

МИНИСТЕРСТВО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА РСФСР

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ

ОЗЕРНОГО И РЕЧНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА

(ГОСНИОРХ)

На правах рукописи

АЛИКИН Юрий Серафимович

ВЫДЕЛЕНИЕ УГЛЕКИСЛОТЫ И ДЫХАТЕЛЬНЫЕ КОЭФФИЦИЕНТЫ

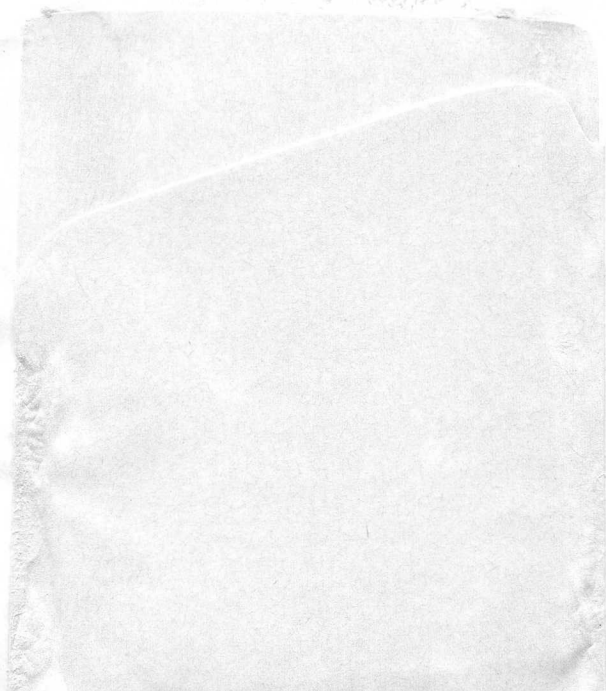
У РЫБ В ПОКОЕ И ПРИ ПЛАВАНИИ

Физиология человека и животных - 03.00.13

А в т о р е ф е р а т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ленинград, 1976



МИНИСТЕРСТВО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА РСФСР

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ

ОЗЕРНОГО И РЕЧНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА

ГОСНИОРХ

На правах рукописи

АЛИКИН Юрий Серафимович

ВЫДЕЛЕНИЕ УГЛЕКИСЛОТЫ И ДЫХАТЕЛЬНЫЕ КОЭФФИЦИЕНТЫ

У РЫБ В ПОКОЕ И ПРИ ПЛАВАНИИ

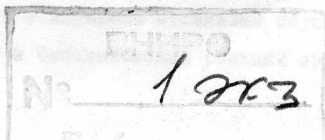
Физиология человека и животных - 03.00.13

А в т о р е ф е р а т

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Ленинград, 1976



Работа выполнена в Институте физиологии Сибирского филиала
АН СССР.

Научный руководитель - доктор медицинских наук В.А. Матюхин.

Официальные оппоненты:

Заслуженный деятель науки РСФСР, доктор биологических наук,
профессор Т.И. Привольнев,

Кандидат биологических наук Л.Я. Штерман.

Ведущее учреждение - Институт биологии южных морей им. А.О.Ковалевского АН УССР.

Автореферат разослан " 6 " сентября 1976 г.

Защита диссертации состоится " 9 " сентября 1976 г. в 13.00
часов на заседании Ученого Совета Государственного научно-иссле-
довательского института озерного и речного рыбного хозяйства
(199053, Ленинград, В-53, наб.Макарова, 26).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке.

Ученый секретарь Совета

Е.А.БОГДАНОВА

Оценка энергетических затрат у водных животных при движении представляет интерес как в теоретическом, так и практическом плане.

Решение этих вопросов связано в первую очередь с прогнозированием двигательного поведения рыб при миграциях, прохождении рыбопропускных сооружений, нересте и других актах, требующих больших энергетических затрат. Одновременное выяснение ряда закономерностей энергетики и мощности плывущего организма относительно его гидродинамических качеств составляет одну из задач современной гидробионики.

Это подкрепляется настоятельной необходимостью развития вопросов эволюционной и экологической физиологии рыб. Среди них - определение критериев адаптации видов к различным условиям среды: исследование явлений подвижности в процессах онто- и филогенеза; выявление показателей состояния рыб при плавании.

Одним из наиболее общих вопросов биоэнергетики водных животных остается проблема форм аккумуляции и утилизации энергии у рыб по сравнению с аналогичными формами других животных.

В настоящее время исследование этих вопросов осуществляется с привлечением физиологии обменных процессов, интенсивность которых традиционно оценивают по показателям газообмена.

Следует подчеркнуть, что в исследованиях последних лет широко представлены различные стороны обмена углекислоты теплокровных животных. Повышенный интерес к углекислоте обусловлен тем, что она, являясь одновременно неизменным продуктом жизнедеятельности, в то же время участвует в регуляции физиологических процессов, оказывая, таким образом, влияние на деятельность всех без исключения функциональных систем организма. (Маршак, 1969; Fleischka e. a., 1965; Шик, 1970, 1973, Белицер, 1940).

Эти два обстоятельства открывают перед исследователями широкие возможности проникновения в интимные механизмы осуществления компенсаторных, приспособительных и биохимических реакций организма.

