

Петрозаводский государственный университет

На правах рукописи

БАХМЕТ

Игорь Николаевич

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ  
ПОВЕДЕНЧЕСКИХ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ  
РЕАКЦИЙ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ  
(SALMO SALAR L.)**

Специальность 03.00.10 - иктиология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

ПЕТРОЗАВОДСК

1998

Работа выполнена на кафедре зоологии и экологии биологического факультета Петрозаводского государственного университета

**Научные руководители:**

доктор биологических наук, профессор В.В.ЛУКАНИН  
кандидат биологических наук А.Е.ВЕСЕЛОВ

**Официальные оппоненты:**

Доктор биологических наук Л.Б.КЛЯШТОРИН  
Доктор биологических наук, Ю.А.ШУСТОВ

**Ведущее научно-исследовательское учреждение:**

Государственный научно-исследовательский институт  
озерного и речного рыбного хозяйства

Защита состоится "3" <sup>декабря</sup> ~~ноября~~ 1998 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д.063.95.01. Петрозаводского государственного университета по адресу: 185640, г.Петрозаводск, пр.Ленина, 33, ПетрГУ, биологический факультет, кафедра зоологии и экологии

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского государственного университета

Автореферат разослан "26" октября 1998 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук



С.Д.Узенбаев

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Атлантический лосось наиболее ценный объект промышленного и спортивного рыболовства в водоемах Европейского Севера. В последние десятилетия, в связи с возросшим антропогенным влиянием на лососевые реки, численность этого вида резко сократилась. Сложившаяся ситуация определяет практическое значение мероприятий по воспроизводству лососевых рыб, что требует изучения экологии этого вида. Своеобразие экологии жизненного цикла атлантического лосося заключается в длительном развитии его молоди в речных условиях. При исследовании этого периода жизни особое внимание уделялось взаимодействию молоди лосося с потоком воды (Тюгре, 1979; Шустов; 1983; Веселов, 1996; и др.). Основное значение в этом взаимодействии принадлежит специфической реакции рыб на течение - реореакции, на фоне которой проявляются поведенческие адаптации молоди лосося к изменяющимся условиям среды. Следует отметить, что исследование оптомоторной и локомоторной компонент реореакции проводилось, в основном, при оптимальных температурах. При этом мало внимания уделялось изучению реакции рыб на поток при пониженных и повышенных температурах. Таким образом, за рамками исследований оставались особенности поведенческих и физиологических реакций молоди во время весенних и осенних изменений температуры в реке.

При изучении адаптаций рыб к изменяющимся факторам среды большое значение имеет знание динамики уровня обменных процессов в организме. Это позволяет проследить особенности адаптационных процессов во времени и выявить общие и специфические черты действия на организм факторов различной природы и интенсивности. Для оценки изменения уровня обменных процессов наиболее целесообразна регистрация таких важных показателей, как дыхательная и сердечная ритмика. Эти методики были успешно применены на многих видах рыб за исключением молоди лосося (Rommel, 1973; Басов и др., 1991; Fartel, 1991; и др.).

**Цель исследований.** Экспериментально изучить изменение некоторых физиологических показателей, отражающих формирование сезонного и возрастного поведения молоди атлантического лосося.

### **Задачи исследований:**

1. Исследовать изменение локомоторной, оптомоторной компонент реореакции молоди лосося разных возрастных групп в температурном диапазоне ее жизнедеятельности;

2. Выявить особенности изменения физической силы молоди лосося при смолтификации;

3. Изучить зависимость дыхания молоди лосося разных возрастов от температуры и уровня освещенности;

4. Изучить зависимость сердечной активности молоди лосося разных возрастов от температуры;

5. По дыхательной и сердечной ритмике установить время, необходимое молоди лосося для акклимации после «handling»-реакции при разных температурах.

**Научная новизна.** Получены новые данные по количественным характеристикам локомоторных и оптомоторных компонент реореакции молоди атлантического лосося разных возрастных групп в диапазоне летних и зимних температур. Впервые бесконтактным методом изучена динамика дыхательной и сердечной активности молоди лосося при воздействии факторов внешней среды. Выявлены особенности изменения физической силы молоди лосося, которые происходят в результате трансформации пестряток в смолтов.

**Практическая значимость.** Результаты работы могут быть использованы в рыбоводной практике и экспериментальной работе с молодью лосося.

**Апробация.** Основные положения работы докладывались на первой международной конференции Баренц Евро-Арктического региона (Петрозаводск, 1997); на международной школе молодых ученых (Петрозаводск, 1998); на Всероссийском симпозиуме «Возрастная и экологическая физиология рыб» (Борок, 1998).

**Публикации.** Результаты исследований отражены в 6 публикациях.

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов и списка литературы. Содержит 170 с., 74 иллюстрации и 42 таблицы. Список литературы включает 219 наименований, из них 60 зарубежных авторов.

Работа выполнена в Петрозаводском государственном университете на биологическом факультете и в Институте биологии Карельского НЦ РАН в 1995-1998 годах.

## ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ, ВЫНОСИМЫЕ НА ЗАЩИТУ

Изменение локомоторных и оптомоторных показателей реореакции молоди в зависимости от температурного режима и в онтогенезе отражают особенности поведения молоди лосося в природе.

Показатель физической силы молоди лосося закономерно изменяется в онтогенезе и в варьирующих температурных условиях.

Дыхательная и сердечная активность молоди лосося может служить основным показателем физиологического состояния рыб в зависимости от абиотических факторов и в онтогенезе.

Изменение совместной деятельности дыхательного и сердечного аппарата молоди лосося отражает изменение окружающей среды и служит одним из приспособительных механизмов.

## Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы представлена краткая сводка данных, посвященных проблеме изучения реореакции и физической силы молоди лосося. Показано современное состояние проблемы и основные неизученные аспекты. Кроме того, даны примеры изучения дыхательных и сердечных ритмов у различных видов рыб. Приводятся современные интерпретации связи показателей электрокардиограммы и электропневмограммы рыб с воздействием различных факторов среды.

## Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Работа проводилась на реках Варзуга (Бас. Белого моря) и Лижма (Бас. Онежского озера). Объектами исследований служили смолты атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и пестрятки разных возрастов пресноводного лосося (*Salmo salar morpha* Sebago G.) (табл. 1).

Отлов смолтов осуществлялся с помощью рыбоучетного заграждения мережного типа. Для отлова пестряток использовали метод электролова. Пойманных пестряток содержали в термостабируемой емкости. Для исследования реореакции, дыхательной и сердечной активности температуру пошагово повышали от 2 до 6, 10, 14, 18 и 24°C. Время акклиматизации рыб к каждой температуре составило 12 часов.

Характеристики локомоторной компоненты реореакции исследовались в кольцевом гидродинамическом лотке (рис. 1А). Регистрировались следующие показатели при изменении скорости течения воды:  $V_{мин}$  - пороговая, на которую возникает двигательная реакция рыбы;  $V_{ак}$  - при которой пассивное удержание рыбы сменялось на активное с включением локомоторики;  $V_{макс}$  - максимальная, при которой наблюдалось прекращение сопротивления рыбы потоку при его усилении и ее снос. Скорость потока постепенно повышалась при помощи трансформатора (ЛАТР) от 0 до 200 см/с за 1,5 мин.

