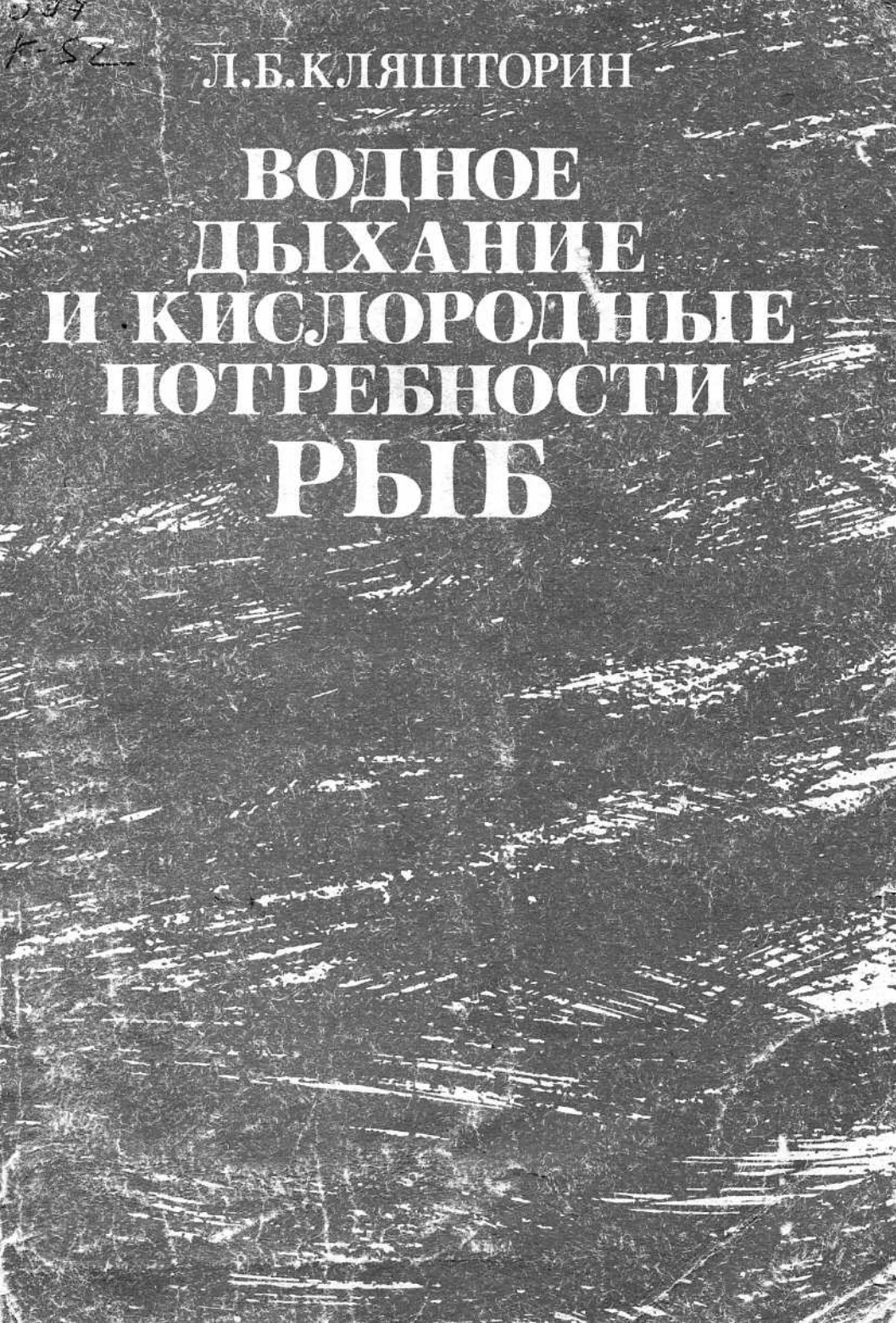


004
K-52
Л.Б.КЛЯШТОРИН

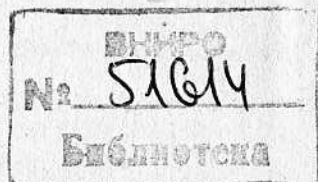
**ВОДНОЕ
ДЫХАНИЕ
И КИСЛОРОДНЫЕ
ПОТРЕБНОСТИ
РЫБ**



Л.Б.КЛЯШТОРИН

597
К52

**ВОДНОЕ
ДЫХАНИЕ
И КИСЛОРОДНЫЕ
ПОТРЕБНОСТИ
РЫБ**



МОСКВА

”Легкая и пищевая промышленность”

1982

ББК 47.2
К 47
УДК 597-1.05 + 597-112

К47 Кляшторин Л. Б. Водное дыхание и кислородные потребности рыб. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1982. — 168 с.

В монографии дан анализ современных представлений о потребностях рыб в растворенном кислороде. Рассмотрены физические основы водного дыхания, механика водного дыхания и переноса кислорода в жабрах. Изложены основы физиологии дыхания и регуляции газообмена у рыб разной экологии. Особое внимание уделено вопросам оценки чувствительности и устойчивости рыб к дефициту кислорода на разных стадиях развития и возможностям компенсаторных дыхательных механизмов. Впервые проведена оценка энергозатрат рыб при активном плавании в экспериментальной и природной обстановке. С учетом этого обоснованы подходы к определению энергетических и кислородных потребностей рыб. Дана сравнительная оценка собственных и имеющихся в литературе подходов к регламентации кислородных условий, необходимых для нормального роста и жизнедеятельности пресноводных и морских рыб.

Предназначена для биологов, специалистов по охране природы, аспирантов и студентов рыбохозяйственных учебных заведений.

Таблиц 28. Иллюстраций 47. Список литературы — 269 названий.

Рецензент д-р биол. наук Г. М. ПОЛЯКОВ.

Леонид Борисович Кляшторин

ВОДНОЕ ДЫХАНИЕ И КИСЛОРОДНЫЕ
ПОТРЕБНОСТИ РЫБ

Редактор С.Н. Шестак

Обложка художника Л.В. Брылева

Художественный редактор В.В. Зеркаленкова

Технический редактор Т.П. Астахова

Корректоры Т.Н. Бобрикова, М.И. Батищева

ИБ № 631

Сдано в набор 29.09.81. Подписано в печать 28.09.81. Т-25332. Формат 60 x 90/16. Бумага офсетная № 2. Офсет. Объем 10,5 п. л. Усл. п. л. 10,5. Усл. л. кр. отг. 10,625. Уч.-изд. л. 12,55. Тираж 1000 экз. Заказ 600 Цена 1р. 90 к.

Издательство "Легкая и пищевая промышленность",
113035, Москва, М-35, 1-й Кадашевский пер., д. 12.

Московская типография № 9 Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли
Москва, Ж-33, Волочаевская ул., д. 40.

К 4002030000
044 (01) — 82 203—82

© Издательство "Легкая и пищевая промышленность", 1982 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Дыхание — одна из наиболее общих функций организма. Ряд морфологических и физиологических адаптаций животных связан с обеспечением их кислородных потребностей. В отличие от существующих в довольно однородной газовой среде наземных животных гидробионты часто сталкиваются с дефицитом растворенного кислорода, который является одним из главных абиотических факторов, ограничивающих их жизнедеятельность.

Промышленное загрязнение морских и пресных вод в настоящее время превратилось в глобальную проблему. Особое место в ней занимает ухудшение кислородного режима водоемов, происходящее под влиянием как загрязнений, так и антропогенного эвтрофирования (Россолимо, 1975). Оценка кислородных условий, необходимых для нормального роста, движения и размножения гидробионтов, представляет большой практический и научный интерес. В этих условиях знание физиологических механизмов и адаптивных возможностей дыхательной системы особенно важно.

Отдельные стороны физиологии дыхания гидробионтов ранее освещались в литературе по исследованию интенсивности дыхания рыб (Винберг, 1956) и ракообразных (Сущеня, 1972), однако вопросы экологической физиологии дыхания рыб со времени опубликования книги Н.С. Строганова (1962) в отечественной литературе специально не рассматривались. В более поздних работах Рэндалла (Randall, 1970) и Шелтона (Shelton, 1970) рассматривались общие аспекты физиологии дыхания рыб, но эколого-физиологическим особенностям их дыхания уделено мало внимания. Новое издание "Сравнительной физиологии животных" под редакцией Л. Проссера (1977), к сожалению, недостаточно полно отражает быстро изменяющееся состояние знаний по этому вопросу, в связи с чем мы считали нужным подробнее остановиться на характерных чертах физиологии дыхания разных рыб как при нормальных кислородных условиях, так и при гипоксии.

Для понимания многих важных сторон дыхания рыб необходимо знакомство с общими принципами газообмена в водной среде, а также особенностями механики движения жидкости и переноса кислорода на границе вода — кровь в жаберном газообменнике.

Вопрос об энергетических потребностях рыб в природных условиях — один из самых актуальных. Оценка энергобюджета рыб в природных условиях затруднялась недостатком знаний об энергозатратах рыб при активном плавании. В книге изложены современные представления об энергетике плавания и зависимости между потреблением кислорода и скоростью плавания:

На основании полученных зависимостей проведена оценка потребностей различных рыб в растворенном кислороде при максимальных двигательных нагрузках в эксперименте, вероятных уровнях активности рыб в природной обстановке и минимальных энергозатратах рыб в состоянии покоя.

В книге затронут ряд вопросов, о которых в литературе существуют не вполне ясные или даже противоречивые мнения. К ним относятся представления об энергетической "стоимости" дыхания, физических возможностях регуляции потребления кислорода в жабрах, о зависимом и независимом дыхании рыб, чувствительности и устойчивости рыб к дефициту кислорода, специфическом динамическом действии пищи, кожном дыхании, количественном подходе к оценке активного плавания и некоторые другие. Многие из этих вопросов заслуживают более обстоятельного рассмотрения, чем сделано в этой книге, при написании которой автор старался подчинить изложение общей цели — на основании современных представлений об уровнях энергозатрат и закономерностей физиологии дыхания рыб оценить их потребности в растворенном кислороде.

ФИЗИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВОДНОГО ДЫХАНИЯ

ЕДИНИЦЫ ИЗМЕРЕНИЯ

Воднодышащие животные пользуются для дыхания растворенным в воде кислородом.

Количество растворенного газа (перешедшего в данный объем жидкости) определяется конкретными условиями (природой газа или жидкости, температурой и давлением). Растворимость газа характеризуется массой или объемом газа, переходящего в данный объем жидкости. Например, растворимость кислорода можно выразить в см³ или в мг газа на 1 л жидкости. В гидробиологической и гидрохимической литературе принято выражать количество растворенного кислорода в мл или мг/л.

Воздух состоит из смеси азота (78,18%), кислорода (20,93%), углекислого газа (0,03%) и инертных газов (0,008%). На долю кислорода приходится часть общего давления, пропорциональная содержанию его в смеси. Нормальное атмосферное давление при отсутствии водяных паров равно 1013,25 гПа (гектопаскаля).

Пропорциональное процентному содержанию кислорода парциальное давление (P_{O_2}) будет равно:

$$P_{O_2} = (1013,25 \cdot 20,93) / 100 = 211,8 \text{ гПа.}$$

Согласно закону Генри концентрация газа (C), растворенного в жидкости при данной температуре, прямо пропорциональна его парциальному давлению в газовой смеси. Например, для кислорода

$$C_{O_2} = L_{O_2} P_{O_2},$$

где L_{O_2} — коэффициент растворимости кислорода в воде.

В реальных условиях в атмосфере всегда присутствуют водяные пары, давление которых (P_{H_2O}) входит в общее атмосферное давление $P_{атм}$. Для точного расчета величины P_{O_2} пользуются выражением

$$P_{O_2} = 0,209 (P_{атм} - P_{H_2O}).$$

При 10°C поправка на давление водяных паров будет равна 0,6%, при 20°C — около 2, при 35° — около 5,5%. В примерных расчетах поправку на давление паров воды при низких температурах можно не учитывать, но при высоких температурах ее влияние становится заметным.

В гидробиологической и гидрохимической литературе традиционно пользуются величинами весовых или объемных концентраций растворенного кислорода (мг/л или мл/л). В то же время физиологи пользуются величинами парциального давления кислорода, что с точки зрения физики процесса более правильно. Вместо термина "парциальное давление" для характеристики давления газа, растворенного в жидкости, сейчас принято использовать термин "напряжение кислорода" (P_{O_2})

(Березовский, 1975). Как весовые единицы концентрации кислорода (мг/л), так и величины напряжения кислорода (P_{O_2}) не показывают, насколько содержание или напряжение растворенного кислорода отличается от уровня полного насыщения воды кислородом воздуха.

Выражая содержание кислорода в среде в процентах насыщения воды кислородом воздуха, мы получаем более наглядное представление о том, насколько отличается тот или иной показатель от нормального уровня, принятого за 100%.

Использование относительных единиц (процентов насыщения) дает непосредственное представление о напряжении кислорода в среде и приемлемо как для физиологов, так и для гидробиологов, для которых этот показатель даже более информативен, нежели традиционно используемые весовые единицы концентраций O_2 . В зависимости от поставленной задачи в дальнейшем изложении мы будем использовать помимо процентов насыщения (% насыщения) величины напряжения кислорода, выраженные в единицах давления (гектопаскалях, гПа), а также и в некоторых случаях пользоваться величинами концентрации O_2 (мг/л или мл/л).

В табл. 1 приведены величины насыщающих концентраций O_2 при разных температурах. Более подробные таблицы с учетом растворимости кислорода в морской воде разной солености приведены в специальной литературе (Зубов, 1975).

Таблица 1

Растворимость O_2 в пресной воде при полном (100%-ном) насыщении воды сухим воздухом при нормальном атмосферном давлении $P_{атм} = 1013,3$ гПа (по Davis, 1975)

Температура T°, C	Концентрация O_2		Температура T°, C	Концентрация O_2	
	мг/л	мл/л		мг/л	мл/л
0	14,62	10,23	16	9,95	6,96
1	14,23	9,96	17	9,74	6,82
2	13,84	9,68	18	9,54	6,68
3	13,48	9,43	19	9,35	6,54
4	13,13	9,19	20	9,17	6,42
5	12,80	8,96	21	8,99	6,29
6	12,48	8,73	22	8,83	6,18
7	12,17	8,52	23	8,68	6,07
8	11,87	8,31	24	8,53	5,97
9	11,59	8,11	25	8,38	5,86
10	11,33	7,93	26	8,22	5,75
11	11,08	7,75	27	8,07	5,65
12	10,83	7,58	28	7,92	5,54
13	10,60	7,42	29	7,77	5,44
14	10,37	7,26	30	7,63	5,34
15	10,15	7,10			

Давление насыщающих паров воды (P_{H_2O}) и напряжение кислорода (P_{O_2}) при разных температурах и общем атмосферном давлении 1013,3 гПа приведено ниже.

Температура T°, C	Давление насыщающих паров воды P_{H_2O} (гПа)	Температура T°, C	Давление насыщающих паров воды P_{H_2O} (гПа)
-1	5,7	15	17,0
0	6,2	16	18,1
1	6,5	17	19,3
2	7,1	18	20,6
3	7,6	19	22,0
4	8,1	20	23,3
5	8,7	21	24,8
6	9,4	22	26,2
7	10,0	23	27,9
8	10,7	24	29,8
9	11,5	25	31,6
10	12,2	26	33,5
11	13,1	27	35,6
12	14,0	28	37,7
13	14,9	29	40,0
14	15,9	30	42,4

ВОДА И ВОЗДУХ КАК СРЕДА ДЛЯ ДЫХАНИЯ

В неподвижном воздухе или воде распространение вещества происходит исключительно путем диффузии. Скорость диффузионного переноса определяют по закону Фика

$$-dQ / dt = SdCD / dx. \quad (1)$$

Количество кислорода dQ , проникающего за единицу времени dt путем диффузии, пропорционально площади поверхности S , через которую происходит перенос, и градиенту концентрации dC по расстоянию dx до поверхности. Коэффициентом пропорциональности в этом уравнении служит коэффициент диффузии D . Как наземные, так и водные животные на 80–85% состоят из воды. Поэтому с физической точки зрения процесс переноса кислорода из среды в тело животного сводится к поглощению газа водной фазой клеток. Различие между наземными (воздушнодышащими) и водными животными состоит в том, что в первом случае перенос O_2 происходит в системе газ–вода, а во втором – в системе вода–вода. Конечно, такое представление является некоторым упрощением и в действительности перенос происходит не в воду как таковую, а в жидкую фазу клетки, представляющую собой разбавленный белково-солевой раствор.

Процессы переноса кислорода внутри клеток отличаются от простой диффузии, поскольку внутреннее пространство клетки разделено многочисленными мембранами и находится в непрерывном колебательно-циркуляторном движении с постоянным перемещением органелл в потоках цитоплазмы (Березовский, 1975). В последнее время было обращено

внимание на возможность катализа диффузионного переноса O_2 в растворах гемоглобина. С помощью механизма так называемой облегченной диффузии клетка может получать значительно больше кислорода при низких его напряжениях в тканях. Включение кинетико-диффузионных процессов переноса кислорода происходит на конечных этапах доставки кислорода, которые здесь не рассматриваются. В целом процесс переноса O_2 через поверхность жабр или легких полностью происходит по известным уравнениям диффузии (Березовский, 1975).

Особенности дыхания водных животных обусловлены различиями в физических свойствах воды и воздуха как среды дыхания. Соотношения некоторых основных физических характеристик воды и воздуха приведены в табл. 2.

Таблица 2

Некоторые физические характеристики воды и воздуха
(при температуре 20°C)

Параметр	Воздух	Вода	Соотношение параметров вода/воздух
Плотность, г/см ³	$1,29 \cdot 10^{-3}$	1,00	780
Вязкость динамическая, пуаз	$1,81 \cdot 10^{-4}$	$1,10^{-2}$	55
Коэффициент диффузии O_2 , см ² /с	$2,2 \cdot 10^{-1}$	$2,12 \cdot 10^{-5}$	10^{-4}
Объемная концентрация O_2 , см ³ /л	210	6,4	$3 \cdot 10^{-2}$

Из данных табл. 2 можно видеть, что плотность воды выше плотности воздуха примерно в 780 раз. Вязкость воды больше вязкости воздуха в 55 раз. Величина коэффициента диффузии кислорода в воде меньше, чем в воздухе, почти в 10000 раз. С увеличением температуры на 1°C коэффициент диффузии возрастает на 3–4%. Медленностью диффузии O_2 в неподвижной воде объясняется отсутствие кислорода в застойных водоемах и придонный дефицит кислорода.

Следует пояснить, что процесс чисто диффузионного переноса в неподвижной жидкости, так называемый процесс стационарной диффузии, в чистом виде в природе встречается редко. В основном процесс переноса кислорода (так же, как и растворенных в воде веществ и тепла) осуществляется путем так называемой конвективной диффузии, т. е. перемещением растворенного кислорода вместе с массой движущейся под действием различных сил жидкости. В то же время в тонком слое воды на границе раздела твердое тело — жидкость, где скорость жидкости равна нулю, основное значение имеет стационарная диффузия, сильно ограничивающая скорость переноса кислорода из воды в тело животных.

Внутри клеток животных, где конвективные движения жидкости зачастую сильно ограничены, перенос кислорода происходит преимущественно за счет стационарной диффузии.

Внутри клеток имеется сложная система белково-липидных мембран, промежутки между которыми заполнены протоплазмой, имеющей большие, чем чистая вода, вязкость и плотность. Коэффициент диффузии кислорода в клетках и тканях в 1,5–3 раза (в зависимости от вида ткани) ниже, чем в воде. Например, для мышечной ткани коэффициент диффузии равен $0,9 \cdot 10^{-5}$, ткани мозга — $1,2 \cdot 10^{-5}$, соединительной ткани — $0,7 \cdot 10^{-5}$. В 20%-ном растворе белка коэффициент диффузии равен $1,2 \cdot 10^{-5}$ см²/с. Несмотря на некоторые различия, скорость диффузии кислорода в ткани (кардинально не отличается от скорости процесса диффузионного переноса O_2 в воде (Исаакян, 1973). Исходя из скорости диффузии кислорода в протоплазме и предположения, что внутри клетки происходит только стационарная диффузия, Крог (Krogh, 1941) рассчитал размер гипотетического одноклеточного существа шарообразной формы, которое могло бы существовать при условиях полного насыщения воды кислородом воздуха, т. е. при напряжении кислорода около 210 гПа. Расчеты показывают, что нормально метаболизирующая клетка может быть обеспечена кислородом путем простой диффузии на небольшую глубину — всего около 0,5 мм. Поэтому размер шарообразного одноклеточного организма, лишенного специальных систем подачи кислорода, теоретически ограничен диаметром около 1 мм.

В тканях более высокоорганизованных животных и особенно теплокровных потребление кислорода значительно выше, чем одноклеточных, а предельное расстояние диффузии в связи с этим значительно меньше. Толщина межкапиллярных промежутков в тканях млекопитающих составляет около 30–150 мкм. Ограничения, налагаемые малой скоростью диффузии в водной среде и внутренней среде организмов, имели большое значение в эволюции дыхательной системы животных, и для удовлетворения кислородных потребностей многоклеточных животных понадобилось развитие специальной системы принудительного передвижения жидкости в полостях тела или разветвленной системы трахеальных воздушных трубочек (у насекомых).

Современные позвоночные имеют высокоспециализированную систему внешнего дыхания (легкие или жабры) с принудительной вентиляцией, что обеспечивает эффективный конвективный (гидродинамический) перенос кислорода с потоком воздуха или воды к дыхательным поверхностям. Тем не менее переход кислорода из внешней среды во внутреннюю через дыхательную мембрану жабр или легких совершается за счет чисто диффузионного процесса, и для того, чтобы этот процесс был достаточно эффективным, пограничная дыхательная поверхность должна быть очень большой. Густая сеть капилляров в жабрах и альвеолах создает большую диффузионную поверхность. Поступивший в кровь кислород связывается гемоглобином и переносится с потоком крови к тканям. Переход кислорода из крови в ткани происходит почти исключительно за счет простой диффузии из множества мелких капилляров, обладающих очень большой суммарной поверхностью. Схема переноса O_2 из среды к тканям может быть представлена в виде двух капиллярных газообменников (жаберного и тканевого) (рис. 1). В жаберном газообменнике растворенный в воде O_2 переходит в кровь, циркуляция которой обеспе-

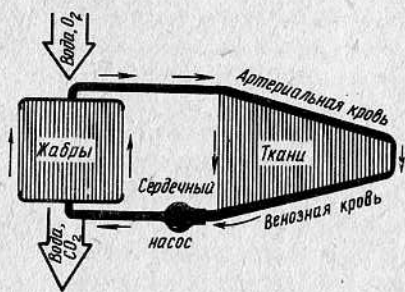


Рис. 1. Схема переноса кислорода из воды к тканям

210 мл, а в 1 л воды всего 6,4 мл O_2 (т.е. в 33 раза меньше), что объясняется низкой растворимостью кислорода в воде. Это обстоятельство в очень большой мере определяет специфику водного дыхания. Например, если в воздушной среде каждый литр попадающего в легкие воздуха приносит 210 мл кислорода, то для того, чтобы принести к жабрам такое же количество O_2 , водному животному необходимо прокачать через жабры около 33 л воды. Следует учесть при этом, что масса прокачиваемого через легкие воздуха составляет около 0,6 г, а эквивалентный ему по содержанию кислорода объем воды имеет массу 33 000 г. Вода помимо того, что она приносит кислород к дыхательной поверхности жабр, уносит выделяемую через жабры углекислоту. Поскольку удельное содержание кислорода в воде почти в 30 раз меньше, чем в воздухе, это приводит к существенным различиям газообмена у водно- и воздушнодышащих.

ОСОБЕННОСТИ ГАЗООБМЕНА У ВОЗДУШНО- И ВОДНОДЫШАЩИХ ЖИВОТНЫХ

Суть газообмена состоит в том, что в одно и то же время из среды поглощается определенное количество кислорода, а в среду выделяется эквивалентное количество углекислого газа [соотношение объема выделяемого CO_2 и поглощенного O_2 называется дыхательным коэффициентом (DK)]:

$$DK = Q_{CO_2} / Q_{O_2}$$

Если в организме происходит окисление только углеводов, $DK = 1$, при окислении жиров $DK = 0,7$, при окислении преимущественно белков $DK = 0,8$. Среднее значение DK в нормальной обстановке для животных и человека, когда в организме происходит сгорание жиров, углеводов и белков, составляет 0,83–0,87. Резкие отклонения DK от этой величины происходят лишь в особых ситуациях, например при резком дефиците O_2 , когда в организме происходят процессы декарбоксилирования, но потребление кислорода сильно ограничено. При этих условиях DK становится значи-

чивается работой сердечного насоса. В тканевом капиллярном газообменнике кислород из крови переходит в ткани. Одновременно происходит переход CO_2 из тканей в кровь (в тканевом газообменнике) и из крови в воду в жаберном газообменнике.

Помимо различий в скорости диффузии воздух и вода существенно различаются по объемному содержанию кислорода. В 1 л воздуха при 20°C содержится около

только больше единицы. При голодании, наоборот, DK понижается до 0,7. В обычных же условиях колебания DK невелики и не превышают $\pm 13\%$ от средней величины DK . При физических нагрузках DK близок к 0,8 (Brett, 1973).

В воздушной среде парциальное давление любого газа пропорционально его объемному содержанию и одинаково для всех газов. В воде соотношение между объемом газа и его напряжением определяется растворимостью каждого газа в воде. Например, для того чтобы парциальное давление кислорода увеличить на 1 гПа, необходимо 0,031 мл O_2 , а для того чтобы на столько же увеличить напряжение CO_2 , необходимо растворить 0,9 мл CO_2 , т.е. почти в 30 раз больше.

Рассмотрим последствия такого различия в растворимости газов для дыхания в водной и воздушной среде. В 1 л воздуха при нормальном давлении содержится 210 мл O_2 . Представим себе, что весь кислород из прошедшего через легкие воздуха будет поглощен и вместо него будет выделена CO_2 . При $DK = 0,8$ в таком воздухе будет содержаться 168 мл CO_2 и его напряжение будет около 170 гПа. В нормальных условиях в легких воздушнодышащих животных, в частности млекопитающих, поглощается около четверти содержащегося в воздухе кислорода, и напряжение CO_2 в выдыхаемом воздухе составляет 47–53 гПа.

В 1 л воды при 20°C содержится 6,6 мл O_2 , что при нормальных условиях соответствует парциальному давлению кислорода 212 гПа. Если допустить, что после прохождения через жабры весь растворенный кислород поглотится, то в воду выделится (при $DK = 0,8$) 5,3 мл CO_2 , который будет иметь напряжение 6,3 гПа. В действительности полного поглощения O_2 в жабрах не происходит. Наивысший уровень утилизации кислорода у рыб не превышает 80–85%, и PCO_2 в оттекающей от жабр воде будет ниже этой величины.

На рис. 2 показано изменение напряжения CO_2 в выдыхаемом воздухе и воде (у воднодышащих). По мере увеличения поглощения кислорода в легких или жабрах увеличивается количество переходящего в среду CO_2 и возрастает его напряжение. Хорошо видно, что у воздушнодышащих зависимость PCO_2 от снижения PO_2 значительно более сильная, чем у воднодышащих. Точкой на кривой для воздушнодышащих обозначено напряжение CO_2 , соответствующее обычному уровню PO_2 в легких (около 130 гПа). Для воднодышащих, и в частности рыб, PO_2 в оттекающей от жабр воде составляет обычно от 4 до 11 гПа, что соответствует напряжению CO_2 2,5–4,5 гПа, т.е. в 10–20 раз ниже, чем у воздушнодышащих.

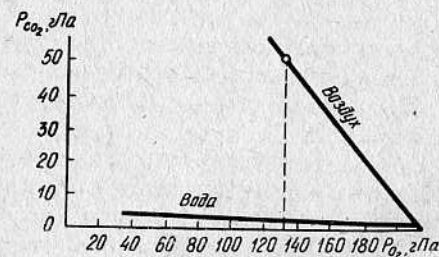


Рис. 2. Напряжение CO_2 в выдыхаемом воздухе (у воздушнодышащих) и оттекающей от жабр воде (у воднодышащих) (по Rafta, 1966). Данные рассчитаны при величине $R = 0,8$.

Различия по величине P_{CO_2} между водно- и воздушнодышащими так велики, что высказывалось мнение (Dill et al., 1932) о том, что рыбы по сравнению с млекопитающими живут в углекислотном вакууме. В действительности, конечно, никакого углекислотного вакуума нет. Причина состоит в том, что растворимость O_2 в воде значительно ниже растворимости CO_2 и для извлечения необходимого количества кислорода воднодышащему животному необходимо пропустить через жабры большое количество воды. Выделенная при газообмене CO_2 образует в этом количестве воды разбавленный раствор с низким P_{CO_2} .

Поскольку оттекающая от жабр вода находится в довольно хорошем равновесии с оттекающей из жабр кровью, можно полагать, что полученные из этих общих представлений величины P_{CO_2} характеризуют порядок величины напряжения CO_2 в артериальной крови.

Напряжение CO_2 в артериальной крови (P_{aCO_2}) у воздушно- и воднодышащих животных (по Rahn, 1966) приведено ниже.

Воздушнодышащие	P_{aCO_2} , гПа	Воднодышащие	P_{aCO_2} , гПа
Гусь	57	Рыбы	
Лошадь	56	гаутога	2,7
Человек	53	камп	5,0
Собака	48	скумбрия	2,7
		скаг	1,9
		акула	4,1
		Головоногие моллюски	
		кальмар	2,9
		осьминог	2,9

Воднодышащие животные адаптированы к низкому парциальному давлению CO_2 в крови и тканях по сравнению с воздушнодышащими. Это обстоятельство иногда ускользало от внимания исследователей, и в некоторых работах исследователи сосредоточивали внимание на эффектах высоких содержаний CO_2 (Павлов, 1940; Root, 1931). В венозной крови воднодышащих P_{CO_2} также невелико. Например, в венозной крови карпа и форели P_{CO_2} составляет — 10–12 гПа.

Таким образом, при полном насыщении воды атмосферным воздухом напряжение кислорода в воде и воздухе будет одинаковым. С точки зрения перехода кислорода непосредственно из воды в кровь условия дыхания в воздухе ничем не отличаются от условий дыхания в воде.

Скорость диффузии кислорода в воде почти в 10 000 раз ниже, чем в воздухе. Именно это создает проблему подачи кислорода к дыхательной поверхности и требует принудительной конвективной подачи воды с растворенным O_2 непосредственно к кислородовоспринимающей поверхности жабр.

Объемное содержание кислорода в воде существенно меньше, чем в воздухе, и поэтому для поглощения равного количества кислорода рыбам требуется принести к жабрам в 25–30 раз больший объем воды, чем воздуха в легкие воднодышащих животных.

По этой причине, а также благодаря большой растворимости CO_2 в воде, покидающей жаберы, напряжение CO_2 ниже P_{CO_2} в легких в 10–20 раз.