Регуляторная функция углекислоты имеет особенно важное значение при оценке энергетики животного как в покое, так при движении. Именно углекислота, как регулятор процессов на различных уровнях организации (мембраны митохондрии, гиалоплазма, мембраны клеток, транспортные системы крови, органный, ц.н.с. и т.д.), позволяет исключительно экономно и точно направлять энергетические процессы в организме.

Рыбы по отношению к млекопитающим обладают в основном теми же механизмами образования CO_2 , хотя в целом наблюдается несколько больший вес анаэробных процессов в общем тканевом метаболизме. Это привело к тому, что транспортные функции крови и кислотно-щелочное равновесие рыб организованы так, что значительное накопление кислых анаэробических продуктов не вызывает существенных изменений обменных процессов. Важная роль, по-видимому, при этом принадлежит морфо-функциональной системе красных и белых мышц рыб (Бельченко, 1972, Морозова и Трусевич, 1971; Хаскин, 1969; Шульман, 1972, Bilinski a, Jonas, 1970; Black e.a., 1959, 1966; Drummond a. Black, 1960; Hochachka a. Hayes, 1968; Fisher, 1970; Piper a. Baumgarten, 1969; Wittenberger, 1967 и др.).

Однако у рыб при изучении обмена веществ ввиду трудностей определения углекислоты в воде ограничиваются только определением потребления кислорода (Строганов, 1962; Винберг, 1956).

Это является, в известной степени, причиной почти полного отсутствия сведений, связанных с особенностями выделения CO_2 у рыб. Поэтому до сих пор остается невыясненной количественная картина выделения углекислоты у рыб в зависимости от условий среды и активности животного, соотношения этого процесса с энерготратами организма и источниками образования углекислоты, а также величины дыхательного коэффициента при плавании, необходимые для определения направленности метаболизма и энергетических расчетов. Имеющиеся данные в этом плане зачастую трудно объяснить.

Величина дыхательного коэффициента в опубликованных работах Kuttu (1968), Morris (1967), Л.А.Галкиной и Л.В.Поздняковой (1966), Т.И.Привольнева (1964) может принимать значения от 0,6 до 4,5. Считается, что такие значения дыхательного коэффициента могут быть связаны также с особенностями влияния различных условий среды на жизнедеятельность рыб (Привольнев, 1964; Kuttu, 1968). В связи с изложенным, целью работы явилось:

1. разработка высокочувствительного экспресс- метода определения углекислоты внешнего дыхания рыб применительно к задачам комплексной оценки энергетики и физиологии плавания рыб;

2. исследование закономерностей выделения углекислоты у рыб в покое и при различных режимах двигательной активности;

3. изучение влияния температурного фактора среды на выделение углекислоты у рыб;

4. установление величин дыхательных коэффициентов у исследуемых видов рыб в покое и во время плавания;

5. комплексная оценка направленности метаболизма, возникновения анаэробного обмена и восстановительного периода у рыб по выделяющейся углекислоте и дыхательному коэффициенту.

Поставляемые вопросы являлись частью общей программы Лаборатории Биоэнергетики Института Физиологии СО АН СССР - определения эффективности движения водных организмов, для решения которой в 1968 году проводились полевые экспедиционные исследования на р.Оби, а с 1969 по 1973 г. включительно - на оз.Байкал, в районе Истока Ангары.

Материалы диссертации изложены на 154 страницах машинописного текста, содержат 23 таблицы и 22 рисунка. Список литературы включает 219 наименований, в том числе 113 - на иностранных языках.

ОПИСАНИЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО МЕТОДА

Методические особенности экспериментов с использованием биогаидро- динамического стенда

Изучение выделения углекислоты как в покое, так и при плавании проводилась в установке для комплексного определения показателей энергетического обмена и гидродинамики плавания рыб. Установка была сконструирована в лаборатории биоэнергетики Института физиологии СО АН СССР и относится к респирометрам замкнутого типа (Матвяхин, Хаскин, Столбов, 1970). Стенд позволяет плавно изменять скорость потока от 0 до 160 см/сек. Адекватность движения рыбы и набегающего потока достигается на принципе рестагнуса. Стенд термостатирован. Температура воды поддерживается с точностью $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$ от 2°C и выше. Объем респирометра 50,3 л. Состояние подопытной рыбы оценивается по следующим показателям: потребления O_2 , выделения CO_2 , частоты дыхания и плавательных движений, ЭКГ и ЭМГ, а также по гидродинамическим характеристикам изучаемых рыб и моделей.

Немаловажным обстоятельством, способствовавшим решению поставленных вопросов, послужили выбор места и объекта исследования. Известно, что наибольшая точность и возможность измерять небольшие количества добавляемой в воду углекислоты, достигают при использовании декарбонизированной или слабоминерализованной воды (Kitty, 1968; Voworth e.a., 1936). Вода оз. Байкал отвечает этому требованию. Кроме того в качестве объекта исследований был выбран вид, обитающий там же, — байкальский хариус. Этот вид отличается высокими плавательными способностями, а также большой живучестью по сравнению с другими видами рыб при проведении физиологических экспериментов. Исследования выполнялись при тех же температурах, при которых рыбы жили в природе к моменту отлова.

