

УДК 597—112

## СПОСОБНОСТЬ РЫБ К РЕГУЛЯЦИИ ОБМЕНА ПРИ ДЕФИЦИТЕ КИСЛОРОДА

Л. Б. Кляшторин

Содержание растворенного кислорода — один из основных абиотических факторов, определяющих возможности существования водных животных. В водоемах в отличие от воздушной среды содержание растворенного кислорода значительно колеблется. В последнее время на кислородный режим водоемов влияет и антропогенное эвтрофирование, одним из наиболее опасных последствий которого является ухудшение кислородного режима не только в озерах и водохранилищах, но и во внутренних морях. Вопрос о том, каким образом водные животные могут удовлетворять свои энергетические потребности при дефиците кислорода, представляет большой практический и научный интерес.

Водных животных, в частности рыб, можно разбить на две группы (Проссер и Браун, 1967; Строганов, 1962). К первой относятся виды с так называемым независимым типом дыхания, способные поддерживать уровень обмена неизменным в довольно широком диапазоне концентраций растворенного кислорода (правильнее говорить не о концентрации растворенного в воде кислорода, а о его напряжении или парциальном давлении  $pO_2$ ). У рыб, относящихся ко второй группе, с так называемым зависимым типом дыхания, потребление кислорода изменяется в соответствии с уменьшением или увеличением парциального давления  $O_2$ .

Независимый тип дыхания продемонстрирован данными многих работ, в которых показана способность рыб поддерживать на постоянном уровне потребление кислорода, несмотря на значительное снижение его парциального давления. При уменьшении напряжения растворенного кислорода животные включают компенсаторные механизмы дыхательной системы. Возрастает объем жаберной вентиляции и скорость кровотока, что дает возможность извлекать из воды необходимое количество кислорода, несмотря на падение  $pO_2$  в среде. Это позволяет животным сохранять постоянный уровень обмена вплоть до критической точки, которая соответствует такому напряжению  $O_2$ , при котором компенсаторные механизмы дыхательной системы оказываются исчерпанными. Дальнейшее снижение  $pO_2$  в этих условиях приводит к уменьшению потребления кислорода и переходу к «зависимому» типу дыхания.

Положение критической точки как величины, ограничивающей нижний предел зоны независимого дыхания, непостоянно и зависит от величины кислородного запроса. Чем больше величина кислородного запроса, тем раньше исчерпываются компенсаторные механизмы дыхательной системы и тем выше располагается критическая точка. В соответствии с этим суживается зона независимого дыхания. При достаточно высоком кислородном запросе, например, при температурах, близ-

ких к верхнему пределу толерантности данного вида или высоких двигательных нагрузках при интенсивном плавании, падение парциального давления кислорода ниже уровня полного насыщения может вызвать уменьшение его потребления и переход к зависимому дыханию. Понятно, что при установлении типа дыхания (зависимый или независимый) у того или иного животного, следует обращать внимание на уровень его активности и величину кислородного запроса. Границы зоны независимого дыхания принято измерять по минимуму потребления кислорода (Винберг, 1956; Кляшторин, Яржомбек, 1975). К сожалению, это правило не всегда строго соблюдается, что является основной (но не единственной) причиной ошибок эксперимента. По существующим представлениям, животные с полностью зависимым дыханием вообще лишены способности к регуляции обмена (Проссер, Браун, 1967) и уровень потребления кислорода у них определяется напряжением растворенного кислорода в среде обитания. Однако трудно представить организмы с полным отсутствием регуляции обмена. Неясно, как такие животные могут изменять уровень своего обмена при колебаниях температуры или активно передвигаться, поскольку любое проявление жизнедеятельности изменяет энергетические потребности организма, а следовательно, требует изменения (регуляции) уровня дыхания.