В связи с этими особенностями жаберного дыхания возникает ряд вопросов о затратах энергии на транспортировку большого количества воды в жабрах, особенностях течения воды в жабрах и устройстве жаберного газообменника.

МЕХАНИКА ВОДНОГО ДЫХАНИЯ

РАБОТА ЖАБЕРНОГО НАСОСА

По аналогии с терминологией, существующей в физиологии дыхания воздушнодышащих животных, процесс подачи воды к жабрам называется вентиляцией, точнее омыванием (irrigation) (Saunders, 1961). Омывающая жаберы вода течет (за немногочисленными исключениями) всегда в одном направлении — через рот к жабрам и далее из жаберной полости наружу. При этом рыбы совершают периодические "дыхательные движения" ртом и жаберными крышками. Вентиляционная система жабр работает как насосная система, перекачивающая воду через ротовую и жаберную полости. Эта система снабжена специальными клапанными устройствами, препятствующими обратному току воды.

Схема работы жаберного насоса у рыб в общих чертах была описана еще Баглиони (Bagliioni, 1907), уточнена Воскобойниковым (1928) и сводится к последовательному действию двух насосов: ротового и оперкулярного. Акт активного дыхания начинается с того, что нижняя челюсть открывается, ротовая полость расширяется и через рот начинает поступать вода, вслед за этим раздвигаются жаберные крышки, увеличивая объем жаберной полости, и вода устремляется в зону пониженного давления, проходя через жабры. Затем рот закрывается, и ротовая полость начинает сжиматься, а жаберные крышки начинают двигаться в обратном направлении.

Давление в жаберной полости возрастает, но одновременно возрастающее давление в ротовой полости закрывает ротовой клапан и заставляет воду проходить в прежнем направлении. Одновременно с этим жаберные лепестки раздвигаются и тем самым препятствуют обратному току воды из жаберной в ротовую полость (Pozzor, Kleerkorper, 1962). Повышающееся давление в жаберной полости приоткрывает клапанную кромку жаберной полости, и вода выходит наружу. Весь цикл дыхания, таким образом, построен на согласовании работы двух жаберных насосов. Чисто качественного описания работы жаберного аппарата недостаточно для точного понимания его работы. Выяснению механики работы жаберных насосов посвящен ряд работ (Saunders, 1961; Hughes, 1960; Hughes, 1970; Hughes, Shelton, 1970), в которых авторы с помощью канюлирования полостей жаберного аппарата провели измерения перепадов давления с использованием чувствительных регистраторов давления

(микроманометров). Это позволяло проводить измерения даже у относительно небольших рыб массой 50–80 г.

У пелагических рыб, таких, как быстроплавающие сельдевые, макрели и тунцы, работа жаберного аппарата строится преимущественно не на активной работе жаберных крышек, а на использовании силы напорной вентиляции при плавании с открытым ртом. В этом случае работа жаберного насоса по омыванию жабр приходится на хвостовой движитель. Жаберная сеть этих рыб обладает повышенной жесткостью за счет дополнительных хрящевых образований в жаберных дугах и спаек между вторичными лепестками.

Схема работы жаберного насоса приведена на рис. 3. Давление в ротовой полости преимущественно положительное, тогда как в жаберной полости преимущественно отрицательное. Поэтому ротовую полость отождествляют с нагнетающим насосом, а жаберную — с насосом всасывающего действия. Однако давление в ротовой полости не всегда превышает давление в жаберной полости. Поэтому течение воды через жабры нельзя считать строго однонаправленным, поскольку в отдельные моменты оно меняется на обратное, хотя это время составляет небольшую долю всего дыхательного цикла. В первом приближении можно считать, что жабры омываются однонаправленным (или почти однонаправленным) пульсирующим потоком.

Относительная роль ротового и жаберного насоса у разных видов рыб значительно различается. На рис. 4 представлены записи дифференциального давления между ротовым и жаберным насосами у ряда видов рыб. Как видно из рис. 4, у ставриды основную работу совершает ротовой (нагнетательный) насос, у донных (камбалы) и придонных рыб (пикша, пескарка) — оперкулярный всасывающий насос. У камбал отсутствует фаза отрицательного давления (обратного тока воды), так как у этих рыб существует активный механизм для закрывания оперкулярного клапана (Hughes, 1970). Благодаря этому предотвращается засасы-

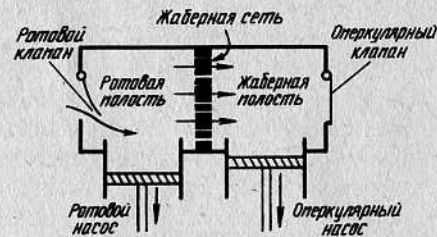
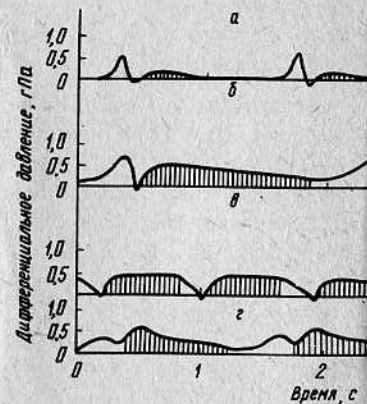


Рис. 3. Схема работы жаберного насоса (стрелками показано направления течения) (Hughes, 1960)

Рис. 4. Изменение дифференциального давления между ротовой и жаберной полостями при дыхании у рыб: а — ставрида; б — пикша; в — пескарка; г — камбала (Hughes, 1960)

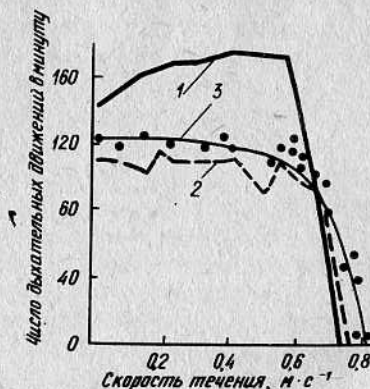


вание в жаберную полость взмученной воды на илистых грунтах, где обитают камбалы. У скатов вода в жаберную полость поступает не через рот, находящийся на брюшной стороне тела, а через брызгальца на спинной стороне. Брызгальца снабжены активно работающими клапанами, которые осуществляют строго однонаправленный поток воды, противодействующий засорению жабр.

Активно плавающие рыбы (тунцы, макрели, некоторые виды акул) при плавании пользуются напорной вентиляцией, когда вода поступает через открытый рот, омывает жабры и уходит через приоткрытые жаберные щели. Многие рыбы пользуются напорной вентиляцией и при встречном потоке воды уменьшают число жаберных движений. Особенно ярким примером рыбы, использующей пассивную напорную вентиляцию, является рыба-прилипала *Remora remora*.

Характерно, что рыбы, использующие напорную вентиляцию, имеют плотность выше плотности морской воды и должны постоянно находиться в движении, чтобы создавать подъемную силу. Это не означает, что активные пелагические рыбы вообще лишены способности к активной вентиляции жабр в покое, но используют в основном напорную вентиляцию, прибегая к активной вентиляции жабр лишь на ограниченное время. На рис. 5 представлена зависимость частоты дыхательных движений от скорости встречного потока для рыбы-прилипалы и атлантической скумбрии. Скорость течения, при которой рыба переходит на "пассивное" дыхание, соответствует моменту, при котором устанавливается объем вентиляции, полностью удовлетворяющий потребности животного в растворенном кислороде. Сопротивление жаберной сети у рыб массой несколько сот граммов составляет 0,5–0,7 гПа. Для преодоления такого сопротивления необходима минимальная скорость 0,5–0,6 м/с (Roberts, 1975). Способность к напорной вентиляции жабр широко распространена, и в природе ею пользуются не только активно плавающие рыбы, но и некоторые донные рыбы, обитающие в реках и ручьях с быстрым течением. Однако и здесь существуют исключения. Например, кефаль даже при плавании с относительно большими скоростями сохраняет ритмику дыхательных движений (Roberts, 1975). Вопрос об энергетической выгоды напорной вентиляции по сравнению с жаберной не столь очевиден, как это представлялось ранее. Энергетическую выгоду из перехода к напорной вентиляции животное может получать из-за того, что КПД отдельных мышечных групп (например, дыхательных) ниже общего КПД большой массы плавательной мускулатуры, используемой при плавании.

Рис. 5. Зависимость между скоростью набегающего потока в респирометре и частотой дыхательных движений: 1, 2 — скумбрия (Roberts, 1975); 3 — прилипала (Hughes, 1970)



Из общей для костистых рыб схемы движения воды из ротовой в жаберную полость встречаются исключения. Небольшие рыбки семейства гиринохейловых, обитающие в быстрых реках Юго-Восточной Азии, с помощью рта присасываются к камням и одновременно соскабливают с них обрастания, которыми питаются. Жаберные щели у этих рыб заросшие и открываются двумя близко расположенными отверстиями, одно из которых снабжено входным, а другое выходным клапаном. Вода через входное отверстие попадает к жабрам и выбрасывается через выходное отверстие. Этот своеобразный жаберный насос работает с очень большой частотой — около 240 сокращений в минуту. Подобный способ дыхания известен для присасывающихся сомоиков-аргусов из горных рек Анд (Рутенберг, 1971). Исследования механики вентилирования жабр у осетровых показали, что при обычных условиях вода проталкивается через жабры с помощью ротового и оперкулярного насосов. Однако жаберная крышка осетров относительно коротка и не обеспечивает достаточно эффективной работы оперкулярного насоса. В щель между верхним краем жаберной крышки и головой засасывается вода, которая выбрасывается в нижней части жаберной крышки, проходя через жабры "сверху вниз". В случае, когда рот фиксировали в закрытом состоянии, путь воды из верхней части жаберной крышки к нижней становился основным. По-видимому, такой своеобразный путь вентиляции жабр используется осетровыми при поиске пищи на илистых легко взмучиваемых грунтах, когда дыхание через рот неизбежно засоряло бы жабры (Burggren, 1978).

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИЯ ЖАБР

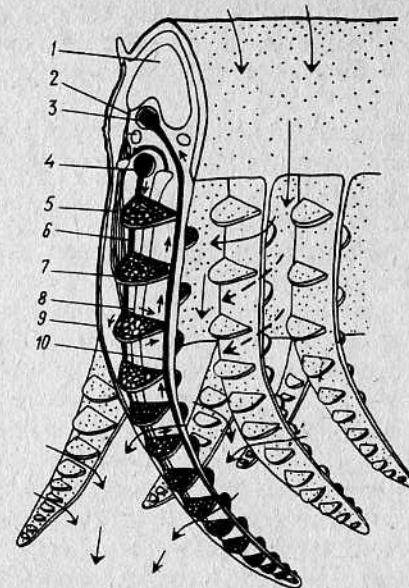
У рыб различных систематических групп строение жабр довольно однотипно, хотя даже в пределах класса костных рыб встречаются характерные различия. Строение жабр костистых рыб показано на рис. 6. От каждой жаберной дуги отходят сужающиеся к концу парные выросты, жаберные лепестки (или, как их называли раньше, жаберные нити). Поперек жаберного лепестка расположены поперечные складки, носящие название "вторичных пластинок" (раньше их называли "лепесточками"). В современной литературе, несмотря на некоторый терминологический разнобой, наиболее употребительны два термина: "жаберный лепесток" (filament, англ.) и "вторичная пластинка" (secondary lamellae, англ.).

Именно вторичные пластинки, покрытые густой сетью капилляров, представляют собой часть органа дыхания рыб, где происходит собственно газообмен. Жаберные лепестки и тем более жаберные дуги не принимают непосредственного участия в газообмене, выполняя роль поддерживающей структуры.

Кровь, приходящая от сердца по жаберной артерии, дает ответвления в каждую жаберную дугу. От этой приносящей артерии в каждый жаберный лепесток отходит ветвь, которая проходит по внешнему краю лепестка. От лепестковой ветви в свою очередь отходят тонкие сосуды в тело каждой вторичной пластинки, где такой сосуд разбивается на два: один идет по свободному краю вторичной пластинки, а другой —

Рис. 6. Схематическое строение жабр костистой рыбы (Hughes, Morgan, 1973):

1 — жаберная дуга; 2 — смыкающая лепестки мышца; 3 — уносящая жаберная артерия; 4 — приносящая жаберная артерия; 5 — размыкающая лепестки мышца; 6 — приносящий лепестковый сосуд; 7 — вторичная пластинка; 8 — жаберный луч; 9 — жаберный лепесток; 10 — уносящий лепестковый сосуд. (Пунктирными стрелками обозначено направление тока воды, сплошными — тока крови. Приносящие сосуды несут деоксигенированную кровь, уносящие сосуды — оксигенированную. Кровь в капиллярной сети вторичных пластинок течет в противоположном току воды направлении).



вдоль ее основания. Между этими сосудами кровь течет по густой сети мельчайших капилляров, сечением приблизительно в диаметр эритроцита. Оба сосуда, окаймляющие в торичную пластинку, сливаются в один и впадают в окаймляющую жаберный лепесток выносящую артерию. Выносящие лепестковые артерии сливаются в уносящий сосуд жаберной дуги, а последние, объединяясь, впадают в так называемый головной круг и далее в головную и спинную аорты. Из спинной аорты артериальная кровь разносится (с помощью вторичных артерий) в органы и ткани животного.

Жаберные лепестки обладают определенной жесткостью за счет того, что внутри лепестка проходит тонкая опорная хрящевая пластинка (жаберный луч). Кроме того, весь лепесток и вторичные пластинки одеты очень тонким слоем упругой соединительной ткани, так называемой базальной мембраной. Помимо пассивно-упругого соединительнотканного каркаса жаберные лепестки имеют специализированную мускулатуру. На рис. 6 показаны раздвигающие и смыкающие жаберные лепестки мышечные пучки. Эти мышцы раздвигают и смыкают жаберные лепестки на каждой дуге синхронно с дыхательными движениями жаберной крышки (Paszor, Kleerkorper, 1962). Благодаря этим же мышцам рыба способна резко встряхивать жаберные лепестки, чтобы освободиться от попавших на жабры частиц. Ритмичные движения лепестков отмечены и при абсолютно спокойном дыхании рыб, однако роль этих движений, по-видимому, способствующих газообмену, еще не вполне ясна. Кажется вероятным, что ритмическое сдвигание и раздвигание лепестков приводит к изменению сопротивления току воды между ротовой и жаберной полостью и способствует однонаправленному течению воды, действуя как своеобразный "мягкий" клапан.

Для освобождения жабр от засорения посторонними частицами ры-

№ 51614
Библиотека

ы могут использовать резкий обратный ток воды (из жаберной в ротовую полость), что обозначается как "кашель". Эти движения характерны для действия некоторых токсикантов, действующих на жаберный эпителий.

Кровоток в жаберном лепестке необходимо рассмотреть несколько подробнее, поскольку с ним связаны особенности регуляции кровотока в жабрах.

Приносящая лепестковая артерия, которая ответвляется от приносящей жаберно-дуговой артерии, идет вдоль края лепестка (см. рис. 6), давая ответвления во вторичные пластинки. Кровоток в лепестке может идти двумя возможными путями (Steen, Kruijse, 1964): обычным путем через вторичные пластинки и их капиллярную сеть или непосредственно вдоль края лепестка, из приносящего сосуда в выносящий, минуя поверхность вторичных пластинок.

Адреналин, введенный в кровь, расширяет капилляры вторичных пластинок, и кровоток через них усиливается. В то же время ацетилхолин уменьшает кровоток через первый путь и открывает, как ранее полагали (Steen, Kruijse, 1964), третий возможный путь через так называемое срединное лимфатическое пространство жаберного лепестка. Однако в более поздних работах не подтвердилось существование такого пути. Опытами с введением красителей в кровь (Morgan, 1971) не установлен кровоток через центральное пространство лепестка. Вопрос об "обходных" путях кровотока в жабрах тесно связан с возможностью регуляции эффективной площади газообмена в жабрах и подробнее рассматривается в разделе, посвященном регуляции дыхания.

Вторичные пластинки имеют округло-трапециевидную форму. В высоту вторичные пластинки костистых рыб в 15–18 раз больше, чем в толщину. При толщине 10–15 мкм они достигают высоты 150–200 мкм. Пластинка образована из внутреннего сосудистого слоя, сложенного из опорных клеток (рис. 7). Расширенными краями опорные клетки примыкают к соединительнотканной базальной мембране, которая покрыта тонким наружным эпителием. Расширенные края опорных клеток смыкаются между собой, ограничивая межклеточное пространство, а расположенные поперек вторичной пластинки цилиндрические тела опорных клеток как бы "сшивают" между собой две стенки вторичной пластинки. Эта сшивка осуществляется с помощью пучков коллагеновых фибрилл в теле опорных клеток. Тяжи соединяются с базальной мембраной, и в целом создается относительно жесткая конструкция, способная противостоять напору потока воды.

Гистологическим исследованием опорных клеток (Hughes, Grimsstone, 1965) выявлены в них фибриллярные структуры, напоминающие мышечные. Показано (Bettex-Galland, Hughes, Morgan, 1973), что опорные клетки обладают способностью к сокращению в присутствии АТФ и имеют актомиозиноподобные структуры. Не исключено, что способность к сокращению опорных клеток позволяет рыбе изменять микроциркуляцию во вторичной пластинке как с помощью пережатия межклеточных пространств в сосудистой сетке, так и путем изменения толщины пограничной мембраны.

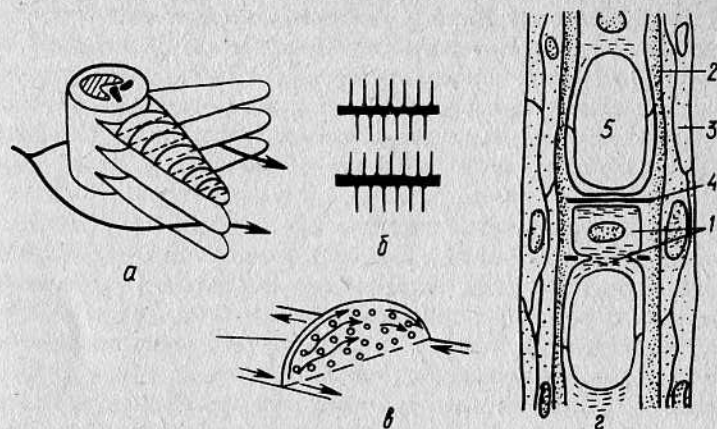


Рис. 7. Схема строения вторичных пластинок, кровотока в них и расположения их на жаберном лепестке (по Bettex-Galland, 1973):

a – расположение вторичных пластинок на жаберной дуге; *б* – относительное расположение вторичных пластинок на жаберных лепестках (поперечный разрез); *в* – течение крови по вторичной пластинке (кружками показаны торцы опорных клеток); *г* – поперечный разрез через вторичную пластинку; 1 – опорная клетка; 2 – базальная мембрана; 3 – эпителиальная клетка; 4 – коллагеновая пластинка; 5 – просвет капилляра

Наружный эпителий вторичной пластинки состоит не из одного, как ранее полагали, а, по крайней мере, из двух слоев покровного эпителия, кое-где разделенных межклеточным пространством, в котором встречаются гранулоциты и амебоциты, несущие фагоцитарную функцию. По-видимому, эти каналы являются частью защитной лимфатической системы. Внешняя поверхность эпителия имеет волнистую структуру, характерную для всех рыб, но сильнее выраженную у придонных видов. Возможно, что такая структура необходима для удержания на поверхности эпителия защитного слоя слизи. Число вторичных пластинок, их расположение на жаберных лепестках, а также их форма различны у разных видов. У основания лепестка пластинки длиннее и расположены несколько чаще, а к дистальному концу лепестка размеры вторичных пластинок уменьшаются.

В целом жаберный аппарат костистых рыб можно представить в виде своеобразного сита, основу которого составляют жаберные дуги и лепестки, а ячеистая структура образована вторичными пластинками соседних лепестков (см. рис. 7). Длина и высота вторичных пластинок, их количество на лепестке, а также форма характерны для каждого вида и отражают особенности образа жизни рыб разных видов.

У малоподвижных донных рыб промежутки между пластинками больше, число пластинок на лепестке меньше. Пластинки удлиненной формы и относительно невысокие. У быстроплавающих активных рыб, таких, как тунцы, макрели, ряд сельдевых, многочисленны вторичные пластинки тесно расположены на лепестке, сильно уплощены с боков

и относительно короткие. У таких быстроплавающих пелагических рыб, как тунцы и меч-рыбы, имеются своеобразные "спайки" между соседними вторичными пластинками и жаберными лепестками. Благодаря этому жаберное сито приобретает более жесткую конструкцию, и его форма и соответственно дыхательная функция жабр не нарушаются при очень высоких скоростных напорах (Muir, Kendall, 1968; Hughes, 1970).

В капиллярах вторичных пластинок кровь течет в направлении, противоположном течению воды в жабрах. Благодаря этому кровь, проходя по капилляру, постоянно контактирует со "свежей" водой набегающего потока. В результате градиент напряжения кислорода между водой и кровью поддерживается на более высоком уровне, чем при попутном течении воды и крови. При попутном течении воды и крови для достижения той же интенсивности газообмена необходим газообменник значительно больших размеров, требующий большего количества воды, чем при противотоке. Это привело бы к увеличению энергозатрат на дыхание в результате увеличения работы как сердца, так и жаберного насоса. Таким образом, противоток в жабрах рыб приводит к повышению эффективности газообмена и позволяет животному иметь наименьшие (при данном уровне потребления кислорода) габариты жаберного газообменника.

Следует отметить, что в хороших кислородных условиях выигрыш в эффективности газообмена при противоточном газообмене невелик. Однако с уменьшением напряжения O_2 ниже 60–70%-ного насыщения эффективность жаберного газообменника с попутным течением воды и крови быстро падает, тогда как эффективность противоточного остается практически неизменной (Hughes, Hills, 1971).

ПЛОЩАДЬ ЖАБР У РЫБ РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ТИПОВ

Газообмен между водой и кровью происходит через жаберную поверхность. От того, насколько велика эта поверхность и какова толщина мембраны, разделяющей воду и кровь, решающим образом зависит скорость поступления кислорода в тело животного. Эти соотношения выражаются формулой (2), по существу являющейся модифицированным выражением закона Фика,

$$Q = [(S \Delta P_{O_2}) (D L_{O_2})] / t, \quad (2)$$

где Q — потребление кислорода; S — площадь газообмена; ΔP_{O_2} — разность напряжения кислорода между водой и кровью; D — коэффициент диффузии; L_{O_2} — коэффициент растворимости кислорода; t — толщина водно-тканевого барьера.

Грей (Gray, 1954) измерил площадь жабр у 31 вида морских рыб разных экологических типов и установил, что у активных пелагических рыб (тунца, золотой макрели, сельди менхеден) жаберная поверхность в расчете на единицу массы почти в 10 раз превышает удельную поверх-

ность жабр у донных малоподвижных видов (камбалы, жабы-рыбы). Эти данные очень ценны, однако ценность их несколько снижается тем, что исследовали рыб разной массы (от 0,07 до 5,2 кг).

Несмотря на это, общее заключение, сделанное Грэм, о том, что пелагические рыбы имеют значительно более высокую дыхательную поверхность жабр, оказалось верным. Например, из данных табл. 3, составленной по данным Грея для рыб сходной массы, видно, что площадь жабр сельди почти в 10 раз больше, чем у жабы-рыбы. Придоннозрослевая таутога-губан (из семейства губановых) по величине жаберной поверхности занимает промежуточное положение.

Таблица 3

Площадь жаберной поверхности одноразмерных рыб разных видов (Gray, 1954)

Вид рыбы	Масса, г	Площадь жабр, см ²	Краткая экологическая характеристика
Сельдь-менхеден	540	8210	Пелагическая
Таутога-губан	547	1982	Придонно-зрослевая
Жаба-рыба	560	728	Донная малоподвижная

ЗАВИСИМОСТЬ ПЛОЩАДИ ЖАБР ОТ МАССЫ РЫБЫ

Еще из первых работ Рейса (Reiss, 1960) было известно, что площадь жабр возрастает с ростом рыб. Позднее Пюттер (Pütter, 1909) на ограниченном числе видов рыб установил, что площадь жабр с ростом рыб возрастает прямо пропорционально увеличению поверхности тела. Одни из первых систематических измерений площади жаберной поверхности и ряда морфологических показателей органа дыхания у рыб разной массы были сделаны Прайсом (Price, 1931). Его работа об изменении дыхательной поверхности и морфологии жабр по мере роста рыб может считаться классической, а по точности и тщательности измерений остается непревзойденной. На основании измерений жаберной поверхности малоротого окуня *Micropterus dolomei* массой от 0,1 до 1000 г было показано, что зависимость жаберной поверхности от массы рыбы выражается формулой

$$S_{ж} = 8,65 W^{0,785},$$

где $S_{ж}$ — площадь жабр, см²; W — масса рыбы, г.

Существование такой зависимости можно было предполагать, исходя из выводов Пюттера о прямо пропорциональной зависимости между площадью жабр и поверхностью тела рыб. Осреднив данные Грея для 19 видов рыб сходной экологии, Урсин (Ursin, 1967) показал, что площадь жабр по мере роста рыб увеличивается прямо пропорционально массе в степени 0,82. Несмотря на то что многие авторы проводили непосредственное измерение дыхательной поверхности жабр (Byskows-

ка-Smyk, 1958; Saunders, 1962; Steen, Berg, 1966), до последнего времени не было общей методики измерения. Существовало мнение, что жаберный аппарат рыб морфологически однороден и достаточно любого жаберного лепестка, чтобы путем простого пересчета определить общую площадь жабр. Позднее работами Хьюза и его сотрудников (Hughes, 1972; Muir, Hughes, 1969) было установлено, что за счет значительных различий в размерах, форме и частоте расположения лепестков и вторичных пластинок из различных частей жабр такой упрощенный подход приводит к значительным неточностям. Например, длина жаберного лепестка в верхней части жаберной дуги у тунца *Katsuwonus pelamis* массой 1,6 кг составляет 2 мм, а суммарная площадь вторичных пластинок 6 мм². В то же время длина жаберного лепестка в средней части жаберной дуги 30 мм и площадь вторичных пластинок 800 мм². Разработанная Хьюзом и соавторами методика позволяет вести такие измерения с достаточной точностью. Муир и Хьюз (Muir, Hughes, 1969) провели измерения площади жаберной поверхности у трех видов тунцов массой от 1 до 40 кг. Регрессионный анализ полученных данных показал, что зависимость между жаберной поверхностью и массой выражается степенной формулой типа

$$S_{\text{ж}} = a W^b.$$

Параметры уравнения оказались довольно сходными для всех исследованных видов. Так, для скипджека *Katsuwonus pelamis* показатель $b = 0,85$, а для желтоперого и голубого тунца *Tunnus abbasogus* и *T. tunnus* показатель степени b приближается к 0,9. Значение коэффициента a у этих трех видов также было сходным (от 4,02 до 3,15).

Зависимость площади дыхательной поверхности от массы для рыб и некоторых других животных показана на рис. 8. Наклон кривых зависимости площади жабр от массы, несмотря на некоторые отклонения для отдельных видов, в среднем близок к 0,8. Такая зависимость дыхательной поверхности от массы характерна не только для рыб, но и для

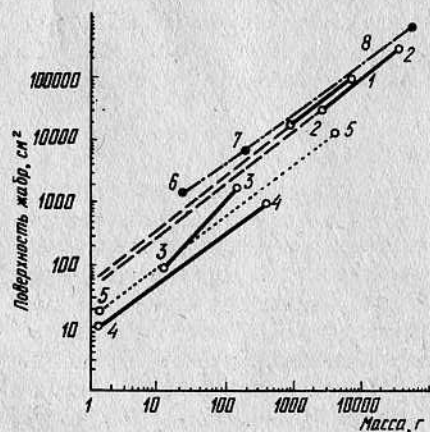


Рис. 8. Зависимость площади жаберной поверхности от массы у рыб разных видов: 1 — тунец-скипджек; 2 — синий тунец; 3 — ставрида; 4 — ушастый окунь; 5 — средние величины для морских рыб (по Gray, 1954); 6 — мышь; 7 — крыса; 8 — человек (с сокращениями из Muir, 1969)

мышей, крыс и даже человека. Кривая зависимости площади поверхности легких от массы (мышь—человек) показывает, что зависимость дыхательной поверхности от массы млекопитающих и рыб можно считать в первом приближении сходной. В то же время, если представить, что зависимость между площадью жаберной поверхности и массой характеризуется сходным для всех рыб показателем степени (близким к 0,8), то придется признать, что значение коэффициента a существенно различается у рыб разной экологии.

В действительности уравнения связи $S_{\text{ж}}$ и массы у рыб разных видов различаются как по коэффициенту, так и по показателю степени. В табл. 4 приведены параметры таких уравнений и величин поверхности жабр для рыб разных видов при одинаковой массе.

Таблица 4

Изменение площади поверхности жабр ($S_{\text{ж}}$) при увеличении массы рыб разных видов (в см²)

Вид рыбы	Масса, г			Автор
	1	10	100	
Тунец-скипджек	52,1	2620	18400	Muir, Hughes, 1969
Синий тунец	40,2	2000	14380	Muir, Hughes, 1969
Морские рыбы (средние по данным Грэя)	13,9	600	3990	Ursin, 1967
Малоротый окунь	8,7	330	1960	Price, 1931
Плотва	3,9	190	1240	Muir, Hughes, 1969

Тунцы как наиболее активные пловцы имеют наиболее развитую дыхательную поверхность. По сравнению с тунцами плотва той же массы имеет в 10—13 раз, а окунь в 5—6 раз меньшую дыхательную поверхность.

По данным авторов, приведенных в табл. 4, показатель степени был равен соответственно: для тунцов 0,85—0,9, для морских рыб в среднем 0,82 и для малоротого окуня 0,78 (Muir, 1969).

Хотя число исследованных видов рыб еще не так велико, можно сделать общее заключение о том, что у рыб, как и у других животных, связь площади дыхательной поверхности с массой тела выражается степенной зависимостью с показателем степени порядка 0,7—0,9.

В то же время зависимость уровня обмена (потребления кислорода) выражается известным степенным уравнением, в котором обмен пропорционален массе в степени около 0,8 (Винберг, 1956; Ивлев, 1955)

$$Q = a W^{0,8}$$

Можно полагать, что в первом приближении рост дыхательной поверхности жабр происходит параллельно увеличению общих потребно-

стей организма в кислороде, т. е. уровню общего обмена. Можно полагать, что как у мальх, так и у больших рыб одного и того же вида через единицу дыхательной поверхности в единицу времени может поступать одинаковое количество кислорода. Такое заключение могло быть сделано исходя только из того, что геометрия жаберного аппарата у рыб сохраняет подобие при увеличении массы при росте (Прайс, 1931).