Эксперименты выполнены на трех видах пресноводных рыб: обском язе (*Leuciscus idus* L.), байкальском омуле (*Coregonus autumnalis migratorius* Georgi) и байкальском хариусе (*Thymallus arcticus baicalensis* D.).

Используемые в наших экспериментах виды можно систематизировать по нескольким характеристикам: По плавательным способностям: хариус - может преодолевать потоки со значительными скоростями; омуль - может плыть длительное время, но с меньшими скоростями, чем хариус и, наконец, язь - вид не приспособленный к плаванию с большими скоростями. По температурам среды: омуль и хариус - виды, ограниченные температурными условиями Байкала, его почти круглогодичный гомойтермией ($3-4^{\circ}$) и только относительно короткий промежуток в году - июль-август, живущие при температурах $10-12-14^{\circ}$. Для обского язя температурные условия среды характеризуются довольно широкими пределами изменения от $1-3^{\circ}$ - зимой до $20-22^{\circ}$ в летние месяцы. По отношению к содержанию кислорода в воде байкальские виды являются оксифильными, поскольку содержание O_2 в байкальской воде колеблется мало в течение года, а обский язь менее оксифильным видом по отношению к хариусу и омулю.

На основании изучения литературных данных, а также собственного пятнадцатилетнего опыта были выработаны определенные приемы исследования обмена рыб как в покое, так и при плавании в условиях биогидродинамического стенда.

Обмен покоя (стандартный обмен) определялся в биогидродинамическом стенде, описанном выше. Помещенная в камеры стенда рыба выдерживалась 12-14 часов в условиях проточной воды, затем камера герметизировалась и в течение одного или двух часов определялись исходные показатели сдвигания CO_2 в покое, после этого следовало определение активного обмена.

При исследовании "активного" обмена (или энергозатрат на движение рыб) были использованы два метода - метод "ступенчатых" нагрузок и метод длительного многочасового плавания с одной скоростью.

Суть примененного метода "ступенчатых" нагрузок (Матвеев, и др., 1973) заключается в том, что в условиях биогидродинамического стенда рыбу "заставляют" плыть определенное время с определенной скоростью, а затем эту скорость увеличивают на строго определенную величину, не меняя

выбранный отрезок времени. Увеличение дозированных скоростей (ступеней) продолжается до полного утомления рыбы, которое проявляется в том, что рыба начинает сноситься потоком на заградительную решетку и перестает плыть. Повышение скорости потока относительно предыдущей осуществлялось на 10 см/сек. Каждый скоростной режим выдерживался один час. Затем следовал 20-минутный отдых, используемый для промывки камеры и восстановления исходного содержания кислорода и углекислоты. Исходная скорость обычно составляла 37 см/сек.

Длительное многочасовое плавание осуществлялось при условии, что скорость плавания составляла 67,77 или 97 см/сек. и не изменялась на протяжении всего эксперимента. После каждого часа плавания без снижения скорости в течение 20 минут проводилась смена воды в стенде для восстановления исходного содержания кислорода и углекислоты. Длительность плавания обычно составляла от 2 до 8 часов.

Метод определения углекислоты внешнего дыхания рыб

Используемый нами метод разрабатывался для исследования выделения углекислоты у рыб в установке для комплексного изучения энергетики и физиологии плавания (Аликин, 1973). Применение метода в течение ряда лет при исследовании энергозатрат различных видов рыб (Матехин, Столбов, Аликин, 1969; Аликин, Столбов, 1970) выявило возможность достаточно четко регистрировать выделение углекислоты у особей весом от 200 до 600 гр. при объеме распиromетра (через 15 минут) до 60-десяти литров.

В основу нашего метода положено использование потенциометрического титрования, что позволяет исключить индикаторную ошибку и увеличить точность определения углекислоты и гидрокарбонатов. Кривые потенциометрического титрования, как отмечают П.А.Кривко и И.Е.Шульц (1965), позволяют, в известной степени, судить о составе солей, образующих щелочность.

Потенциометрическое титрование угольной кислоты в воде основано на том, что содержание компонентов гидрокарбонатной системы (CO_2 , H_2CO_3^* , HCO_3^- , HCO_3^{2-}) зависит от pH. Молекулярные соотношения этой зависимости,

главным образом, могут быть найдены по значениям кажущихся констант диссоциации. В соответствии с этим свободная CO_2 анализируется почти полностью при $\text{pH}=8,50$. Анализ же карбонатов проходит на 99% при титровании их от $\text{pH} 8,46$ до $4,60$. Поэтому в предлагаемом потенциометрическом методе используется следующая схема химического анализа: свободная углекислота определяется титрованием щелочью (NaOH), а гидрокарбонаты - соляной кислотой (HCl).

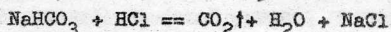


Схема экспериментальной установки для определения выделяющейся углекислоты рыб представлена на рис. I.