Таблица 1.

## Характеристика собранного материала

За-да-ча	Наименование исследования	Место, (Река)	Количество исследованной молоди, экз.
1	Локомоторной компоненты рео-реакции	Варзуга	42 смолта
2	Локомоторной компоненты рео-реакции	Лижда	150 пестряток
3	Оптомоторной компоненты рео-реакции	Лижда	150 пестряток
4	Физической силы	Варзуга	130 смолтов
5	Электрической активности сердца и жабр	Лижда	84 пестрятки

Исследование оптомоторной компоненты реореакции осуществляли в оптомоторной установке (рис. 1Б). Регистрировали следующие скорости вращения «щирмы»:  $OP_{\text{мин}}$  - минимальная, при которой возникает двигательная реакция рыбы;  $OP_{\text{след}}$  - рыба точно и без рывков двигается за ориентирами;  $OP_{\text{вспл}}$  - рыба поднимается со дна и продолжает точно следовать за ориентирами;  $OP_{\text{макс}}$  - максимальная, при которой рыба прекращает движение.

Для измерения физической силы смолтов использовалась усовершенствованная методика, основанная на анодной реакции рыбы (Шустов и др., 1989). Объект исследования помещали в лоток. Тонкая нить лески соединяла спинной плавник рыбы с электронным динамометром. На противоположных концах лотка размещали анод и катод, на которые подавался электрический ток (рис. 2). В лотке возникало электрическое поле, которое заставляло рыбу плыть к аноду. Напряженность поля не превышала 1 В/см. Опыты проводили при температурах 16, 17 и 18°C. При температуре 17°C использовали три варианта освещенности - 30, 40 и 50 кЛк.

Регистрацию дыхательной активности смолтов осуществляли по движению жаберных крышек за 1 мин. через каждые 10 мин в течение часа. Использовали восемь вариантов температуры - 14, 15, 16, 18, 19, 20, 21 и 22°C. Уровень освещенности варьировал от 3 до 57 кЛк. Для

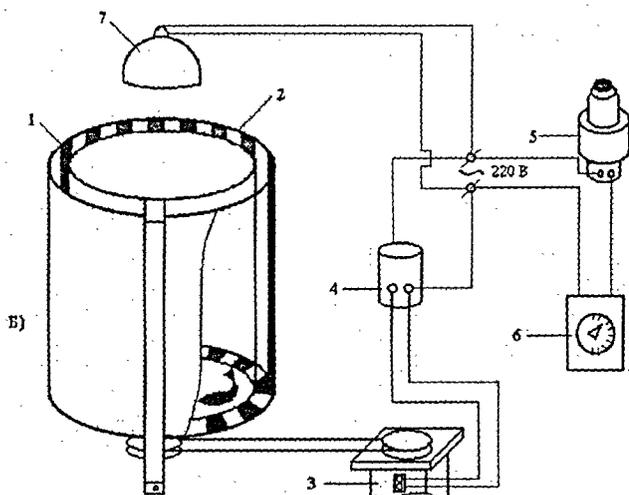
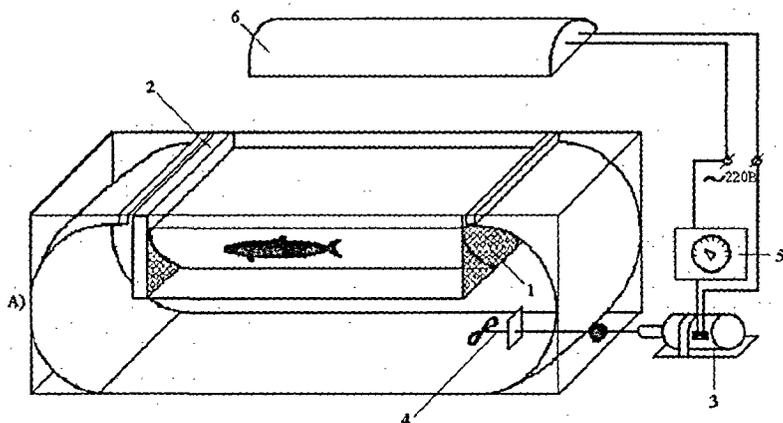


Рис. 1. А) Кольцевая гидродинамическая установка: 1 - сетка; 2 - ламинаризатор; 3 - двигатель; 4 - ось с винтом; 5 - ЛАТР; 6 - осветитель. Б) Оптомоторная установка: 1 - рабочий цилиндр; 2 - ширма; 3 - малооборотный двигатель; 4 - тиристорный регулятор; 5 - высокооборотный двигатель; 6 - ЛАТР; 7 - осветитель

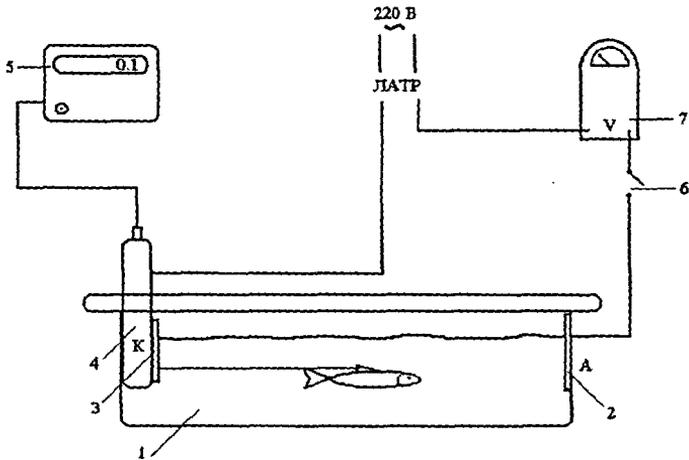


Рис. 2. Схема измерения физической силы рыб. 1 - лоток; 2 - анод; 3 - катод; 4 - датчик динамометра; 5 - регистрирующий блок; 6 - выключатель; 7 - вольтметр

исследования реакции пестряток на грунт дно аквариума в эксперименте было чистым, либо с рисунком грунта, либо с грунтом, характерным для мест обитания пестряток.

Исследование дыхательной и сердечной активности пестряток производили по электрокардиограмме (ЭКГ) и электропневмограмме (ЭПГ). При этом использовалась методика бесконтактной регистрации электрической активности сердца и жабр. Рыба помещалась в рабочую камеру, собранную из оргстеклянного каркаса и обтянутую делью. В месте расположения головы рыбы по боковым стенкам камеры закреплялись два электрода. На ленте электрокардиографа непрерывно регистрировалась электрическая активность жаберных мышц в виде синусоиды (ЭПГ). На ЭПГ отчетливо отрисовывались пики, соответствующие зубцу «R» ЭКГ.

Обработка материала проводилась стандартными статистическими и графическими программами - Supertab, Excel, Grafer, Statgrafics.