Однако пропорциональность обмена массе в степени около 0,8 справедлива только для обмена животных в состоянии относительного покоя. Величина поверхности жабр отражает общую потребность в кислороде и коррелирует с экологическими особенностями того или иного вида. При исследовании уровня активного обмена, т. е. потребления кислорода рыбами при активном плавании, потребление кислорода разноразмерными рыбами, плывущими с максимальными скоростями, происходит пропорционально массе в степени около единицы (Brett, Glass, 1973; Кляшторин, 1973; Кляшторин, Яржомбек, 1975). Чем больше доля энергозатрат на активное плавание в общем обмене животного, тем в большей мере показатель степени в формуле будет отклоняться от 0,8 к 1. Для тунцов, постоянно находящихся в движении, понятие стандартного обмена как обмена в неподвижном состоянии лишено смысла. Вклад активного обмена в общий энергообъем тунцов достаточно велик, и возможно именно поэтому общая поверхность жабр у этих рыб изменяется пропорционально массе в степени 0,85–0,9.

Общая для всех рыб формула зависимости обмена от массы (Винберг, 1956) содержит элемент усреднения и не дает полного представления о различиях уровня стандартного обмена у рыб разной экологии, но полученные в последнее время данные (Белокопытин, 1972; Кляшторин, 1977) показывают, что даже в состоянии относительного покоя у активных пелагических рыб уровень основного и стандартного обмена в 3–5 раз превосходит уровень потребления кислорода у донных малоподвижных рыб. Различие в уровнях потребления кислорода у рыб разных видов находит соответствие в величине их жаберной поверхности.

ТОЛЩИНА ДЫХАТЕЛЬНОЙ МЕМБРАНЫ

Как видно из формулы (2), при стационарных условиях поступление кислорода зависит не только от площади, но и от толщины дыхательной поверхности. Диффузия кислорода происходит тем быстрее, чем меньше толщина водно-тканевого барьера, разделяющего кровь и воду. Многочисленные измерения, сделанные Хьюзом и соавторами (Hughes, Wright, 1970), показали, что использование светового микроскопа для этой цели приводит к сильно завышенным результатам. Для корректного измерения толщины мембраны приходится использовать электронную микроскопию. Однако и здесь дело осложняется тем, что толщина мембраны на срезах сильно варьирует, поскольку срез не всегда проходит перпендикулярно стенке сосуда. Поэтому необходимо проводить большое количество отдельных измерений, чтобы статистически достоверно определить истинную толщину мембраны. Данные о толщине тканевого барьера для ряда видов рыб приведены в табл. 5.

Таблица 5

Толщина тканевого барьера в жабрах рыб (в мкм) разных видов (Hughes, Morgan, 1973)

Вид рыбы	Колебания	Средняя из 50 измерений
Колочая акула	5,0–17,9	11,3
Скат	2,9–10,1	6,0
Камбала-лиманда	0,7–8,0	2,5
Ставрида	0,3–3,1	2,2
Скумбрия	0,6–3,6	1,2
Тунец-скипиджек	0,2–1,9	0,6

Из табл. 5 хорошо видно, что у акул и скатов толщина жаберной мембраны заметно больше, чем у костистых рыб. У костистых донных и малоподвижных рыб (камбалы) толщина тканевого барьера больше, чем у пелагических (ставрида, скумбрия), а у таких активных пловцов, как тунцы, она достигает поразительно малой величины — половины микрона.

Толщина тканевого барьера по мере роста рыб меняется мало. Например, при увеличении массы щуки в 15 раз толщина сосудистой стенки вторичной пластинки возрастает с 2,7 до 3,5 мкм, или на 35%, площадь поверхности жабр увеличивается в 10 раз. Увеличение общей пропускной способности жабр для кислорода происходит как за счет возрастания площади жабр на единицу массы, так и за счет уменьшения толщины тканевого барьера вода–кровь. Сравнение рыб разных экологических типов только по площади жабр не дает полного представления о потенциальных возможностях их дыхательной системы и соответственно о потенциальных способностях к максимальному увеличению потребления кислорода. Располагая данными о величине поверхности жабр, толщине тканевого барьера и коэффициенте диффузии кислорода в ткани, можно рассчитать их возможную диффузионную способность (А)

$$A = (S_{ж} D) / t,$$

где t — толщина тканевого барьера; $S_{ж}$ — площадь жаберной поверхности; D — коэффициент в ткани, принятый равным $1,5 \cdot 10^{-5}$ см²/с.

Сравнение теоретической диффузионной способности у разных рыб дано в табл. 6. Данные о толщине тканевого барьера взяты у Хьюза и Морган (Hughes, Morgan, 1973).

Как видно из данных табл. 6, максимальная диффузионная способность жабр наиболее активных пловцов (тунец) и малоподвижной донной рыбы (жабы-рыбы) различается более чем в 90 раз.

Камбала и тунец различаются по диффузионной способности жабр в 36 раз. Интересно отметить, что даже близкие по экологии тунец и скумбрия различаются по диффузионной способности жабр в 3 раза. То же можно сказать о таких донных рыбах, как камбала и жаба-рыба, площадь поверхности жабр которых различается в 2,5 раза. Эти данные

Таблица 6

Теоретическая диффузионная способность жабр некоторых рыб массой 1 кг

Вид рыбы	Площадь жабр у рыбы массой 1 кг, см ²	Толщина гка-невого барьера, мкм	Теоретическая диффузионная способность A , см ³ /с
Тунец-скипджек	26200	0,6	$67,1 \cdot 10^2$
Скумбрия	17700	1,2	$21,8 \cdot 10^2$
Камбала	2970	2,5	$1,8 \cdot 10^2$
Жаба-рыба	2400	5,0	$0,7 \cdot 10^2$

показывают, что даже экологически сходные виды заметно различаются по своим потенциальным возможностям увеличения потребления кислорода.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ "СТОИМОСТЬ" ДЫХАНИЯ

Вопрос об энергетической "стоимости" дыхания является одним из тех вопросов, который встает перед каждым физиологом, исследующим механизм дыхания рыб. Процесс перехода кислорода из воды в кровь путем диффузии не требует затрат энергии. Однако через жабры необходимо прокачивать довольно большое количество воды. Поэтому оценка энергозатрат на дыхание сводится к определению энергозатрат на работу жаберного насоса. Конечно, сюда же должна входить и работа сердца. Однако в гипоксических условиях, когда значительно возрастает объем вентиляции, работа сердца (минутный объем кровотока) практически остается постоянной.

Вентиляционная система жабр, по существу, представляет собой насос, осуществляющий подачу воды через жабры. Зная параметры насоса, т.е. его производительность и разность гидростатического давления на входе и выходе, легко рассчитать полезную механическую работу по прокачиванию воды.

Другой подход к измерению работы дыхательного насоса состоит в том, что измеряют увеличение потребления кислорода у животного при возрастании объема вентиляции (например, при гипоксии) или увеличении сопротивления дыханию. Возрастание потребления кислорода, вызываемое этими действиями, относят за счет энергозатрат на усиление дыхания.

Одна из первых попыток оценить реальные затраты на дыхание принадлежит Ван-Даму (Van-Dam, 1938), который измерял потребление кислорода у форели сразу после перенесения в респирометр или при резком уменьшении содержания кислорода в респирометре, сравнивая полученные данные с энергозатратами той же рыбы в хороших кислородных условиях. Разницу в уровне энергозатрат животного он целиком относил за счет увеличения работы дыхания. Следует отметить, что в таких условиях возрастание потребления кислорода могло быть вызвано не только увеличением затрат на работу дыхательного насоса, но и развитием стрессоподобной реакции, вызванной испугом или неестественной экспериментальной обстановкой. Явления резкого увеличения уровня обмена у рыб после их перемещения в респирометр или изменения экспериментальной обстановки удерживаются в течение нескольких часов и даже суток.

По оценке Ван-Дамы, при четырехкратном увеличении объема вентиляции уровень энергозатрат на увеличение работы дыхательного насоса у форели составил

70% общего обмена животного. Этим же автором были определены энергозатраты на дыхание по изменению уровня потребления кислорода у угря, помещенного в респирометр с мембраной, отделяющей рот рыбы от остальных частей тела. Величина энергозатрат на дыхание была оценена как 10–12% общих энергозатрат рыбы.

Шуманн и Пийпер (Schumann, Piiper, 1966) при трактовке своих опытов с наркотизированными линиями полагали, что любые увеличения потребления кислорода при колебаниях вентиляционного объема объясняются исключительно колебаниями работы дыхательного насоса, и не допускали возможности того, что возрастание потребления кислорода может объясняться и другими причинами, например изменениями глубины анестезии. Для получения уровня обмена покоя эти авторы применяли инъекцию миорелаксанта сукцинилхолина для выключения действия дыхательной мускулатуры. Однако применение сукцинилхолина может сильно влиять на общий обмен, снижая его. В результате проведенных измерений Шуманн и Пийпер сделали вывод о том, что в хороших кислородных условиях энергетическая стоимость дыхания составляет около 30% общего обмена животного, а при увеличении жаберной вентиляции до максимального уровня при гипоксии энергетическая стоимость дыхания достигает 56% общего обмена.

Эдвардс (Edwards, 1971), определяя затраты на дыхание по возрастанию уровня потребления кислорода у камбалы, нашел, что при спокойном состоянии животного и хороших кислородных условиях они составляют 12–15% общего потребления кислорода, но возрастают до 26–28% при форсированной работе дыхательного аппарата в гипоксических условиях.

Помимо прямых измерений уровня обмена при увеличении обмена вентиляции, вызванной различными причинами, ряд исследователей пытался оценить затраты на дыхание расчетным способом, исходя из величин перепада давления в ротовой и жаберной полостях и объема жаберной вентиляции, рассматривая жаберный аппарат как два последовательно работающих насоса – ротовой и оперкулярный. Александер (Alexander, 1967) использовал для подобных расчетов экспериментальные данные Хьюза и Шелтона (Hughes, Shelton, 1962) о величинах дифференциального давления и объема вентиляции в жаберной полости трех видов рыб. В расчетах был сделан ряд допущений, например сопротивление жабр принималось постоянным, а изменение объема вентиляции определялось только разностью давлений. Тем не менее эти допущения не могли кардинально повлиять на получаемые результаты. Было показано, что при обычном уровне потребления кислорода в спокойном состоянии и хороших кислородных условиях камбала массой около 500 г расходует на дыхание всего 0,5–1% величины своего обмена. При 10–15-кратном возрастании объема вентиляции при гипоксии энергозатраты на работу дыхательной системы возрастают до 15% общего обмена животного. Коэффициент полезного действия дыхательной мускулатуры принимался равным 20%.

Уже из первых сравнений становится ясным кардинальное различие получаемых разными методами результатов. В первом случае оценка составляет 15–70% общего обмена, во втором – 0,5–15%.

Камерон и Чех (Cameron, Cech, 1970) подвергли критическому разбору ряд применявшихся методов оценки работы дыхания и попытались оценить эту работу, исходя из массы дыхательной мускулатуры и вероятных уровней энергозатрат таких мышц. Используя данные об уровнях метаболизма в покое и при активной мышечной работе белых и красных мышц, они оценили уровень энергозатрат при дыхании кефали массой 100–200 г. Масса дыхательной мускулатуры этих рыб составляет всего около 1% мышечной массы рыб, а энергозатраты на "дыхание" составляют от 5 до 15% общего обмена при обычных условиях или значительном увеличении объема вентиляции при активном плавании или гипоксии.

Следует отметить, что как расчетный метод, так и метод оценки работы дыхания по увеличению потребления кислорода имеют недостатки. В последнем случае основное допущение о том, что повышение уровня обмена объясняется исключительно возрастанием работы дыхательного аппарата, не может считаться полностью показанным. В расчетном методе вычисления механической работы жаберного насоса на основе измерений могут быть сделаны достаточно точно.

Однако полезная механическая работа еще не может служить мерой действительных энергозатрат организма, поскольку неизвестен коэффициент полезного действия дыхательной мускулатуры. Дыхательные мышцы, как и другие, работают с определенным коэффициентом полезного действия, в максимуме обычно не превышающим 25%. Истинная его величина остается неизвестной. Именно это побудило ряд авторов провести дополнительные измерения "метаболической цены" дыхания.

Девис и Рэндалл (Davis, Randall, 1973) провели одновременные измерения дифференциального давления жаберного насоса, объема вентиляции и увеличения потребления кислорода при гипоксии у форелей. На основании этих измерений они провели расчеты работы дыхания, задаваясь разными уровнями КПД мышц — от 1 до 20%. При КПД дыхательных мышц 1% затраты на вентиляцию жабр при обычном дыхании рыб в хороших кислородных условиях составляют всего 1,4% общего обмена животного. При увеличении вентиляционного объема в 3 раза энергозатраты возросли до 6,7%. При КПД 10% величины затрат на дыхание в спокойном состоянии и при гипоксии составляют соответственно 0,14 до 0,67%, при 20%-ном КПД — 0,77 и 0,34%.

Таким образом, величина работы дыхания даже при очень низких КПД (1%) не превышает 7% общего обмена, а вероятнее всего еще ниже. Согласно данным этих авторов, потребление кислорода у форели в их опытах возрастало в 2 раза. Если допустить, что весь прирост увеличения обмена идет на увеличение работы дыхания, то можно было бы утверждать, что цена дыхания составляет около 50% общего обмена. Этот пример хорошо иллюстрирует противоречивость данных, полученных двумя методами.

Хьюз и Сандерс (Hughes, Saunders, 1970) провели тщательные одновременные измерения объема жаберной вентиляции и дифференциального движения в жаберном аппарате при нормальных и гипоксических условиях у форели массой 500–600 г. Объем вентиляции, дифференциальное давление и потребление кислорода возрастали по мере углубления гипоксии. Объем жаберной вентиляции возрастал в 5 раз (с 300 мл/мин в нормальных кислородных условиях до 1500 мл/мин при гипоксии). Сравнивая расчетную механическую работу жаберного насоса с увеличением потребления O_2 , авторы оценили КПД работы жаберного насоса, который составил от 5% в обычных условиях до 10% при максимальной работе жаберного насоса. В хороших кислородных условиях, когда вентиляция минимальна, энергозатраты на работу дыхания составили 10–12%, а при максимальном возрастании вентиляции при гипоксии затраты на дыхание достигли 20–23% общего обмена.

Такие же измерения форелей массой 200–300 г были проведены Джонсом и Шварцфельдом (Jones, Schwarzfeld, 1973) с помощью тонкой резиновой мембраны, отделяющей рот рыбы от остальных частей тела. В этих опытах нагрузку на жаберный насос увеличивали, поднимая уровень воды в задней камере установки на 5–15 мм. Даже при максимальных нагрузках потребление кислорода не возрастало более чем на 23%, а при умеренных нагрузках это увеличение составляло около 10% общего обмена. Расчет механической эффективности работы жаберного насоса дал очень низкие значения КПД — от 0,6 до 1%.

Простой подход для оценки работы дыхательного аппарата был применен Г. Д. Поляковым (1973). В сконструированном им приборе у карпа массой 15 г, ды-

шащего через вставленную в рот трубочку, можно было определить объем вентиляции и измерить перепад давления в жаберном аппарате, составлявший от 0,5 до 1 гПа. При объеме вентиляции 150–400 мл/мин полезная механическая работа жаберного насоса составила всего 0,12% общих энергозатрат рыбы. Автор ограничился только оценкой полезной величины механических энергозатрат. Если принять, что КПД дыхательных мышц составляет от 5 до 10%, то в этом случае расход энергии на дыхание составит 1–3% общего обмена. Эти данные характеризуют затраты на дыхание при хороших кислородных условиях. Если даже предположить, что объем вентиляции возрастает в 5 раз, то величина энергозатрат возрастет до 5–15%. Хотя эта величина превышает оценку Г. Д. Полякова (1973), его вывод о том, что затраты на дыхание составляют незначительную часть общего обмена животного, остается в силе.

ДЫХАНИЕ РЫБ ПРИ НАПОРНОЙ ВЕНТИЛЯЦИИ

Помимо гипоксии увеличение вентиляции происходит при активном плавании рыб. Однако при плавании большинство рыб использует напорную вентиляцию, т. е. пользуется для прокачивания воды через жабры не жаберным насосом, а силой скоростного напора, пlying с открытым ртом. При этом работа жаберного насоса выполняется плавательной мускулатурой. Брауном и Муиром (Brown, Muir, 1970) сделан расчет затрат энергии на напорную вентиляцию при плавании у тунца-скипджека массой около 1,7 кг. Плотность тела тунца больше плотности морской воды (1,06–1,09 г/см³), поэтому тунец вынужден постоянно двигаться, чтобы создавать подъемную силу, удерживающую его от погружения. Уровень обмена тунца измеряли предварительно в специальном респирометре. Чтобы оценить объем жаберной вентиляции, допускали, что рыба плышет с полностью открытым ртом, откуда объем вентиляции рассчитывался как расход воды в потоке такого сечения. По формуле Пуазейля определяли приближенную величину сопротивления току воды за счет жаберного сита, равную около 0,1 Н, что соответствует перепаду давления в жабрах от 1,1 до 1,5 гПа.

Работа по перекачиванию воды через жабры вычисляется как произведение объема вентиляции на разность давления в жаберном насосе. Для тунца таких размеров эта работа в кислородном эквиваленте составляет $4,6 \cdot 10^{-4}$ мл O_2 /с. Величина уровня обмена у тунца составляет в кислородном эквиваленте $13,6 \cdot 10^{-2}$ мл O_2 /с. По отношению к уровню общего обмена рыбы ее механические затраты на дыхание составляют всего 0,3%. Исходя из того что КПД локомоторных мышц рыб составляет в оптимуме около 20–25% и предполагая, что скорость обычного плавания тунца может и не быть оптимальной, КПД мускулатуры можно принять равным 5–10%. Общие затраты энергии на дыхание в этом случае не превысят 3–6% от уровня общего обмена.

Пример расчета энергозатрат на напорную вентиляцию показывает, что получаемые таким образом данные вполне соизмеримы с оценкой работы дыхательного насоса других рыб, для которых имеются данные непосредственных измерений.

Таким образом, при определениях, сделанных расчетным методом с использованием низких КПД дыхательной мускулатуры, получаем затраты энергии 0,5–5% общего обмена. При усиленной работе жаберного насоса энергозатраты составляют 10–15% общего обмена. В то же время при расчетах работы дыхания по возрастанию потребления O_2 при гипоксии получают 5–10% общего обмена при нормальной вентиляции и 15–30% (а по некоторым оценкам, даже 70%) общего обмена при усиленной вентиляции. Однако увеличение обмена при усиленной вентиляции не обязательно объясняется исключительно затратами на работу жаберного насоса, но может быть вызвано рядом других причин. По-видимому, расчетная оценка энергозатрат на дыхание ближе к истине в том отношении, что по крайней мере расчет

Таблица 7

Оценка энергетической стоимости дыхания по данным разных авторов

Вид рыбы	Масса, г	Энергозатраты, общего обмена		Автор
		в спокойном состоянии	при форсированной работе дыхания	
Форель	500	—	70	Van-Dam, 1938
Линь	500-600	30	56	Schumann, Piper, 1966
Камбала	120	15	27	Edwards, 1971
Форель	550	Около 10	20-30	Hughes, Saunders, 1970
	200-300	10	23	Hughes, Schwarzfield, 1974
	500	1,4	6,7	Davis, Randall, 1973
	Около 500	0,5-1	10-15	Alexander, 1967
Карп	15	1-3	6-15	Рассчитано по данным Г. Д. Полякова, 1973
Тунец	1700	3-6	3-6	То же, по данным Brown, Muir, 1970
Кефаль	250	1-5	До 15	Cameron, Chech, 1970

механических энергозатрат может быть проведен достаточно точно на основе реальных измерений вентиляционного объема и перепадов давления в жаберном насосе. Следует также принять во внимание, что даже при использовании низких КПД дыхательной мускулатуры (1%) полученные величины работы дыхания не превышают 10% общего обмена. Известно, что КПД относительно небольших отдельных групп мышц точно определить весьма трудно и при их измерении получаются, как правило, заниженные результаты (Быков, 1954). Таким образом, можно полагать, что затраты энергии непосредственно на дыхание составляют от 0,5 до 15-20% общего обмена рыбы в зависимости от интенсивности вентиляции, а приводимая некоторыми авторами оценка работы дыхания от 30 до 40% (и даже 70%) общего обмена является завышенной.

КОЖНОЕ ДЫХАНИЕ

Вопрос оценки количества кислорода, поглощаемого через наружные покровы тела рыб, всегда привлекал исследователей водного дыхания. Однако работ, авторы которых пытались оценить долю участия кожного дыхания в общем поступлении кислорода в организм животного, довольно мало. Одна из наиболее основательных работ такого рода проведена С.В. Стрельцовой (1953). Для измерения уровня кожного дыхания на туловище рыб надевали тонкую резиновую манжету, разделяющую головную и туловищную части, но позволяющую отдельно определять потребление кислорода в жабрах и поверхностью тела. Предварительно определяли общее потребление кислорода рыбой. В табл. 8 приведены данные о кожном дыхании 13 видов рыб. Наиболее высокие величины кожного

Таблица 8

Доля кожного дыхания в общем потреблении кислорода у рыб разных видов
(по данным С.В. Стрельцовой, 1953)

Вид рыбы	Масса, г	Температура, °С	Доля кожного дыхания по отношению к общему, %	Число опытов
Угорь	90-330	8-10	32,6	16
	100-570	13-16	20,6	11
Карп чешуйчатый сеголеток	20-30	10-11	23,5	5
двухлеток	300-400	8-11	11,2	4
Карп зеркальный двухлеток	300	8-9	13,0	4
Карась	28	19,5	17,0	4
Плотва	40-240	17	8,7	4
Ерш	50-70	16-18	5,8	3
Окунь	70-370	14-18	5,7	7
Сиг	175-200	12-13	3,2	3
Налим	113-303	10-12	6,0	4
Корюшка нельская	33-48	12-16	10,8	6
Севрюга	5000-7000	15-25	8,0	15
Стерлядь	50-800	19-23	9,1	6
Осетр (молодь)	40-208	18-22	12,9	4
Шип	80-100	15-23	4,7	4

дыхания обнаружены у угря (20-30% общего потребления кислорода). Высок процент кожного дыхания и у чешуйчатого карпа (23,5%). Бросается в глаза также тот факт, что двухлетки чешуйчатого и зеркального карпа сходной массы при близких температурах практически не различаются по уровню кожного дыхания, хотя, казалось бы, чешуйный покров должен был бы существенно снижать поглощение кислорода. Сравнение данных о величине кожного дыхания у прочих приведенных в табл. 8 рыб показывает, что, за исключением карася и сига, эти рыбы по величине кожного дыхания статистически достоверно (при 5%-ном уровне значимости) не различаются.

Налим, не имеющий чешуйного покрова, по уровню кожного дыхания практически не отличается от рыб с чешуйным покровом. Этот показатель у него примерно вдвое ниже, чем у карася. Более того, уровень кожного дыхания налима оказывается меньше, чем у осетра и стерляди, обладающих толстым кожным покровом с многочисленными костными зернышками и пластинками. Таким образом, полученные в опытах результаты отличаются от ожидаемых величин кожного дыхания у рыб с плотным чешуйным покровом и лишенных его. Ввиду большой вариабельности результатов какую-либо классификацию рыб по величинам кожного дыхания провести затруднительно. Тем не менее можно говорить о выраженной тенденции таких видов, как угорь, к заметному повышению доли

(P_i), и в "выдыхаемой" воде (P_e). Этот показатель носит название коэффициента утилизации U_w и выражается в процентах (процент утилизации):

$$U_w = [(P_i - P_e) 100] / P_i. \quad (3)$$

Коэффициент утилизации, показывающий, какая доля (процент) растворенного кислорода извлекается из воды кровью, широко используется в физиологии дыхания, и ниже мы познакомимся с его применением подробнее. В тех случаях, когда не имеется никаких данных, кроме P_{O_2} в окружающей животного и оттекающей от жабр воде, коэффициент утилизации представляет собой единственный показатель, характеризующий работу жаберного газообменника.

Для оценки процента утилизации кислорода в системе кровь - ткани использование величин напряжений O_2 в артериальной и венозной крови недостаточно, поскольку концентрация кислорода в крови является сложной функцией P_{O_2} и характеризуется кривой кислородного насыщения. По этой причине для оценки процента утилизации кислорода кровью (U_b) пользуются следующим выражением:

$$U_b = [(C_a - C_v) 100] / C_a, \quad (4)$$

где C_a и C_v - концентрация кислорода соответственно в артериальной и венозной крови.

Однако величина процента утилизации дает недостаточно информации о процессах, происходящих при газообмене. Хьюз и Шелтон (Hughes, Shelton, 1962) предложили пользоваться показателем эффективности газообмена (E_w), который является отношением скорости действительного (т. е. измеренного) переноса кислорода и его максимально возможной величине

$$E_w = Q_{\text{измер}} / Q_{\text{макс}} \cdot 100, \quad (5)$$

где $Q_{\text{измер}}$ - потребление O_2 , конкретно измеренное для данного животного; $Q_{\text{макс}}$ - максимально возможное потребление кислорода при условии, что поступающая в жабры венозная кровь полностью уравновешивается по напряжению кислорода с окружающей водой (P_i).

Расшифровывая выражение (5), получаем

$$E_w = [V_w \beta_{O_2} (P_i - P_e)] / [V_w \beta_{O_2} (P_i - P_v)] = [(P_i - P_e) 100] / [(P_i - P_v)],$$

где V_w - объем вентиляции; β_{O_2} - коэффициент растворимости O_2 в воде; P_i - напряжение кислорода во вдыхаемой, т. е. поступающей к жабрам воде; P_e - напряжение O_2 в выдыхаемой (покидающей жабры) воде; P_v - напряжение O_2 в венозной крови.

В числителе этой формулы дана разность напряжений кислорода на входе и выходе из газообменника, а в знаменателе - разность P_{O_2} между окружающей рыбу (вдыхаемой) водой и венозной кровью.

В условиях идеальной, ничем не ограниченной диффузии, когда отсутствуют диффузионные сопротивления воды и сопротивление жаберной мембраны, эффективность, равная 100%, наблюдается, когда оттекающая вода полностью уравновешена по напряжению кислорода с венозной кровью. Модифицируя формулу (6), получаем выражение, позволяющее использовать коэффициент утилизации (U_w) для расчета эффективности переноса кислорода из воды в кровь:

$$E_w = [(P_i - P_e) P_i] / [(P_i - P_v) P_i] = (U_w P_i \cdot 100) / (P_i - P_v). \quad (7)$$

Кроме показателя эффективности переноса O_2 из воды в кровь пользуются показателем эффективности оксигенации крови (E_b).

Величина E_b определяется как отношение измеренной величины переноса кислорода кровью к максимально возможной величине кислорода, которое может быть перенесено кровью:

$$E_b = Q_{b \text{ измер}} \cdot 100 / Q_{b \text{ макс}} \quad (8)$$

где $Q_{b \text{ измер}}$ - измеренный перенос кислорода кровью; $Q_{b \text{ макс}}$ - максимально возможное количество кислорода, которое может быть связано кровью.

Это же выражение может быть записано следующим образом:

$$E_b = [(V_b \mathcal{L}_{O_2}) (P_a - P_v)] 100 / [V_b \mathcal{L}_{O_2} (P_{i \text{ eq}} - P_v)], \quad (9)$$

где P_a - напряжение O_2 в артериальной крови; P_v - то же, для венозной крови; $P_{i \text{ eq}}$ - максимально возможное напряжение кислорода в артериальной крови, равное O_2 в окружающей воде, т. е. при идеальном газообмене между водой и кровью; V_b - минутный объем кровотока, мл/мин; \mathcal{L}_{O_2} - коэффициент растворимости O_2 в крови.

Величина V_b в числителе и знаменателе формулы могут быть сокращены. Что касается коэффициентов растворимости кислорода в крови (\mathcal{L}_{O_2}), то, несмотря на идентичность символов, они не могут быть сокращены. Дело в том, что коэффициенты растворимости кислорода в крови в отличие от коэффициентов растворимости O_2 для воды изменяют свое значение в зависимости от напряжения кислорода. Растворимость кислорода в крови определяется кривой кислородного насыщения гемоглобина крови (кривой диссоциации оксигемоглобина). По существу, коэффициент растворимости O_2 в крови является функцией P_{O_2} крови. Функция эта достаточно сложна, и для удобства расчета принято пользоваться не величиной P_{O_2} крови, а значением содержания (концентрации) O_2 в крови:

$$E_b = [C_a - C_v \cdot 100] / (C_{i \text{ eq}} - C_v), \quad (10)$$

где C_a и C_v - объемное содержание кислорода в артериальной и венозной крови соответственно, которое измеряют непосредственно в пробах артериальной или венозной крови. Величина $C_{i \text{ eq}}$ может быть определена путем непосредственного измерения в пробе при P_{O_2} , равной P_i , т. е. при напряжении кислорода, равном P_{O_2} , в окружающей воде. Если заранее известна кривая кислородного насыщения крови данной рыбы, то все эти величины могут быть сняты с кривой, для чего необходимо знать только соответствующие P_{O_2} .

Скорость проникновения кислорода из воды в кровь через жаберную мембрану будет зависеть от разности P_{O_2} между водой и кровью. Однако мы не можем измерить величину P_{O_2} в воде или крови в любом участке жаберного газообменника. Реально измеримые величины - это P_{O_2} воды на входе и выходе из жаберной полости (P_i и P_e соответственно), а также величина P_{O_2} венозной крови, входящей в жабры, и артериальной, покидающей жабры (P_v и P_a соответственно). Средний градиент P_{O_2} между водой и кровью приближенно рассчитывают по формуле (Randall, Holeyton, Stevens, 1967)

$$\Delta P_{O_2} = [(P_i - P_e) - (P_a - P_v)] / 2. \quad (11)$$

По существу, скорость перехода кислорода из воды в кровь будет определяться средним градиентом O_2 (ΔP_{O_2}) между водой и кровью.

Вполне понятно, что если сравнивать два разных газообменника, то при одном и том же градиенте O_2 перенос его будет различным в зависимости от общей способности жаберной поверхности пропускать O_2 и ряда факторов. Для того чтобы

сравнить суммарную способность жаберного газообменника к переносу кислорода в расчете на единицу кислородного градиента, используется показатель, названный фактором переноса (T_{O_2}), который рассчитывается как величина потребления кислорода (Q) на единицу градиента кислорода (ΔP_{O_2}):

$$T_{O_2} = Q / \Delta P_{O_2} \quad (12)$$

Еще одним важным показателем для оценки работы жаберного газообменника является соотношение объемов воды (V_w) и крови (V_b), которые входят в контакт в жаберном газообменнике. У разных видов рыб в различных условиях отношение V_w/V_b (так называемое вентиляционно-перфузионное отношение) сильно меняется. Воздушно- и воднодышащие животные сильно различаются по этому показателю, поскольку объемное содержание кислорода в воде значительно меньше, чем в воздухе.