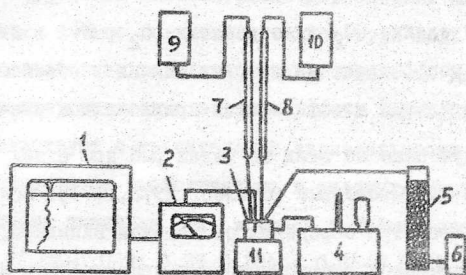


Рис. I. I - Самописец КСП-4; 2 - pH-метр ЛПУ-01; 3 - Термостатированная ячейка для титрования; 4 - водяной термостат; 5 - поглотительная колонка для CO_2 воздуха; 6 - микрокомпрессор для продувания проб воздухом, освобожденным от CO_2 ; 7 и 8 - бюретки для NaOH и HCl ; 9 и 10 - емкости для $0,02\text{N NaOH}$ и $0,02\text{N HCl}$; II - магнитная мешалка ЭМИБ.

Для работы применяли лабораторный pH - метр ЛПУ-01 со стеклянным электродом НСТ-12-015. Отбор проб производили непосредственно из респирометра в ячейку для титрования без контакта с воздухом. Титрование проб осуществляли в термостатированной ячейке, в которую герметически смонтирован стеклянный электрод, термокомпенсатор, а также электрод сравнения.... В качестве электрода сравнения использовался хлор-серебряный

электрод, соединенный с ячейкой агар-агаровым мостиком, насыщенным хлористым калием (Оболенский, 1956). Расчет результатов выполнен на основании определения "свободной углекислоты", согласно А.А.Резникову и соав. 1963, Н.С.Строганову, 1962 и О.А.Алекину, 1954. Анализ гидрокарбонатов использовался в качестве проверочного метода. Относительная ошибка аналитического метода составляет 3-4%. Общий объем анализов, выполненных в 200-ах экспериментах на трех видах рыб, составил более 3000.

Для определения "аммонийной поправки" нами фотоколориметрически определялся аммонийный азот по реакции Несслера (Алекин, 1954; Строганов, 1962; Федореева, 1955). Оказалось, что выделение аммиака у байкальских видов составляло менее 1 мг/кг. час и в дальнейших расчетах не учитывалось.

Дыхательный коэффициент (RQ) рассчитывали как $RQ = 0,73 \frac{V_{CO_2}}{V_{O_2}}$, где V_{CO_2} и V_{O_2} - выделение CO_2 и потребление O_2 рыбой в мг/кг. час; 0,73 - переводной коэффициент из весовых единиц в объемные. Для определения величин дыхательных коэффициентов привлекались значения потребления кислорода, полученные на этих же видах рыб при одних и тех же условиях экспериментов А.Я.Столбовым (Столбов, 1972, 1973). Содержание кислорода в камере респирометра определялось методом Винклера, в мг/кг. час.

Материал обрабатывался статистически с привлечением критерия достоверности Стьюдента и дисперсионного анализа (Плохинский, 1962).

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

ВЫДЕЛЕНИЕ УГЛЕКИСЛОТЫ В УСЛОВИЯХ СТАНДАРТНОГО ОБМЕНА.

Исследовано выделение CO_2 в покое у обского язя, байкальских хариуса и омуля в зависимости от температуры среды. Результаты показывают, что выделение углекислоты увеличивается с повышением температуры. Так выделение CO_2 в мг/кг. час хариусом составляет при $4^{\circ}C$ - $72,8 \pm 5,84$, при $10^{\circ}C$ - $121,1 \pm 9,24$ и $16^{\circ}C$ - $212,1 \pm 22,8$. При тех же значениях температур выделение CO_2 у омуля - $59,8 \pm 4,4$; $93,6 \pm 6,0$ и $169,6$ мг/кг. час. Выделение углекислоты обским язем изучалось в пределах от 7 до $21,5^{\circ}C$ и

составляет при $7^{\circ} - 9,5^{\circ}\text{C} - 75,8 \pm 7,1 - 68,0 \pm 6,6$, при $16,5^{\circ} - 159,1 \pm 5,8$ и $250,0 \pm 21,0$ мг/кгчас при $21,5^{\circ}\text{C}$. В то же время у байкальского хариуса при одних и тех же температурах выделение CO_2 достоверно выше, чем у байкальского омуля ($0,95 \leq P \leq 0,99$).

Выделение углекислоты у рыб экспоненциально возрастает при повышении температуры и подчиняется закону Вант-Гоффа-Аррениуса. Отмечены видовые различия Q_{10} выделения CO_2 обского язя по сравнению с байкальским омулем и хариусом.

Выделение углекислоты (на примере - байкальского хариуса) подчиняется общей параболической зависимости обмена от веса тела. Влияние веса изучалось на 5-ти группах хариусов: $224,9 \pm 4,2$; $286,7 \pm 1,7$; $314,5 \pm 1,7$; $364,3 \pm 3,0$ и $427,4 \pm 3,9$ г. Не обнаружено достоверных изменений дыхательного коэффициента RQ с повышением температуры воды у изученных видов и на этом основании были выведены средние значения дыхательных коэффициентов. Общие энергетические закономерности выделения углекислоты в покое свидетельствуют о значительной вариабельности этого показателя обмена в зависимости от экологических и видовых характеристик у рыб.

Так полученные значения RQ в покое у байкальского хариуса, омуля и обского язя ($1,04 \pm 0,089$; $0,89 - 0,104$ и $0,75 \pm 0,096$) коррелируют со степенью подвижности этих видов.