Выводы о полностью зависимом дыхании у рыб основаны на результатах единственной экспериментальной работы Хэлла (Hall, 1929), который, измеряя зависимость потребления кислорода от его содержания у малоподвижной донной рыбы (*Opsanus tau*), обнаружил снижение потребления кислорода при уменьшении  $O_2$ , начиная от уровня почти полного насыщения воды кислородом воздуха. Для двух других видов рыб (*Stenotomus chrysops* и *Tetrodon maculatus*) в этих же опытах потребление кислорода оставалось почти постоянным вплоть до парциального давления 23 мм рт. ст. (15% насыщения). На основе этого небольшого материала Хэлл сделал вывод о том, что малоподвижные донные рыбы обладают полностью зависимым типом дыхания, а более подвижным пелагическим рыбам присущ независимый тип дыхания. В свое время было указано (Kays, 1930), что в работе Хэлла допущены методические погрешности, однако опыты с *O. tau* повторены не были и до сих пор этот вид считался классическим примером полностью зависимого дыхания. По величине кислородной емкости и форме кривой кислородного насыщения кровь *O. tau* соответствует крови некоторых морских и пресноводных рыб (Root, Black, 1931, 1940). Парциальное давление кислорода, необходимое для 95%-ного насыщения крови *O. tau* кислородом, составляет около 60 мм рт. ст. Можно полагать, что транспортная функция крови *O. tau* не нарушается по крайней мере до уровня половинного насыщения воды кислородом. У безгемоглобиновых антарктических рыб (сем. Chaenichtidae) потребление кислорода не зависит от его парциального давления вплоть до 40 мм рт. ст. (Hashemeyer, 1969). Все эти данные заставляли серьезно сомневаться в справедливости выводов, сделанных Хэллом.

Мы измеряли зависимость потребления  $O_2$  от его парциального давления у черноморских рыб разной экологии (Кляшторин, 1976) при температуре 18—19°C, используя ранее разработанную методику непрерывной регистрации потребления кислорода с помощью кислородных электродов (Кляшторин, Яржомбек, 1972). Из представленных на рис. 1а данных хорошо видно, что и донные (скорпена, звездочет) и пелагические (ставрида) рыбы сохраняют постоянный уровень обмена при значительном снижении парциального давления кислорода. Подобные же данные получены и для других черноморских рыб разной экологии. Значения критических и пороговых  $pO_2$  для исследованных видов приведены в таблице.

У донных малоподвижных видов величины критического  $pO_2$  более низкие и соответственно этому зона независимого дыхания более широкая, чем у пелагических. Донные виды: морской дракончик, звездочет и скорпена,— хищники-засадники. Они обычно зарываются в песок или занимают естественные донные укрытия. Их дыхательная система приспособлена к работе в условиях плохого водообмена и они могут переносить временный придонный дефицит кислорода. Пелагические рыбы гораздо реже сталкиваются с недостатком растворенного кислорода и способны активно избегать зон с пониженным напряжением  $O_2$ .

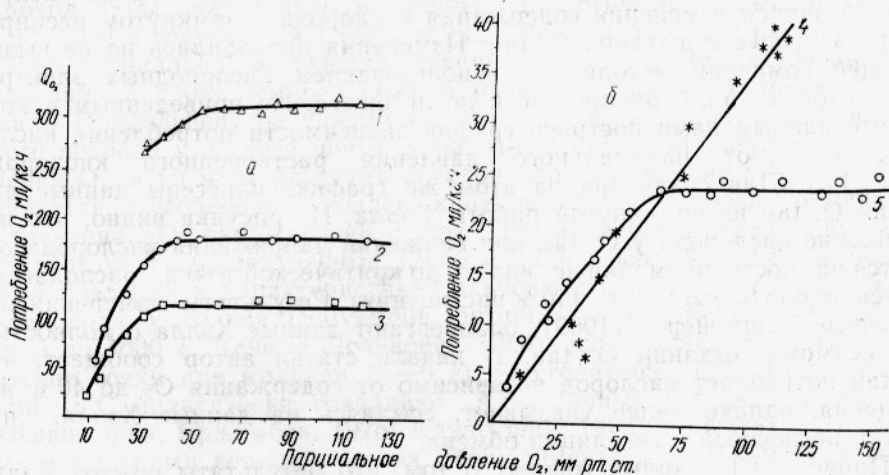


Рис. 1. Зависимость потребления кислорода от его парциального давления у черноморских рыб различной экологии: а: 1 — ставрида; 2 — скорпена; 3 — звездочет; б: 4, 5 — *Orsanus tau*, по данным Хэлла (1929) и Хашмейера (1969).