Ниже мы рассмотрим изменение основных параметров газообмена у рыб разных видов при изменении содержания O_2 в среде в покое и при активном плавании. До последнего времени получение показателей, характеризующих напряжение O_2 и CO_2 в крови у рыб, было чрезвычайно трудной задачей. Применение миниатюрных кислородных датчиков и развитие техники канюлирования сосудов, а также методов измерения P_{O_2} в воде, оттекающей от жабр, привело к значительному увеличению информации об изменениях, происходящих в кровеносной и дыхательной системах при газообмене у ряда видов рыб. Однако даже теперь одновременное получение нескольких показателей (например, P_{O_2} в артериальной и венозной крови, P_{O_2} в оттекающей от жабр воде, объема вентиляции жабр и т.п.) является весьма сложной задачей, требующей не только применения самой совершенной техники измерения и высокой квалификации исследователя, но и тонкого понимания экологических особенностей исследуемых рыб. На рис. 10 показана схема установки для получения ряда показателей газообмена у рыб.

Вполне понятно, что анестезирование рыбы, помещение ее в неестественную обстановку, введение катетеров и микродатчиков в кровяное русло, многочасовое или многосуточное пребывание животного в таком

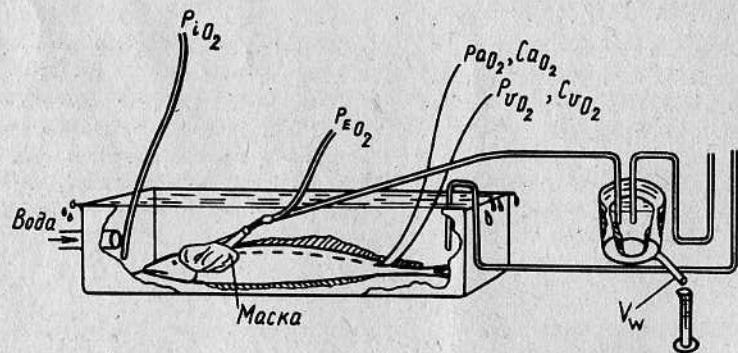


Рис. 10. Схема измерения у рыбы напряжения O_2 в артериальной и венозной крови, в оттекающей из жабр воде, а также объема вентиляции. (Обозначения в тексте.)

положении отнюдь не гарантируют получения данных, характеризующих спокойное состояние животного. До последнего времени, несмотря на появление работ на высоком экспериментальном уровне, их результаты подвергаются критическому разбору и совершенствование методических подходов постоянно продолжается. Зачастую это не столько технические задачи, сколько трудности создания условий для получения свойственных рыбам в природной обстановке показателей.

Так, в одной из работ (Wood et al., 1979) одновременно измеряли показатели P_{O_2} в венозной и артериальной крови, кардиограмму, частоту и амплитуду дыхания, P_{O_2} в притекающей к жабрам и оттекающей от них воде и ряд других показателей у звездчатой камбалы. Все процедуры были проведены с возможными предосторожностями и минимальным повреждением рыб. Однако даже через 3 сут после операции кардиоваскулярные и дыхательные характеристики не пришли в норму, хотя внешне рыбы были спокойными. Это обесценивало постановку технически сложного эксперимента. Только когда камбал поместили в аквариум со слоем песка, куда они могли зарыться (как они это делают в природной обстановке), все измеряемые показатели быстро нормализовались. В этой работе удалось получить не только прекрасные экспериментальные данные, но и уточнить результаты, полученные ранее другими авторами на этом же виде камбал (Watters, Smith, 1973).

В опытах с другими видами рыб приходится учитывать другие обстоятельства и до сего времени многие параметры дыхания рыб подвергаются уточнению. Необходимость получения таких данных сейчас особенно велика, поскольку значительно возрос интерес к изменениям характеристик дыхания водных организмов в ответ на разного рода антропогенные воздействия. У рыб, как ни у одного класса животных, проявляется очень высокая экологическая специализация. Среди рыб имеются донные малоподвижные виды и виды, проявляющие высокую двигательную активность. Рыбы обитают как в богатых кислородом водах, так и в заморных водоемах. Это делает исследование особенностей дыхательной системы рыб особенно ценным с точки зрения сравнительной физиологии животных.

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ГАЗООБМЕНА У РЫБ РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ТИПОВ

Величины процента утилизации, эффективности переноса кислорода из воды в кровь и из крови в ткани, фактора переноса и ряда других характеристик приведены в табл. 9.

Таблица 9

Некоторые показатели эффективности газообмена у рыб и млекопитающих (рассчитаны на основании данных табл. 11)

Показатель эффективности	Камбала	Карп	Линь	Форель	Тунец	Человек
Утилизация O_2 из воды в кровь U_w , %	68	75	55	46	30-50	25

Показатель эффективности	Камбала	Карп	Линь	Форель	Тунец	Человек
Утилизация O_2 из крови в ткани U_b , %	30	55	59	37 (30–40)	–	26
Эффективность переноса O_2 из воды в кровь E_w , %	76	88	58	55 (30–58)	36	33
Эффективность переноса O_2 из крови в ткани E_b , %	57	59	82	85	–	82
Средний градиент P_{O_2} между водой и кровью ΔP_{O_2} , гПа	88	96	80	80	93	96
Соотношение объема вентиляции и объема кровотока в жабрах V_m/V_b	2,8	6,6	8,2	10,5	Около 25,0	1,3
Фактор переноса $T_{O_2} \cdot 10^{-3}$	7	13	6	11	Около 115	50
Удельная поверхность жабр $S_{уд}$, $см^2/кг$	≈ 1500	≈ 7500	≈ 1500	≈ 2200	≈ 15000	≈ 11000
Погрешение O_2 на $1 см^2$ поверхности жабр $S_{уд} \cdot 10^{-4}$	3,0	6,5	4,0	3,0	5,3	4,2

Примечание. Данные о величине $S_{уд}$ рассчитаны с привлечением данных Hughes (1973).

Утилизация O_2 из воды, омывающей жаберы, один из давно используемых показателей. Из данных табл. 10 видно, что у камбалы, линя и карпа процент утилизации U_w находится в пределах 55–75, у форели и тунца – в пределах 30–50, а у млекопитающих (человек) этот показатель равен 25%. Относительно более высокий процент утилизации O_2 из воды у донных и малоактивных рыб обусловлен более низким значением P_{O_2} в венозной крови рыб и относительно низкими величинами артериального P_{O_2} в крови, покидающей жаберы.

Сравнение данных по утилизации кислорода для рыб и млекопитающих нуждается в некоторых пояснениях. Дело в том, что в легких млекопитающих не существует противотока, как в жабрах рыб, и величина P_i в альвеолах практически одинакова как на "венозном", так и на "артериальном" конце альвеолярного капилляра. В остальном применение этого показателя вполне правомочно как для рыб, так и для млекопитающих. Процент утилизации кислорода из крови, несмотря на значительные колебания, в общем у малоактивных рыб (за исключением камбалы), выше, чем у форели. У млекопитающих (человек) процент утилизации кислорода из крови тканями составляет около 26, в то время как у таких рыб, как карп и линь, он составляет 55–75. Понятно, что это

происходит при значительно более низких P_{O_2} в тканях, чем у млекопитающих или активных рыб.

Эффективность переноса O_2 из воды в кровь (E_w) высока у малоактивных рыб (карпа, камбалы, линя), имеющих низкие величины P_{O_2} артериальной крови и соответственно низкие величины P_{50} крови. У карпа, например, величина E_w достигает 88%. Это означает, что в прошедшей через жаберы воде остается всего 12% растворенного кислорода и E_w мало отличается по напряжению кислорода от покидающей жаберы артериальной крови. У камбалы и карпа величина E_w приближается к теоретически возможной. У форели эффективность переноса O_2 из воды ниже (30–58%, в среднем около 55%), а у тунца она равна всего 36%, что очень близко к значению E_w для млекопитающих (33%). Таким образом, заметно уменьшение эффективности переноса кислорода из воды в кровь по мере перехода от малоактивных рыб к высокоактивным рыбам и далее к млекопитающим. Эффективность оксигенации крови E_b в общем достаточно высока у рыб и млекопитающих, однако можно отметить относительно низкие значения E_b у камбалы и карпа.

Средний градиент парциальных давлений кислорода между водой и кровью ΔP_{O_2} удивительно единообразен как у малоактивных, так и у высокоактивных рыб и млекопитающих. Некоторые колебания этой величины объясняются разнородностью использованных данных.

Казалось бы, что у малоактивных и донных рыб, кровь которых может насыщаться кислородом при низких P_{O_2} , O_2 мог бы быть ниже, чем у высокоактивных рыб и млекопитающих. Однозначность средних градиентов P_{O_2} еще не означает, что между экологически разными группами рыб не существует никаких различий. На рис. 11 представлены величины градиентов O_2 между водой и кровью на входе в жаберы и на выходе из них. Следует пояснить, что градиенты O_2 между водой и кровью по длине элементарной ячейки газообменника изменяются не совсем прямолинейно, но для целей сравнения правомочно допущение об их линейности. Из рис. 11 видно, что у высокоактивных рыб на всем пути контакта воды с кровью величина градиента остается практически неизменной. Это означает, что скорость перехода кислорода из среды в кровь, пропорцио-

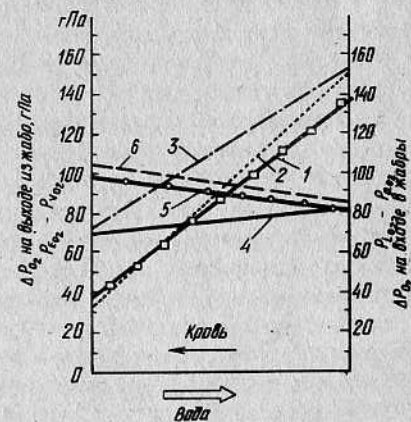


Рис. 11. Кислородный градиент (ΔP_{O_2}) между кровью и водой на "входе" и "выходе" из жабр: 1 – камбала; 2 – карп; 3 – линь; 4 – форель; 5 – тунец; 6 – человек (Стрелками показано направление течения воды и крови.)

нальная перепаду P_{O_2} между водой и кровью, одинакова по всей длине жаберных капилляров.

Иная картина наблюдается у малоактивных рыб, у которых наибольший градиент P_{O_2} высок на входном конце жаберного капилляра, где втекающая вода контактирует с артериальной кровью, в то время как по мере продвижения втекающей воды к выходу из ячейки газообменника величина P_{O_2} постепенно уменьшается. Условия газообменника по длине капилляра малоактивных рыб неодинаковы. Наиболее интенсивный газообмен происходит на "входном" конце газообменника. В то же время "средний" градиент P_{O_2} между водой и кровью у рыб разной экологии и млекопитающих практически одинаков.

Величина вентиляционно-перфузионного отношения V_w/V_b , т. е. соотношения между объемом жаберной вентиляции и объемом кровотока в жабрах, значительно различается у рыб разных видов. Отношение V_w/V_b возрастает от 3 у камбалы до 10,5 у форели, достигая 25 у тунца. Увеличение соотношения V_w/V_b происходит частично из-за высокого уровня обмена у высокоактивных рыб по сравнению с малоактивными, в результате чего возрастают потребности в объеме воды, из которой можно извлечь кислород, частично из-за более низкого процента утилизации кислорода у высокоактивных рыб. Если учесть, что у тунца (см. табл. 7) интенсивность потребления кислорода в 2,5 раза больше, чем у человека, то и в этом случае величина V_w/V_b у тунца будет почти в 10 раз больше. Это является следствием во много раз более низкого объемного содержания кислорода в воде, чем в воздухе, в связи с чем при более или менее равных условиях газообмена воднодышащие животные должны пропускать через жабры во много раз больший объем воды, чем воздуха через легкие.

Одной из основных характеристик газообмена является величина фактора переноса (отношения потребления кислорода к среднему градиенту P_{O_2} между водой и кровью), т. е. потребление кислорода на единицу ΔP_{O_2} . Как видно из табл. 10, величина среднего градиента P_{O_2} для всех приводимых здесь видов существенно не различается. По этой причине величина фактора переноса будет зависеть почти целиком от величины интенсивности потребления кислорода. Как видно из табл. 10, величины фактора переноса для камбалы и линя очень близки. Поскольку ранее мы уже указывали на близость величин среднего градиента P_{O_2} у рыб разных видов и млекопитающих, то возникает вопрос об информативности показателя фактора переноса, который, по существу, повторяет изменения потребления кислорода. Поскольку газообмен происходит через поверхность жабр, ценным показателем является площадь газообмена (площадь жабр или альвеолярная поверхность). В табл. 10 она приведена в расчете на единицу массы (как удельная поверхность газообмена). Хорошо видно, что величины удельной поверхности газообмена, которые в некоторых случаях вычислены приближенно, показывают тенденцию к увеличению жаберной поверхности по мере перехода от донных и малоактивных рыб к рыбам более активным. Особенно велика удельная дыхательная поверхность у тунца, превышающая величину поверхности легких у человека в 1,3 раза, что объясняется раз-

личиями массы сравниваемых рыб и млекопитающих. Во всяком случае, порядок цифр, характеризующих площадь газообмена, хорошо иллюстрирует увеличение поверхности жабр (или альвеолярной поверхности) по мере увеличения кислородных потребностей животного.

Величины потребления кислорода на единицу дыхательной поверхности, приведенные в табл. 10, показывают, что при этом получаются довольно близкие цифры. Средняя величина, равная $4,3 \cdot 10^{-4}$, отличается от минимальной величины в 1,3, а от максимальной в 1,5 раза. При всех различиях в экологии и систематическом положении рассмотренных здесь рыб наблюдается удивительное однообразие в потреблении кислорода на единицу дыхательной поверхности. Кроме того, что рыб различных экологических типов различают по площади жаберной поверхности, между ними существуют различия в толщине тканевого жаберного барьера вода-кровь. Различия между некоторыми малоактивными донными рыбами и, например, такими активными, как тунцы, по толщине жаберной мембраны достигают 5-10 раз. Можно полагать, что потенциальные различия уровня потребления кислорода на единицу дыхательной поверхности могут выявляться при активном плавании. Приводимые здесь сравнения сделаны, как уже говорилось, для рыб, находящихся в состоянии относительного покоя.

Заканчивая раздел сравнительного анализа газообмена у рыб и воздушнодышащих животных, можно сделать некоторые общие заключения.

Рыбы разной экологии существенно различаются между собой по величинам P_{O_2} в артериальной и венозной крови. Донные и малоактивные рыбы имеют низкие P_{O_2} венозной и артериальной крови и низкие величины P_{50} гемоглобина крови. Рыбы высокой двигательной активности характеризуются относительно высоким уровнем P_{O_2} в артериальной и венозной крови и высокими величинами P_{50} . Наиболее высокоактивные рыбы, как, например, тунцы по этим характеристикам, а также по кислородной емкости крови приближаются к млекопитающим.

Малоподвижные рыбы по сравнению с видами высокой двигательной активности характеризуются более высоким процентом утилизации кислорода из воды.

Эффективность переноса кислорода из воды в кровь E_w выше у малоподвижных и донных рыб по сравнению с высокоактивными, которые по этим показателям приближаются к млекопитающим. Эффективность оксигенации крови (E_b), а также величина среднего градиента между водой и кровью у рыб разной экологии и у млекопитающих примерно одинакова. Вентиляционно-перфузионное отношение (V_w/V_b) относительно невелико у малоактивных и донных рыб, но достигает больших величин у высокоактивных рыб. У млекопитающих (и вообще воздушнодышащих) вентиляционно-перфузионное отношение значительно ниже, чем у рыб, что является следствием различий в объемном содержании O_2 в воде и воздухе.

Потребление кислорода в расчете на единицу дыхательной поверхности в состоянии относительного покоя у рыб и млекопитающих характеризуется величинами одного порядка.

Сравнения показателей эффективности газообмена рыб и млекопитающих в качественной форме суммированы в табл. 10.

Таблица 10

Относительные качественные изменения P_{O_2} крови и показателей эффективности газообмена у рыб и воздушнодышащих в состоянии покоя

Показатели	Воднодышащие		Воздушнодышащие
	малоактивные рыбы (камбала, карп, линь)	активные рыбы (форель, тунец)	млекопитающие (человек)
P_{O_2} крови артериальной венозной	Низкое	Высокое	Высокое
Утилизация O_2 (U) вода (U_w) кровь (U_b)	Высокое	Низкое	Низкое
Эффективность переноса O_2 вода (E_w) кровь (E_b)	"	Высокое	Высокое
Средний градиент кислорода вода - кровь (ΔP_{O_2})		Сходное у всех	
Потребление O_2 на 1 см ² дыхательной поверхности		Сходное у всех	
Вентиляционно-перфузионное отношение (V_w/V_b)	Высокое	Высокое	Низкое

Величины артериального и венозного P_{O_2} у тунца и человека сходны. Сходны величины гематокрита (объема эритроцитов), а по кислородной емкости кровь тунца приближается к крови человека. К сожалению, данных о величинах P_{50} крови тунца в литературе недостаточно и они все относятся не к интактной крови, а к препаратам гемоглобина или суспензии эритроцитов. Судя по некоторым данным, величину P_{50} тунца при температуре около 20°C можно приближенно оценить величиной 21–27 гПа, т. е. несколько ниже, чем у человека. Таким образом, при сравнении рыб разных экологических типов с млекопитающими выявляется общая закономерность: с увеличением активности рыб параметры их дыхательной и кровеносной систем все больше приближаются к соответствующим параметрам млекопитающих. В связи с этим представляет большой интерес сравнение характеристик эффективности функционирования дыхательной системы у рыб и млекопитающих.

ГАЗООБМЕН ПРИ НОРМАЛЬНЫХ КИСЛОРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

В табл. 11 приведены показатели величин P_{O_2} в оттекающей от жабр и притекающей к ним воде, в артериальной и венозной крови, а также ряд других показателей для 5 видов рыб разных экологических типов.

Таблица 11

Показатели газообмена у рыб и млекопитающих в состоянии относительного покоя

Показатели	Камбала	Карп	Линь	Форель	Тунец	Человек
Масса, кг	0,68	0,55	0,15–0,4	0,1–0,90	1,0	70
Температура T° , °C	7–11	24	11–14	8–16	24	37
Потребление кислорода Q_{O_2} , мл/(кг·мин)	0,46	0,98	0,50	0,65	8,1	4,6
Вдыхаемая вода (воздух) P_i , гПа	186	188	192	214	204	212
Выдыхаемая вода (воздух) P_e , гПа	58	49	87	115	172	160
Артериальная кровь P_a , гПа	46,5	33	46,5	127	120	127
Венозная кровь P_v , гПа	18,0	15,6	9,3	25–42,5	43	53
Напряжение разрядки P_{50} , гПа	11,8	8–10,5	9,4	27–37,5	Около 25	33–36
Насыщение O_2 артериальной крови, %	90	73–80	85,0	95–100	–	98
Насыщение O_2 венозной крови, %	65	40	40	50–75	–	60–70
Кислородная емкость крови, мл O_2 /100 мл	5,3	7,5	8,8	8,3	Около 16	20–22
Гематокрит, %	14,5	20,3	24,1	22,8	Около 40	42–48

Примечание. Таблица построена на основании следующих данных: камбала *Platichthys stellatus* (Wood et al., 1979), карп *Cyprinus carpio* (Itazawa, Takeda, 1978), линь *Tinca tinca* (Eddy, 1973, 1974), форель *Salmo gairdneri* (объединенные данные разных авторов) (Wood et al., 1979; Bass, Heath, 1977), тунец *Katsuwonus pelamis* (Stevens, 1972), человек (Randall et al., 1967; Крепс, 1959; Быков и др., 1954).

Звездчатая камбала — типичный представитель донных морских рыб, карп и линь — пресноводные рыбы довольно ограниченной подвижности, радужная форель — активный хищник, способный также к длительному активному плаванию, тунец — типичный представитель высокоактивных пелагических рыб. Понятно, что краткие экологические характеристики не отражают разнообразия природных условий, в которых существуют эти рыбы. В табл. 11 рыбы расположены в порядке увеличения их способности к активному плаванию (в порядке увеличения их общей активности). Для сравнения в табл. 11 приведены данные для млекопитающих (человек).

Собранные в табл. 11 данные разных авторов различаются по ряду параметров. Так, температура измерений для карпа и тунца 24°C, для других рыб — от 7 до 16°C. Масса рыб хотя и различается, но составляет ве-

личину одного порядка (от 300 до 1000 г). Напряжение кислорода окружающей среды различалось незначительно и составляло 186–210 гПа, что близко к точке полного насыщения воды кислородом воздуха.

В условиях, когда содержание O_2 в среде близко к уровню полного насыщения, некоторые показатели, приводимые в табл. 11, существенно различаются у рыб различных экологических типов. Камбала, линь и карп имеют низкие величины артериального P_{O_2} (от 33 до 46 гПа) по сравнению с форелью и тунцом, где артериальное P_{O_2} было от 113 до 120 гПа (у тунца). Эта величина практически не отличается от величины артериального P_{O_2} для крови млекопитающих (человек). В венозной крови напряжение кислорода у донных и малоподвижных рыб составляет очень низкую величину — от 9,2 до 18 гПа, что ощутимо ниже венозного P_{O_2} для форели и тунца (25–43 гПа). Характерно, что венозное P_{O_2} тунца довольно близко к напряжению кислорода в венозной крови человека (53 гПа). В соответствии с низкими величинами венозного напряжения кислорода у донных рыб находится и P_{O_2} оттекающей от жабр крови. У камбалы, линя и карпа P_{O_2} артериальной крови 57–87 гПа вместо 115 у форели, 145 у тунца и 160 гПа в выдыхаемом из легких воздуха у человека.

Величина P_{50} крови рыб, приведенная в табл. 11, т. е. характеристика сродства гемоглобина крови к кислороду довольно хорошо согласуется с величиной венозного P_{O_2} . Соотношение венозного P_{O_2} и величины P_{50} для камбалы и карпа составляет 1,4–1,56, для линя около 1, для форели 1,04–1,12, для крови человека 1,4. В среднем венозная кровь, приходящая в жабры, насыщена кислородом на 50–60%, хотя общий размах колебаний процента насыщения составляет от 40 до 75%.

Вместе с тем даже при нормоксии насыщение артериальной крови кислородом не только не является 100%-ным, но и не всегда кровь достигает даже 95%-ного уровня насыщения. Так, например, у камбалы, линя, карпа артериальная кровь насыщена кислородом на 80–90%. У форели уровень насыщения артериальной крови составляет 95–100%.

Таким образом, можно отметить, что для донных и малоподвижных рыб характерны низкие величины артериального P_{O_2} и низкие величины венозного P_{O_2} . Соответственно низки величины P_{50} крови донных рыб, что указывает на высокое сродство к кислороду гемоглобина этих рыб. У пелагических и высокоактивных рыб артериальное P_{O_2} значительно более высокое, величины венозного P_{O_2} и P_{50} крови также более высоки, что указывает на относительно более низкое сродство гемоглобина крови этих рыб к кислороду.

Вместе с тем можно отметить, что кислородная емкость крови малоподвижных видов меньше, чем у более активных пловцов (от 5,3 у камбалы до 15 у тунца).

Несмотря на то что у донных и малоподвижных рыб при высоком содержании кислорода в окружающей среде P_{O_2} в артериальной крови очень низкое и, по существу, близко по уровню P_{O_2} венозной крови форели или тунца, кровь малоподвижных рыб насыщена кислородом почти в той же мере, что у активных пловцов (форель и тунец). Это

объясняется значительно более высоким сродством гемоглобина донных и малоподвижных рыб к кислороду, что позволяет им поддерживать транспортную функцию крови на достаточно высоком уровне даже при плохих кислородных условиях.

Величины некоторых показателей дыхания млекопитающих и высокоактивных рыб различаются мало.

Потребление кислорода рыбами, за исключением тунца, не выходило за пределы 0,46–0,98 мл O_2 /(кг · мин), хотя температуры измерения различаются значительно. У тунца при температуре 24°C потребление кислорода составляет исключительно большую величину — 8,1 мл O_2 /(кг · мин), что почти в 9 раз выше потребления кислорода карпом при этих же условиях и в 2,5 раза превышает потребление O_2 у человека при 37°C. Для учета зависимости интенсивности потребления кислорода от массы (масса тунца 1 кг, человека 70 кг) следует взять для сравнения более мелких млекопитающих. Уровень потребления O_2 у тунца массой около 1 кг [8,1 мл/(кг · мин)] соизмерим с потреблением кислорода у кошки [около 10 мл/(кг · мин)] (Проссер и Браун, 1967). Вопрос о причине столь высокого потребления кислорода у тунца пока не вполне ясен, и необходимы дальнейшие измерения потребления кислорода у этих высокоактивных рыб, обладающих уникальными характеристиками мышечной, кровеносной и дыхательной систем.

ГАЗООБМЕН ПРИ ГИПОКСИИ

Из раздела, посвященного описанию газообмена у рыб при нормоксии, хорошо видно, что рыбы разных экологических групп заметно различаются по ряду показателей газообмена. Можно предполагать, что эти различия выявятся гораздо резче при гипоксии.

При попытке такого анализа мы сталкиваемся с тем, что имеющиеся данные распределены по видам очень неравномерно. Основная масса работ посвящена исследованию показателей газообмена у форели как наиболее доступного и ставшего в последние годы традиционным объекта. Исследованиям характеристик газообмена других видов посвящены единичные работы. Что касается исследований, где приводились бы достаточно подробные измерения характеристик газообмена при гипоксии или при двигательной нагрузке, то во всей мировой литературе по физиологии дыхания рыб насчитывается лишь несколько таких работ.

Современные представления об изменениях показателей газообмена при гипоксии у активных рыб базируются почти исключительно на серии работ, проведенных с радужной форелью Рэндаллом и соавторами (Randall, Holeton, Stevens, 1967). Динамика показателей газообмена при гипоксии исследована у камбал (Watters, Smith, 1973) и карпа (Itazawa, Takeda, 1978). К сожалению, у камбал слабо исследованы изменения дыхательных характеристик при низких содержаниях O_2 и приходится для характеристик дыхания при гипоксии малоподвижных рыб использовать недавно опубликованные данные для карпа. На рис. 12, а–д приведены данные параметров дыхания форели и карпа. При постепенном умень-

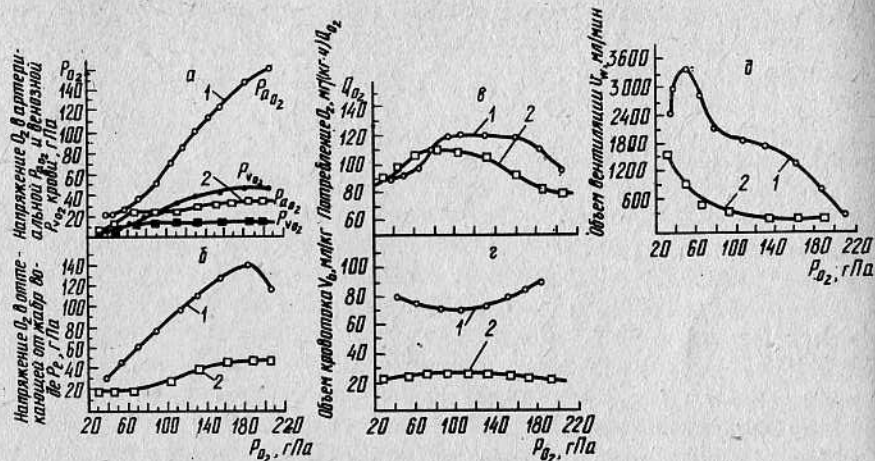


Рис. 12. Параметры дыхания при гипоксии у форели и карпа (построено по данным Itazawa, 1978; Holeyton, Randall, Stevens, 1967):

1 – форель; 2 – карп; а – артериальное (светлые фигуры) и венозное (темные фигуры) P_{O_2} ; б – P_{O_2} оттекающей от жабр крови; в – потребление кислорода; г – объем кровотока; д – объем вентиляции

шении напряжения кислорода в окружающей среде происходит постепенное снижение артериального P_{O_2} . Одновременно объем вентиляции жабр возрастает. Кровоток через жабры (V_b) не претерпевает сколько-нибудь существенных изменений по мере снижения P_{O_2} и в первом приближении объем циркулирующей крови при гипоксии (т. е. объемная скорость кровотока) может считаться постоянным.

Потребление кислорода (Q_{O_2}) как у форели, так и у карпа в начальной стадии гипоксии несколько возрастает. Это увеличение незначительно и составляет у форели 25, а у карпа 36% начального обмена. Начальное повышение уровня потребления кислорода не всегда выявляется у рыб. Обычно при измерении потребления кислорода у адаптированных животных такое возрастание выражено очень слабо. Возможно, начальное увеличение потребления кислорода связано с возрастанием энергозатрат на работу жаберного аппарата по прокачиванию дополнительного количества воды. Подробнее этот вопрос обсуждается в разделе об энергетической стоимости дыхания у рыб. При углублении гипоксии потребление кислорода остается постоянным или растет очень медленно, после чего начинает уменьшаться. Это уменьшение начинается у форели при напряжении O_2 ниже 93, а у карпа ниже 53 гПа. Хотя общая тенденция изменений O_2 в крови, объема вентиляции и потребления кислорода у форели и карпа имеет сходный характер, между этими видами имеются существенные различия.

Напряжение O_2 в артериальной крови у карпа почти в 5 раз ниже, чем P_{O_2} в венозной крови форели. P_{O_2} в венозной крови карпа примерно в 3 раза меньше P_{O_2} венозной крови форели. При уменьшении содержания O_2 в среде величина артериального P_{O_2} у карпа крайне медленно

уменьшается вплоть до 53–60 гПа. Аналогично этому слабо меняется и P_{O_2} в венозной крови, которое практически остается на постоянном уровне вплоть до P_{O_2} 53–40 гПа. В соответствии с низкими величинами P_{O_2} в артериальной и венозной крови напряжение кислорода в воде, покидающей жабры, в 4 раза ниже, чем у форели. Сильно различается и объем вентиляции у этих видов. Уровень потребления кислорода у форели и карпа примерно одинаков, но следует принять во внимание, что данные для форели получены при 5–8°C, а опыты с карпом проводили при 24°C.

Наиболее резкие различия между форелью и карпом выявляются в величинах P_{O_2} крови. Физиологический диапазон функционирования крови как переносчика кислорода у этих видов может даже не перекрываться, поскольку венозная кровь форели имеет более высокие показатели P_{O_2} , чем артериальная кровь карпа.

Рассмотрим, как изменяются характеристики эффективности газообмена при гипоксии у этих видов.