Однако полученные экстраполяцией до нулевой активности (см. ниже) величины газообмена у хариуса дают RQ меньше единицы ($0,6$ - при 3°C и $0,8^{\circ}$ при 12°C).

Есть несколько путей объяснения этого феномена. Во-первых, низкая величина RQ основного обмена согласуется с исследованиями (Несвашка а. Науес, 1962; Шульман, 1972), которые отмечают у холодолюбивых рыб наличие интенсивного липидного обмена. В то же время RQ выше единицы может быть связано с состоянием асфиксии (Влажка, 1958; Стротанов, 1956; Привольнев, 1964; Куты, 1968 и др.). По-видимому, более подвижные рыбы в состоянии покоя будут испытывать относительно большую гипоксию, чем

во время плавания. Действительно, во время плавания величина дыхательного коэффициента снижается от значения 1,04 до 0,70-0,90 на крейсерской скорости плавания (70-80 сек).

ВЫДЕЛЕНИЕ УГЛЕКИСЛОТЫ У РЫБ ПРИ ПЛАВАНИИ

Выделение CO₂ при плавании с дозированными (ступенчатыми) скоростями

Большинство экспериментов по изучению выделения углекислоты при плавании проведено на хариусе. Использование приема ступенчато повышающейся нагрузки позволяет оценить плавательные способности рыб, отношение их к температурному фактору среды, оценить изменения RQ.

Анализ всех суммарных данных выделения CO₂ у хариуса в интервале температур 4-16°C показывает, что выделение углекислоты экспоненциально возрастает со скоростью плавания согласно зависимости $Y = a \cdot e^{bX}$:

$$Y = 69,2 \cdot e^{0,0242X} \quad \text{или} \quad \lg Y = 1,840 + 0,0105X,$$

где Y - выделения CO₂ в мг/кг.час,

X - скорость плавания в см/сек,

a и b - эмпирические коэффициенты, соответствующие основному обмену и степени прироста CO₂ за счет скорости плавания (размах активности).

Потребление кислорода у ряда рыб при плавании также изменяется с подобной закономерностью (Столбов, 1973, Brett, 1964, 1970, Tutler, 1969).

Однако при температурах среды 4,8,10,12 и 16°C выделение CO₂ в зависимости от скорости плавания имеет вид:

4°C	$Y = 29,51 \cdot e^{0,0288X}$	или $\lg Y = 1,470 + 0,0140X$
8°C	$Y = 41,97 \cdot e^{0,0246X}$	или $\lg Y = 1,681 + 0,0118X$
10°C	$Y = 72,28 \cdot e^{0,0194X}$	или $\lg Y = 1,859 + 0,0094X$
12°C	$Y = 77,62 \cdot e^{0,0230X}$	или $\lg Y = 1,890 + 0,0100X$
16°C	$Y = 123,0 \cdot e^{0,0184X}$	или $\lg Y = 2,090 + 0,0081X$

обозначения соответствуют вышеизложенным.

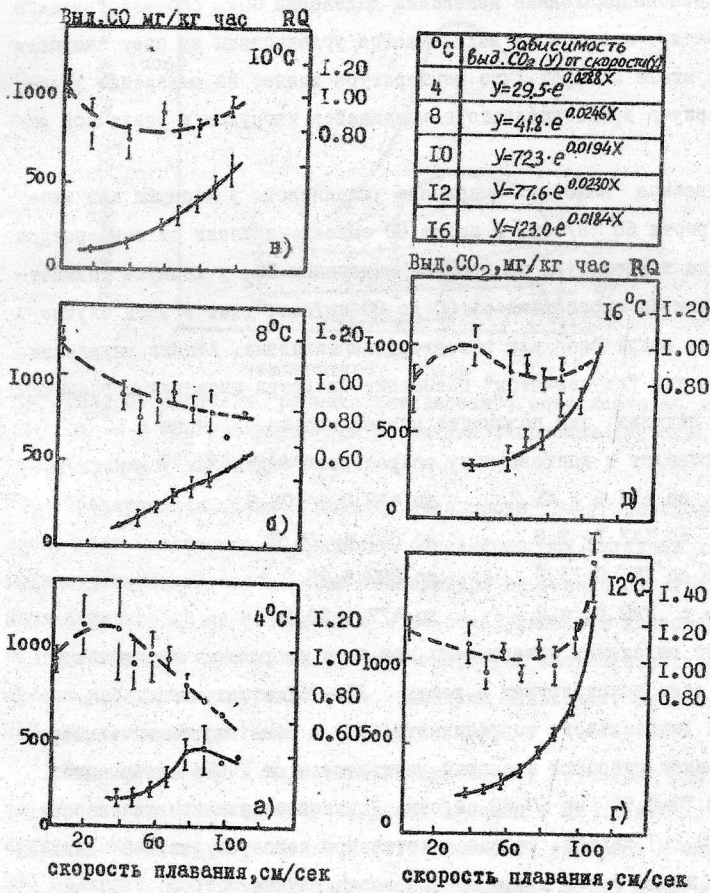


Рис. 2.
Зависимость выделения CO₂ (—●—) и изменения дыхательного коэффициента (—○—) у хариуса от скорости плавания при температурах среды: а) -4⁰С; б) - 8⁰С; в) -10⁰С; г) -12⁰С и д) -16⁰С.