### Глава 3. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РЕОРЕАКЦИИ И ФИЗИЧЕСКОЙ СИЛЫ МОЛОДИ ЛОСОСЯ РАЗНЫХ ВОЗРАСТОВ

#### 3.1. Реореакция молоди атлантического лосося

Исследование параметров локомоторной компоненты реореакции молоди лосося позволило выявить динамику их изменения в зависимости от линейных размеров рыб, т.е. в онтогенезе при температурах активной жизнедеятельности. У пестряток (возрастные группы 1+ и 2+) пороговая скорость потока ( $V_{\text{мин}}$ ) в среднем равна 1,5 см/с. При развитии пестряток и переходе их в стадию смолта,  $V_{\text{мин}}$  резко возрастает в среднем до 31,0 см/с. Параметры  $V_{\text{бу}}$  и  $V_{\text{макс}}$  повышаются в возрастном ряду пестряток 1+ и 2+, достигая в среднем 28,1 и 145,2 см/с соответственно. Смолтификация молоди приводит к незначительному понижению параметра  $V_{\text{бу}}$  и резкому  $V_{\text{макс}}$  (19,6 и 51,4 см/с).

Достаточно низкие пороговые значения скорости потока определяют высокую чувствительность пестряток к воздействию течения в летнее время. В то же время высокие значения параметров  $V_{\text{бу}}$  и  $V_{\text{макс}}$  позволяют пестряткам активно сопротивляться большим скоростям потока. В естественных условиях это связано с их агрегированным расселением по пороговым участкам рек с высокими скоростями потока. Точное реагирование на минимальную и максимальную скорость потока способствует удержанию молоди на благоприятном по топогидравлическому режиму участке реки и реализации развивающихся особенностей поведения на микростациях. Прежде всего, это связано с условиями питания - чем больше скорость потока, тем больше кормовых частиц в единицу времени пронесет потоком через микростацию. Следует добавить, что высокая скорость потока служит для пестряток своеобразным укрытием, так как в этих условиях, по-видимому, у них значительно повышается порог оборонительной реакции (Нестеров, 1985).

Повышение пороговой скорости потока при трансформации пестряток в смолтов свидетельствует о снижении чувствительности рыб к потоку. Смолты переходят к пелагическому образу жизни и, следовательно, уже не могут выдерживать такие же скорости потока, как пестрятки. Свободное перемещение смолтов в толще воды и катадромная миграция сопровождаются ухудшением четкости реореакции. Таким образом, до трансформации пестряток в смолтов реореакция обеспечивает стабильное местоположение молоди на участках рек. При трансформации рео-

реакция способствует переходу смолтифицирующихся особей к пелагическому образу жизни.

Показатели реореакции у пестрятков возрастных групп 1+ и 2+ изменялись при переходе от зимних к летним температурам и наоборот. Пороговая скорость потока имела максимально высокие значения при температуре 2°C. При подъеме температуры происходило достоверное снижение показателя  $V_{\text{мин}}$ , причем особенно быстро до 10°C. Одновременно с повышением температуры наблюдалось плавное увеличение значений скорости потока, при котором происходило активное удержание рыбы ( $V_{\text{уд}}$ ), и резкое (более, чем в три раза) показателя  $V_{\text{макс}}$  (рис. 3).

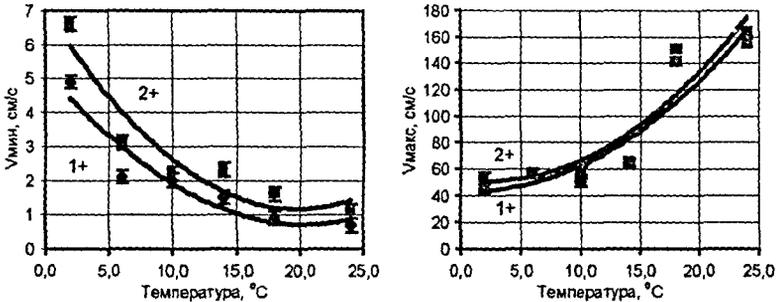


Рис. 3. Зависимость локомоторных компонент  $V_{\text{мин}}$  и  $V_{\text{макс}}$  пестрятков от температуры

Оптомоторный показатель реореакции  $OP_{\text{мин}}$  достоверно снижался с ростом температуры. Параметр  $OP_{\text{след}}$  нестабилен, но также имел тенденцию к снижению. Параметр  $OP_{\text{вспл.}}$  достигал максимального значения в диапазоне температур 10-16°C и незначительно снижался при температуре 24°C. Наиболее выражен рост показателя  $OP_{\text{макс.}}$ , но и он выходит на плато начиная с 18°C (рис. 4).

Зимой пестрятки прячутся в укрытия под крупными валунами, где скорость потока практически равна нулю (Веселов и др., 1998). Это объяснимо как высокими значениями  $V_{\text{мин}}$  и  $OP_{\text{мин}}$ , так и низкими значениями  $V_{\text{макс.}}$  и  $OP_{\text{макс.}}$ . Первые соответствуют слабой чувствительности к потоку и смещению зрительных ориентиров, а вторые доказывают неспособность рыб при низких температурах противостоять сильному потоку. С ростом температуры, особенно выше 10°C, у молоди лосося значительно возрастает чувствительность к минимальной скорости потока

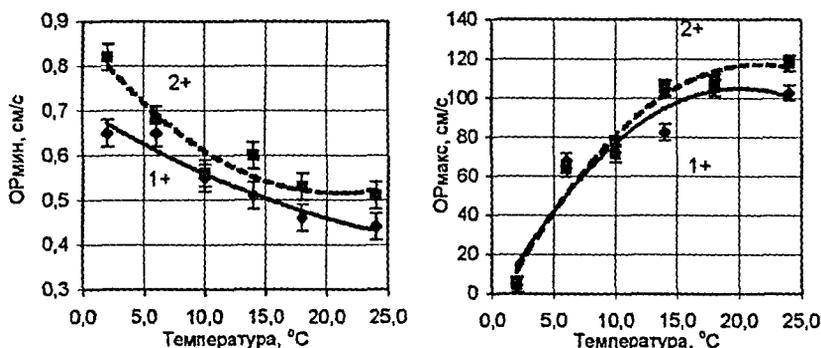


Рис. 4. Зависимость оптомоторных компоненты реореакции  $OP_{\min}$  и  $OP_{\max}$  пестряток от температуры

( $V_{\min}$ ) и смещению зрительных ориентиров ( $OP_{\min}$ ). При этом включение активной локомоции происходит при более высоких скоростях потока, а значит повышается и экономичность двигательной активности. В природе это связано с тем, что после 10°C происходит распределение молоди по летним микростациям с высокими скоростями потока (Веселов, Шустов, 1991; Веселов и др., 1998).

Таким образом, сезонное изменение картины агрегированного заселения молодью лосося различных участков во многом объясняется изменениями оптомоторной и локомоторной компонент реореакции при повышении или понижении температуры, т.е. при смене времен года.