На рис. 13 представлены изменения характеристик эффективности газообмена, наблюдаемые у форели и карпа при постепенном уменьшении содержания растворенного кислорода в среде, т. е. при постепенном развитии гипоксии. Процент утилизации O_2 из воды по мере развития гипоксии у карпа снижается очень медленно, оставаясь на уровне 70–75%, и только после того, как P_{O_2} воды снизится до 53–65 гПа, величина коэффициента утилизации кислорода из воды начинает уменьшаться. У форели процент утилизации, напротив, начинает уменьшаться сразу же как только начинает падать P_{O_2} , но это снижение стабилизируется после уменьшения P_{O_2} до 114 гПа. По абсолютной величине процент утилизации у карпа почти 2 раза выше, чем у форели. Если карп при снижении P_{O_2} в среде почти в 3 раза продолжает извлекать из проходящей через жабры воды примерно до 70% содержащегося в ней кислорода, то у

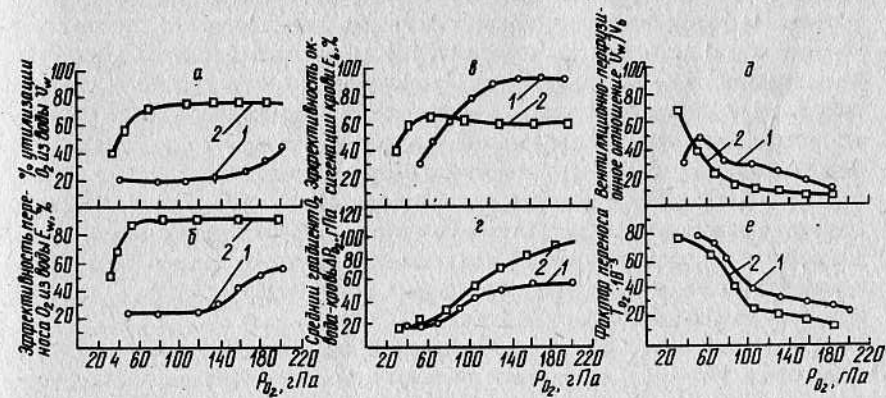


Рис. 13. Показатели эффективности газообмена при гипоксии у форели и карпа (обозначения такие же, как на рис. 12):

а – утилизация O_2 из воды, %; б – эффективность переноса O_2 из воды, %; в – эффективность оксигенации крови, %; г – средний градиент O_2 между водой и кровью, гПа; д – вентиляционно-перфузионное отношение; е – фактор переноса

форели процент использования кислорода при этих же условиях уменьшается с 45 до 20. При приблизительно равном потреблении кислорода у карпа и форели последняя в силу низких величин процента утилизации O_2 из воды вынуждена прокачивать через жабры значительно большее количество воды.

В соответствии с этим и эффективность извлечения O_2 из воды (E_w) в жаберном газообменнике карпа выше, чем у форели, она достигает соответственно 92 и 60%. При углублении гипоксии карп сохраняет высокую эффективность переноса O_2 из воды на очень высоком уровне до P_{O_2} около 53–65 гПа. У форели при развитии гипоксии эффективность переноса O_2 из воды в кровь (E_w) быстро уменьшается (см. рис. 13, з). Однако, если обратиться к графику изменения эффективности оксигенации крови (E_b) при гипоксии (рис. 13, в), то из него хорошо видно, что при нормоксии и в начальной стадии гипоксии эффективность оксигенации крови у форели составляет 90–95%, тогда как у карпа она не превышает 60%. Такое положение может показаться парадоксальным, так как нам трудно представить себе, что в крови карпа при нормальных кислородных условиях артериальная кровь насыщена кислородом не полностью. Однако дело обстоит именно так, и измерения кислородной емкости крови при полном воздушном насыщении окружающей воды (Itazawa, Takeda, 1978) ясно показывают, что артериальная кровь карпа при полном воздушном насыщении окружающей воды насыщена всего на 73–75%. Для объяснения этого феномена можно предположить, что часть венозной крови, поступающей в жабры, не приходит в непосредственный контакт с омывающей жаберы водой, а "шунтируется" в сосудах вторичных пластинок, не поступая в капиллярную сеть. Смешиваясь с полностью оксигенированной кровью на выходе из жабр, эта ненасыщенная кислородом кровь понижает процент общего насыщения артериальной крови. Подробнее вопрос о функционировании механизма кровотока в жабрах рассматривается ниже. При развитии гипоксии кровь форели оказывается неспособной к полному насыщению ее кислородом уже при P_{O_2} ниже 96 гПа и эффективность оксигенации крови начинает уменьшаться. В противоположность этому у карпа эффективность оксигенации сохраняется практически неизменной (и даже несколько возрастает) при гипоксии. Только при уменьшении P_{O_2} в воде до 53 гПа эффективность оксигенации крови карпа начинает снижаться.

Показатель эффективности оксигенации крови (E_b) может считаться одним из наиболее ценных и информативных характеристик газообмена, поскольку в простой форме показывает результат деятельности всех компенсаторных систем, обеспечивающих поступление кислорода в кровь при снижении P_{O_2} в среде обитания.

Соотношение количества прокачиваемой через жабры воды и объема кровотока (V_w/V_b) возрастает по мере снижения P_{O_2} , поскольку для поддержания постоянного уровня потребления кислорода приходится пропускать через жабры все большее количество воды, а величина кровотока при гипоксии практически не меняется. Когда содержание растворенного O_2 в воде снижается, для более эффективного извлечения кислорода из воды необходимо приводить в контакт с большим количеством во-

ды относительно небольшие количества крови. В противном случае скорость перехода кислорода из воды в кровь будет резко замедляться и гипоксические условия для животного будут усугубляться. У карпа и форели вентиляционно-перфузионное отношение в общем по абсолютной величине довольно сходно, хотя у последней есть тенденция к увеличению этого показателя. Величина фактора переноса (T_{O_2}) у форели и карпа возрастает при гипоксии, что вполне понятно, так как потребление кислорода при гипоксии остается постоянным в широких пределах изменения P_{O_2} , тогда как величина среднего градиента по мере развития гипоксии уменьшается. Увеличение фактора переноса показывает, что для того, чтобы потребление кислорода оставалось на одном уровне, должны происходить или увеличение дыхательной поверхности, или уменьшение расстояния диффузии. Возможные механизмы изменения диффузионной проницаемости жабр при гипоксии рассмотрены в разделе о механизмах регуляции дыхания.

Основная задача организма при уменьшении содержания кислорода в среде – сохранять уровень обмена. Поэтому при развитии гипоксии животное увеличивает жаберную вентиляцию. Средний градиент P_{O_2} между водой и кровью снижается, а фактор переноса T_{O_2} возрастает, что указывает на возможные компенсаторные изменения площади газообмена или расстояния диффузии.

P_{O_2} в артериальной крови по мере снижения P_{O_2} в среде уменьшается. Объем кровотока (V_b) остается постоянным, но объем вентиляции увеличивается. В соответствии с этим растет вентиляционно-перфузионное отношение (V_w/V_b). Процент утилизируемого из воды кислорода (U_w) по мере увеличения объема вентиляции уменьшается.

Качественные характеристики изменений параметров и характеристик эффективности газообмена у рыб (форели и карпа) довольно однотипны, хотя в количественном отношении они могут существенно различаться. Основные различия между форелью и карпом в реакции на гипоксию состоят в следующем. P_{O_2} артериальной и венозной крови у карпа существенно ниже, чем у форели. Эффективность оксигенации крови карпа, хотя и несколько меньше по абсолютной величине, чем у форели, сохраняется неизменной при значительно более низких напряжениях кислорода. Эффективность переноса кислорода из воды (E_w) у карпа значительно выше, чем у форели, и сохраняется на высоком уровне при значительно более низких содержаниях растворенного O_2 . Величина эффективности оксигенации крови (E_b) в значительной степени определяется формой кривой кислородного насыщения крови (т. е. кислородно-диссоционными свойствами гемоглобина). Особенности ответной реакции рыб разной экологии на гипоксию определяются в первую очередь способностью их крови насыщаться кислородом при снижении P_{O_2} в среде.

ГАЗООБМЕН ПРИ ДВИГАТЕЛЬНОЙ НАГРУЗКЕ

Следует отметить, что сведения об изменении отдельных параметров газообмена рыб, например о величине потребления кислорода, частоте дыхательных движений или изменении вентиляционного объема при

активном плавании, встречаются в ряде работ (Brett, 1964, 1965; Saunders, 1962; Webb, 1971, 1975). Однако ценность таких фрагментарных данных невелика. Наибольшую информативную ценность для решения вопроса об изменении показателей газообмена при двигательных нагрузках имеют те исследования, в которых одновременно у одного и того же животного определяются параметры внешнего дыхания, работы сердца и P_{O_2} артериальной и венозной крови. При этом аппаратура, датчики, присоединенные проводники и канюли не должны значительно стеснять движений плывущей против набегающего потока рыбы. Требования к методической стороне эксперимента предъявляются весьма высокие. Поэтому число такого рода работ ограничено. Целенаправленные исследования газообмена у рыб при активном плавании выполнены группой авторов (Randall, Hoiletton, Stevens, 1967) (Kichenjuk, Jones, 1977).

Эксперимент по измерению параметров газообмена у форели при кратковременном активном плавании ставился следующим образом. У рыбы, находящейся практически в состоянии покоя, в туннельном респирометре определяли параметры внешнего дыхания, потребление кислорода, частоту дыхательных движений, P_{O_2} воды на выходе из жабр, объем вентиляции, а также P_{O_2} артериальной и венозной крови. Затем скорость течения быстро увеличивали, доводя ее в течение 5 мин до 51,5 см/с, что вынуждало рыбу плыть навстречу потоку с этой же скоростью в течение 5 мин, после чего в течение следующих 5 мин скорость снижали до нуля. Параметры газообмена после этого измеряли еще 90 мин. Результаты представлены на рис. 14.

Увеличение скорости плавания сопровождается увеличением потребления кислорода примерно в 4,5–5 раз. Это приводит к увеличению кровотока во столько же раз, и приблизительно в той же пропорции возрастает объем жаберной вентиляции. Характерно, что объем кровотока возрастает главным образом за счет увеличения ударного объема сердца и всего на 15% за счет увеличения частоты сердечных сокращений. Увеличение объема вентиляции происходит в равной мере за счет возрастания частоты и амплитуды движений жаберных крышек, хотя напорная вентиляция как таковая отдельно не измерялась.

Напряжение кислорода в артериальной крови составляло от 93 до 120 гПа. При этом насыщение артериальной крови кислородом достигало 96–98%. P_{O_2} венозной крови было около 25 гПа, что соответствует 30–35%-ному насыщению венозной крови кислородом. Имеющиеся различия в P_{O_2} венозной крови в покое и при плавании мало сказываются на общем насыщении венозной крови кислородом. Количество O_2 , которое может быть утилизировано плывущей форелью за счет некоторого падения венозного P_{O_2} , составляет всего 15%, тогда как потребление кислорода при плавании возрастает на 450–500%.

После прекращения физической нагрузки потребление кислорода, работа сердца и объем вентиляции жабр в течение 30–40 мин стабилизируются на уровне, характерном для состояния относительного покоя, наблюдаемого до плавания.

Таким образом, кратковременная плавательная нагрузка требует увеличения затрат энергии, что вызывает необходимость подачи к жабрам

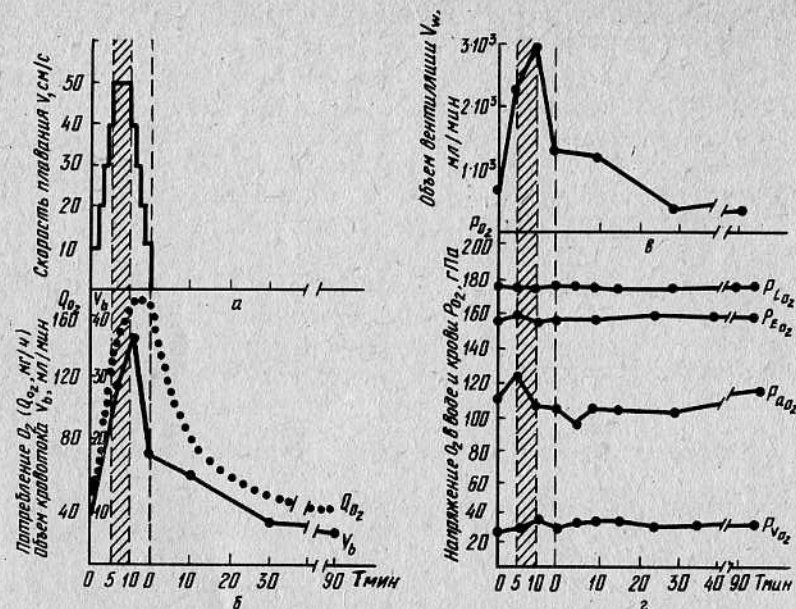


Рис. 14. Изменения параметров газообмена у форели при кратковременном плавании (Hoiletton, Stevens, Randall, 1967):

a – скорость плавания; *б* – потребление кислорода и объем кровотока; *в* – объем вентиляции; *г* – напряжение O_2 в притекающей (P_i) и оттекающей (P_e) от жабр крови. Напряжение O_2 в артериальной (P_a) и венозной (P_v) крови. (Штриховкой показано время плавания при максимальной скорости.)

большого количества воды и увеличения жаберного кровотока. P_{O_2} в артериальной крови сохраняется на высоком уровне, характерном для спокойного животного в хороших кислородных условиях. вполне понятно, что нормальное снабжение тканей кислородом при активном плавании у форели возможно только при полном сохранении транспортной функции крови, что требует поддержания достаточно высокого P_{O_2} .

Следует отметить, что при кратковременной двигательной нагрузке кислородные условия в крови (величина венозного и артериального P_{O_2}) остаются постоянными, несмотря на значительное увеличение кислородного запроса животного при активном плавании.

Основные показатели эффективности газообмена при активном плавании приведены на рис. 15. Эффективность оксигенации крови и эффективность переноса O_2 из воды, а также величины среднего градиента P_{O_2} не изменяются при кратковременном активном плавании. Величина фактора переноса ввиду постоянства среднего градиента отражает увеличение потребления кислорода.

Результаты опытов, полученные при кратковременных двигательных нагрузках, не дают исчерпывающей информации о том, каким образом будут изменяться показатели газообмена у рыб при длительном плавании. В работе Киченюса и Джонса (Kichenjuk, Jones, 1977) были осуществлены измерения ряда параметров газообмена форелей, плывущих против

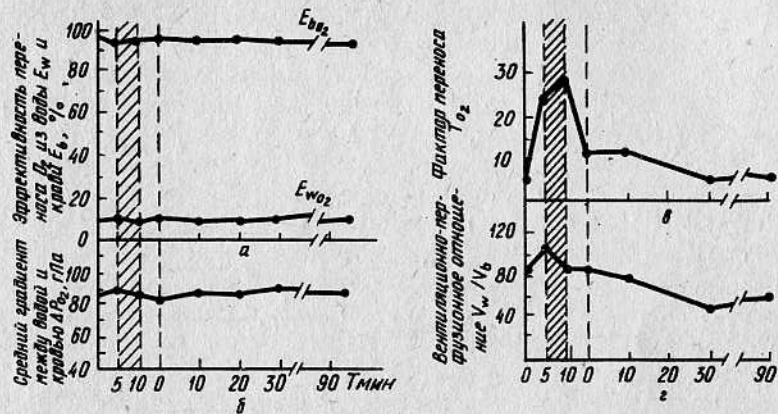


Рис. 15. Показатели эффективности газообмена у форели при кратковременном плавании:
 а – эффективность переноса O_2 из воды и крови; б – средний кислородный градиент (ΔP_{O_2}) между водой и кровью; в – фактор переноса; г – вентиляционно-перфузионное соотношение

набегающего потока в туннельном респирометре со скоростями до 90 см/с в течение 45–50 мин. Рыб предварительно адаптировали к двигательным нагрузкам. Данные, характеризующие изменение параметров дыхательной и сердечно-сосудистой систем форели, построенных и рассчитанных по данным вышеприведенной работы, показаны на рис. 16.

Как видно из рис. 16, потребление кислорода при увеличении скорости возрастает нелинейно. При максимальной скорости плавания уровень потребления кислорода возрастает по сравнению с потреблением O_2 в покое почти в 8 раз. Объем вентиляции растет параллельно увеличению потребления кислорода, возрастая в максимуме в 7,5–8 раз. Объем кровотока при увеличении скорости плавания возрастает медленнее, чем потребление кислорода, увеличиваясь всего в 3,2 раза. Этого возрастания явно недостаточно, чтобы объяснить увеличение потребления O_2 в 8 раз. Однако артерио-венозная разница содержания O_2 , как видно из рис. 16, в с увеличением скоростной нагрузки возрастает примерно в 2,5 раза. Увеличение разницы между содержанием O_2 в артериальной и венозной крови происходит целиком за счет увеличения "разгрузки" оксигенированной крови от кислорода в тканях. Одновременное увеличение артерио-венозной разницы (в 2,5 раза) и объема кровотока (в 3,2 раза) полностью обеспечивает увеличение потребления кислорода при активном плавании в 8 раз при максимальной скоростной нагрузке. Следует отметить, что увеличение кровотока происходит за счет увеличения как частоты (в 1,5 раза), так и ударного объема (в 1,7 раза) сердца. Это резко отличается от типа изменений работы сердца при гипоксии, когда одновременно происходит увеличение ударного объема и замедление сердечного ритма (брадикардия), а объем кровотока остается постоянным.

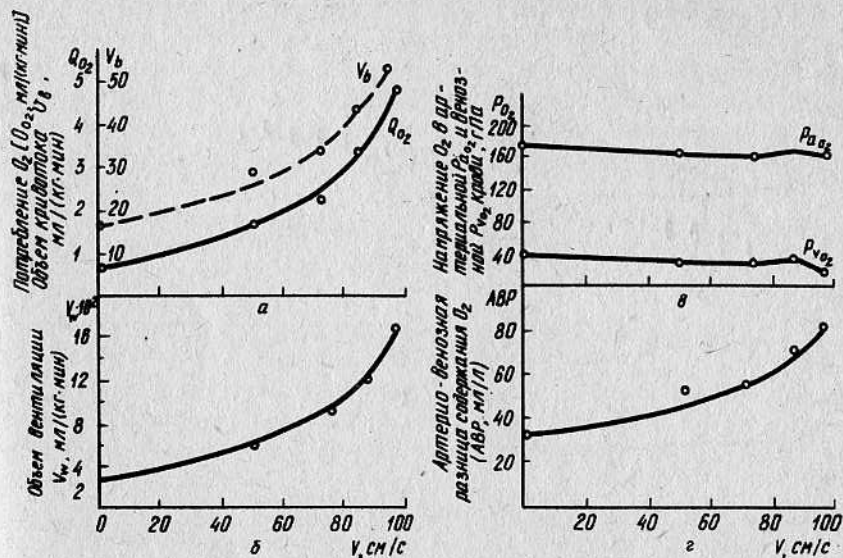


Рис. 16. Параметры дыхания форели при активном плавании с возрастающей скоростью (Kichenjuk, Jones, 1978):
 а – потребление O_2 и объем кровотока в жабрах; б – объем жаберной вентиляции; в – напряжение O_2 в артериальной P_{aO_2} и венозной P_{vO_2} крови; г – артерио-венозная разница содержания O_2 (ABP) в крови.

При физической нагрузке одним из наиболее важных является факт, что артериальное P_{O_2} при увеличении скоростной нагрузки (и соответственно потребления кислорода) практически не изменяется, оставаясь на высоком уровне. Незначительные изменения артериального P_{O_2} благодаря форме кривой кислородного насыщения крови практически не сказываются на насыщении артериальной крови кислородом, которое составляет от 96 до 99%. При длительном активном плавании происходит увеличение числа эритроцитов в крови (величины гематокрита), которое не превышает 25%, однако характерно, что эти изменения направлены на увеличение кислородной емкости крови при физических нагрузках. Изменение показателей эффективности газообмена при активном плавании приведено на рис. 17. Как видно из приведенных данных, коэффициент утилизации кислорода из воды (U_w), эффективность переноса кислорода из воды (E_w) и, что особенно важно, эффективность оксигенации крови (E_b) при увеличении скорости плавания практически не изменяются. Несмотря на значительное увеличение потребления кислорода (почти в 8 раз), артериальная кровь остается насыщенной не менее чем на 85–95%, что свидетельствует о высокой эффективности работы жаберного газообменника. По мере увеличения скорости плавания процент утилизации кислорода из крови, характеризующий процент кислорода, передаваемого из крови в ткани, быстро возрастает, достигая при максимальной скорости 95% всего связанного в крови кислорода. Это объясняется увеличением артерио-венозной разницы в содержании кис-

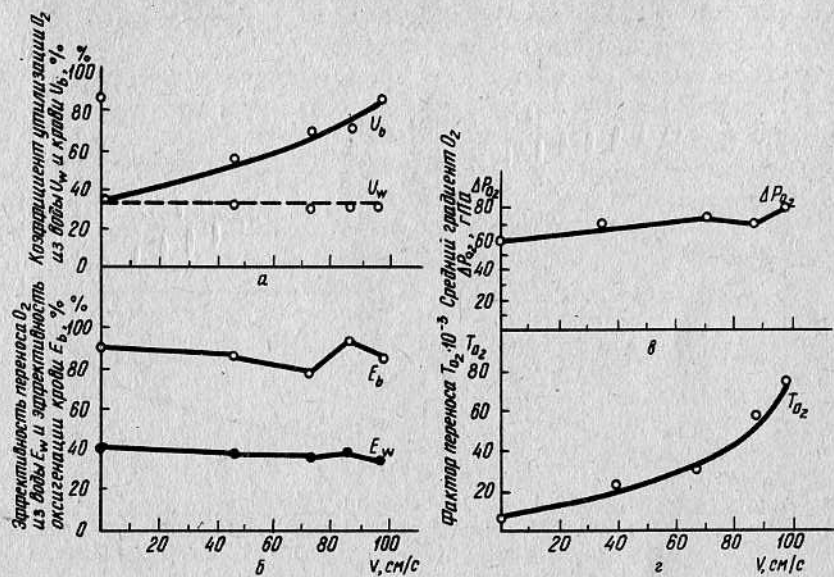


Рис. 17. Показатели эффективности газообмена у форели при активном плавании с возрастающей скоростью: а — процент утилизации O_2 из воды и крови; б — эффективность переноса O_2 из воды и эффективность оксигенации крови, %; в — средний кислородный градиент между водой и кровью; г — фактор переноса

лорода. Последнее происходит как за счет некоторого увеличения артериального P_{O_2} , так и уменьшения венозного P_{O_2} при активной физической нагрузке. Более полная разгрузка крови от кислорода в тканях увеличивает процент отдачи кислорода из крови в ткани (U_b).

Средний градиент P_{O_2} незначительно возрастает также за счет некоторого падения P_{O_2} в венозной крови. Фактор переноса T_{O_2} , являющийся показателем суммарной диффузии O_2 в кровь на единицу парциального давления между водой и кровью, возрастает, характеризуя увеличение потребления кислорода по мере возрастания скорости плавания.

Изменения параметров крови и показателей эффективности газообмена у форели в условиях длительного плавания, а также кратковременной скоростной нагрузки довольно сходны. Однако при кратковременном плавании величина среднего кислородного градиента практически не изменяется, поскольку существенно не меняются ни артериальное, ни венозное P_{O_2} , ни величина утилизации кислорода кровью (U_b). При длительном плавании с возрастающей скоростью отдача O_2 кровью в ткани увеличивается и венозное P_{O_2} уменьшается. Эти различия не вносят кардинальных изменений в наши представления о процессе газообмена между водой и кровью в жабрах при физической нагрузке, но подчеркивают существующие реально физиологические различия газообмена при различных режимах плавания. Все данные по характеристике газообмена при активном плавании получены в экспериментах с форелью. К сожа-

лению, для рыб других видов и особенно малоподвижных такие данные отсутствуют, что происходит, в частности, потому, что малоактивных рыб довольно трудно заставить плыть против течения длительное время. Кроме этого, малоподвижные рыбы при высоких двигательных нагрузках часть энергии получают за счет анаэробных процессов, что затрудняет оценку получаемых данных с использованием метода кислородной эргометрии.

Получение таких данных, например, для карпа или линя представило бы большой интерес.

ГАЗООБМЕН ПРИ ГИПОКСИИ И АКТИВНОМ ПЛАВАНИИ

При сравнении нас не столько интересует количественная сторона, сколько динамика изменений характеристик газообмена, направленных в общем к одной цели — обеспечению кислородного запроса организма в разных условиях.

При гипоксии происходит удовлетворение неизменного кислородного запроса в условиях снижения P_{O_2} в среде, тогда как при активном плавании происходит удовлетворение возрастающего кислородного запроса при неизменном напряжении кислорода.

В табл. 12 представлено в качественной форме направление процессов в кровеносной и дыхательной системах рыбы при гипоксии и активном плавании. Такое сравнение можно провести лишь для немногих видов рыб, например для радужной форели. Сведения об изменении показателей газообмена для карпа даны в примечаниях к таблице.

Таблица 12
Изменение параметров дыхания и показателей эффективности газообмена при гипоксии и активном плавании у радужной форели (объяснение в тексте)

Параметр или показатель эффективности	Гипоксия	Активное плавание	Примечание
Потребление O_2 (Q)	Постоянное	Возрастает	—
Объем вентиляции (V_w)	Возрастает	”	—
Объем кровотока (V_b)	Постоянный	”	—
Артериальное P_{O_2} (P_a)	Снижается	Постоянное	У карпа снижается очень медленно
Венозное P_{O_2} (P_v)	”	”	То же
Утилизация O_2 из воды (U_w), %	”	”	”
Эффективность переноса O_2 из воды (E_w), %	”	”	”
Эффективность оксигенации крови (E_b), %	”	”	”
Средний кислородный градиент (ΔP_{O_2})	”	Постоянный	—
Фактор переноса (T_{O_2})	Возрастает	Возрастает	—

Из данных, представленных в табл. 12, видно, что как при активном плавании, так и при гипоксии возрастает объем вентиляции. В то же время объем кровотока увеличивается только при возрастании кислородного запроса, оставаясь практически постоянным при гипоксии и возрастая при активном плавании. Одним из кардинальных признаков газообмена при активном плавании является поддержание постоянно высокого напряжения кислорода артериальной крови.

Можно заключить, что величина кровотока изменяется в соответствии с кислородным запросом животного. Величина V_b остается постоянной при гипоксии и возрастает при активном плавании.

Как при гипоксии, так и при активном плавании происходит возрастание фактора переноса. Фактор переноса, являющийся отношением величины потребления кислорода к среднему градиенту P_{O_2} при гипоксии и активном плавании, возрастает по разным причинам. При гипоксии потребление кислорода постоянно, но средний градиент уменьшается, что и приводит к росту фактора переноса T_{O_2} . При активном плавании средний градиент постоянен, но возрастает потребление кислорода, и в результате величина T_{O_2} увеличивается. Конечно, величина фактора переноса ничего не говорит сама по себе о тех конкретных механизмах, с помощью которых осуществляется увеличение переноса кислорода через жаберную мембрану. Эти механизмы рассматриваются в следующем разделе. Однако использование понятия о факторе переноса может помочь в решении вопроса о кислородных потребностях рыб и влиянии гипоксии на потребление кислорода при активном плавании.

РЕГУЛЯЦИЯ ГАЗООБМЕНА

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ДЫХАНИЯ

При рассмотрении предыдущего раздела, посвященного описанию газообмена при гипоксии и активном плавании, выявляется одна важная черта. Все изменения характеристик газообмена происходят в результате первичного изменения двух основных показателей: объема вентиляции и объема кровотоков. Однако в предыдущих разделах не был затронут вопрос о механизмах, управляющих поддержанием дыхательного гомеостаза.

Рассмотрим имеющиеся представления о механизмах, лежащих в основе регуляции дыхания при гипоксии и активном плавании.

Гипоксия. При постоянном снижении P_{O_2} в среде потребление кислорода рыбой остается постоянным. В соответствии с этим объем кровотока остается постоянным, а объем вентиляции за счет частоты и амплитуды движений жаберного насоса возрастает.

Одно из характерных явлений при гипоксии у рыб и других животных — уменьшение частоты сердечных сокращений (брадикардия).

При этом, однако, значительно возрастает ударный объем сердца и минутный объем кровотока остается практически постоянным. Эти изменения происходят под влиянием лишь одного фактора — уменьшения

P_{O_2} в среде. Последнее показывает, что у рыб должны существовать рецепторы, чувствительные к изменениям P_{O_2} , через которые осуществляются изменение частоты и амплитуды жаберного насоса и регулирование работы сердца. Такие рецепторы, чувствительные к P_{O_2} , могли бы в принципе располагаться снаружи, например на поверхности кожи, эпителии глотки или поверхности жабр. Рецепторы могли бы помещаться и внутри, например в стенке спинной аорты или второстепенных артерий. Артериальные рецепторы, контролирующие P_{O_2} в артериальной, т. е. прошедшей через жабры, крови могли бы сигнализировать о верхнем уровне насыщения крови кислородом. Рецепторы P_{O_2} могли бы также располагаться в венозных сосудах, давая информацию о нижнем уровне насыщения крови кислородом.

Экспериментальные данные о действительном местоположении рецепторов довольно противоречивы. В опытах с перевязкой жаберных дуг у одного из видов волосатковых (Saunders, Sutterlin, 1971) отключали жабры из кровотока и искусственно оксигенированную венозную кровь подавали с помощью канюли прямо в спинную аорту. Однако такие рыбы продолжали реагировать на уменьшение P_{O_2} в воде, омывающей жабры, точно так же, как контрольные рыбы, увеличивая частоту и амплитуду дыхательных движений. Это позволило авторам предположить, что кислородные рецепторы расположены на поверхности тела, вероятнее всего на жабрах, и контактируют непосредственно с окружающей водой. В опытах с форелью с перевязанной брюшной аортой получили данные о том, что кислородные рецепторы расположены в эпителии глотки или ротовой полости (Randall, Smith, 1967). По аналогии с другими данными можно было предполагать, что кислородные рецепторы иннервируются ветвями вагусного нерва или ветвями глоточно-челюстного нерва. Однако двусторонняя перерезка этих нервов не снимала способности рыб реагировать на гипоксию увеличением вентиляции и развитием брадикардии, что свидетельствовало о локализации кислородных рецепторов в артериальном русле или мозгу. В серии экспериментов с форелью рыб подвергали резким перепадам P_{O_2} в воде или инъецировали им в брюшную аорту гипоксический физиологический раствор (Bamford, 1974a). Проходило не менее 5 с, прежде чем отмечались первые признаки увеличения амплитуды или частоты дыхательных движений.

Если бы кислородные рецепторы непосредственно контактировали с гипоксической средой, скорость реагирования должна была быть более высокой. Возможно (Laurent, 1969), что рецепторы P_{O_2} могут быть локализованы в ложножабре. Однако удаление ложножабры не влияло на скорость развития реакции на гипоксию (Bamford, 1974b). Последний на основании собственных экспериментов и данных других авторов пришел к заключению о том, что кислородные рецепторы расположены либо в ростральной части спинной аорты, либо в продолговатом мозгу, где локализованы нейроны, повышенная электрическая активность которых при гипоксии указывает на их участие в регуляции дыхания. Вывод о локализации кислородных рецепторов в артериальном русле подтверждается наблюдениями, сделанными на лине, карпе и кумже (Eclancher, 1975), у

которых обнаружено существование артериальных хеморецепторов, аналогичных рецепторам высших позвоночных.