#### Значение критических и пороговых величин для рыб разной экологии

Рыба	Парциальное давление кислорода ( $pO_2$ ), мм рт. ст.		Рыба	Парциальное давление кислорода ( $pO_2$ ), мм рт. ст.	
	критическое	пороговое		критическое	пороговое
Морской дракончик	30,0	7,0	Ласкирь	36,0	12,5
Звездочет	37,0	7,0	Султанка	37,0	23,0
Скорпена	27,0	12,0	Смарида	45,0	20,0
Зеленушка	30,5	12,8	Ставрида	58,0	28,0

Имеющиеся в литературе данные подтверждают эти наблюдения. Так, например, уровень дыхания типично донной рыбы, звездчатой камбаты (Watters et al., 1973) остается постоянным при снижении парциального давления кислорода до 50 мм рт. ст. (33% насыщения). Независимый тип дыхания пресноводных рыб разной экологии подтверждают также Марвин и Хит (Marvin, Heath, 1968).

Таким образом, наши экспериментальные данные и наблюдения других авторов опровергают вывод Хэлла о том, что донные рыбы способны к регуляции потребления кислорода.

Несмотря на это обстоятельство, сам по себе «феномен Опсануса» как вида, для которого факт полностью зависимого дыхания был показан прямыми измерениями в работе Хэлла, оставался в силе. Убеди-

тельность данным Хэлла придавал также тот факт, что в одних и тех же условиях автор наблюдал у разных видов рыб и зависимое и независимое дыхание. Проверить эксперименты с *O. tau* было трудно потому, что этот вид не обитает в наших водах, хотя обычен для прибрежных мелководий Атлантического побережья Северной Америки. Работ, посвященных способности *O. tau* к регуляции дыхания нами не обнаружено и поэтому были просмотрены все статьи, где этот вид хотя бы упоминался.

В одной из работ Хашмейера (Hashemeyer, 1969), посвященной оценке влияния температуры на обмен *O. tau*, приведена кривая непрерывной записи изменения содержания кислорода в замкнутом респирометре в процессе дыхания *O. tau*. Измерения проводились по не вызывающей сомнений методике с использованием кислородных электродов, которые калибровались до и после опыта. По приведенным в этой работе данным нами построен график зависимости потребления кислорода *O. tau* от парциального давления растворенного кислорода (рис. 1б). Для сравнения на этом же графике нанесены данные дыхания *O. tau* из упомянутой работы Хэлла. Из рисунка видно, что потребление кислорода у *O. tau* при снижении напряжения кислорода остается на постоянном уровне вплоть до критической точки, располагающейся около 60 мм рт. ст. (40% насыщения). Результаты измерений, полученные Хашмейером (1969), опровергают данные Хэлла о полностью «зависимом» дыхании *O. tau*. В начале статьи автор сообщает, что *O. tau* потребляет кислород независимо от содержания  $O_2$  до 40% насыщения, однако далее указывает, ссылаясь на данные Хэлла, что *O. tau* неспособен к регуляции обмена.

Приведенные данные говорят о том, что результаты опытов Хэлла с *O. tau* ошибочны, а вывод о неспособности этого вида и других донных рыб к регуляции дыхания оделан поспешно. Корректировка данных статьи почти полувековой давности не была бы столь важной, если бы на основе работы Хэлла не возникли неправильные представления, которые, к сожалению, глубоко укоренились в литературе по физиологии дыхания рыб.

О регуляции дыхания рыб в различные периоды онтогенеза в литературе имеются противоречивые сведения. В монографии Проссера и Брауна (1967) по этому вопросу мало данных. Например, указывается, что у крупных животных по сравнению с мелкими зависимость дыхания от содержания кислорода выражена сильнее, однако это относится только к видам, не имеющим специальной системы кровообращения. Указывается также, что величина критической точки выше для крупной форели, чем для мелкой.

Согласно представлениям Привольнева (1947), основанным на опытах с икрой и молодь лосося, плотвы и некоторых других рыб, способность к регуляции обмена значительно изменяется в ходе эмбриогенеза в постэмбриональном периоде. Например, по его данным, для эмбрионов лосося потребление кислорода почти не зависит от содержания кислорода вплоть до стадии пигментации глаз, когда зависимость дыхания от  $pO_2$  возрастает, достигая максимума перед выклевом и после него. Для личинок и мальков лосося дыхание, по Привольневу, «полностью зависит» от парциального давления кислорода.

Сходные данные были получены в опытах с плотвой, для личинок которой, по его данным, характерно полностью зависимое от  $pO_2$  дыхание. По мере роста рыб степень зависимости дыхания от содержания кислорода медленно уменьшается, но окончательно тип дыхания, свойственный «взрослым» рыбам, устанавливается только у годовиков.