### 3.2. Физическая сила молоди

Экспериментально установлено, что среднее значение физической силы смолтов для диапазона температур 16-18°C и освещенности 30-50  $\mu\text{лк}$  составило 0,12 Ньютона (Н). Индивидуальные показатели смолтов варьировали от 0,01 до 0,3 Н. Средние значения физической силы смолтов при каждой из экспериментальных температур и уровне освещенности достоверно не отличались между собой. Физическая сила смолтов коррелировала с размерами рыб и описывалась уравнением прямой линии (рис. 5).

Физическая сила пестряток по литературным данным составила в среднем 0,74 Н, что в 6 раз выше этого показателя у смолтов. Наряду с

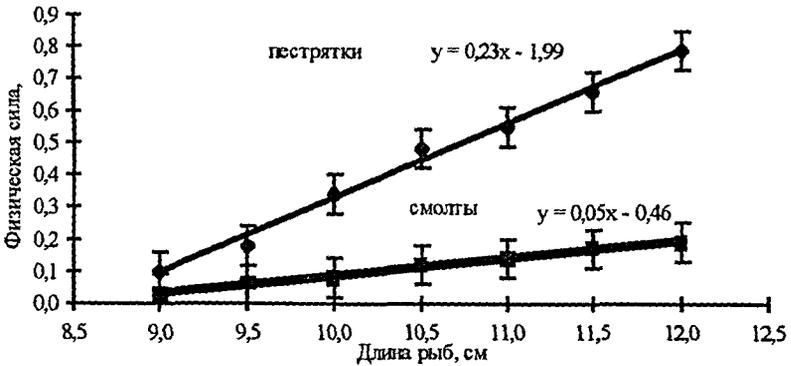


Рис. 5. Зависимость физической силы молоди лосося от длины ( $L_1$ )

общим снижением физической силы, у смолтов наблюдается уменьшение разности между максимальными и минимальными значениями (рис. 5). Причиной столь резкого снижения показателя физической силы у смолтов является, по-видимому, процесс трансформации. При этом морфофизиологическое состояние пестряток становится уже неадекватным речным условиям жизни. В процессе рафт-смолт трансформации адаптированность молоди атлантического лосося к потоку уменьшена. Это относится и к ее локомоторным возможностям. Происходит умеренное снижение способности рыб к сопротивлению высоким скоростям потока, а придонный образ жизни изменяется на пелагический.

#### Глава 4. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ МОЛОДИ ЛОСОСЯ

Для исследования зависимости состояния молоди атлантического от абиотических (температура и уровень освещенности) и биотических (линейный размер) факторов мы измеряли частоту дыхательных движений (ЧДД) рыб. С помощью этой методики мы планировали получить информацию о динамике уровня обменных процессов организма молоди в онтогенезе и при изменении температуры и уровня освещенности.

##### 4.1. Дыхательная активность смолтов

ЧДД смолтов атлантического лосося в диапазоне температур 14-22°C отличалась значительным разбросом от 84 до 190 движений жаберных

крышек в минуту. При этом температура не оказывала существенного влияния на разность максимальных и минимальных значений ЧДД.

#### 4.1.1. Время акклимации смолтгов

Пересадка рыбы из реки в аквариум дестабилизирует внутреннее состояние объекта исследований («handling»-реакция) и соответственно повышает ЧДД. Для выяснения времени, которое необходимо рыбе, чтобы успокоиться, ЧДД регистрировали в течение часа. Частота дыхания смолтгов достоверно снижалась до 30 мин эксперимента (рис. 6). Следовательно, для акклимации смолтгов к изменившимся условиям необходимо не менее 30 минут.

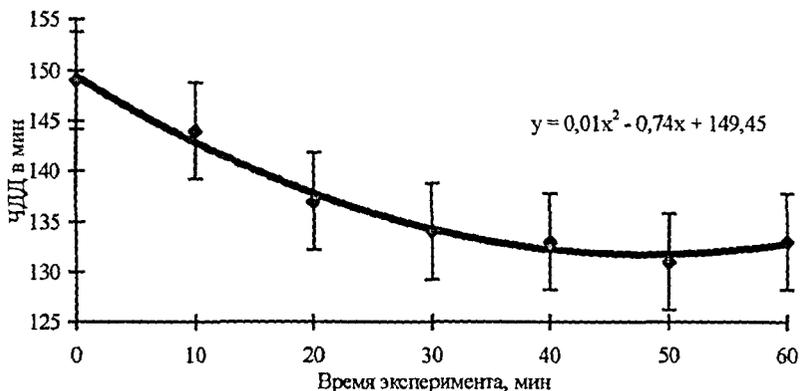


Рис.6. Зависимость ЧДД смолтгов от времени эксперимента

Необходимо также отметить, что смолтвы меньшего размера и, соответственно, меньшего возраста, реагировали на пересадку более резко. Разность между ЧДД на 60-й и на 1-ой минуте эксперимента снижалась по мере увеличения длины рыб от 32 для 9,5-сантиметровых смолтгов до 2 для 14-сантиметровых. По-видимому, более взрослые рыбы лучше подготовлены к смолтификации и реагируют на пересадку экономичнее.

#### 4.1.2. Влияние температуры на ЧДД смолтгов

При повышении температуры от 14 до 16°C происходило достоверное увеличение дыхательной активности смолтгов, характерное для всех рыб и связанное с ростом уровня метаболизма. В температурном диапазоне 16-22°C изменения частоты дыхательных движений не наблюда-

лось (рис. 7). Это противоречит ранее опубликованным данным, указывающим на то, что рост температуры приводит к увеличению ЧДД и, соответственно, уровня обмена веществ во всем температурном диапазоне жизнедеятельности костистых рыб по правилу Вант-Гоффа, либо экспоненциально. Повышение дыхательной активности только до температуры 16°C связано с тем, что именно эта температура является конечным термопредерудом для атлантического лосося (Бугров, 1985). Вся энергетика трансформирующихся особей направлена на коренное изменение физиологии и биохимии организма. Дыхательная активность смолтов почти в 1,5 раза выше, чем у пестряток при температуре 15°C. По-видимому, дальнейшее повышение ЧДД при росте температуры энергетически не оправданно и смолты находят какие-либо другие пути повышения снабжения организма кислородом (средство гемоглобина крови к кислороду, увеличение числа используемых вторичных пластинок и т.д.). Следует добавить, что лимнофильные рыбы, в отличие от реофильных, повышают потребление кислорода не только за счет частотных параметров. Таким образом, у смолтов и в регуляции дыхания проявляются черты пелагических рыб.