Замедление частоты сердечных сокращений происходит за счет увеличения вагусного тонуса, а последнее, по-видимому, опосредовано через деятельность дыхательного центра. Можно полагать, что замедление сердечного ритма при гипоксии связано с переходом сердечной мышцы на более выгодный в этих условиях энергетический режим. Одновременное с брадикардией увеличение ударного объема сохраняет объем кровотока на постоянном уровне и таким образом поддерживается постоянная скорость транспортирования кислорода с кровью при гипоксии.

Двуокись углерода (CO_2) по сравнению с кислородом играет значительно меньшую роль в регуляции дыхания. Влияние CO_2 начинает проявляться только при довольно значительном возрастании ее напряжения. Например, у карпа и чукучана увеличение вентиляции начинается при P_{CO_2} более 27–67 гПа (Saunders, 1962), т. е. при увеличении содержания CO_2 относительно уровня полного воздушного насыщения почти в 100 раз. Тем не менее, рассматривая роль CO_2 как фактора, по которому также может происходить регулирование дыхания, необходимо учитывать влияние CO_2 на родство гемоглобина к кислороду (эффект Бора) и прямое его влияние на снижение кислородной емкости крови (эффект Рута). Избыток CO_2 вызывает необходимость увеличения работы сердца и объема жаберной вентиляции.

Таким образом, схема регуляции дыхания при гипоксии представляется в следующем виде: снижение P_{O_2} в среде вызывает уменьшение P_{O_2} в артериальной крови. Это снижение воспринимается артериальными хеморецепторами, возбуждающими дыхательный центр. Возможно, что снижение P_{O_2} в крови воспринимается непосредственно нейронами дыхательного центра. Дыхательный центр возбуждает мускулатуру жаберного насоса, что приводит к увеличению объема вентиляции. Одновременно дыхательный центр увеличивает вагусный тонус, вызывая тем самым брадикардию.

Активное плавание. При активном плавании P_{O_2} в артериальной крови практически не меняется. Поэтому регуляция дыхания, основанная на измерении P_{O_2} , на первый взгляд, неприменима. Вопрос о механизме регуляции объема вентиляции и кровотока при активной мышечной работе лучше изучен на теплокровных, и по аналогии с данными для млекопитающих (Dejour, 1964; Маршак, 1973) можно полагать, что при сокращении двигательной мускулатуры происходит возбуждение механорецепторов мышц, сигналы с которых воздействуют на дыхательный центр и через последний вызывают увеличение работы дыхательной мускулатуры. По-видимому, имеется специфический механизм торможения этого пути регулирования у пелагических рыб, использующих при активном плавании напорную вентиляцию, когда дыхательная мускулатура вообще отключается. Второй возможный путь регулирования объема вентиляции может быть объяснен с точки зрения участия артериальных хеморецепторов. При увеличении кислородного запроса в мышцах в момент начала

физической работы уровень P_{O_2} венозной крови понижается. Если объем вентиляции остается прежним, то P_{O_2} оттекающей от жабр артериальной крови снижается, что приводит к возбуждению артериальных хеморецепторов и (через дыхательный центр) вызывает увеличение объема вентиляции. Не исключается полностью и возможность регуляции дыхания по увеличению уровня CO_2 в венозной крови, хотя присутствие таких рецепторов считается маловероятным.

Для получения более определенных сведений о механизме регуляции дыхания при активном плавании у рыб необходимы дополнительные исследования. Можно полагать, что система регуляции дыхания при физической нагрузке в действительности значительно сложнее, чем представляется сейчас. "Регуляция дыхания при физической нагрузке, — как отмечает Шелтон (Shelton, 1970), — является проблемой для физиологов, но не для рыб".

Увеличение температуры. Повышение температуры у пойкилотермных животных, и в частности рыб, вызывает увеличение уровня метаболизма, т. е. увеличение потребления кислорода. Увеличение кислородного запроса при повышении температуры сопровождается увеличением объема вентиляции и увеличением объема кровотока. Объем как вентиляции, так и кровотока возрастает за счет одновременного увеличения частоты и амплитуды работы дыхательного насоса и сердца. Регуляцию дыхания при мышечной работе и увеличении температуры можно считать при таком подходе практически идентичной и обусловленной тем фактором, что в обоих случаях происходит возрастание кислородного запроса, который и является главной причиной происходящих изменений. Однако вызванное температурой повышение кислородного запроса имеет и специфические черты. При активном плавании увеличенная потребность в кислороде возникает лишь за счет увеличения потребности в кислороде плавательной мускулатуры. Другие органы, и в частности мозг, получают информацию о повышении кислородного запроса косвенным путем — по уменьшению P_{O_2} крови, сигналам артериальных хеморецепторов или с механорецепторов мышц. При повышении температуры у животных возрастает потребление кислорода не только в мышцах, но и во всех без исключения клетках, в том числе клетках мозга. В этих условиях изменение P_{O_2} , P_{CO_2} или pH в самих рецепторных или нервных клетках продолговатого мозга может вызывать в них появление сигналов, направленных на увеличение работы органов дыхания.

При активном плавании, увеличении температуры и гипоксии основной целью регуляции дыхания со стороны организма является удовлетворение его энергетических (кислородных) потребностей.

Основное различие между гипоксией, с одной стороны, и увеличением температуры или активным плаванием, с другой, заключается в том, что при гипоксии кислородный запрос остается на постоянном уровне, но уменьшается P_{O_2} , а при увеличении температуры и физической нагрузке возрастает кислородный запрос, но P_{O_2} остается постоянным. Из табл. 13 можно видеть, в каком направлении меняются объем вентиляции и кровоток в жабрах при гипоксии, активном плавании и увеличении температуры.

Таблица 13

Направление изменений объема вентиляции и кровотока при гипоксии, активном плавании и увеличении температуры у рыб

Условия измерения	Потребление кислорода	Объем вентиляции	Объем кровотока	Примечание
Гипоксия	Постоянное	Возрастает	Постоянный	Уменьшение частоты (брадикардия) и увеличение ударного объема сердца
Активное плавание	Возрастает	"	Возрастает	Увеличение частоты и ударного объема сердца
Увеличение температуры	"	"	"	Преимущественное увеличение частоты сердца (тахикардия)

Как видно из представленных данных, при увеличении температуры и активном плавании изменения в работе дыхательной системы идентичны — с возрастанием потребления кислорода возрастают как вентиляция, так и объем кровотока. При гипоксии объем вентиляции также возрастает, но постоянному потреблению кислорода соответствует постоянный объем кровотока (т. е. работы сердца). Это указывает на то, что между объемом вентиляции и величиной кровотока безусловной связи не существует. Увеличение объема кровотока происходит только при возрастании кислородных потребностей животного. Основным показателем увеличения работы сердца является не насыщение крови кислородом, а удовлетворение кислородного запроса тканей. Если, например, искусственно вызвать у рыбы анемию путем снижения содержания гемоглобина в крови, то, несмотря на полное насыщение крови кислородом, наблюдается ускорение кровотока за счет увеличения работы сердца (Camegon, Wohlshlag, 1969; Camegon, Davis, 1970). По-видимому, при использовании ряда механизмов регуляции дыхания ведущую роль играет реакция клеток и тканей на недостаточное снабжение их кислородом.

Изменения в скорости кровотока и объема вентиляции могут происходить и гуморальным путем. Работ, непосредственно посвященных вопросу влияния на кровоток и вентиляцию катехоламинов: адреналина, нор-адреналина и других эндогенных аминов, — немного. Как указывают Рэндалл, Стивенс (Randall, Stevens, 1970), содержание адреналина возрастает в крови при активном плавании рыб. Полагают, что это усиливает работу сердца и расширяет жаберные сосуды. О конкретных механизмах гуморальной регуляции дыхания у рыб известно пока мало.

Подытоживая раздел о регуляции дыхания, можно сделать следующие заключения. Компенсаторные изменения дыхательной системы с целью удовлетворения кислородного запроса животного осуществляются за счет изменения объема вентиляции и объема кровотока. Схема механизмов регуляции дыхания приведена на рис. 18. Сигналы, возбуж-

дающие дыхательный центр, поступают из механорецепторов работающих мышц или из хеморецепторов артериального русла. Показанный на схеме путь регулирования на рецепторах P_{O_2} в венозном русле маловероятен. Дыхательный центр управляет работой жаберного насоса, вызывая увеличение или уменьшение частоты и амплитуды дыхательных движений, изменяя величину вентиляционного объема. Регуляторные сигналы из дыхательного центра поступают к сердцу, изменяя частоту сокращений и величину ударного объема. При использовании принудительной вентиляции жаберной полости в эксперименте или напорной вентиляции при активном плавании сигналы с дыхательного центра на дыхательную мускулатуру прекращаются и происходит отключение жаберного насоса, что указывает на существование обратной связи между дыхательным центром и дыхательной мускулатурой.

Кроме увеличения работы сердца и работы по прокачиванию воды через жабры существует еще один возможный путь регуляции дыхания — изменение жаберной поверхности. Вопрос о роли дыхательной поверхности в регулировании поступления O_2 в кровь тесно связан с вопросом о деталях взаимодействия вода—кровь на границе их раздела и требует отдельного рассмотрения.

ПЕРЕНОС КИСЛОРОДА ВБЛИЗИ ГРАНИЦЫ ВОДА—КРОВЬ

Схема элементарной ячейки жаберного газообменника приведена на рис. 9. Для лучшего понимания механизма газообмена в жабрах на рис. 19 представлена схема изменения напряжения кислорода непосредственно на границе раздела вода — жаберная мембрана.

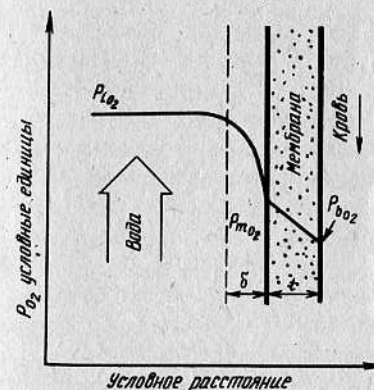
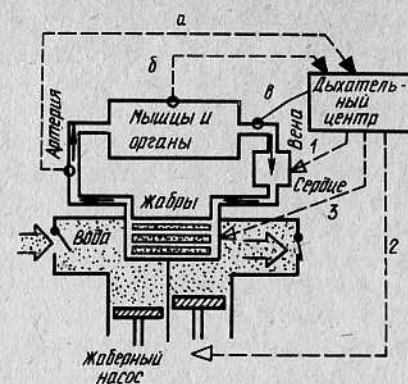


Рис. 19. Схема изменения напряжения кислорода вблизи жаберной мембраны и внутри нее (Hills, Hughes, 1970):

δ — толщина диффузионного слоя; t — толщина жаберной мембраны; P_i — напряжение в окружающей воде; P_m — то же, на поверхности мембраны; P_b — то же, в крови

Рис. 18. Схема регуляции дыхания у рыб (Shelton, 1970)



В потоке жидкости перенос кислорода происходит одновременно двумя различными путями. Наиболее эффективный путь переноса кислорода, или так называемая конвективная диффузия, происходит за счет переноса растворенного кислорода вместе с потоком жидкости. Однако в неподвижном пограничном слое, прилегающем к поверхности, поглощающей кислород, скорость течения равна нулю, конвективный перенос кислорода отсутствует и здесь господствует перенос кислорода за счет стационарной (молекулярной) диффузии. В прилегающем к жаберной поверхности слое напряжение кислорода быстро падает по направлению к поглощающей поверхности капилляра, тогда как в толще воды, омывающей жаберную поверхность, напряжение кислорода остается практически неизменным. Общее сопротивление переносу кислорода от воды до поглощающей кислород поверхности почти целиком (на 90%) сосредоточено в пограничном диффузионном слое.

Эффективная толщина диффузионного слоя зависит от скорости течения жидкости, и с ее увеличением уменьшается. Эта зависимость описывается выражением

$$\delta = a / V^n, \quad (13)$$

где a — коэффициент пропорциональности; V — скорость; n — показатель степени, который равен 0,5 в случае ламинарного течения и 0,7–0,8 в случае турбулентного (Левич, 1952).

Вопрос о характере течения воды в жабрах затрагивался рядом авторов (Александр, 1970; Hills, Hughes, 1970; Hughes, Shelton, 1962). Простые расчеты, учитывающие скорость течения и ширину жаберных "каналов", по которым протекает вода, показывают, что даже при максимальных возможных скоростях течение воды в межламельлярных жаберных каналах остается ламинарным. Скорость переноса кислорода из воды (Q) к поглощающей кислород поверхности согласно закону Фика будет прямо пропорциональна разности напряжений O_2 между водой и кровью (ΔP_{O_2}), площади поверхности (S) и обратно пропорциональна толщине слоя диффузии (δ):

$$Q \sim \Delta P_{O_2} S D / \delta, \quad (14)$$

где D — коэффициент диффузии.

Эта формула описывает скорость переноса кислорода из жидкости к кислородовоспринимающей поверхности, если предположить, что толщина стенки поглощающей O_2 поверхности очень мала и основное сопротивление диффузии оказывает водный диффузионный слой.

Если рассматривать перенос O_2 при постоянной температуре, то коэффициент диффузии будет величиной постоянной. С учетом формулы (13) выражение (14) может быть записано в следующем виде:

$$Q \sim \Delta P_{O_2} S V^n. \quad (15)$$

Величина показателя степени при ламинарном течении составляет около 0,5, и выражение может быть записано в виде

$$Q \sim \Delta P_{O_2} S \sqrt{V}. \quad (16)$$

Перенос кислорода помимо градиента напряжения O_2 и площади поверхности газообмена также будет зависеть от скорости течения, поскольку последняя определяет толщину диффузионного слоя.

Если допустить, что на кислородовоспринимающей поверхности напряжение кислорода равно нулю, то величина P_{O_2} будет определяться величиной P_{O_2} окружающей среды. При уменьшении P_{O_2} в среде, например, в 2 раза для сохранения постоянства потребления кислорода необходимо уменьшить толщину диффузионного слоя в 2 раза, а для этого приходится увеличивать скорость течения воды в 4 раза. Вполне понятно, что площадь поверхности газообмена при этом принимается постоянной. В качественном отношении такая модель в общих чертах соответствует тем явлениям, которые происходят при гипоксии, когда в ответ на уменьшение P_{O_2} рыбы увеличивают объем вентиляции, т. е. скорость омывания кислородовоспринимающей поверхности жабр. Вопрос о том, какие механизмы играют основную роль в переносе кислорода, имеет большое значение для правильного понимания основ регуляции газообмена как при гипоксии, так и при активном плавании рыб.

Хиллс и Хьюз (Hills, Hughes, 1970) попытались определить, за счет каких механизмов происходит регуляция потребления кислорода в жабрах рыб при изменениях напряжения O_2 в среде. Авторы воспользовались хорошо развитой теорией массо-теплопередачи и на этой основе провели размерный анализ газообмена в жабрах форели. Размерный анализ широко применяется в технике для описания и расчета переноса тепла (или массы) растворенного вещества на границах раздела жидкостей. В результате расчетов, которые проводили при предположении, что общая поверхность газообмена остается постоянной, авторы пришли к заключению, что диффузионный слой воды, окружающий поверхность жаберных пластинок, обуславливает около 80–90% всего диффузионного сопротивления переносу кислорода в жабрах. Однако такой подход, по-видимому, правильно описывает лишь идеализированную модель жаберного газообменника. Согласно многочисленным измерениям Хьюза (Hughes, 1972) у форели расстояние между вторичными жаберными пластинками равно 25 мкм. Толщина мембраны (t), отделяющей кровь от воды, составляет около 5 мкм. К каждой такой поверхности примыкает слой воды толщиной около 12 мкм. Сопротивление диффузии (R) оценивается по отношению толщины слоя к величине коэффициента диффузии в нем; для водного слоя $R_{\text{водн}} = \delta / D_{\text{водн}}$, для жаберной мембраны $R_{\text{мембр}} = t / D_{\text{мембр}}$.

Коэффициент диффузии для воды равен $2,2 \cdot 10^5 \text{ см}^2 \cdot \text{с}^{-1}$, а для ткани жаберной мембраны он приближенно равен $1,1 \cdot 10^{-5} \text{ см}^2 \cdot \text{с}^{-1}$. Если предположить, что толщина диффузионного слоя так велика, что занимает половину ширины межламельлярного промежутка (т. е. равна толщине прилегающего к каждой вторичной пластинке слоя), то сопротивление диффузии водной пленки ($R_{\text{водн}}$) и мембраны ($R_{\text{мембр}}$) будут равны: $R_{\text{водн}} = 0,550$; $R_{\text{мембр}} = 0,46$. Из этих ориентировочных расчетов, в которых толщина диффузионного слоя заведомо завышена, следует, что сопротивление диффузии в воде, окружающей жаберные пластинки, и в жаберной мембране делится примерно поровну.

Возможности регуляции потребления (переноса) кислорода в жабрах только за счет изменения скорости течения (объема вентиляции) ограничены. Даже при сделанных допущениях о толщине диффузионного слоя животное могло бы скомпенсировать падение P_{O_2} в среде максимум на 50%.

Шейд и Пийпер (Sheid, Piiper, 1971) провели теоретический анализ переноса кислорода из воды в жабры, уделив особое внимание режиму течения и геометрии потока между вторичными пластинками. Рассмотрев несколько возможных вариантов взаимодействия воды и крови в жаберном газообменнике, эти авторы сделали вывод о том, что только от 25 до 50% общего диффузионного сопротивления в жабрах приходится на воду. Приближенная оценка, сделанная нами, не отличается по основным выводам от результатов этой работы, хотя проведена, исходя только из учета реального анатомического строения жабр.

Для того чтобы осуществлять эффективную регуляцию потребления кислорода в жабрах при значительных изменениях напряжения O_2 или при увеличении в 5–10 раз потребления кислорода, животному необходимо привлекать другие механизмы регуляции обмена. Наиболее вероятным механизмом такого рода является увеличение эффективной поверхности газообмена.

Рассмотрим данные, свидетельствующие в пользу такого пути регулирования переноса O_2 .

РЕГУЛЯЦИЯ ПЕРЕНОСА КИСЛОРОДА В ЖАБРАХ

Если представить, что весь жаберный газообменник равномерно обтекается водой и все вторичные пластинки равномерно снабжаются кровью, то процент отдаваемого водой кислорода (процент утилизации) будет высоким.

В покое, когда потребление кислорода рыбой и объем вентиляции минимальны, процент утилизации довольно высок. Например, процент утилизации у карпа составляет в этом случае 80–85, у чукучана 60–70 (Saunders, 1962), у язя и щуки 80–82 (Долинин, 1971), у форели 50–60 (Hughes, Saunders, 1970).

Если предположить, что кровь поступает лишь в часть элементов жаберного газообменника, а вода будет омывать все жабры, то поглощение кислорода будет происходить только в снабжаемой кровью части элементов газообменника и основная часть воды пройдет через жабры, не изменив содержания кислорода. В результате этого в выходящей из жабр воде процент утилизации O_2 будет низким. В действительности процент утилизации в покое при нормальных кислородных условиях высок, что указывает на неправомочность такого допущения.

Если представить, что вода, поступающая к жабрам, будет омывать только те элементы жабр, которые снабжаются кровью, то в этом случае процент утилизации будет достаточно высок, поскольку вода будет контактировать только с теми жаберными пластинками, через которые циркулирует кровь. Одновременное увеличение объема вентиляции и эффективной площади газообмена создает реальные условия для регуляции

потребления кислорода в очень широких пределах при изменении содержания кислорода в окружающей среде.

Таким образом, можно наметить 2 возможных варианта изменения процента утилизации при гипоксии.

Первый вариант – когда постоянный уровень переноса кислорода из воды в кровь обеспечивается адекватным увеличением объема вентиляции и площади газообмена. При этих условиях процент утилизации будет величиной постоянной.

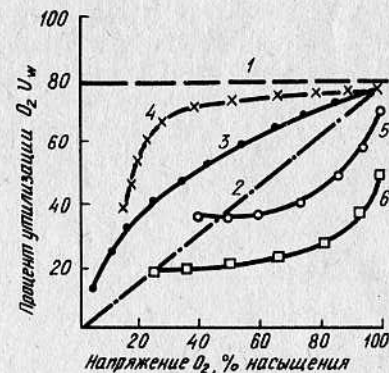
Второй вариант – когда поддержание заданного уровня потребления кислорода при гипоксии происходит только за счет уменьшения толщины диффузионного слоя при увеличении объема вентиляции (скорости течения) в жабрах. При этих условиях и ламинарном течении воды в жабрах процент утилизации будет прямо зависеть от содержания кислорода в среде.

На рис. 20 показаны два крайних возможных варианта изменения процента утилизации. Величина максимального U_w условно принята равной 80%, что, с одной стороны, близко к теоретическому максимуму, а с другой – близко к максимальным величинам U_w , полученным в экспериментах для некоторых рыб. Для сравнения на рис. 20 приведены экспериментальные кривые изменений процента утилизации при гипоксии у карпа (Itazawa, Takeda, 1978) и язя (Долинин, 1974).

Из рис. 20 можно видеть, что у карпа хорошо выражена тенденция к поддержанию процента утилизации на постоянном уровне достаточно близко к теоретической кривой адекватного изменения объема вентиляции и площади газообмена. У язя изменение процента утилизации носит промежуточный характер и, видимо, обусловлено как увеличением эффективной площади газообмена, так и увеличением скорости течения в жабрах. Большинство видов рыб при гипоксии, по-видимому, используют именно этот механизм "смешанной регуляции". Сходные кривые получены для щуки и судака (Долинин, 1971), а также карпа, чукучана и сомика (Saunders, 1962).

Рис. 20. Расчетные и измеренные величины процента утилизации у разных рыб при гипоксии:

1 – "теоретическая" зависимость U_w от P_{O_2} при условии адекватного увеличения объема вентиляции и эффективной площади газообмена; 2 – теоретическая зависимость U_w от P_{O_2} при условии поддержания постоянства потребления O_2 за счет увеличения только скорости течения (объема вентиляции) воды в жабрах; 3 – изменение U_w у язя (Долинин, 1973); 4 – то же, у карпа (Itazawa, 1978); 5 – то же, у форели, по данным (Hughes, Saunders, 1970); 6 – то же, по данным (Randall et al., 1967)



Литературные данные по изменению процента утилизации при гипоксии у форели не вполне укладываются в рассмотренную модель. Возможно, что у высокоактивных рыб объем вентиляции при гипоксии увеличивается значительно быстрее, чем у малоактивных, что сопровождается более быстрым изменением объема вентиляции. В целом этот вопрос пока нельзя считать удовлетворительно решенным для всех видов рыб, и требуются дополнительные экспериментальные данные.

ГАЗООБМЕН ПРИ АКТИВНОМ ПЛАВАНИИ И ПОВЫШЕНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ

Фактические данные по вопросу механизмов изменения газообмена при активном плавании немногочисленны. Саундерс (Saunders, 1962) в опытах с карпом и чукучаном показал, что при увеличении скорости плавания (и, следовательно, потребления кислорода) происходит увеличение объема вентиляции и падение процента утилизации кислорода из воды. В.А. Долинин (1971) на основании опытов с язем, щукой и судаком, потребление кислорода у которых увеличивали с помощью механического раздражения или временного перекрытия подачи воды к жабрам, указывает, что процент утилизации при этих условиях уменьшается. В то же время Рэндалл с соавторами (Randall et al., 1967), а также Киченюк и Джонс (Kichenjuk, Jones, 1977), которые измеряли форелей, плывших в туннельном респирометре, показали, что при увеличении скорости плавания происходит одновременно увеличение как объема вентиляции, так и потребления кислорода, а процент утилизации при этом остается на неизменном уровне (рис. 22). Возможно, при активном плавании (в отличие от того, что происходит при гипоксии) объемная скорость жаберного кровотока возрастает и это создает условия, при которых площадь контакта сосудистой сети и воды возрастает быстрее, чем при гипоксии.

Рассмотрим изменения процента утилизации в результате увеличения потребления кислорода, вызванного повышением температуры. На рис. 21 представлены графики, построенные на основании экспериментальных данных В.А. Долинина (1971). Приведенные данные показывают, что при увеличении потребления кислорода пропорционально возрастает объем вентиляции, а процент утилизации остается практически неизмен-

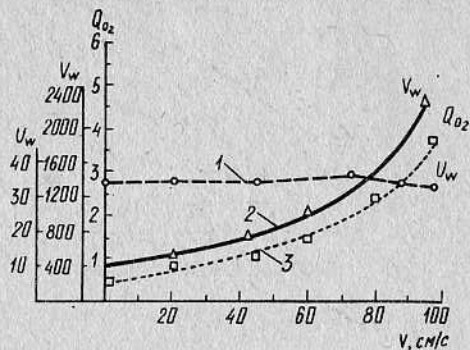
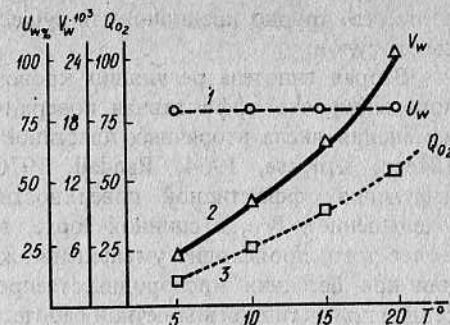


Рис. 21. Изменение процента утилизации, объема вентиляции и потребления кислорода у язя в зависимости от температуры при постоянном содержании O_2 (10 мг O_2 /л):

1 — процент утилизации; 2 — объем вентиляции; 3 — потребление кислорода [рассчитано по данным В.А. Долинина (1974) при концентрации O_2 10 мг/л]

Рис. 22. Изменение процента утилизации объема вентиляции и потребления кислорода у форели при активном плавании (Kichenjuk, Jones, 1979): 1 — процент утилизации O_2 из воды; 2 — объем вентиляции; 3 — потребление кислорода



ным. Можно было бы предположить, что при повышении температуры происходит увеличение проницаемости жаберной мембраны и водного диффузионного слоя (Долинин, 1971). Однако коэффициент проницаемости, который является произведением коэффициента растворимости (L_{O_2}) на коэффициент диффузии (D), слабо изменяется с температурой. При температуре от 5 до 25°C проницаемость возрастает всего лишь на 5% (Hughes, Roberts, 1970). Таким образом, при фиксированных кислородных условиях увеличение потребления кислорода вызывает пропорциональное возрастание объема вентиляции, и, по-видимому, такое увеличение эффективной поверхности газообмена, при котором величина процента утилизации не изменяется.

МЕХАНИЗМ ИЗМЕНЕНИЯ ПОВЕРХНОСТИ ГАЗООБМЕНА В ЖАБРАХ

Имеется ряд не прямых указаний на способность рыб изменять эффективную поверхность газообмена в жабрах. До сих пор в литературе существуют различные взгляды на механизм, с помощью которого может осуществляться изменение снабжаемой кровью площади жабр (Steen, Kruijse, 1964).

Согласно одной из гипотез предполагается, что в жабрах имеется так называемый "обходной шунт" кровотока. Этот шунт якобы функционирует в жаберных лепестках, кровь в которых не распределяется по капиллярам вторичных пластинок, а непосредственно из приносящей лепестковой артерии проходит через центральное пространство лепестка в выносящую артерию. Согласно другим данным между приносящей и выносящей лепестковыми артериями в основании жаберного лепестка существуют анастомозы, проходя по которым кровь вообще минует жаберный лепесток и сразу попадает в выносящую артерию (Steen, Kruijse, 1964). Однако ряд исследователей (Vogel et al., 1973, 1976; Fromm, 1974), пытавшихся обнаружить анастомозы в основании вторичных пластинок или прохождения крови через центральное пространство лепестка, не могли экспериментально подтвердить существования таких шунтирующих путей кровотока. По данным Камерона (Cameron, 1974), даже небольшая примесь венозной крови из "недыхательного шунта" столь значительно снижает P_{O_2} крови в спинной

аорте, что трудно предположить существование шунтирующих лепестковых сосудов.

Вторая гипотеза регуляции кровотока в жабрах построена на предположении, что эффективная поверхность газообмена меняется за счет изменения числа вторичных пластинок, по которым циркулирует кровь (Steen, Kruijse, 1964; Randall, 1970; Hughes, 1972). Такой способ изменения эффективной поверхности газообмена не сопровождается уменьшением P_{O_2} в спинной аорте, т. е. в крови, покидающей жаберы. Более того, происходит уменьшение жаберного сосудистого сопротивления при больших кислородных запросах, что уменьшает нагрузку на сердце при активной мышечной работе.

Несмотря на логичность и привлекательность второй модели, до последнего времени прямые экспериментальные доказательства ее существования отсутствовали. Бут (Booth, 1978) использовал прижизненное окрашивание эритроцитов форели. Затем рыбу быстро замораживали в жидком азоте и с помощью флуоресцентной микроскопии препаратов жабр обнаруживали сосуды, заполненные кровью. Это позволило показать, что в условиях относительного покоя у форели кровь проходит не по всем вторичным пластинкам, а лишь около 60% участвуют в газообмене. Эти результаты находят подтверждение в последних исследованиях механизма жаберного кровотока (Farell et al., 1979). Пропуская физиологический раствор через изолированную жаберную дужку зубатого терпуга *Ophiodon elongatus*, обнаружили, что при объеме кровотока, характерного для спокойного состояния рыбы, кровь протекала лишь немногим более чем через 60% всех вторичных пластинок. При увеличении объема кровотока и входного давления происходит подключение к кровотоку дополнительного числа вторичных пластинок, что сопровождается понижением сосудистого сопротивления жабр. Эти данные хорошо согласуются с общей концепцией регуляции газообмена в жабрах за счет адекватного увеличения объема вентиляции и площади кровотока при увеличении потребления кислорода.

Механизм увеличения эффективной поверхности газообмена представляется довольно простым. Увеличение кислородного запроса при активной мышечной работе или повышении температуры вызывает увеличение работы сердца, объема жаберного кровотока и увеличение входного сопротивления в приносящих артериях. В ответ автоматически увеличивается число снабжаемых кровью вторичных пластинок и входное давление нормализуется за счет снижения сосудистого сопротивления жабр. Одновременно с этим возрастает объем жаберной вентиляции за счет либо увеличения работы жаберного насоса, либо увеличения напорной вентиляции при активном плавании. Полученные в последнее время данные качественно неплохо согласуются с представлениями о регуляции жаберного газообмена. Однако количественного соответствия изменения площади жабр и потребления кислорода пока не продемонстрировано. Неясно, например, как с помощью этих механизмов рыба может увеличивать потребление кислорода в 10 и даже 20 раз. Не вполне ясен механизм увеличения жаберной поверхности при гипоксии. Остается нераскрытым, каким образом достигается увеличение протока в жабрах именно через

те участки жаберного аппарата, где возрастает площадь кровоснабжения.

Таким образом, как при гипоксии, так и при активном плавании и увеличении температуры регуляция потребления кислорода происходит путем одновременного увеличения объема прокачиваемой через жаберы воды и увеличения эффективной поверхности газообмена. Скорость переноса O_2 через жаберную мембрану при этом возрастает за счет как уменьшения толщины водного диффузионного слоя, так и увеличения поверхности диффузии. Максимальной скорости плавания соответствуют максимальные потребления O_2 , объем вентиляции и поверхность газообмена.

