородной устойчивости рыб

необходима методика, которая обеспечивала бы надежное измерение уровня стандартного обмена животного.

В данной статье мы не касаемся физиологических аспектов регуляции дыхания у рыб. Цель работы — измерение зависимости обмена от содержания растворенного кислорода у разноразмерных рыб нескольких видов, а также оценка межвидовой чувствительности рыб к дефициту кислорода.

Интенсивность потребления кислорода измеряли по методу «прерванного протока». Принцип метода состоит в том, что животные проходят период успокоения после перенесения в респирометр при постоянном протоке воды. Затем проток перекрывают и измеряют установив-

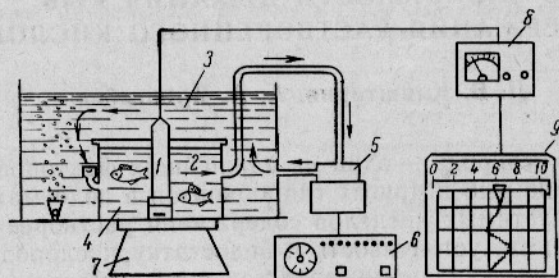


Рис. 1. Схема установки для исследования газообмена (линии тока воды показаны стрелками): 1 — кислородный электрод; 2 — респирометр с клапаном; 3 — внешний сосуд; 4 — аэратор; 5 — насос; 6 — реле времени; 7 — магнитная мешалка; 8 — регистрирующий блок; 9 — самописец.

шуюся к этому моменту скорость потребления кислорода. Проток может быть включен снова и цикл измерения повторен. Схема установки приведена на рис. 1. Содержание кислорода в респирометре непрерывно определяется с помощью мембранного кислородного электрода, показания которого записываются на ленте самописца. Циклы смены воды проводятся автоматически с помощью временного реле. Для получения полной кривой зависимости потребления O_2 от содержания кислорода временное реле отключается и производится запись скорости потребления O_2 при постоянно понижающемся содержании кислорода в сосуде.

Эта методика свободна от недостатков классических методов «проточной воды» и «замкнутых сосудов», но сохраняет их достоинства. Метод подробно описан в ранее опубликованных работах (Кляшторин, Яржомбек, 1972). В опытах с разноразмерными рыбами использовали тилапию (*Tilapia mossambica*), гуппи (*Lebistes reticulatus*), полосатого окуня (*Morone saxatilis*) и ленского осетра (*Acipenser baeri*). Список исследованных рыб приведен в таблице. Большая часть опытов проходила при температуре постоянного обитания рыб. В прочих случаях рыб акклиматизировали к температуре опыта не менее 4 суток.

На рис. 2, а представлены кривые интенсивности потребления кислорода для полосатого окуня в зависимости от содержания O_2 . У рыб разного размера при одинаковой температуре интенсивность потребления кислорода различна. Поэтому кривые располагаются на разных уровнях, что затрудняет сравнение данных. Различные уровни потребления необходимо привести к одному масштабу, что требует введения безразмерной единицы сравнения. Такой единицей может служить величина стандартного обмена.

Содержание кислорода в физиологической литературе принято вы-

ражать не в весовых концентрациях растворенного газа, а в единицах его парциального давления (мм рт. ст.). На рис. 2, б интенсивность потребления O_2 для полосатого окуня разных размеров выражена в процентах величины их стандартного обмена, принятого за 100.

Как видно из рис. 2, кривые зависимости потребления кислорода от его парциального давления для окуней размером от 1,5 до 22 г весьма сходны и могут быть аппроксимированы единой кривой. Величины критического и порогового парциального давления кислорода соответственно равны 68 и 35 мм рт. ст.