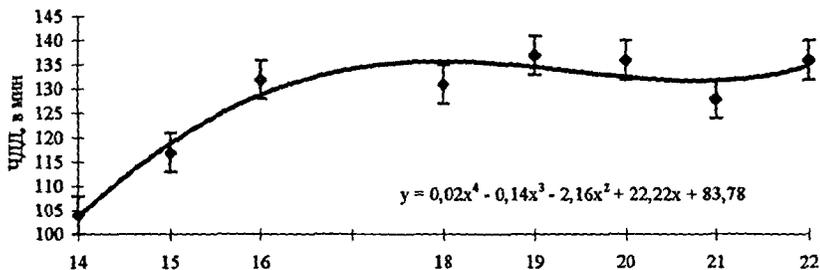


Рис. 7. Зависимость частоты дыхательных движений смолтов от температуры на 50-той минуте эксперимента

Регрессионный анализ показал, что наиболее достоверно зависимость ЧДД от температуры описывается уравнением полинома четвертой степени (рис. 7). Стандартные степенные уравнения, предложенные ранее другими авторами (Флерова, Гдовский, 1976; Кангур, 1985), в нашем случае не подходят. Следует отметить, однако, что эти работы проводились на таких рыбах, как голянь, карп, пескарь, которые характеризуются устойчивым стереотипом поведения. В отличие от них,

смокты атлантического лосося находятся в состоянии преобразования, как физиологии организма, так и стереотипов поведения.

Характерно совпадение коэффициентов в уравнениях, описывающих зависимость ЧДД от температуры, для 50-й и 60-й минуты эксперимента (Табл. 2). В уравнениях же для 1, 10, 20, 30 и 40 минуты опыта они резко отличались. Возможно, что рыба полностью успокаивалась к 50 минуте опыта. Необходимы дополнительные эксперименты, учитывающие сердечную активность рыб.

Таблица 2  
Коэффициенты уравнений регрессии  $y = ax^4 + bx^3 + cx^2 + dx + e$   
описывающем зависимость ЧДД от температуры

Время, мин	a	b	c	d	e	R <sup>2</sup>
40	0,24	5,99	54,71	211,70	157,70	0,97
50	0,02	-0,14	-2,16	22,22	87,78	0,93
60	0,02	-0,09	-2,47	23,79	79,67	0,94

Примечание: Y - ЧДД смолтов; X - температура; p - уровень достоверности; R<sup>2</sup> - коэффициент множественной детерминации

#### 4.1.3. Влияние освещенности на ЧДД смолтов

Зависимость дыхательной активности рыб от освещения изучена достаточно слабо. Во всем исследованном нами диапазоне освещенности изменения ЧДД смолтов не происходило, за исключением уровня освещенности в 16 кЛк, при котором дыхательная активность достоверно снижалась (рис. 8). Следовательно, освещенность в области 16 кЛк явля

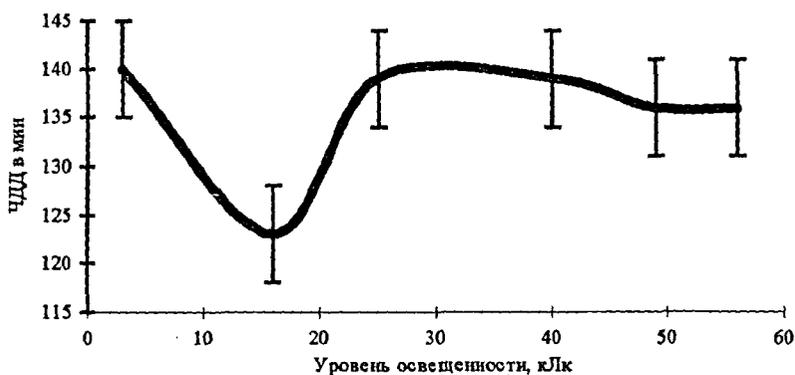


Рис. 8. Зависимость ЧДД смолтов от уровня освещенности

ется пороговой для смолтов атлантического лосося. Именно при этом уровне происходит переключение на дневной или ночной стереотип поведения (Нестеров, 1985). При освещенности ниже 16 кЛк миграция смолтов приостанавливается и они переходят к территориальному образу жизни (Веселов и др., 1998). Однако, при пониженном уровне освещенности (ночью) и при повышенном (днем) ЧДД смолтов равны. Таким образом, ночью у смолтов отсутствует период покоя и, возможно, тогда происходят основные процессы смолтификации. Днем, по-видимому, активность организма смолтов направлена, в основном, на миграцию.

#### 4.1.4. Влияние грунта на ЧДД смолтов

Подводные наблюдения на порогах и перекатах лососевых рек показали неслучайное избирание молодью рыб определенных типов грунтов (Павлов, 1981; Веселов, 1993). В наших экспериментах наблюдалось недостоверное повышение ЧДД смолтов в случае отсутствия грунта при каждой из экспериментальных температур. Дыхательная активность рыб при наличии и имитации грунта не отличалась. Можно предположить, что отсутствие грунта является стрессующим фактором, что вызывает повышение ЧДД. Однако, слабая выраженность подъема дыхательной активности в отсутствие грунта может объясняться незавершенностью трансформации пестряток в смолтов. Это подтверждалось и отсутствием изменений при замене грунта его имитацией (рисунком). В данном случае тактильная рецепция смолтов понижена и преобладает зрительное восприятие, характерное для пелагических и стайных рыб (Радаков, 1972). Таким образом, наличие рисунка грунта достаточно для того, чтобы «обмануть» смолтов. Этот факт может иметь значение при конструировании рыбоводных бассейнов.

#### 4.2. Дыхательная активность пестряток

ЧДД пестряток варьировала от 58 дыхательных движений в минуту при 4°C до 167 при 24°C (0,97-2,78 Гц). Амплитуда сигнала составляла в среднем 0,5 мВ. Полученные данные характеризовались достаточно низким стандартным отклонением (не более 2% от ЧДД). Дыхательная активность пестряток сопоставима с аналогичными данными для реофильных рыб и резко отличается от ЧДД лимнофильных. Этот факт объясняется тем, что находясь в спокойной воде пестрятки вынуждены использовать частоту дыхания для регуляции потребности организма в кислороде, что характерно для реофильных рыб. В связи с этим, молодь лосося избегает плесовых участков реки для более экономного способа

получения кислорода (напорная вентиляция). Следует отметить пониженную индивидуальную вариабельность ЧДД пестряток, по сравнению со смолтками. Индивидуальные различия молоди резче проявляются во время переходного этапа в жизни лосося - смолтфикации.

#### 4.2.1. Время акклимации пестряток

Вопрос о времени, необходимом рыбе для акклимации после пересадки в рабочую камеру (аквариум), до сих пор остается спорным. Снижение ЧДД наблюдалось в температурном диапазоне 14-24°C. При этом, до 15 мин опыта оно было достоверным, а от 15 до 30 недостоверным. Были проведены дополнительные эксперименты длительностью 45 мин. В данном случае достоверное понижение ЧДД наблюдалось до 30 мин опыта. При температурах 4, 6 и 10°C снижение дыхательной активности не отмечалось в течение всего эксперимента. Снижение дыхательной активности во время акклимации к новым условиям (пересадка) является закономерным процессом. Анализ дыхательной активности (ЧДД) показывает, что пестрятки успокаиваются через 30 минут при температурах активной жизнедеятельности рыб. При зимних температурах - 4-10°C - «handling»-реакции, по-видимому, не происходит, что можно объяснить пониженным уровнем обмена веществ. Эти данные позволяют рекомендовать использование температурного диапазона до 10°C при работах по пересадке и перевозке рыб в аквакультуре.