ДЫХАТЕЛЬНЫЙ ГОМЕОСТАЗ У РЫБ

КОНЦЕПЦИЯ ЗАВИСИМОГО И НЕЗАВИСИМОГО ДЫХАНИЯ

Работа физиологических механизмов при гипоксии или увеличении потребления кислорода при активном плавании направлена на обеспечение организма необходимым количеством кислорода. Несмотря на, казалось бы, универсальный характер работы гомеостатических механизмов, существует мнение о том, что не все рыбы обладают способностью к регуляции уровня потребления кислорода при изменении P_{O_2} в среде. Согласно этим представлениям водных животных, и в частности рыб, можно разбить на две группы (Проссер и Браун, 1967; Строганов, 1962). К первой группе 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 P_{O_2}). У рыб, относящихся ко второй группе, с так называемым зависимым типом дыхания потребление кислорода изменяется в соответствии с уменьшением или увеличением напряжения O_2 .

Независимый тип дыхания продемонстрирован во многих работах, в которых показана способность рыб поддерживать на постоянном уровне потребление кислорода, несмотря на значительное снижение P_{O_2} . При уменьшении напряжения растворенного кислорода животные включают компенсаторные механизмы дыхательной системы, что дает возможность извлекать из воды необходимое количество кислорода, несмотря на падение P_{O_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 P_{O_2} в этих условиях приводит к уменьшению потребления кислорода и переходу к зависимому типу дыхания.

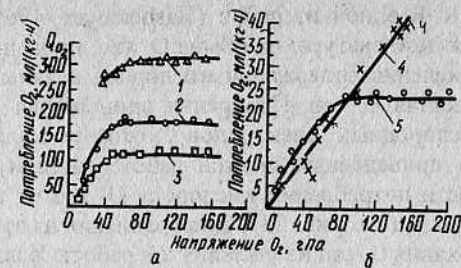
Положение критической точки как величины, ограничивающей нижний предел зоны независимого дыхания, непостоянно и зависит от величины кислородного запроса. Чем больше величина кислородного запроса, тем раньше исчерпываются компенсаторные механизмы дыха-

тельной системы и тем выше располагается критическая точка. В соответствии с этим сужается зона независимого дыхания. При достаточно высоком кислородном запросе, например при температурах, близких 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 при потреблении кислорода, близком к минимальному (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 себе 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 *Tetodon maculatus* — в этих же опытах потребление кислорода оставалось почти постоянным до 15%-ного насыщения. На основе этого небольшого материала Хэлл сделал вывод о том, что малоподвижные донные рыбы обладают полностью зависимым типом дыхания, а для более подвижных пелагических рыб характерен независимый тип дыхания. Ранее отмечено (Kaas, 1930), что в работе Хэлла допущены методические погрешности, однако опыты с *O. tau* не были повторены, и до сих пор этот вид считался классическим примером рыбы с полностью зависимым дыханием. По величине кислородной емкости и форме кривой кислородного насыщения кровь *O. tau* соответствует крови некоторых морских и пресноводных рыб (Root, 1931), и можно полагать, что транспортная функция крови *O. tau* не нарушается, по крайней мере, до уровня половинного насыщения воды кислородом.

Мы измеряли зависимость потребления O_2 от его парциального давления у черноморских рыб разной экологии при температуре 18–19°C, используя ранее разработанную методику непрерывной регистрации потребления кислорода с помощью кислородных электродов (Кляшторин, Яржомбек, 1972). Из представленных на рис. 23 данных хорошо видно, что и донные (скорпена, звездочет) и пелагические (ставрида) рыбы сох-

Рис. 23. Зависимость потребления кислорода от его напряжения у морских рыб разной экологии: а: 1 — ставрида; 2 — скорпена; 3 — звездочет; б: 4–5 — *Opsanus tau*, по данным Хэлла (1929) и Хаммейтера (1963)



раняют постоянный уровень обмена при значительном снижении парциального давления кислорода. Подобные данные получены и для других черноморских рыб разной экологии. Значения критических и пороговых P_{O_2} для исследованных видов приведены в табл. 14.

У донных малоподвижных видов величины критического P_{O_2} более низкие и соответственно зона независимого дыхания более широкая, чем у пелагических. Донные виды: морской дракончик, звездочет и скорпена — это хищники-засадчики, которые 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 реже сталкиваются с недостатком растворенного кислорода и способны активно избегать зон с пониженным напряжением O_2 .

Таблица 14
Значения критических и пороговых величин для разных видов рыб

Рыба	Напряжение кислорода		Рыба	Напряжение кислорода	
	критическое	пороговое		критическое	пороговое
Морской дракончик	20,0	4,6	Ласкирь	23,8	18,3
Звездочет	24,3	4,6	Султанка	24,3	15,2
Скорпена	18,0	7,9	Смарида	29,5	13,2
Зеленушка	20,1	8,4	Ставрида	37,2	18,5

Имеющиеся литературные данные подтверждают полученные результаты. Так, например, уровень дыхания типично донной рыбы звездчатой камбалы (Watters, Smith, 1973) остается постоянным при снижении парциального давления кислорода до 33% насыщения. Независимый тип дыхания пресноводных рыб разной экологии подтвержден в работе Марвин и Хит (Marvin, Heath, 1966).

Таким образом, имеющиеся экспериментальные данные опровергают вывод Хэлла о том, что донные рыбы не способны к регуляции потребления кислорода.

Несмотря на это, сам по себе "феномен Опсануса" как вида, для которого факт полностью зависимого дыхания был показан прямыми измерениями в работе Хэлла, оставался в силе. Убедительность данным Хэлла придавал также тот факт, что в одних и тех же условиях автор наблюдал у разных видов рыб и зависимое, и независимое дыхание.

В одной из работ (Hashemeyer, 1969), посвященных оценке влияния температуры на обмен O_2 , приведена кривая непрерывной записи изменения содержания кислорода в замкнутом респирометре в процессе дыхания O_2 . Измерения проводились по методике с использованием кислородных электродов, которые калибровались до и после опыта. По приведенным в этой работе данным мы построили график зависимости потребления кислорода O_2 от напряжения растворенного кислорода (см. рис. 23). Для сравнения на этом же графике нанесены данные дыхания O_2 из упомянутой работы Хэлла. Из рис. 23 видно, что потребление кислорода у O_2 при снижении напряжения кислорода остается на постоянном уровне вплоть до критической точки, располагающейся около 40% насыщения. Эти результаты опровергают данные Хэлла о полностью зависимом дыхании O_2 и свидетельствуют о том, что вывод о неспособности этого вида и других донных рыб к регуляции дыхания сделан поспешно. Корректировка данных почти полувекковой давности не была бы столь важной, если бы на основе работы Хэлла не возникли неправильные представления, которые, к сожалению, до сих пор сохраняются в литературе по физиологии дыхания рыб.

РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ РЫБ В ОНТОГЕНЕЗЕ

О регуляции дыхания рыб в эмбриональный и ранний постэмбриональный периоды существуют противоречивые данные. Согласно пространственным представлениям (Привольнев, 1947), основанным на опытах по дыханию развивающейся икры и молоди лосося, плотвы и ряда других рыб, способность к регуляции потребления кислорода значительно изменяется в процессе развития. Например, по данным этого автора, потребление O_2 развивающейся икрой лосося практически не зависит от напряжения кислорода до стадии пигментации глаз, когда зависимость дыхания от P_{O_2} резко возрастает и достигает максимума перед выклевом личинок или сразу после него. Для личинок и мальков лосося дыхание полностью зависит от P_{O_2} . Сходные данные были получены для личинок и мальков плотвы. По мере роста и развития рыб степень зависимости дыхания от содержания кислорода постепенно уменьшается, но, как указывал Т.И. Привольнев, окончательно тип дыхания, свойственный "взрослым" рыбам, устанавливается только у годовиков.

Этим представлениям противоречат данные авторов, изучавших эмбриональное развитие рыб при пониженных содержаниях O_2 . Так, Вилларом (Willar, 1928) было показано, что выклев личинок форели задерживается всего на 4 сут (около 15% времени инкубации) при уменьшении содержания кислорода до 2,5 мл/л (около 30% насыщения). Если бы дыхание эмбриона полностью зависело от содержания кислорода, то эмбриогенез происходил бы значительно медленнее. Другие авторы (Silver et al., 1963. Alderdice et al., 1958) исследовали влияние неблагоприятных кислородных условий на эмбриональное развитие лосося. В отличие от Т.И. Привольнева они указывают, что в первую половину эмбрионального периода у лососей практически полностью отсутствует регуляция потребления кислорода, а по мере развития органов кровооб-

ращения у эмбриона появляется способность к поддержанию уровня потребления кислорода независимо от содержания растворенного кислорода в довольно широком диапазоне P_{O_2} . О потенциальных возможностях эмбрионов рыб к регуляции потребления кислорода можно судить на основе современных представлений о газообмене у эмбрионов рыб.

Если представить, что развивающаяся икринка находится в абсолютно неподвижной жидкости, то в результате поглощения кислорода зародышем P_{O_2} вокруг икринки будут уменьшаться. Поскольку в неподвижной жидкости единственным процессом переноса кислорода является стационарная диффузия, толщина диффузионного слоя вокруг зародыша и икринки будет постепенно возрастать, а поток O_2 к поверхности эмбриона будет уменьшаться, приближаясь к нулю. В действительности как внешняя (вода), так и внутренняя среда (перивителлиновое пространство) не остаются неподвижными. Как показано в ряде работ П.Н. Резниченко и др. (1959, 1968, 1975), у зародышей многих рыб вскоре после оплодотворения яйца появляется протоплазматическая моторика. Это приводит к вращению яйца внутри оболочки, перемешиванию жидкости перивителлинового пространства, в результате чего даже на ранних стадиях эмбриогенеза стационарная диффузия кислорода внутри яйца сменяется значительно более эффективной нестационарной или конвективной диффузией. Это существенно увеличивает поток O_2 к поверхности зародыша. На более поздних стадиях появляются нервно-мышечные движения зародышей. При снижении P_{O_2} в среде активные движения зародыша усиливаются. По-видимому, в нервной регуляции этого процесса участвуют те же кислородные рецепторы, с помощью которых осуществляется регуляция дыхания при гипоксии у взрослых рыб. Вопрос о количественных изменениях содержания O_2 в перивителлиновом пространстве яйца и на поверхности зародыша подробно рассмотрен в работах П.Н. Резниченко и др. (1968, 1975) как на физической модели, так и с применением математического моделирования процесса эмбрионального дыхания. Несмотря на активную регуляцию потребления кислорода эмбриона во внутренней среде яйца, в случае полной неподвижности окружающей икринку воды перенос кислорода к оболочке определялся бы законами стационарной диффузии. В этом случае потребление кислорода с течением времени прекратилось бы из-за увеличения толщины наружного диффузионного слоя.

В действительности абсолютной неподвижности внешней среды никогда не бывает.

Во-первых, в природных условиях всегда существуют хотя бы слабые конвективные токи за счет небольших разностей температуры, плотности или другого вида перемешивания.

Во-вторых, как показано в одной из работ (Brien et al., 1978), в результате дыхания эмбрионов (удаления кислорода и выделения CO_2 и аммиака) плотность воды, окружающей икринку, изменяется и возникает так называемая естественная конвекция, за счет которой развивающаяся икринка может обеспечить примерно половину своих потребностей в растворенном кислороде. Предполагают, что этот механизм может иметь вспомогательное значение при ухудшении проточности нерестовых

гнезд лососевых. В природных условиях икра рыб откладывается в условиях хорошего омывания водой (например, у литофилов). Многие виды рыб имеют пелагическую икру, а у ряда видов существуют разнообразные поведенческие механизмы заботы о потомстве, главным компонентом которого является активная аэрация икры и создание хороших условий проточности (азрирование в гнездах, вынашивание во рту и т.п.) (Соин, 1968). У лососевых, закапывающих икру в грунт, нормальное развитие эмбрионов в значительной мере определяется проточностью нерестового гнезда грунтовыми или подрусловыми водами (Вронский, 1974; Канидьев, 1967; Леванидов, 1968; Смирнов, 1975; Кляшторин, Яржомбек, Рухлов, 1974). Исходя из реальных условий, складывающихся внутри и снаружи оболочки развивающегося яйца, вряд ли можно предполагать наличие полной зависимости потребления кислорода эмбрионом от P_{O_2} в среде. Снижение P_{O_2} в окружающей среде не должно приводить к немедленному уменьшению потребления кислорода эмбрионом.

Несмотря на разработанность общего прихода к регуляции дыхания в эмбриональный и ранний постэмбриональный периоды, экспериментальных данных о кислородной чувствительности рыб на ранних этапах онтогенеза пока мало. Нами была измерена зависимость потребления кислорода от его парциального давления в среде у эмбрионов трех видов лососей: горбуши, кеты и кижуча (Кляшторин, 1978). Из представленных на рис. 24 данных можно видеть, что, по крайней мере, после установления кровообращения у эмбрионов потребление кислорода остается на постоянном уровне вплоть до критической точки — около 33–40% насыщения. По мере развития эмбриона эта величина мало изменяется, а после вылупления медленно снижается и в период рассасывания желточного мешка достигает 20–25% насыщения. Вскоре после перехода на активное питание величина критического содержания O_2 стабилизируется на 18–20% насыщения. При дальнейшем росте мальков в течение 4–5 мес до массы 1,5–2 г значение критического P_{O_2} почти не меняется. У молоди лососевых (кижуча, нерки, чавычи и гольца) массой от 1,5 до 4,5 г значения критических P_{O_2} при температуре около 10°C находятся в пределах 20–24% насыщения (Кляшторин, 1975), что хорошо согласуется с данными, полученными нами для других видов лососей. Межвидовые различия по исследованным параметрам дыхания у этих видов лососей выражены слабо, что согласуется с ранее полученными данными.

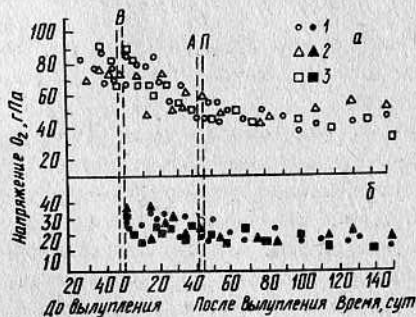


Рис. 24. Характеристики внешнего дыхания в эмбриональном и постэмбриональном развитии лососей: а — критическое; б — пороговые P_{O_2} ; 1 — кета; 2 — горбуша; 3 — кижуч; В — вылупление; АП — переход на активное питание

При анализе величин пороговых P_{O_2} также не обнаружено заметных межвидовых и возрастных различий. Можно предполагать, что механизмы регуляции потребления кислорода 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 постэмбриональный период этот тип дыхания практически не изменяется и значение критического P_{O_2} , лишь немного снижаясь, стабилизируется на уровне, характерном для половозрелых рыб.

Сходные данные получены нами для осетровых (белуги, стерляди и русского осетра). Значение критических P_{O_2} для этих видов при 10°C составляет 26–35% насыщения и при развитии зародышей медленно уменьшается. Это указывает на способность эмбрионов регулировать уровень своего обмена, поддерживая его на неизменном уровне, несмотря на падение P_{O_2} в среде (Кляшторин, 1979). Что касается способности к регуляции потребления кислорода на поздних стадиях постэмбрионального периода и при дальнейшем росте рыб, то такие данные не подтверждают мнения Т.И. Привольнева. Так, например, Джоб (Job, 1966) не обнаружил различий в характеристиках зависимости дыхания от содержания кислорода у гольца *Salvelinus fontinalis* при изменении массы рыб в 200 раз (от 5 до 1000 г). Данные А.В. Лозинова (1956) ясно показывают, что критические точки для мальков (5–6 г) и сеголетков (30–40 г) северюги практически совпадают. Аналогичные результаты получены в опытах с сеголетками и мальками ленского осетра, а также молодью и взрослыми тилляпиями (массой от 0,25 до 22 г) (Кляшторин, Яржомбек, 1975; Кляшторин, 1975). Сходные данные получены в опытах с гуппи (массой от 0,05 до 0,3 г).

Величины критических точек у гольца массой 1–4 г по нашим измерениям и гольца массой 55–72 г по литературным данным (Graham, 1949) оказались очень сходными.

Сейчас трудно установить конкретные причины того, почему Т.И. Привольневым были получены данные о "полной зависимости" эмбрионов и мальков рыб от содержания O_2 . Во всяком случае, как рассмотрение общих принципов регуляции дыхания, так и экспериментальные данные показывают, что способность к регуляции обмена в широком диапазоне изменений P_{O_2} проявляется у рыб достаточно рано и значения критических P_{O_2} быстро достигают стабильных уровней, характерных для взрослых рыб.

ПЕРЕНОС КИСЛОРОДА КРОВЬЮ

Кровь, доставляя кислород от жабр (или легких) рыб к клеткам и унося углекислый газ, осуществляет дыхательную функцию (Коржув, 1964).

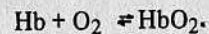
В жаберном газообменнике кислород через жаберную мембрану поступает в кровь, протекающую по капиллярной сети. Для осуществления дыхательной функции в жаберном газообменнике могли бы циркулировать вода или физиологический раствор, однако кислородная

емкость такого носителя очень мала — 0,5 мл O_2 /100 мл при 20°C. Носитель столь малой кислородной емкости потребовал бы прокачивания чрезвычайно больших объемов крови и мощного сердечного насоса, что с энергетической точки зрения было бы невыгодным. Пигменты — переносчики кислорода — возникли в ходе эволюции как средство, позволяющее минимизировать энергию, затрачиваемую на доставку тканям необходимого им кислорода. Гемоглобин в качестве носителя O_2 увеличивает кислородную емкость крови до 22–25 мл O_2 /100 мл, что 30–40 раз превышает кислородную емкость плазмы крови (Коржуев, 1964; Иржак, 1975). Мы ограничиваемся лишь основными сведениями о гемоглобине.

Основное свойство гемоглобина как переносчика кислорода состоит в том, что это вещество способно обратимо присоединять и отдавать молекулярный кислород.

Макромолекула гемоглобина состоит из четырех субъединиц молекулярным весом по 16000. Каждая из этих субъединиц состоит из белковой части — глобина, составляющего 96% массы молекулы, и молекулы гема, составляющего 4% всей массы. Каждый гем представляет собой молекулу протопорфирина, содержащую атом железа в закисном состоянии, который помимо 2 валентностей, связывающих его с порфириновым кольцом, образует так называемые координационные связи как с порфином, так и с белком. Благодаря этому структура глобин — порфирин — железо представляет, по существу, одно целое. В присутствии кислорода одна из координационных связей железа с глобином расщепляется и к этому месту присоединяется одна молекула кислорода. При этом железо не окисляется, а оксигенируется, т.е. присоединяет кислород, не изменяя своей валентности, хотя в геме происходит перераспределение электронов и меняются парамагнитные свойства гемоглобина (Штрауб, 1965). Поэтому встречающиеся иногда в литературе выражения "окисленный" и "восстановленный" гемоглобин являются неточными. Молекула гемоглобина, присоединившая кислород, называется оксигемоглобином. Четыре субъединицы в макромолекуле гемоглобина образуют довольно сложную пространственную структуру.

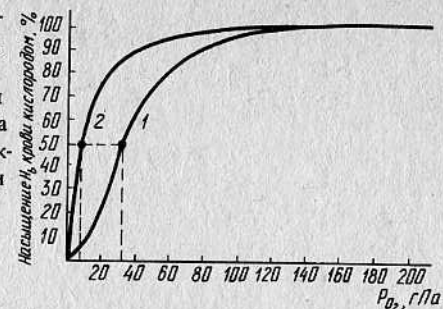
Реакция между гемоглобином и кислородом обратима: увеличение P_{O_2} вызывает образование оксигемоглобина, а уменьшение P_{O_2} — распад оксигемоглобина на кислород и гемоглобин. Схематически эта реакция может быть записана в следующем виде:



В элементарном акте взаимодействия гемоглобина с O_2 участвуют все 4 субъединицы макромолекулы. Это взаимодействие отличается своеобразной природой, не имеющей аналогии в органической химии. Если гемоглобин крови насыщать кислородом, постепенно увеличивая P_{O_2} , и при этом определять связывание гемоглобина кислородом, то можно построить кривую зависимости насыщения гемоглобина от P_{O_2} (рис. 25). Кривая кислородного насыщения или, кривая диссоциации оксигемоглобина, имеет S-образную форму. Такая форма кривой отражает особенности взаимодействия субъединиц между собой и в процессе окси-

Рис. 25. Кривая диссоциации оксигемоглобина крови человека (по Лихницкой, 1973):

1 — кривая для цельной крови (37°C и $P_{CO_2} = 53$ гПа); 2 — то же, для раствора гемолизированного гемоглобина. (Пунктиром показано напряжение разрядки P_{50} .)



генации, так называемый "кооперативный эффект". Сущность кооперативного эффекта заключается в том, что сродство (скорость присоединения) гемоглобина к кислороду в каждой из субъединиц не остается неизменной, а зависит от присоединения кислорода к соседним. Захват кислорода одной из субъединиц облегчает захват кислорода последующей. В начале этого процесса наклон кривой диссоциации HbO_2 мал, но затем резко увеличивается, указывая на возрастающее сродство гемоглобина к кислороду. После того как большая часть молекул гемоглобина насыщается кислородом, кривая приближается к уровню полного насыщения и дальнейшее увеличение P_{O_2} не приводит к возрастанию присоединения O_2 .

Выраженность кооперативного взаимодействия и соответственно этому S-образность диссоционной кривой определяется так называемой константой Хилла. Ранее причиной S-образности кривой диссоциации считали различную степень "агрегации" молекул гемоглобина, что впоследствии не нашло подтверждения. Причиной кооперативного эффекта является, как полагают, пространственные изменения первых субъединиц при оксигенировании (Иржак, 1975). Кооперативным эффектом обладает лишь гемоглобин в эритроцитах. Если разрушить оболочки эритроцитов и перевести гемоглобин в раствор, то кооперативный эффект исчезает, сродство гемоглобина к кислороду резко повышается, а кривая диссоциации теряет S-образность и приобретает форму кривой типа прямоугольной гиперболы (см. рис. 25).

Показателем сродства гемоглобина к кислороду принято считать величину P_{O_2} , при которой гемоглобин насыщается кислородом на 50% (P_{50}). Чем меньше величина P_{50} , тем больше сродство гемоглобина к кислороду. Биологическое значение S-образности кривой диссоциации оксигемоглобина состоит в том, что величина P_{50} , или, как ее называют, величина напряжения разрядки, сдвинута вправо в сторону высоких P_{O_2} . Это приводит к тому, что гемоглобин крови отдает половину связанного в нем кислорода при относительно высоких P_{O_2} и в тканях поддерживается высокое P_{O_2} , т.е. более благоприятные кислородные условия. Высокое напряжение разрядки свойственно гемоглобинам животным, ведущих активный образ жизни (Крепс, 1958). Кривая диссоциации типа прямоугольной гиперболы характеризуется низким напряжением разрядки, 50%-ная разгрузка гемоглобина происходит в тканях при очень низком P_{O_2} , следовательно, в тканях таких животных P_{O_2} также находит-

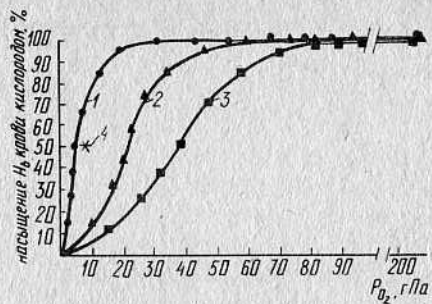


Рис. 26. Кривые кислородного насыщения для карпа (1), форели (2) и русского осетра (3) при 15°C; 4 — точка, соответствующая величине P_{50} для крови человека при 15°C и P_{CO_2} около 3 гПа

ся на низком уровне и здесь невозможно создать высокую скорость переноса кислорода, что необходимо при работе с большой интенсивностью. Низкое напряжение разрядки характерно для животных с низкой двигательной активностью. На рис. 26 приведены кривые кислородного насыщения крови карпа, радужной форели и русского осетра.

Осетровые, по-видимому, отличаются относительно слабым сродством гемоглобина крови к кислороду, что определяет их высокую кислородную чувствительность.

Если бы гемоглобин крови был свободно растворен в плазме, то такой раствор был бы чрезмерно вязким и, как показывают расчеты, для прокачивания его по разветвленному кровяному руслу потребовались бы более мощное сердце и довольно существенный расход энергии. Кроме того, медленное течение такой вязкой жидкости в тонких капиллярах создавало бы толстый неподвижный слой у стенок сосудов, что сильно замедляло бы газообмен. "Упаковка" гемоглобина в эритроцитах позволяет сохранить низкую вязкость крови, снизить энергозатраты сердечного насоса и одновременно осуществить эффективную передачу кислорода от гемоглобина тканям и тем самым оптимизировать перенос O_2 из среды в ткани (Розен, 1969).

Эритроциты рыб имеют эллиптически-дискоидальную форму (длину 8–15 мкм и толщину 3–4 мкм).

Число эритроцитов в единице объема крови сильно различается, составляя у активных педагических рыб 3–4 млн./мм³ и снижаясь до 500 тыс./мм³ и меньше у малоподвижных видов. Содержание гемоглобина в крови в общем пропорционально концентрации эритроцитов и колеблется у рыб в зависимости от их экологии и систематического положения от 1,7 до 15 г Hb /100 мл крови (Лав, 1976). Содержание гемоглобина подвержено возрастным и сезонным колебаниям.

Кислородная емкость крови (количество миллилитров кислорода, связываемое 100 мл крови) может быть рассчитана из содержания гемоглобина: 1 г гемоглобина связывает 1,36 мл кислорода. Кислородная емкость крови отражает изменения содержания гемоглобина крови у разных рыб и составляет от 1,5–3 мл O_2 /100 мл крови у некоторых малоподвижных рыб до 15–18 у активных пелагических видов. Как и содержание гемоглобина, кислородная емкость крови колеблется в значительных пределах, хотя существует общая тенденция к возрастанию

кислородной емкости от малоактивных к высокоактивным видам (Коржув, 1964; Строганов, 1962).

Имеется также тенденция к увеличению у высокоактивных видов общего количества крови и оснащенности организма гемоглином (Коржув, 1964).

ИЗМЕНЕНИЕ ДЫХАТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИИ КРОВИ ПОД ДЕЙСТВИЕМ НЕКОТОРЫХ ФАКТОРОВ

Форма кривой кислородного насыщения крови показывает, в каких пределах сохраняется дыхательная функция крови. Помимо величины P_{50} , указывающей на величину сродства гемоглобина крови к кислороду, для характеристики кривой используют величину P_{95} (P_{O_2} , при котором гемоглобин крови насыщается кислородом на 95%). Форма кривой кислородного насыщения зависит от ряда факторов.

Эффект Бора. При подкислении среды сродство гемоглобина к кислороду падает и кривая диссоциации смещается вправо. Это свойство гемоглобина, называемое эффектом Бора, имеет большое значение для животных, поскольку накопление в крови CO_2 подкисляет ее, смещая кривую диссоциации оксигемоглобина вправо. Считают, что сродство гемоглобина к кислороду снижается не только в результате подкисления среды, но и под специфическим воздействием углекислого газа (Лихницкая, 1973). Эффект Бора, по-видимому, способствует более быстрой отдаче кислорода оксигемоглином, когда насыщенная кровь попадает в тканевые капилляры, где высок уровень CO_2 . Величина эффекта Бора сильно различается у рыб разных видов. Он меньше выражен у рыб, обитающих в бедных кислородом водах и обладающих высоким сродством гемоглобина к кислороду.

Эффект Рута. Под влиянием CO_2 не только кривая диссоциации сдвигается вправо, но и происходит снижение общей кислородной емкости крови. Как правило, это происходит при довольно больших напряжениях CO_2 . Эффект Рута хорошо выражен у многих рыб, и в частности у лососевых (Проссер, 1977).

Температурный эффект. С повышением температуры равновесие реакции оксигенирования гемоглобина смещается в сторону распада HbO_2 на исходные вещества Hb и O_2 . Иначе говоря, с увеличением температуры сродство гемоглобина к кислороду уменьшается и кривая диссоциации смещается вправо. Таким образом, увеличение напряжения CO_2 и температуры уменьшает сродство гемоглобина к кислороду и смещает вправо и вниз кривую кислородного насыщения. Когда мы сравниваем сродство к кислороду гемоглобина теплокровных и рыб, то приходится принимать во внимание, что нормальные условия функционирования гемоглобина млекопитающих — это температура 37°C и напряжение CO_2 в артериальной крови около 53 гПа.

Для многих рыб температура 37°C практически летальна, а напряжение CO_2 в артериальной крови в десятки раз ниже напряжения CO_2 крови воздушнодышащих животных. Если сравнить величины P_{50} крови человека и карпа при одинаковых условиях, например при температуре 15°C

и напряжении CO_2 около 3 гПа, величины P_{50} гемоглобина крови человека и карпа окажутся весьма близкими, равными около 6 гПа (см. рис. 26). P_{50} крови человека при нормальных физиологических условиях составляет около 33 гПа. Этот пример хорошо иллюстрирует тот факт, что, несмотря на специфичность гемоглобинов таких удаленных систематических группировок, как млекопитающие и рыбы, кислородсвязывающие свойства гемоглобинов могут быть весьма близки.

Влияние органических фосфатов. Кроме температуры и CO_2 имеется еще один фактор, значительно влияющий на сродство гемоглобина к кислороду. Еще в 40-х годах появились наблюдения о том, что при хранении донорской крови сродство гемоглобина к кислороду сильно возрастает. Механизм эффекта был выяснен только в 60-х годах, когда одновременно несколько групп исследователей обнаружили, что 2,3-фосфоглицерат (ДФГ), аденозинтрифосфат (АТФ) и некоторые другие органические фосфаты, присоединяясь к гемоглобину, уменьшают его сродство к кислороду. Уменьшение содержания органических фосфатов в крови при длительном хранении увеличивает сродство Hb к O_2 . Такая кровь, перелитая реципиенту, практически не участвует в газообмене, поскольку величина P_{50} ее гемоглобина так низка, что HbO₂ не разряжается в тканях, а это ведет к снижению P_{O_2} и кислородному голоданию. Ранее полагали, что более высокое сродство гемоглобина к кислороду у эмбрионов млекопитающих объясняется особенностями эмбрионального гемоглобина. Теперь причиной этого считают уменьшенное содержание ДФГ в крови эмбрионов (Иржак, 1975).