На рис. 3, а представлены результаты измерений для тилапии в диапазоне размеров от 0,25 до 23 г. На рис. 3, б показаны результаты

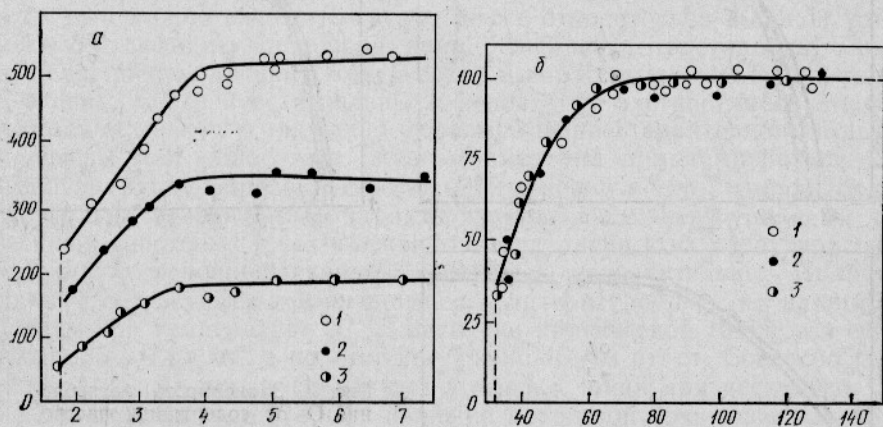


Рис. 2. Зависимость потребления O_2 полосатым окунем, имеющим разную массу, от содержания растворенного кислорода (при $22^\circ C$):
1 — 1,5 г; 2 — 10 г; 3 — 22 г.

экспериментов с группой размером 0,05, 0,1 и 0,25 г. На рис. 3, в приведены кривые дыхания для мальков и сеголетков ленского осетра массой 1—5,5 и 30—40 г соответственно. Как видно из результатов этих опытов, кривые потребления кислорода для разноразмерных рыб каждого вида в исследованном диапазоне размеров имеют сходную форму, а значения критических (и пороговых) точек для разноразмерных рыб практически не различаются.

По данным Грехема (Graham, 1949), величина критической точки для гольца (*Salvelinus fontinalis*) средней массой 27 г при $10^\circ C$ составляет 35 мм рт. ст. В наших измерениях для близкого вида *S. alpinus* массой 1—3 г при этой температуре получена величина 33,5 мм рт. ст. С этими результатами согласуются и данные работы Джоба (Job, 1955), который не обнаружил различий в значениях критических содержаний кислорода у гольца (*S. fontinalis*) массой от 5 до 1000 г.

В работе Винберга (1956) в качестве примера, иллюстрирующего зависимость критических точек от размеров рыб, приводятся данные Н. Д. Никифорова (1953) для молоди лососей. При $14,5^\circ C$ значение критической точки для лососей массой 8—11 г составляли 45 мм рт. ст., для рыб массой 1,2—2,6 г — 90 мм рт. ст. и для мальков массой 0,17 г — 120 мм рт. ст. Однако, если для рыб массой 8—11 г абсолютная величина интенсивности потребления кислорода [220 мг/(кг·ч)] хорошо соответствует уровню стандартного обмена, рассчитанного по основному уравнению (Винберг, 1956), то для лососей массой 1,2—2,6 и 0,17 г ве-

личины интенсивности потребления O_2 составляют 500 и 830 мг/(кг·ч) соответственно. Это в 2—3 раза превышает расчетные величины стандартного обмена. Такое увеличение уровня обмена выше стандартного привело, по-видимому, к увеличению значений критических точек для рыб. По нашим измерениям, для мальков кижуча и радужной форели массой 1—3 г величина критической точки составляет при 14°С