Рассматривая влияние размера (массы) рыбы на положение критической точки, Винберг (1956) указывает, что у мелких рыб одного вида значения критических точек выше, чем у крупных, так как интен-

сивность дыхания у них сравнительно выше. Исходя из этого, им был сделан вывод о том, что молодь рыб более чувствительна к дефициту кислорода, чем взрослые особи.

Этим представлениям противоречат данные авторов, изучавших эмбриональное развитие рыб при пониженных содержаниях  $O_2$ . Например, Вилларом (Willer, 1928) было показано, что выклев форели задерживается всего на 4 суток (около 15% времени инкубации) при снижении содержания кислорода до 2,5 мл/л. Если бы дыхание эмбрионов полностью зависело от содержания кислорода, то эмбриогенез проходил бы значительно медленнее. Аналогичные данные приведены Силвером с соавторами (Silver et al., 1965). Олдерайс (Alderdice et al., 1958) специально исследовал влияние неблагоприятных кислородных условий на сроки эмбрионального развития лосося. В противоположность Привольневу он указывает, что в первую половину эмбрионального периода у лососей почти полностью отсутствует регуляция потребления  $O_2$ , а по мере развития органов кровообращения у эмбриона появляется способность к поддержанию постоянного уровня обмена при изменении  $pO_2$  окружающей среды. Противоречат мнению Привольнева и результаты, полученные Джобом (Job, 1956), который не обнаружил различий в характеристиках зависимости дыхания от содержания кислорода у гольца (*Salvelinus fontinalis*) при изменении массы рыб от 5 до 1000 г. Данные Лозина (1956) ясно показывают, что критические точки для мальков (5—6 г) и сеголетков (30—40 г) севрюги при 18°C практически совпадают. Аналогичные результаты получены (Кляшторин, Яржомбек, 1975; Кляшторин, 1976) в опытах с сеголетками и мальками ленского осетра. Эксперименты с мальками и взрослыми теляпиями показали, что при изменении массы почти в 100 раз (от 0,25 до 22 г) положение критических точек существенно не изменяется. Сходные данные получены на гуппи при изменении массы мальков от 0,05 до 0,3 г. Величины критической точки у гольца *S. alpinus* массой 1—4 г (по нашим измерениям) и близкого вида *S. fontinalis* массой 55—72 г (Graham, 1949) оказались очень сходными. В свете этих наблюдений мнение Привольнева, основанное на результатах его опытов с икрой и мальками лосося, а также молодью других рыб вызывает серьезные сомнения.

Для проверки этих данных нами была измерена зависимость потребления кислорода от его парциального давления у трех видов лососей. Икру горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*), кеты (*O. keta*) и кижуча (*O. kisutch*) инкубировали на рыбноводном заводе приблизительно до середины эмбрионального периода (около 220 градусо-дней), после чего переносили в термостатированный при 10° аквариум с проточной аэрированной водой. 100 икринок на специальной сетке помещали в respirometer, находящийся в этом же аквариуме, и инкубировали при постоянном протоке, периодически измеряя зависимость потребления кислорода от его парциального давления. Схема измерений принципиально не отличалась от приведенной в работах (Кляшторин, Яржомбек, 1972; 1975).

Из представленных на рис. 2 данных можно видеть, что по крайней мере со стадии установления кровообращения у эмбрионов лосося наблюдается независимое дыхание. Потребление кислорода у эмбрионов остается практически на постоянном уровне вплоть до  $pO_2$  50—66 мм рт. ст. (около 30% насыщения). По мере развития эмбриона эта величина остается неизменной вплоть до выклева. В период расщипывания желточного мешка и перехода к активному питанию значение критической точки постепенно уменьшается до 32—40 мм рт. ст., а вскоре после перехода на активное питание величина критического  $pO_2$  стабилизируется на уровне 26—32 мм рт. ст. При дальнейшем

росте мальков в течение 4—5 мес. (при массе 1,5—2 г) значение критического  $pO_2$  не меняется. У молоди лососевых (кижуча, нерки, чавычи и гольца) массой 1,5—4,5 г значения критических  $pO_2$  при  $10^\circ$  находятся в пределах 30—37 мм рт. ст. (Кляшторин, 1975), что хорошо согласуется с нашими данными о критических  $pO_2$  для лососей, выращиваемых в лабораторных условиях. Как видно из рис. 2, межвидовые различия по исследуемым параметрам дыхания у исследованных видов лососей выражены слабо, что также согласуется с ранее полученными данными.