Как показывают данные уравнения, с увеличением температуры среды происходят разнонаправленные изменения выделения CO_2 , соответствующего основному обмену, и прироста выделяющейся углекислоты за счет скорости плавания. Из этого следует, что температура влияет на выделение углекислоты у хариуса при ступенчато повышающейся нагрузке в различной степени.

Так называемое "вазовое" выделение углекислоты у хариуса при плавании до скорости 60 см/сек. и после 80 см/сек. зависит от температуры среды. Влияние температуры на процесс выделения CO_2 у хариуса снижается при плавании со скоростями от 60 до 80 см/сек, т.е. в этом случае пойкилотермные ведут себя как гомойтермные животные. Анализ выделения CO_2 у хариуса при "ступенчатом" повышении скорости плавания и различных температурах показал, что повышение интенсивности плавания с 40 до 80 см/сек. приводит к достоверному возрастанию выделения углекислоты:

при 4°C - со $176,6 \pm 41,2$ до $438,0 \pm 105,9$

при 8°C - со $142,1 \pm 9,8$ до $357,6 \pm 55,0$

при 10°C - со $156,0 \pm 13,9$ до $397,5 \pm 26,9$ и

при 12°C - с $220,1 \pm 24,2$ до $477,4 \pm 20,1$

Однако прирост выделения углекислоты при этих скоростях остается один и тот же при всех температурах и равен $216-261$ мг/кг.час.

Значение дыхательного коэффициента (RQ) в зоне изученных температур с увеличением скорости плавания уменьшается от $1,036$, полученного в покое, до $0,70-0,90$ при $60-70$ см/сек. Дальнейшее увеличение скорости плавания до $80-110$ см/сек. сопровождается при температурах $4-8^{\circ}$ дальнейшим снижением RQ до $0,70$, а при $10-12^{\circ}$ возрастанием до $1,00-1,50$ (рис.2).

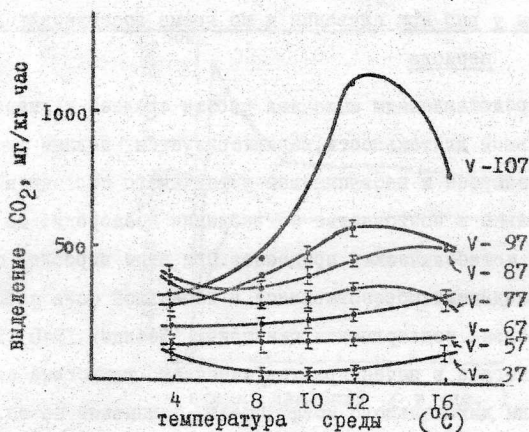


Рис. 3. Величина "размаха активности", оцененного по выделению CO_2 у хариуса при различных скоростях плавания и температурах среды.

Предпринятая оценка "размаха активности" по углекислоте, т.е. выделение того количества CO_2 , которое выделилось при активном движении, позволила установить, что влияние температуры на выделение углекислоты "размаха активности" не значительно и не обнаруживается достоверно до скорости плавания 80 см/сек; на больших скоростях плавания, начиная с 80-90 см/сек, наблюдается формирование максимума выделения CO_2 "активного обмена" при температуре 12°C.

Видовые различия выделения углекислоты у изученных рыб при плавании со ступенчато повышающейся нагрузкой связаны с их плавательными способностями. Выделение CO_2 обским язем, байкальским хариусом и омулем, равное 300 мг/кг.час соответствует скоростям плавания 30, 70 и 80 см/сек. В то же самое время максимальная скорость плавания язя не превышает 50 см/сек, а у байкальских видов вдвое больше (скорости 110 см/сек. они могут плыть от 5 до 15 минут).

Выделение углекислоты у рыб при плавании и во время восстановительного периода

По современным представлениям мышечная работа средней и умеренной интенсивности, но большой длительности, характеризуется полным удовлетворением кислородного запроса и наступлением устойчивого состояния обмена. Оно выражается не только в постоянстве потребления кислорода, но в известной стабилизации метаболических процессов. При этом аэробное окисление становится преобладающим. Образовавшаяся в начальной фазе работы молочная кислота интенсивно подвергается окислению (Белицер, 1940). За счет усиления синтеза гликогена в печени расход мышечного гликогена снижается. Уменьшения величины дыхательного коэффициента указывает на то, что в качестве источника энергии мышечной деятельности используются липиды и жирные кислоты (Лешкевич, 1964; Krueger e. a., 1968).

Использование такой модели движения у рыб совместно с оценкой восстановительного периода может помочь определению крейсерских скоростей плавания, т.е. движения с наибольшей эффективностью (Матюхин, Аликин и др., 1973).

Как показывают результаты проведенных исследований длительное плавание при температуре 12°C с различной интенсивностью (80 и 100 см/сек.) приводит к качественно разным картинам выделения углекислоты. При 8-часовом плавании со скоростью 80 см/сек. у кармуса наблюдается наступление устойчивого уровня обмена. Выделение углекислоты повышается по сравнению с уровнем покоя к концу первого часа до $409,0 \pm 35,4$ мг/кг. час и остается относительно постоянным в последующие часы плавания. Выделение CO_2 при плавании со скоростью 100 см/сек. достигает через 20 минут от начала движения $808,3 \pm 95,0$, а концу 1-го часа - $704,0 \pm 13,9$ мг/кг. час. В последующие часы выделение углекислоты достоверно снижается.