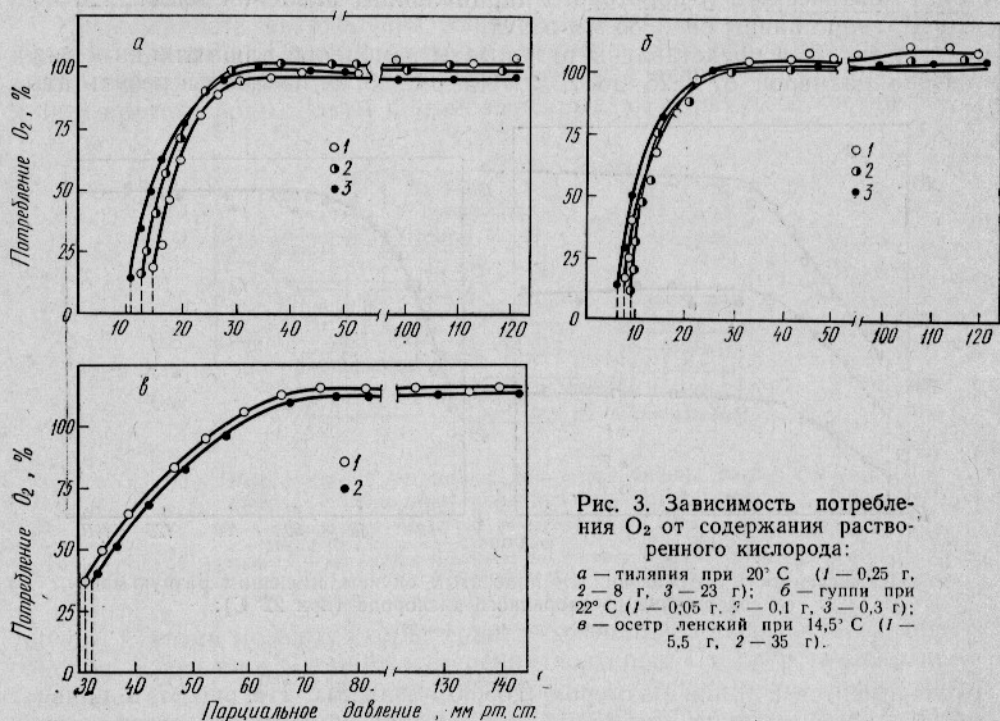


Рис. 3. Зависимость потребления O_2 от содержания растворенного кислорода:

а — тляляня при 20°С (1—0,25 г, 2—8 г, 3—23 г); б — группы при 22°С (1—0,05 г, 2—0,1 г, 3—0,3 г); в — осетр ленский при 14,5°С (1—5,5 г, 2—35 г).

42—47 мм рт. ст. Эта величина совпадает со значением критической точки для мальков лосося массой 8—11 г в опытах Н. Д. Никифорова (1953), поскольку уровень обмена рыб этой массы не отличался от стандартного.

Приведенные в работе Г. Г. Винберга (1956) данные А. Б. Ложинова (1952) ясно показывают, что критические точки для мальков (5—6 г) и сеголетков (30—40 г) севрюги при 18°С практически совпадают. Аналогичные данные приведены для мальков и сеголетков осетра. Результаты наших опытов с ленским осетром вполне согласуются с этими результатами. По-видимому, при рассмотрении вопроса о влиянии размера (массы) рыб на положение критической и пороговой точек следует принимать во внимание не абсолютную величину интенсивности обмена, а ее изменение относительно уровня стандартного обмена животного. Вполне понятно, что речь идет о рыбах, содержащихся в сходных кислородных условиях. При сравнении рыб одного вида, но акклиматизированных к разным условиям необходимо принимать во внимание способность рыб к компенсаторным физиологическим реакциям при недостатке кислорода в среде обитания. Пока нами получены данные лишь для рыб ограниченного набора размеров. Для окончательного решения вопроса необходимы опыты в возможно более широком диапазоне размеров животных.

Для того чтобы охарактеризовать видовые различия рыб по их устойчивости к недостатку кислорода, были сняты кривые потребления кислорода в зависимости от содержания O_2 у ряда рыб. Полученные в этих опытах величины критических и пороговых содержаний O_2 приведены в таблице.

Из приведенных в таблице данных видно, что при одной температуре ($10^\circ C$) четыре вида лососевых (голец, нерка, чавыча и кижуч) имеют очень сходные характеристики дыхания при понижении содержания кислорода. Критическое содержание O_2 для исследованных видов находится в пределах 33—35 мм рт. ст., пороговое — 18—19 мм рт. ст.

Для большей части рыб измерения проведены при $19-20^\circ C$. Среди этих рыб можно выделить группу рыб с относительно высокой устойчивостью к дефициту кислорода: карп, белый амур, толстолобик. Близки к этой группе по значению критических и пороговых точек гуппи, тиляпия, верховка. Более чувствительны к недостатку растворенного кислорода лососевые: кижуч и радужная форель. Близкие характеристики дыхания получены для полосатого окуня (измерение при температуре $22^\circ C$). Особую группу образуют осетровые: ленский осетр, гибрид белуга \times стерлядь, севрюга. Они характеризуются высокими уровнями критических и пороговых точек. Межвидовые различия этих характеристик дыхания у исследованных видов осетровых незначительны. Полученные данные согласуются с имеющимися в литературе. Так, по нашим измерениям при температуре $20^\circ C$, величина критической точки для севрюги равна 85 мм рт. ст., а пороговой — около 45 мм рт. ст. Согласно измерениям А. Б. Лозина (1952) для этого же вида при несколько более низкой температуре ($18^\circ C$), значение пороговой точки составляло 76—78 мм рт. ст., а критической — 35—40 мм рт. ст.