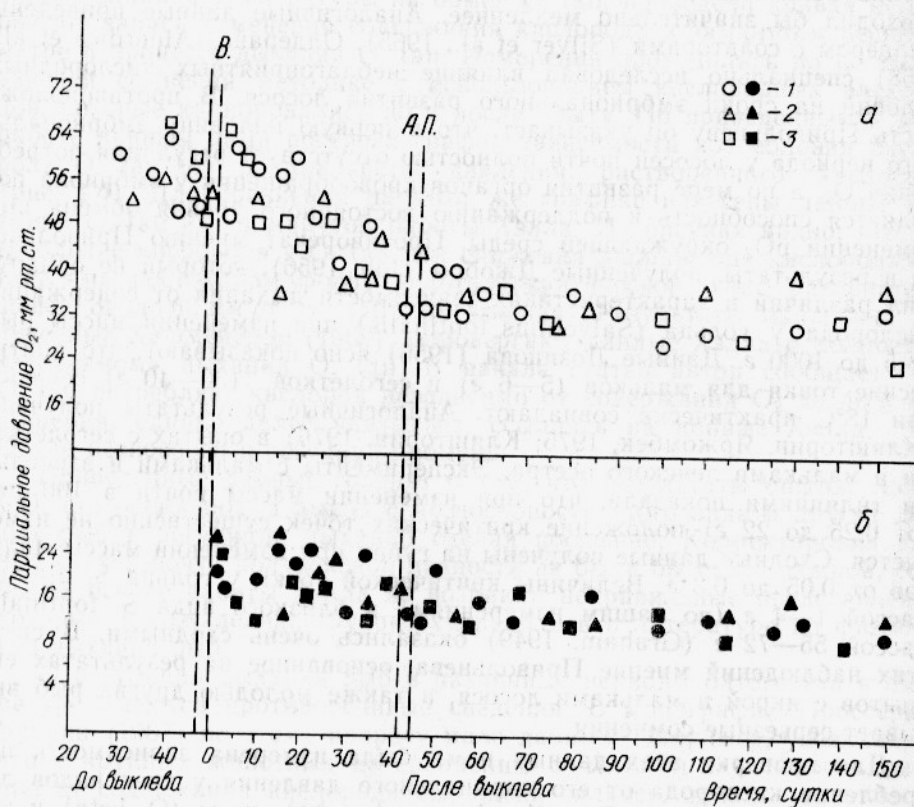


Рис. 2. Характеристики внешнего дыхания в эмбриональном и постэмбриональном развитии лососей (а — критические, б — пороговые  $pO_2$ ): 1 — кета; 2 — горбуша; 3 — кижуч; В — выклев; А. П. — переход на активное питание.

По величинам пороговых  $pO_2$  также не отмечено межвидовых различий; они остаются неизменными при росте и развитии рыб, а полученные в наших опытах пороговые  $pO_2$  12—16 мм рт. ст. практически не отличаются от значений пороговых точек для лососей из естественных условий обитания.

И наши, и литературные данные показывают, что механизмы регуляции потребления  $O_2$  начинают эффективно действовать еще в эмбриональный период и дыхание эмбрионов лосося по крайней мере с момента установления кровообращения относится к так называемому «независимому» типу. В постэмбриональном периоде этот тип дыхания почти не изменяется и значение критического  $pO_2$  лишь немного снижается, стабилизируясь на уровне, характерном для «взрослых» рыб вскоре после перехода на активное питание.

Все это говорит о несостоятельности выводов Привольнева (1947) о зависимости дыхания от парциального давления  $O_2$  на поздних ста-

дях развития эмбрионов и в постэмбриональном периоде у лососей и других видов.

Сейчас трудно установить, почему Привольневым были получены столь необычные результаты. Можно только предполагать, что применяемая им методика снижения содержания растворенного  $O_2$  обескислороженной кипячением водой и методика взятия проб не были свободны от существенных недостатков.