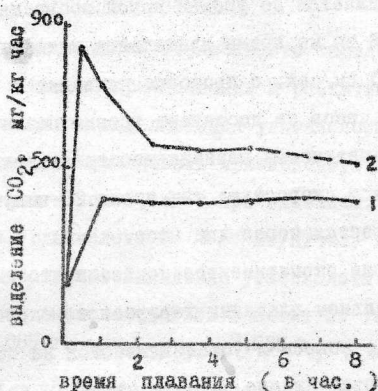


Рис.4. Выделение CO₂ у хариуса при длительном плавании различной интенсивности (-12°C; 1 - 80 см/сек; 2-100 см/сек.) ($R=0,98$) и достигает постоянного уровня 540 мг/кг.час.

Дыхательный коэффициент равен при этом $1,04 \pm 0,128$; через час плавания с данной скоростью $0,98 \pm 0,069$, через 2 часа - $0,95 \pm 0,180$, через 3,5 часа - $0,87 \pm 0,101$. Однако устойчивого уровня обмена в этом случае достичь не удастся, ибо дальнейшее движение прерывается вследствие наступающего утомления. Такое состояние принято обозначать как ложное steady state (рис.4, кривая 2).

Проведенная оценка периода восстановления у хариуса по выделяющейся углекислоте показывает, что длительное плавание со скоростью 80 см/сек не ведет к созданию кислородного долга, т.е. при этой скорости плавания у хариуса наблюдается наступление устойчивого уровня обмена и эта скорость для хариуса может считаться крейсерской.

Выделение CO₂ во время периода восстановления после длительного плавания со скоростью 80 см/сек. и протоком, который улучшает газовый режим в респирометре, колеблется около уровня покоя при всех температурах среды. Если вслед за плаванием следует период восстановления без протока,

то выделение CO_2 не снижается до уровня покоя во время 2-х часового периода восстановления. В то же время длительное интенсивное плавание хариусов со скоростью 100 см/сек. с протоком приводит к тому, что выделение CO_2 в течение 2-х часов не достигает уровня покоя. При этом большее влияние на продолжительность периода восстановления приобретает длительность плавания с этой скоростью: так после 20-минутного плавания восстановление заканчивается через два часа.

Результаты этой серии экспериментов показали, что дыхательный коэффициент (RQ) при длительном плавании хариусов со скоростью 80 см/сек. снижается по сравнению с покоем и устанавливается на постоянном уровне, что также подтверждает наступление *steady state* на этом режиме плавания. Средние значения RQ при температурах 8, 10 и 12° соответственно составляют $0,78 \pm 0,046$; $0,85 \pm 0,017$ и $0,90 \pm 0,040$. Эти средние значения достоверно повышаются с увеличением температуры среды ($P \leq 0,05$). Необходимо заметить, что крейсерская скорость плавания хариуса совпадает со средней скоростью течения Истока р. Ангара, где обитает этот вид (Егоров, 1959).

Наши наблюдения показывают, что кроме уменьшения степени аэфикации (о чем говорилось выше) у хариуса на этой скорости включается механизм пассивного дыхания (Аликин и др., 1976). Ряд авторов (Алеев и Овчаров, 1971; Овчаров, 1971; Brown а. Myr, 1970) считает, что данный механизм позволяет снижать энерготраты на дыхание при движении рыб. Однако это не единственная причина изменения дыхательного коэффициента при плавании. Во время плавания хариуса отмечены сложные коррелятивные влияния интенсивности движения и температуры среды на обмен, отражающиеся в конечном счете на величинах RQ . По-видимому, двигательная нагрузка является "проводящим" фактором, на фоне которого разворачиваются процессы, связанные с температурно зависимой судьбой метаболизма у рыб. В частности, как показывают значения RQ у хариуса при низких температурах развит липидный обмен при высоких - углеводный.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Разработан метод экспериментального определения углекислоты внешнего дыхания рыб в покое, при плавании и различных температурах.

2. Совместная оценка выделяющейся углекислоты и дыхательных коэффициентов у рыб позволяет установить приближенную направленность метаболических процессов как в покое, так и при плавании.

3. Выделение углекислоты (Y мг/кг.час) в покое зависит от температуры среды и веса рыб. Выделение углекислоты у байкальского хариуса, омуля и обского язя экспоненциально зависит от температуры среды (t) ($Y = 51,6 \cdot e^{0,085 t}$; $Y = 39,8 \cdot e^{0,085 t}$; $Y = 16,8 \cdot e^{0,122 t}$). Выделение углекислоты у хариуса параболически зависит от веса тела ($Y = 13,2 \cdot W^{0,72}$).