Вопрос о связи параметров, характеризующих устойчивость рыб к дефициту кислорода с их систематическим положением представляет большой интерес, но, по-видимому, не имеет однозначного решения. На основе данных этой работы можно сделать лишь предварительное

Значение критических и пороговых содержаний кислорода для некоторых рыб

Рыба	Содержание кислорода, мм рт. ст.		Температура, $^\circ C$	Масса рыбы, г
	критическое	пороговое		
Гонец	33,5	18,0	10	1—3
Нерка	33,0	19,0	10	1—3
Чавыча	33	19,5	10	1—3
Кижуч	35	18,5	10	1—3
Кижуч	57	25	19	1—3
Форель радужная	60	36	20	1—3
Тиляпия	32	10—12	20	22
Гуппи	30	8—10	20	0,3
Осетр ленский	88	45—50	20	5—6
Гибрид белуга \times стерлядь	82	42—50	20	32
Севрюга	85	43—48	20	34
Толстолобик белый	18	6	20	8
Амур белый	26	6	20	4
Карп	26	4	20	6
Верховка	36	8—10	20	2,5
Полосатый окунь	68	32	22	23
Бычок-песочник	50	10—12	24	12
Бычок-цуцик	50	10—12	24	9
Вобла каспийская	45	15—18	24	21

заключение о том, что систематически близкие виды с сходной экологией имеют сходную чувствительность к недостатку растворенного O_2 . Для выявления различий в чувствительности к дефициту кислорода у систематически близких видов, имеющих характерные экологические различия, необходим более широкий видовой материал, чем тот, которым мы располагали.

Выводы

1. Разноразмерные рыбы одного вида (в исследованном весовом диапазоне) при сходных кислородных условиях и одной температуре имеют близкие значения критических и пороговых содержаний O_2 .

2. Относительная чувствительность рыб разных видов к недостатку кислорода (при температуре $20^\circ C$) увеличивается в ряду: карповые (карап, белый амур, толстолобик, верховка), лососевые (кижуч, радужная форель), осетровые (севрюга, гибрид белуга \times стерлядь, ленокский осетр).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956. 252 с.
- Кляшторин Л. Б., Яржомбек А. А. Определение стандартного обмена у рыб с использованием мембранного электрода. — «Труды ВНИРО», 1972, т. 85, с. 36—44.
- Кляшторин Л. Б., Яржомбек А. А. Определение интенсивности дыхания у рыб. — В сб.: «Методика морфофизиологических исследований рыб». М., 1972, с. 4—19.
- Лозинов А. Б. Отношение молоди осетровых к дефициту кислорода в зависимости от температуры. — «Зоологический журнал», 1952, т. 31, с. 686—699.
- Никифоров Н. Д. Изменение интенсивности дыхания у молоди лосося, выращенной в различных условиях кислородного режима. — ДАН СССР, 1953, т. 88, с. 165—169.
- Fry, F. E. Aquatic respiration of fish. In book «Physiology of Fishes» 1. Acad. Press, N. Y. 1957, 447 p.
- Graham J. M. Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of speckled trout, *Salvelinus fontinalis*. 1949., *Canad. J. Res.* v. 27, N 5, pp. 270—289.
- Job, S. V. The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*. Univ. Toronto. Stud. Biol. Ser. 1955, N 61, 39 p.

On the relation between the respiratory activity in fish and the content of dissolved oxygen

L. B. Klashitorin, A. A. Yarzhombek

SUMMARY

Curves of the relationship between the respiratory activity and the content of dissolved oxygen in specimens of different sizes from four species of fish were obtained by the method suggested. It was found for each species that values of critical and threshold points in specimens of different sizes the weight of which ranged from 0,25 g to 30 g were very close. Specific relative sensibility to deficiency of oxygen estimated by values of the critical content of oxygen increases in species in the following order: carp, white amur, grass carp, coho, rainbow trout, stellate sturgeon and Lena sturgeon.