#### 4.2.2. Влияние длины пестряток на ЧДД

Зависимость частоты дыхательных движений пестряток от линейных размеров при летних температурах 14-24°C достоверно описывалась уравнением полинома третьей степени. График представляет собой S-образную кривую с подъемами для рыб длиной 8 и 14-16 см (рис. 9). Первый подъем на линии регрессии можно объяснить тем, что пестрятки возраста 1+ ( $L_1=8-9$  см) не имеют полностью сформированной нервной системы, что отражается на повышенном расходовании энергетических ресурсов. Пестрятки возраста 2+ реагируют на воздействие окружающей среды уже предельно экономичными по вегетативному обеспечению реакциями (Никитина, 1971), что объясняет понижение ЧДД у рыб с длиной 10-13 см. Второе повышение дыхательной активности на графике объясняется тем, что пестрятки возраста 3+ (14-17 см) смолтфицируются. Перестройка организма требует много энергии, что приводит к повышению ЧДД.

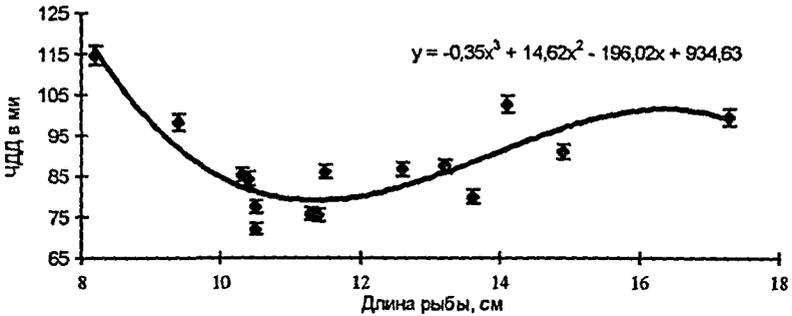


Рис. 9. Зависимость ЧДД пестряток от длины при температуре 14°C

В температурном диапазоне 4-10°C зависимость ЧДД пестряток от размера выявить не удалось. Таким образом, влияние линейного размера особей на ЧДД начинает проявляться только при температурах активной жизнедеятельности пестряток. При температурах покоя, когда пестрятки находятся в укрытиях, регуляция дыхания во многом сходна, независимо от возраста. С этим связано и отсутствие заметных различий в частотах дыхательных движений пестряток разного возраста при температурах 4-10°C.

#### 4.2.3. Влияние температуры на ЧДД пестряток

Для исследования влияния температуры, как решающего природного фактора, на дыхательную активность пестряток, мы выбрали диапазон от 4 до 24°C. В этих температурных границах проходит почти весь жизненный цикл молоди лосося в речной период жизни. Исследования показали, что рост ЧДД составлял, в среднем, от 59 дыхательных движений в минуту при 4°C до 134 при 24°C. Связь между увеличением ЧДД и температурой нелинейная и наиболее достоверно описывалась уравнением полинома четвертой степени (рис. 10). От 1 до 6°C ЧДД повышалась. Далее, в диапазоне температур 6-11°C, изменений не происходило, от 11 до 22°C - наблюдалось резкое увеличение дыхательной активности пестряток, а от 22 до 28°C - спад ЧДД. Верхняя летальная температура (28°C) была получена из литературных источников (Смирнов, 1971). Нижняя - при помощи расчетов пересечения линии уравнения регрессии с осью абсцисс.

У пестряток повышение уровня обмена веществ при повышении температуры отражается на изменении ЧДД, как и у всех реофильных

рыб. В нашем эксперименте это нашло отражение в увеличении ЧДД с повышением температуры. От 4 до 24°C ЧДД росла в среднем на 75 дыхательных актов, тогда как у лимнофильных рыб - всего лишь на 30-40. Следует добавить, что зависимость дыхательной активности от температуры в нашем эксперименте не подчинялась правилу Вант-Гоффа и не могла быть аппроксимирована степенным уравнением, которое использовалось исследователями ранее. Это можно объяснить тем, что при регрессионном анализе зависимости дыхательной активности от температуры не вводились летальные температуры.

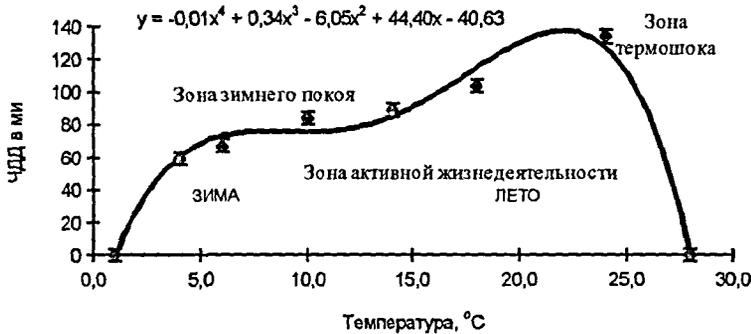


Рис. 10. Зависимость ЧДД пестряток от температуры

Необходимо отметить температурные точки, при которых происходило изменение ЧДД (изгибы кривой уравнения), а именно - 6, 11 и 22°C (рис. 10). После 6°C происходит выход пестряток из укрытий и начало расселения по летним местам обитания. При температуре 11°C начинается активное питание пестряток. После 22°C двигательная активность резко снижается и прекращается питание. По-видимому, регуляторные системы организма пестрятки уже не справляются с перегревом и не могут компенсировать излишки тепла, что было отмечено ранее в натуральных наблюдениях за поведением молоди лосося (Смирнов, 1971, 1979).

Для анализа влияния нервной системы на дыхательную активность пестряток после пересадки в аквариум при разных температурах, мы проследили изменение  $K_{\text{вар}}$  ЧДД (Баевский и др., 1985). При пониженных температурах (4-10°C) увеличение  $K_{\text{вар}}$  происходило только к 30 мин эксперимента. По-видимому, в регуляции дыхания увеличивалась доля участия парасимпатической нервной системы (ПСНС), которая отвечает за нормоксию. В температурной зоне активной жизнедеятель-

ности пестряток  $K_{\text{всп}}$  возрастал к 15 мин эксперимента. Это объясняется более быстрым снижением ЧДД при летних температурах. Выделяемые симпатической нервной системой (СНС) катехоламины, влияют на дыхательную систему и способствуют снижению ЧДД (Kinkead, Petty, 1990, 1991). При пониженных температурах пересадка пестряток в экспериментальную камеру не влияет на дыхательную активность. Следовательно, за нервную регуляцию продолжает отвечать ПСНС (нормоксия).