Для окончательного решения вопроса о возможностях регуляции обмена на разных стадиях эмбриогенеза были бы ценны данные для всего инкубационного периода, однако уже сейчас ясно, что способность к регуляции обмена в широком диапазоне парциальных давлений  $O_2$  проявляется у рыб достаточно рано и значения критических  $pO_2$  быстро достигают стабильных уровней, характерных для взрослых особей.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Способность к поддержанию дыхательного гомеостаза — одна из наиболее общих физиологических характеристик рыб. Существовавшие в литературе представления о полной зависимости потребления кислорода от содержания растворенного кислорода у некоторых экологических групп рыб (например донных) или неспособности к регуляции обмена у личинок и мальков — следствие ошибок эксперимента или недостаточно критического отношения к литературным данным.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956 г.
- Кляшторин Л. Б., Яржомбек А. А. Определение стандартного обмена у рыб с помощью мембранного электрода. Труды ВНИРО, 1972, т. 85, с. 36—45.
- Кляшторин Л. Б. О чувствительности молоди лососевых Salmonidae к недостатку кислорода. «Вопросы ихтиологии», 1975, т. 15, № 2, с. 371—375.
- Кляшторин Л. Б., Яржомбек А. А. О зависимости дыхания рыб от содержания растворенного кислорода. Труды ВНИРО, 1975, т. 96, с. 69—74.
- Лозинов А. Б. Отношение молоди осетровых к дефициту кислорода в зависимости от температуры. «Зоологический журнал», 1952, т. 31, № 5, с. 686—699.
- Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М., «Мир», 1967, 752 с.
- Привольнев Т. И. Изменения дыхания в онтогенезе рыб при различном парциальном давлении кислорода. Известия ВНИОРХ, 1947, т. 25, № 1, с. 57—113.
- Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. Изд. МГУ, 1962. 351 с.
- Alderdice, D. F., Wickett, W. P., Brett, J. R. Some effects of temporary exposure to low dissolved oxygen levels on Pacific salmon eggs. J. Fish. Res. Bd. Canada, 1958, v. 15, N 2, 229—49.
- Black, E. C. The transport of oxygen by the blood of freshwater fish. Biol. Bull., 1940, v. 79, N 3, pp. 215—229.
- Brett, J. R. The relation of size to ratio of oxygen consumption and sustain speed of sockeye salmon. J. Fish. Bd. Can. Res. 1965, v. 2, N 6, pp. 1491—1505.
- Davis, J. C. Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis in Canadian species: a review. J. Fish. Res. Bd. Can. v. 32, N 12, 2295—2332.
- Job, S. V. The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. N 61, p. 39.
- Graham, J. M. Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of speckled trout (*Salvelinus fontinalis*). Canad. J. Res., 1949, v. 27, N 5, pp. 270—289.
- Hall, F. G. The influence of varying oxygen tensions upon the rate of oxygen consumption in marine fishes. Amer. J. Physiol. 1929, v. 88, N 2, 282—292.
- Hashemeyer, A. E. Oxygen consumption of temperature-acclimated toadfish *Opsanus tau*. Biol. Bul., 1969, v. 136, N 1, pp. 28—33.

Hemmingsen, E. A., Douglas, E. L., Grigg, G. C. Oxygen consumption in an Antarctic hemoglobin-free fish, *Pagetopsis macropterus* and in three species of *Notothenia*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1969, v. 29, pp. 467—470.

Keys, A. B. The relation of the oxygen tensions in the external respiratory medium to the oxygen consumption of fishes. *Science*, 1930, N 1833, 76—78.

Marvin, D. E., Heath, A. G. Cardiac and respiratory responses to gradual hypoxia in three ecologically distinct species of freshwater fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1966, v. 27, pp. 349—355.

Root, R. W. The respiratory function of the blood of marine fishes. *Biol. Bull.*, 1931, v. 61, N 4, 427—456.

Silver, S. J., Warren, Ch. E., Doudoroff, P. Dissolved oxygen requirements of developing steelhead trout and chinook salmon embryos at different water velocities. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1963, v. 92, N 4, pp. 327—355.

Watters, K. W., Smith, L. S. Respiratory dynamics of the starry flounder (*Platichthys stellatus*) in response to low oxygen and night temperature. *Marine Ecol.*, 1973, v. 19, N 2, pp. 133—149.

Willar, A. Untersuchungen über das Wachstum bei Fischen. *Z. Fischerei*. 1928, Bd. 26, N 4, 69—78.

*The capability of fish to control metabolism  
when the oxygen content is low in the environment*

Klashtorin L. B.

SUMMARY

The data on regulation of metabolism in fish obtained from the experiment and information from literature are analysed. It is ascertained that the common understanding that respiration of adult fish, larvae and fry from some ecological groups is dependent upon the content of dissolved oxygen is erroneous. The independent type of respiration is inherent in all species of fish, the capability of controlling metabolism is displayed even at early stages of ontogenesis.