4. Отмечены видовые различия выделения углекислоты и дыхательных коэффициентов в покое, отражающие экологические особенности исследуемых видов рыб: температурный коэффициент (Q_{10}) обского язя (3,28), обитающего в водоеме с широкими колебаниями температур, выше чем у байкальских хариуса и омуля (2,34 и 2,18), обитающих в водоеме с узкими пределами колебаний температуры; величина дыхательного коэффициента (RQ) составляет у активных хариуса и омуля - 1,04 и 0,89, а у мало подвижного язя - 0,75.

5. Выделение углекислоты (Y мг/кг.час) при движении зависит от скорости плавания (X см/сек.) и описывается экспоненциальной зависимостью $Y = a \cdot e^{bX}$. Значения коэффициентов: a и b , соответствующие основному обмену и степени прироста углекислоты за счет скорости плавания, в зависимости от температуры среды изменяются разнонаправленно:

при $4^{\circ}C$ $a = 29,5$ $b = 0,0288$

при $8^{\circ}C$ $a = 41,8$ $b = 0,0246$

при $10^{\circ}C$ $a = 72,3$ $b = 0,0194$

при $12^{\circ}C$ $a = 79,2$ $b = 0,0230$

при $16^{\circ}C$ $a = 123,0$ $b = 0,0184$

6. Температура среды оказывает влияние на выделение углекислоты у хариуса при малых и максимальных скоростях плавания, на средних (крейсерских) наблюдается зона независимости обмена от температуры.

7. Величины дыхательных коэффициентов у изученных видов в покое не зависят от температуры среды.

8. Величина дыхательного коэффициента у хариуса при плавании возрастает с увеличением температуры среды, что свидетельствует о переориентации использования источников энергии плавания: при низких - липиды, при высоких - углеводы.

9. У хариуса установлено существование крейсерского режима плавания (60-80 см/сек.), которому соответствуют оптимальные значения физиологических показателей (устойчивое состояние обмена при длительном движении, стабильные значения дыхательного коэффициента, отсутствие кислородного долга, включение энергетически выгодного механизма "пассивного" дыхания).

С п и с о к

работ, опубликованных по теме диссертации

1. Стандартный обмен у некоторых видов пресноводных рыб - В "Сб. материалов 4-ой научной конференции физиологов, биохимиков и фармакологов Западно-Сибирского объединения", Красноярск, 1969. В соавторстве с В.А.Матяхиним и др.

2. Некоторые материалы экспериментального изучения активного обмена и энергозатрат при плавании рыб. В "Сб. материалов 4-ой научной конференции физиологов, биохимиков и фармакологов Западно-Сибирского объединения", Красноярск, 1969. В соавторстве с В.А.Матяхиним и др.

3. Газообмен у рыб при мышечной нагрузке. В сб. "Рефераты научных сообщений на IУ конференции физиологов Средней Азии и Казахстана", Новосибирск, 1969. В соавторстве с В.А.Матяхиним и А.Я.Столбовым.

4. Влияние дозированных нагрузок на активный обмен у рыб. В сб. "Вопросы экологической физиологии, биохимии и морфологии", Новосибирск, 1970. В соавторстве с Н.Ф.Недбаевой и А.Я.Столбовым.
5. Влияние температуры воды на потребление кислорода и выделение углекислоты у некоторых видов байкальских рыб. В материалах симпозиума "Адаптация организма человека и животных к экстремальным природным факторам среды. Адаптация водных животных", Новосибирск, 1970. В соавторстве с А.Я.Столбовым.
6. Оценка стандартного метаболизма по выделяющейся углекислоте у некоторых пресноводных рыб при естественных температурах среды. В материалах симпозиума "Энергетические аспекты роста и обмена водных животных". Изд. "Наукова думка", Киев, 1972.
7. Выделение углекислоты у байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis* Dybowski) во время плавания. В материалах симпозиума "Энергетические аспекты роста и обмена водных животных". Изд. "Наукова думка", Киев, 1972.
8. Потенциометрическое определение углекислоты внешнего дыхания рыб. "Вопросы ихтиологии", т.13, № 3, 1973.
9. Экспериментальное исследование коэффициента полезного действия рыб. В сб. "Бионика", № 7, 1973. В соавторстве с В.А.Матыхиним, А.Я.Столбовым и В.И.Турецким.
10. О некоторых закономерностях выделения углекислоты у байкальских рыб при плавании. "Известия СО АН СССР", серия биол.наук, № 15, вып.3, 1975.
11. Температура среды и стандартный метаболизм у рыб (выделение CO_2). "Журнал общей биологии", т.XXXII, № 1, 1976.
12. Об эффективности плавания байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis* Дуб.). В сб. "Бионика", № 10, 1976 (в печати). В соавторстве с Г.М.Дьяченко и др.

13. О некоторых механизмах температурной адаптации водных животных.
В сб. "Механизмы физиологических функций", Новосибирск, 1976 (в печати).

Материалы диссертации были доложены на:

1. II конференции молодых ученых Института физиологии СО АН СССР, Новосибирск, 1969 г.
2. III конференции молодых ученых Института физиологии СО АН СССР, Новосибирск, 1970 г.
3. У конференции молодых ученых Института физиологии СО АН СССР, Новосибирск, 1972 г.
4. Симпозиуме по энергетическим аспектам роста и обмена водных животных. Севастополь, 1972 г.

Ротапринт ЛНИИ АКХ
Зах.118 Тир.250
Бесплатно