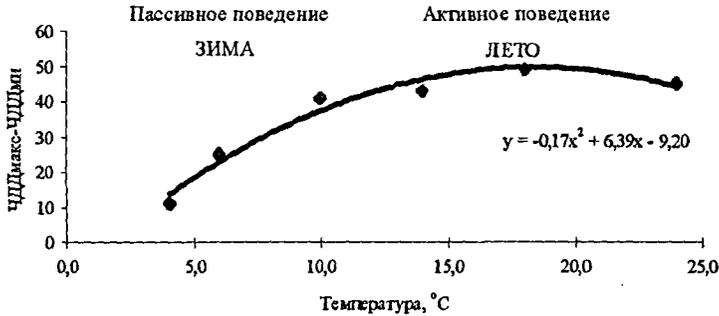


Рис. 11. Зависимость разности максимальных и минимальных значений ЧДД пестряток от температуры.

Необходимо добавить, что при повышении температуры увеличивалась разность между максимальными и минимальными значениями ЧДД пестряток (рис.11). Напротив, в температурной зоне покоя различия между особями уменьшались. Зимой поведение пестряток характеризуется снижением двигательной активности, и деятельность регуляторных систем организма понижена. При переходе к активному образу жизни пестрятки выходят из укрытий, начинает проявляться территориальное поведение молоди лосося и жесткая конкуренция. Этим объясняется большая вариабельность дыхательной активности. Не случайно и совпадение по форме кривой зависимости разности максимальных и минимальных значений ЧДД от температуры с кривой зависимости ЧДД от температуры.

#### 4.3. Сердечная активность пестряток

Активность сердца пестряток была изучена в 22 экспериментах. Основной характеристикой служила частота сердечных сокращений рыб, рассчитанная по интервалу RR (кардиоинтервал).

#### 4.3.1. Влияние акклимации на ЧСС

После пересадки рыб в аквариум резко подскокившая ЧСС достоверно снижалась до 15 мин опыта и недостоверно к 30. В отличие от дыхательной активности, понижение ЧСС в процессе успокоения рыбы происходило как при температурах активной жизнедеятельности, так и при зимних температурах. Этот факт можно объяснить тем, что сердце имеет более развитые нервные связи с различными органами тела и с ЦНС. Благодаря этому, сердечный аппарат получает больше информации об изменении окружающей среды и реагирует соответственно. Таким образом, при пониженных температурах сердце более чутко реагирует на пересадку. Дыхательный аппарат, по-видимому, менее лабилен, о чем упоминалось ранее.

#### 4.3.2. Влияние температуры на ЧСС

Сердечная активность молоди закономерно возрастала при повышении температуры (рис. 12), за исключением температурного диапазона 14-18°C, в котором рост ЧСС недостоверен. Это связано, по-видимому, с оптимальным температурным режимом для пестряток в этом диапазоне в летнее время.

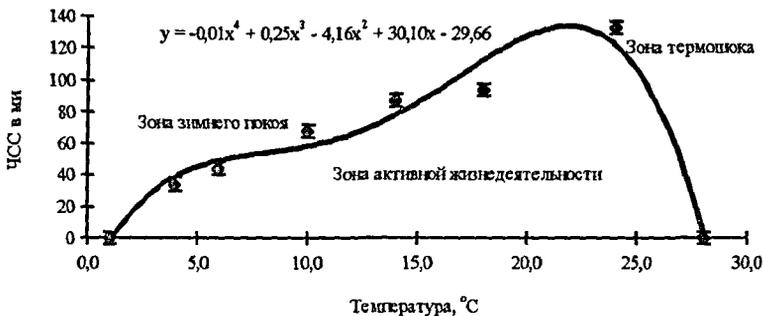


Рис. 12. Зависимость ЧСС пестряток от температуры

Абсолютный рост ЧСС - 98 сердечных сокращений в диапазоне 4-24°C - оказался гораздо больше, чем у таких рыб, как сайда, линь, окунь или пескарь (Пучков, 1954; Harper, Watt, 1990; и др.). Существенная разница между вышеупомянутыми рыбами и пестрятками определяется реофильностью молоди лосося. Известно, что реофильные рыбы осуществляют поддержку газового гомеостаза за счет ЧДД. ЧСС находится в прямой зависимости от ЧДД. Следовательно, общий гомеостаз орга-

низма поддерживается, по-видимому, за счет частотных параметров сердечно-сосудистой системы.

Связь сердечной и дыхательной систем подтверждается также при регрессионном анализе характера изменения сердечного ритма при повышении температуры. Наиболее достоверно зависимость ЧСС от температуры описывалась уравнением полинома четвертой степени. При этом, также как и в случае с ЧДД, основные изменения сердечной активности приходились также на ключевые температуры - 6, 11 и 22°C (рис. 10, 12).

#### 4.4. Соотношение дыхательных и сердечных ритмов

При определении оптимальных условий жизнеобитания рыб часто используют соотношение дыхательных и сердечных ритмов (ЧДД/ЧСС), необходимое для согласованной работы сердечной и дыхательной систем в обеспечении гомеостаза организма. Следует отметить, что в литературе отсутствуют данные, характеризующие изменение этого соотношения при варьировании температуры и при «handling»-реакции.

##### 4.4.1. Влияние температуры на соотношение ЧДД/ЧСС

При температурах 4, 6 и 10°C частота дыхания рыбы превышала частоту сердечных сокращений, соответственно в 1,7, 2,0 и 1,3 раза (рис.13). Начиная с 14°C соотношение ЧДД/ЧСС равнялось 1,1.

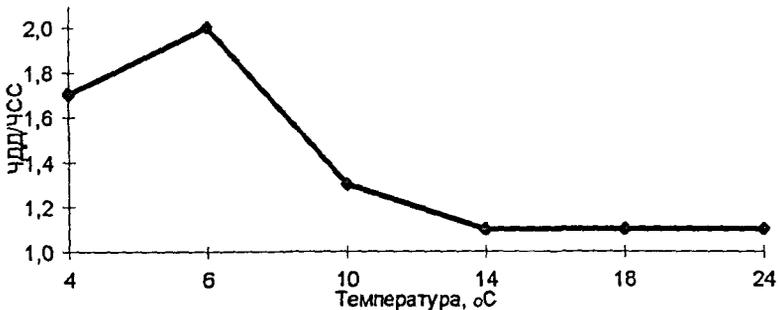


Рис. 13. Зависимость соотношения ЧДД/ЧСС от температуры.

Таким образом, наилучшая согласованность в работе дыхательной и сердечной систем наблюдалась при температурах активной жизнедеятельности рыб, что отмечалось ранее для лососевых (Chavin, 1973). При зимних температурах (4-10°C) активность сердечной системы понижена по сравнению с дыхательной. Возможно, это связано с повышением вяз-

кости крови. Кроме того, при понижении температуры увеличивается сродство гемоглобина крови к кислороду и поэтому становится достаточно меньшего объема крови для снабжения тканей рыб кислородом. С другой стороны, растворимость кислорода в воде также увеличивается при пониженных температурах, однако при этом уменьшается объем вентиляции и эффективная площадь газообмена. Следовательно, у пестряток ЧДД больше ЧСС при понижении температуры.

#### 4.4.2. Влияние акклимации на соотношение ЧДД/ЧСС

При температурах активной жизнедеятельности в случае пересадки пестряток рост дыхательной активности практически равнялся росту сердечной - ЧДД/ЧСС=1,1. Последующее снижение ЧДД и ЧСС также происходило одинаково. При пониженных температурах (4-10°C) «handling»-реакция проявлялась в большем усилении сердечной активности по сравнению с дыхательной. В результате соотношение ЧДД/ЧСС сразу после пересадки равнялось 1,1. Далее, при акклимации, снижение активности сердца опережало снижение дыхательной активности. По-видимому, «handling»-реакция провоцирует увеличение объема вентиляции, поэтому пестряткам нет необходимости в резком повышении частоты дыхательных движений.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В онтогенезе и на фоне смены сезонов года происходит изменение физиологии молоди лосося, разворачиваются локомоторная и оптомоторная компоненты реореакции.

С ростом пестряток развивается чувствительность к потоку и способность противостоять ему. Это позволяет им избирать микростанции на участках порогов с высокими скоростями течения. Физиологические параметры - ЧДД и ЧСС - стабилизируются и снижаются в возрастном ряду 1+ - 3+. В зимнее время молодь лосося находится в укрытиях (под камнями), что связано как с резким снижением способности выдерживать высокие скорости потока, так и с уменьшением чувствительности к нему. Дыхательная и сердечная активность в этих условиях резко снижается, что обусловлено понижением обмена веществ.

При трансформации пестряток в смолтов происходит умеренное снижение как чувствительности к потоку, так и способности сопротивляться высоким скоростям потока. Уже при небольших скоростях

смолты удерживаются на потоке только при активной локомоции. До трансформации пестряток в смолтов реореакция и физическая сила обеспечивают стабильное местоположение молоди на участке реки и осуществление локальных сезонных миграций. После трансформации изменение соотношения локомоторных и оптомоторных компонент реореакции, а также общее снижение физической силы, приводят к формированию пелагического стайного поведения и катадромной миграции смолтов.

В определенных температурных диапазонах экспериментальные показатели смолтов и пестряток не изменяются. Оптомоторные компоненты реореакции пестряток -  $OP_{\text{мин}}$  и  $OP_{\text{макс}}$  - выходили на плато в диапазоне 18-24°C, следовательно, при этих температурах четкость зрительного восприятия неизменна. Локомоторная компонента реореакции  $V_{\text{мин}}$ , как и дыхательная активность пестряток, не изменялась при 10-14°C. При этих температурах происходит расселение пестряток по летним микростоям. Активность сердца пестряток оставалась неизменной при 14-18°C, а соотношение дыхательных и сердечных ритмов при 14-24°C. Это соответствует оптимальным температурам для жизнедеятельности пестряток в летнее время. Показатели силы тяги и частоты дыхания смолтов не изменялись в пределах 16-22°C. Стабилизация каждого параметра соответствует стереотипам поведения молоди лосося в определенных температурных интервалах.

Дыхательные и сердечные ритмы достоверно отражают процесс адаптации рыбы к изменившимся условиям. Внешнее спокойствие рыбы не может свидетельствовать о ее полной акклиматизации. Высокое информационное значение имеет соотношение дыхательных и сердечных ритмов. При летних температурах и любых воздействиях соотношение ЧДД/ЧСС остается близко к единице. При температурах, соответствующих пониженной активности рыб, оно снижается до единицы только при «handling»-реакции, возвращаясь после акклиматизации к прежним значениям.

## ВЫВОДЫ

1. На фоне смены сезонов года происходит динамичное изменение физиологического состояния молоди лосося, локомоторных и оптомоторных показателей реореакции. Определяющим фактором является температурный режим реки. Изменения проявляются, главным обра-

- зом, в весеннее и осеннее время, когда происходит сезонное переключение поведения пестряток с зимнего на летнее и наоборот.
2. По мере роста пестряток чувствительность и способность их удерживаться на потоке усиливаются. При трансформации пестряток в смолтлов показатели реореакции снижаются.
  3. Показатели дыхательной и сердечной активности адекватно отражают изменение стереотипов поведения молоди лосося в онтогенезе и при смене времен года.
  4. В онтогенезе у пестряток наблюдается стабилизация и снижение уровня обменных процессов. При смолтификации происходит резкое повышение потребления кислорода и дисперсии дыхательной активности рыб.
  5. Стабилизация каждого исследованного экспериментального параметра в определенных температурных интервалах соответствует характерным стереотипам поведения молоди.
  6. Уровень освещенности в 16 кЛк является пороговым для смолтлов. Выше этого значения происходит миграция смолтлов, ниже - их переход к территориальному образу жизни.
  7. Для акклимации молоди лосося необходимо не менее 30 минут при летних температурах (14-24°C) и 15 - при зимних (4-10°C).

### РЕКОМЕНДАЦИИ

1. При работах, связанных с пересадкой молоди лосося, целесообразно использовать температуры ниже 10°C с целью уменьшения воздействия стресса.
2. На дно рыбоводных бассейнов необходимо помещать рисунок грунта для большей адаптированности молоди к природным условиям.
3. Для выяснения оптимальных условий жизнеобитания молоди лосося целесообразно использовать изучение частоты как дыхательных и сердечных ритмов, так и их соотношения.

Основные положения диссертации  
изложены в следующих печатных работах:

1. Бахмет И.Н. Некоторые особенности дыхания молоди атлантического лосося в период смолтификации. Мат. докл. первой междунар.

- конф. Баренц Евро-Арктического региона, Петрозаводск, 10-12 июня, 1997г. Петрозаводск.: ПетрГУ, 1997. С. 39.
2. Веселов А.Е., Михельсон С.В., Усик М.В., Бахмет И.Н. Распределение молоди лосося, кумжи и сопутствующих видов рыб на участках совместного обитания // Лососевые Европейского Севера России. Петрозаводск: КНЦ РАН, 1998. С. 21-29.
  3. Веселов А.Е., Сысоева М.И., Бахмет И.Н. Исследование динамики оптомоторной и локомоторной компонент реореакции с помощью регрессионного анализа. Тез. докл. V Междунар. конф. «Математика. Компьютер. Образование». Дубна. 1998. С. 23-28.
  4. Веселов А.Е., Бахмет И.Н. Отношение молоди атлантического лосося в онтогенезе к потоку. Тез. докл. всерос. симп. «Возрастная и экологическая физиология рыб». 20 мая, 1998г. Борок. М.: РАН, 1998. С. 17-18.
  5. Бахмет И.Н., Веселов А.Е. Влияние некоторых факторов среды на дыхание смолтов атлантического лосося. Международная школа молодых ученых «Биоиндикация-98», сентябрь, 1998 г., Петрозаводск. (в печати).
  6. Veselov A.E., Susoeva M.I., Bahmet I.N. Ontogenesis of rheotactic and optomotor responses of juvenile Atlantic salmon // Aquaculture. 1998. (in print).
  7. Веселов А.Е., Сысоева М.И., Бахмет И.Н. Изменение локомоторной компоненты реореакции в онтогенезе молоди атлантического лосося. В сб.: «Возрастная и экологическая физиология рыб» Борок. 1998 (в печати)