У рыб уменьшение сродства гемоглобина к кислороду отмечено при увеличении в крови содержания АТФ (Wood et al., 1975). Аналогичное действие оказывают гуанозинтрифосфат и инозинтрифосфат (Isaak et al., 1976). Адаптирование рыб к гипоксическим условиям сопровождается снижением содержания АТФ и других органических фосфатов в крови угря (Weber, 1975). Характерно, что в отличие от млекопитающих изменение сродства гемоглобина крови у ряда рыб (горбуши, нерки, макрели, колючей акулы, сома и угря) определяется изменением содержания в эритроцитах АТФ и ГТФ, тогда как ДФГ в крови этих видов обнаружено не было (Bartlett, 1978). Полученные данные объясняют причины быстрого изменения сродства гемоглобина к кислороду при адаптации и гипоксии у рыб. Ранее существовало мнение, что такие изменения объясняются синтезом новых фракций гемоглобина, хотя оставалась неясным, каким образом за короткое время может смениться основная масса гемоглобина в эритроците. При длительной гипоксии может происходить синтез новых фракций гемоглобина, имеющих повышенное сродство к кислороду (Weber, 1976).

Вопрос о том, каким образом и в какой степени рыбы могут адаптироваться к ухудшению кислородных условий, представляет большой интерес. Наиболее вероятной ожидаемой ответной реакцией на ухудшение кислородных условий при гипоксии является увеличение сродства гемоглобина крови к кислороду (за счет уменьшения содержания органических фосфатов или синтеза новых фракций гемоглобина). Однако следует

принять во внимание, что уменьшение величины P_{50} гемоглобина вызывает снижение P_{O_2} в тканях и таким образом влияние гипоксии не устраняется, а лишь сдвигается на тканевый или клеточный уровень. Иначе говоря, если какое-либо звено кислородной цепи передачи кислорода от гемоглобина крови к дыхательным ферментам митохондрий сохраняет прежние свойства, то снижение P_{50} гемоглобина приведет только к невозможности эффективной разгрузки связанного с гемоглобином кислорода в тканях. Поэтому адаптация к гипоксии должна включать изменение сродства не только гемоглобина к кислороду, но и дыхательных ферментов к кислороду. Вопрос о механизмах адаптации к гипоксии у рыб стал объектом направленного изучения только в последние годы. У млекопитающих этот вопрос изучен значительно лучше. Анализ литературы, осуществленный Г.И. Григорьевой (1978), показал, что при кратковременной гипоксии зачастую происходит не снижение, а увеличение P_{50} гемоглобина, поскольку физиологически организму "выгоднее" пожертвовать полнотой насыщения крови кислородом, облегчив одновременно отдачу O_2 тканям. При длительном существовании в условиях пониженного P_{O_2} в течение нескольких поколений сродство гемоглобина к кислороду может повышаться, но одновременно, по-видимому, происходят соответствующие изменения сродства к кислороду в дыхательных ферментах тканей. В условиях гипоксии отмечается некоторое увеличение концентрации эритроцитов в крови. Значительное увеличение числа эритроцитов повышает кислородную емкость и дыхательную функцию крови, но одновременное возрастание числа эритроцитов создает гемодинамические препятствия току крови. К сожалению, пока систематизированных сводок о механизмах адаптации гемоглобинов крови рыб к гипоксии нет.

СВЯЗЬ ХАРАКТЕРИСТИК ГЕМОГЛОБИНА И ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВНЕШНЕГО ДЫХАНИЯ

Вопрос о связи кислородной чувствительности рыб с кислородно-диссоционными характеристиками гемоглобина затрагивался в литературе по физиологии рыб. Как указывает Н.С. Строганов (1962), давно отмеченная разная степень чувствительности рыб к недостатку кислорода находит объяснение в различной способности гемоглобина переходить в оксигемоглобин при пониженном содержании O_2 .

Хэлл (Hall, 1966) указал на корреляцию между величинами P_{50} и способностью утилизировать кислород при пониженных P_{O_2} для некоторых млекопитающих. Григг (Grigg, 1969) на основании опытов с канальным сомиком установил, что степень сродства гемоглобина к O_2 — это наиболее важный фактор, ограничивающий кислородную устойчивость рыб. Тем не менее конкретных данных о корреляции кислородно-диссоционных свойств гемоглобина и таких характеристик внешнего дыхания, как критическое ($P_{\text{крит}}$) и пороговое ($P_{\text{пор}}$) напряжение кислорода, почти не приводится. В.А. Долинин (1974) указывает на связь между величинами P_{50} гемоглобина крови и величинами пороговых P_{O_2} . Л.Б. Кляшторин (1974) на основании литературных и собственных

данных показал, что для лососевых и карповых существует довольно хорошее соответствие между величинами P_{50} и P_{95} крови и величинами пороговых и критических P_{O_2} . До последнего времени количественному обоснованию такой точки зрения препятствовало недостаточное количество данных о кислородно-диссоционных свойствах гемоглобина крови, с одной стороны, и показателях кислородной чувствительности рыб, с другой. До недавнего времени методика измерения кислородно-диссоционных кривых гемоглобина была громоздкой и трудоемкой, а для анализа требовалось довольно большое количество крови. В то же время и методика определения зависимости потребления кислорода при снижении P_{O_2} у рыб также была несовершенной. Разработка методики измерения скорости дыхания рыб (Кляшторин, Яржомбек, 1972; Кляшторин, 1978) и (совместно с Р.Ф. Саликзяновым) удобного микрометода измерения кислородно-диссоционных кривых рыб позволила получить данные о кислородно-диссоционных характеристиках крови и показателях внешнего дыхания для 18 видов морских и пресноводных рыб при разных значениях P_{CO_2} в широком диапазоне температур. Это дало возможность провести сравнение параметров кислородной чувствительности и характеристик кислородно-диссоционных кривых гемоглобина крови этих рыб. На рис. 27 представлены данные для многих видов рыб. Измерения проводили в диапазоне температур от 5 до 25°C. Для сравниваемых здесь данных использовали кривые, полученные при P_{CO_2} около 3 гПа.

Корреляция между величинами P_{50} и $P_{пор}$, а также между величиной P_{95} гемоглобина крови и $P_{крит}$ достаточно высока (коэффициент корреляции 0,80–0,82).

Высокая степень корреляции между показателями крови и внешнего дыхания не только подтверждает предположения о наличии между ними

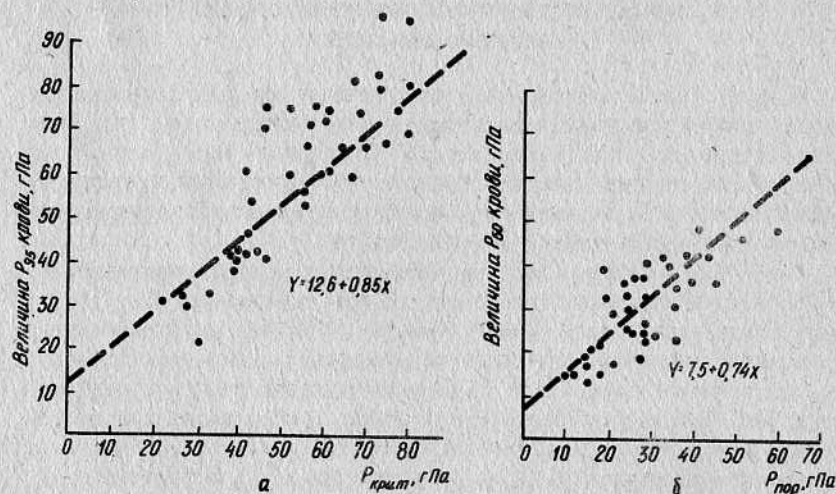


Рис. 27. Корреляция между показателями гемоглобина крови и показателями внешнего дыхания:

а — между величиной P_{95} крови и $P_{крит}$; б — то же, для P_{50} и $P_{пор}$

связи, но и дает возможность судить о таких важных характеристиках крови, как P_{50} и P_{95} , по величинам пороговых и критических напряжений кислорода. Это существенно облегчает характеристику дыхательной системы рыб, особенно в тех случаях, когда взять цельную кровь в достаточном количестве невозможно, например у мальков или личинок рыб.

С другой стороны, для оценки характеристик чувствительности и устойчивости рыб к недостатку кислорода можно пользоваться величинами P_{50} и P_{95} , по значениям которых можно оценить величину $P_{пор}$ и $P_{крит}$. Это дает возможность судить о кислородной чувствительности рыб в тех случаях, когда имеются лишь данные о кислородно-диссоционных кривых гемоглобинов.

ПЕРЕНОС УГЛЕКИСЛОТЫ КРОВЬЮ

Принципиально газообмен CO_2 не отличается от обмена кислорода в тканях и жабрах. Однако в отличие от кислорода растворение CO_2 сопровождается его химическим взаимодействием с водой, что делает перенос CO_2 кровью довольно своеобразным явлением. Несмотря на относительно высокую растворимость CO_2 в крови емкость такого носителя не превышала бы 2–3 мл $CO_2/100$ мл крови. Этого недостаточно для удаления всей CO_2 , образующейся в тканях. Кроме того, переходящая в кровь углекислота должна была бы подкислять среду, однако в действительности рН венозной и артериальной крови мало различается, несмотря на значительную разницу в содержании CO_2 .

Благодаря буферным свойствам крови рН ее почти не изменяется при увеличении концентрации CO_2 .

Поступающий из тканей в кровь углекислый газ реагирует с водой, образуя угольную кислоту. В свою очередь угольная кислота диссоциирует на ионы, образуя водородный ион и ион бикарбоната: Схема реакции представляется в следующем виде:

Карбоангидраза



Однако реакция образования угольной кислоты из CO_2 и воды в обычных условиях протекает медленно. В эритроцитах содержится фермент карбоангидраза, который значительно ускоряет преобразование CO_2 в угольную кислоту. В плазме этот фермент отсутствует, поэтому процесс переноса CO_2 в кровь происходит следующим образом. Диффундирующая из тканей в кровь CO_2 поступает в плазму и эритроциты. Преобразование CO_2 в угольную кислоту и далее в бикарбонат (HCO_3^-) в эритроцитах происходит значительно быстрее, чем в плазме, поэтому содержащаяся в плазме CO_2 устремляется в эритроциты, где ее концентрация уменьшается. Одновременно с этим в эритроците быстро нарастает концентрация бикарбоната и он начинает диффундировать из эритроцита обратно в плазму, а на его место поступают ионы хлорида. Вместе с током крови CO_2 в виде иона бикарбоната переносится в жабры, где кровь контактирует с водой, в которой концентрация CO_2 ниже, чем в крови.

Здесь процесс идет в обратном порядке: CO_2 уходит из крови в воду, и равновесие смещается в сторону образования молекул CO_2 из бикарбоната.

Этот процесс также катализируется карбоангидразой и происходит значительно быстрее в эритроцитах. Концентрация бикарбоната в эритроцитах быстро снижается, CO_2 уходит в воду, бикарбонат из плазмы начинает переходить в эритроциты, а ион хлорида в плазму. Таким образом, процесс переноса CO_2 проходит через эритроциты, поскольку именно здесь происходит "переработка" CO_2 в бикарбонат и обратно.

Однако гемоглобин в эритроците не остается пассивным по отношению к переносу CO_2 . Во-первых, от гемоглобина отщепляется ион калия, который нейтрализует бикарбонатион. Во-вторых, оксигемоглобин после отдачи кислорода становится более "щелочным", благодаря чему он может связать больше CO_2 , не вызывая дополнительного изменения рН крови. Когда гемоглобин крови оксигенируется в жабрах, его кислотные свойства усиливаются и CO_2 высвобождается из связи с гемоглобином. Этот процесс обратимого изменения кислотных свойств гемоглобина приводит к переносу почти половины всей связываемой в крови CO_2 (Штрауб, 1965; Лихницкая, 1973). При увеличении в воде содержания свободной углекислоты градиент P_{CO_2} между кровью и водой уменьшается и скорость выведения CO_2 через жабры снижается. Увеличение содержания CO_2 в крови вызывает ряд компенсаторных реакций. В частности, увеличивается буферная емкость крови за счет бикарбонатов, мобилизуемых в тканях. Вопрос о приспособительных механизмах, позволяющих рыбам преодолевать увеличение содержания свободной углекислоты в воде, сам по себе достаточно сложен, и здесь мы не будем останавливаться на нем подробно.

Следует отметить, что повышение уровня свободной CO_2 в воде может происходить только после того, как буферная емкость воды исчерпана. Дальнейшее накопление CO_2 будет сопровождаться подкислением (снижением рН) воды. Важная в практическом отношении проблема исследования влияния на рыб увеличения CO_2 и снижения рН среды в настоящее время подробно исследуется (Романенко, Евтушенко, Коцарь, 1980; Jacobsen, 1978; Cameron, 1978).

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ И УСТОЙЧИВОСТЬ РЫБ К НЕДОСТАТКУ КИСЛОРОДА

ТЕРМИНЫ "ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ" И "УСТОЙЧИВОСТЬ"

Необходимо кратко остановиться на терминах "чувствительность" и "устойчивость", смысл которых обсуждается в ряде фундаментальных сводок (Лукьяненко, 1967; Строганов, 1962; Патин, 1979). Кратко суммируя высказываемые взгляды, можно заключить, что под термином "устойчивость" подразумевают такую концентрацию вещества (или силу фактора), при которой наблюдается смертность животных, составляющая

50% или более. Количественно устойчивость характеризуется величинами CL_{50} , CL_{100} или промежуточными значениями этих величин.

Чувствительность животных к любым факторам или токсикантам характеризуется наименьшей концентрацией токсиканта (или силой фактора), который вызывает минимальное достоверное отклонение хотя бы одного из исследуемых показателей.

Понятие "чувствительность" характеризуется не смертностью, а изменениями, происходящими во внутренней среде животного, поведении или его физиологических показателях. "Чувствительность" количественно характеризуется величиной $S_{\text{эфф}}$ (концентрацией вещества, вызывающего минимальный достоверный эффект).

Как указывает В.И. Лукьяненко (1967), уровень чувствительности того или иного вида рыб к различным ядам сточных вод будет меняться в зависимости от того, какая функциональная система избрана в качестве показателя для суждения о степени чувствительности в каждом отдельном случае. В зависимости от природы вещества и механизма его токсического действия придется выбирать те функциональные системы (двигательная, дыхательная, сердечно-сосудистая и т.д.), в деятельности которых в первую очередь намечаются сдвиги, и использовать их в качестве показателей чувствительности.

Исследования влияния дефицита кислорода на рыб начались задолго до того, как были сформулированы основные критерии токсикологического подхода. Поэтому устойчивость и чувствительность рыб было принято характеризовать величинами порогового и "критического" напряжения кислорода. Физиологический смысл этих показателей сводится к следующему.

По мере того как напряжение растворенного кислорода в среде уменьшается, животное, стремясь сохранить уровень энергообмена, вводит в действие компенсаторные механизмы дыхательной и кровеносной систем, что позволяет извлекать из среды обитания прежнее количество кислорода, несмотря на падение его содержания в среде. Пока компенсаторные механизмы дыхательной системы работают эффективно, уровень потребления кислорода существенно не изменяется. Однако возможности компенсаторных механизмов безграничны, и наступает момент, когда содержание O_2 в среде уменьшается до такого уровня, при котором животное не может более поддерживать неизменным уровень своего обмена и последний начинает снижаться. Начиная с этого момента, характеризуемого критическим напряжением кислорода (критическим P_{O_2} , $P_{\text{крит}}$), дыхание рыбы становится зависимым от содержания растворенного кислорода. При дальнейшем снижении содержания (или напряжения) кислорода уровень обмена уменьшается до момента полного прекращения газообмена и гибели животного от удушья.

Напряжение кислорода, соответствующее этому моменту, называется пороговой точкой, пороговым P_{O_2} , $P_{\text{пор}}$. Время полного прекращения газообмена установить трудно, поэтому пороговое содержание определяется по потере рыбой равновесия, что условно считается моментом гибели животного от удушья. Измерение пороговых величин технически гораздо проще определения критических. Обычно для определения поро-

говых точек рыб выдерживают в сосуде, где содержание кислорода понижают путем продувания азота, пропускания кипяченой воды или, что делается гораздо чаще, за счет дыхания самих рыб определяют напряжение растворенного кислорода в момент, когда рыбы начинают погибать от удушья. Иногда в литературе проводят содержание кислорода, соответствующее гибели 50 или 100% рыб. Однако фактические различия между этими показателями незначительны, а сами абсолютные значения пороговых P_{O_2} настолько малы, что даже реальные различия практически играют небольшую роль.

В зарубежной литературе используют термин "смертельный уровень" (lethal level), отвечающий нашему термину "пороговое напряжение" и "остаточный уровень" (residual level), т.е. напряжение O_2 , остающееся в сосуде после гибели всех рыб, но различия между этими величинами невелики. Кроме того, следует принять во внимание, что методика определения пороговых величин у разных авторов сильно различается. В частности, температура воды определяется часто с большим приближением, что значительно снижает точность определений. Различается и метод обескислороживания воды.

Все это вместе с неизбежным влиянием других факторов создает довольно большой разброс результатов. Однако методическая простота получения пороговых уровней O_2 привела к тому, что в литературе встречаются преимущественно значения пороговых величин, которые вне зависимости от точности, с которой они получены, характеризуют величину, близкую к абсолютно смертельному минимуму содержания растворенного O_2 . Понятно, что значения порогового напряжения растворенного кислорода с практической точки зрения имеют ограниченную ценность и могут характеризовать природную заморную ситуацию, когда содержание растворенного кислорода падает до катастрофически низкого уровня и происходит массовая гибель рыб. Конечно, знание пороговых величин необходимо с точки зрения понимания границ существования того или иного вида рыб и некоторых сторон физиологии рыб, но в значительно большей мере вызывают интерес сведения о таких уровнях O_2 , которые не приводят к гибели животных, но вызывают у них достоверные изменения важных физиологических показателей. Такому уровню растворенного кислорода соответствуют показатель критического P_{O_2} , который может служить одним из критериев "чувствительности" рыб к дефициту O_2 .

В литературе неоднократно отмечалось (Винберг, 1956; Кляшторин, 1977; Fry, 1957), что значение критических и пороговых напряжений кислорода возрастает с увеличением уровня обмена, вызванного, например, двигательной активностью или другими причинами, а также температурой. Значения критических и пороговых P_{O_2} имеют смысл только при указании температуры и уровня обмена животного. Поэтому величину критического и порогового P_{O_2} принято давать для определенных условий. Основным условием является измерение этих показателей на уровне стандартного обмена животного как физиологически нормального минимума потребления кислорода.

Методически измерение величин критических содержаний растворенного O_2 — значительно более сложная задача, чем определение пороговых.

Для этого необходимы длительное адаптирование рыб к экспериментальной обстановке и проведение большого числа измерений потребления O_2 животными при понижающемся напряжении кислорода. До последнего времени, когда стали использоваться кислородные электроды, получение таких данных было достаточно трудоемким. Поэтому данных по определению критических P_{O_2} до сих пор еще значительно меньше, чем пороговых P_{O_2} . Критические P_{O_2} (в отличие от пороговых) характеризуют тот минимум растворенного кислорода, при котором достигается предел функционирования компенсаторных механизмов дыхательной системы.

Величина критического P_{O_2} , получаемая в экспериментальных условиях, соответствует строго определенным условиям минимальной подвижности, предварительного голодания и длительной адаптации животного к условиям измерения. Такие условия редко могут соблюдаться в природных условиях, и это делает критический уровень O_2 в известной мере величиной условной. Тем не менее только величины критического содержания O_2 , полученные в достаточно строгих экспериментальных условиях, могут служить основой для количественной оценки допустимых кислородных условий, необходимых для нормального существования рыб. Рассмотрим фактические данные, на которых базируются наши сведения о величинах пороговых и критических напряжений кислорода у разных рыб.

Пороговые напряжения кислорода. Общий анализ имеющихся в литературе данных о величинах пороговых напряжений у рыб показывает, что их систематический анализ сильно затруднен. Даже при рассмотрении данных для отдельных видов рыб температуры измерений часто различаются на десять и более градусов. Кроме того, одни авторы использовали данные для личинок и мальков, а другие — для взрослых рыб. Цель систематизации имеющихся данных состоит главным образом в том, чтобы систематизировать разнородные данные и сделать заключение об относительной устойчивости разных рыб к дефициту растворенного O_2 . Осредненные данные по каждому из видов представлены в табл. 15. Для определения отобранны только результаты для мальков и взрослых рыб массой от 1 до 200 г. Для каждого из исследованных видов указаны диапазон пороговых величин O_2 для крайних точек и середины температурного диапазона.

Т а б л и ц а 15

Величины пороговых напряжений O_2 (% насыщения) для морских и пресноводных рыб при температуре около 15°C (13–17°C) (по литературным и собственным данным)

Вид рыбы	Размах колебаний	Среднее при 13–17°C	Температура T, °C	Автор
Русский осетр	9–24	15,3	11–25	Лозинов, 1952
Себряга	8–23	16,0	11–25	Кляшторин, 1980
Белуга	9–20	14,2	5–25	Кляшторин, 1980
Сибирский осетр	8–20	16,0	5–25	Кляшторин, 1980
Кета	12–21	15,4	5–22	Кляшторин, 1980

Вид рыбы	Размах колебаний	Среднее при 13–17°C	Температура T, °C	Автор
Кижуч	8–18	15,0	5–21	Davison et al. 1959; Mc Neil, 1956; Townsend, 1938; Кляшторин, 1980
Чавыча	14–25	16,2	10–14	Сhапman, 1940; Katz et al., 1959; Кляшторин, 1980
Атлантический лосось	10–26	18,0	9–15	Никифоров, 1953; Привольнев, 1947
Форель радужная	12–25	19,0	9–21	Mc Neil, 1956; King, 1943; Alabaster et al. 1957; Привольнев, 1954; Кляшторин, 1980
Кумжа	13–35	20,0	12–23	King, 1943, Bichai, 1960
Голец	9–29	18,0	17–23	Graham, 1949; Кляшторин, 1980
Сельдь шэд	6–38	19,0	17–21	Hoff et al., 1966
Щука обыкновенная	5–16	8,2	10–25	Шкорбагов, 1965; Привольнев, 1964; Кляшторин, 1980
Окунь речной	4–20	9,0	5–27	Лозинов, 1952; Привольнев, Коро- лева, 1953; Burdick, 1957; Кляшторин, 1980
Ушастый окунь	6–17	9,0	20–35	Baker, 1941; Mc Neil 1956; Moss, Scott, 1961
Большеротый окунь	4–19	10,2	11–27	Moss, Scott, 1961
Судак	3–22	6,3	0–26	Привольнев, Коро- лева, 1953
Ерш обыкновенный	8–20	10,0	5–28	Кузнецова, 1958; Кляшторин, 1980
Ставрида черноморская	9–25	15,2	10–25	Кляшторин, 1980
Смарида	9–23	14,2	10–25	Кляшторин, 1980
Султанка	12–18	12,0	10–25	Кляшторин, 1980
Морской ерш	8–15	8,0	10–28	Кляшторин, 1980
Звездочет	7–24	9,2	10–28	Кляшторин, 1980
Треска беломорская	11–19	14,0	5–20	Кляшторин, 1980
Мерланг черноморский	13–22	14,2	10–25	Кляшторин, 1980
Навага беломорская	9–18	15,0	8–21	Кляшторин, 1980
Карп	3–14	6,3	5–22	Привольнев, 1954; Стрельцова, 1964; Кузнецова, 1958; Кляшторин, 1980

Вид рыбы	Размах колебаний	Среднее при 13–17°C	Температура T, °C	Автор
Толстолобик белый	4–12	6,2	5–28	Кляшторин, 1980
Амур белый	2–9	5,0	5–28	Кляшторин, 1980
Язь	3–6	4,2	10–28	Кляшторин, 1980
Плотва	14–16	7,0	10–23	Привольнев, Коро- лева, 1953; Шкорба- тов, 1965; Кляшто- рин, 1980
Линь	2–13	6,0	11–31	Привольнев, 1964; Лозинов, 1952
Лещ	7–12	8,0	10–28	Кляшторин, 1980
Синец	5–9	8,2	10–28	Кляшторин, 1980
Густера	6–10	7,0	10–28	Кляшторин, 1980
Гольян речной	8–19	11,0	5–28	Кляшторин, 1980
Чукучан	6–12	9,0	10–23	Lowe et al., 1967; Сhапman, 1940
Катла	4–16	8,0	27–28	Basu, 1949
Сомик канальный	4–18	6,2	10–28	Grigg, 1969; Кляш- торин, 1980

Вопрос об измерениях величин пороговых содержаний кислорода для эмбрионов и личинок, а также о возможных различиях кислородной чувствительности морских и пресноводных рыб будет рассмотрен ниже. Анализ литературных данных, приведенных в табл. 15, осложняется тем обстоятельством, что величина пороговых содержаний O_2 зависит от температуры, как правило, возрастая с ее увеличением. К сожалению, не все авторы задавались целью выявить такую зависимость и ограничивались лишь приведением температурного диапазона. Для наглядности сравнения в табл. 15 приведены размах колебаний пороговых P_{O_2} и их значение для температуры 13–17°C (в большинстве случаев 15°C). Зависимость пороговых P_{O_2} от температуры разбирается отдельно на основе результатов специально поставленных нами экспериментов.

Из рассмотрения приведенных в табл. 15 данных следует, что по величинам пороговых содержаний O_2 , приведенных в таблице, рыб можно разделить на несколько групп. В группу с наибольшими значениями пороговых величин входят осетровые, лососевые и сельдевые (один вид). За ними следуют окунеобразные и карпообразные, где преобладают данные для пресноводных карповых. Для сравнения данных служит схема на рис. 28. Наибольшие пороговые значения обнаруживаются у лососевых (около 18% насыщения), затем осетровых (около 16% насыщения), окунеобразных (около 10% насыщения) и, наконец, карпообразных со средним показателем пороговой величины около 7% насыщения. Несмотря на значительный разброс данных, неизбежный при обобщении разнородных материалов, хорошо видно, что средние значения пороговых содержаний O_2 возрастают в ряду карпообразные – окунеобразные –

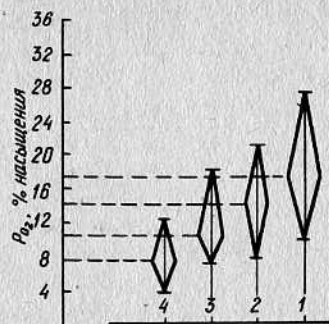


Рис. 28. Пороговые величины для разных групп рыб (приведены средние значения $P_{пор}$ и размах колебаний при температуре 13–17°C): 1 – осетровые; 2 – лососевые; 3 – окунеобразные; 4 – карпообразные

лососевые – осетровые. По-видимому, показатель устойчивости рыб к дефициту кислорода является характерным признаком для относительно крупных группировок, внутри которых проявляются видовые различия.

У осетровых наблюдается тенденция к уменьшению устойчивости в ряду белуга – русский осетр – севрюга. У окунеобразных заметна тенденция к возрастанию пороговых содержаний у пелагических видов (ставрида) и придонно-пелагических (смарида) по сравнению с донными малоподвижными видами. Среди карпообразных можно выделить леща, синца, густеру, голяна с относительно высокими пороговыми значениями, почти вдвое превышающими среднее для карпообразных. По-видимому, внутри выделенных группировок имеются виды, характеристики кислородной устойчивости которых сглаживают переходы от одной группировки к другой.

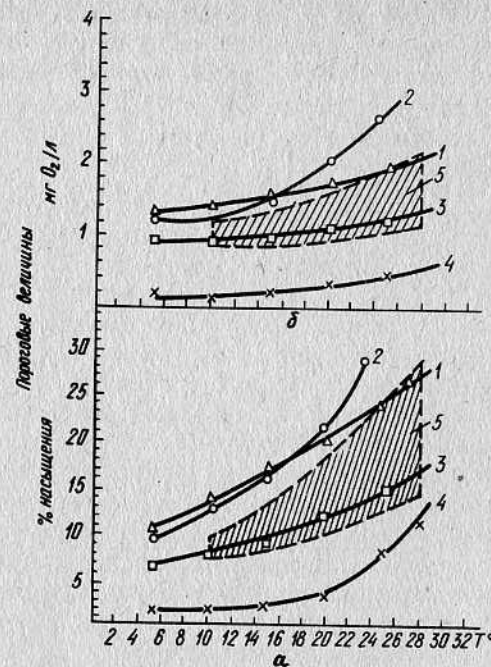
Расчет статистической значимости отличий средних показателей устойчивости, приведенных на рис. 28, показывает следующее. Если сравнить выделенные группы каждую с последующей в порядке убывания величины пороговых содержаний, то статистически достоверных различий при 5%-ном уровне значимости не обнаруживается. Однако окунеобразные и карпообразные отличаются от осетровых рыб достоверно. Подытоживая результаты анализа данных табл. 15 и рис. 28, можно сказать, что, несмотря на видовые и экологические различия рыб приведенная схема указывает на тенденцию к уменьшению пороговых значений и соответственно увеличению устойчивости к дефициту кислорода в ряду: лососевые – осетровые – окунеобразные – карпообразные.

Зависимость пороговых величин от температуры. Приведенные на рис. 29 обобщенные данные показывают значение пороговых величин при средней температуре около 15–17°C, но не дают информации о том, как они изменяются в зависимости от температуры. Хотя общая тенденция к возрастанию пороговых значений O_2 с увеличением температуры видна из первичных данных – табл. 15, известно очень мало работ, в которых специально исследовалась бы зависимость пороговых величин от температуры.

Литературные данные по этому вопросу ограничиваются несколькими работами (Graham, 1949; Привольнев, 1947). Нами были проведены специальные измерения пороговых и критических величин по специаль-

Рис. 29. Зависимость пороговых величин у рыб разных видов от температуры:

1 – осетровые; 2 – лососевые; 3 – пресноводные окунеобразные; 4 – карпообразные; 5 – морские окунеобразные; а – пороговые величины, выраженные в % насыщения; б – то же, в мг $O_2/л$



ной методике, включавшей непрерывные измерения потребления кислорода с помощью кислородных электродов, строгого поддержания заданной температуры, с предварительной акклиматизацией животных к данной температуре (Кляшторин, 1977; Кляшторин, Яржомбек, 1973). Результаты этих измерений представлены на схеме (см. рис. 29). Кривая для осетровых построена по осредненным данным для русского осетра, сибирского осетра, белуги и гибрида белуга x стерлядь. Кривая для лососевых получена в результате обработки данных для кижуча, гольца, кеты и радужной форели, для карпообразных – в основном по данным для чешуйчатого карпа, а для пресноводных окунеобразных – по данным для речного окуня.

На рис. 29 видно, что величины пороговых напряжений O_2 для осетровых и лососевых в промежутке от 5 до 15°C практически тождественны, однако пороговые величины лососевых с температурой возрастают быстрее, чем для осетровых, и выше 20°C значения пороговых P_{O_2} для лососевых располагаются выше значений для осетровых.

Зависимость пороговых величин от температуры у окунеобразных также выражена довольно сильно. Пороговые значения для карпа слабее зависят от температуры и лишь выше 20–22°C пороговые напряжения заметно возрастают. Таким образом, у рыб менее устойчивых к дефициту кислорода, температурная зависимость пороговых величин выражена несколько сильнее, чем у видов более устойчивых.

На рис. 29, а значения пороговых величин приведены в процентах насыщения. Между тем традиционно пороговые величины выражают в весовых концентрациях O_2 (мг/л).

На рис. 29, б пороговые величины выражены в мг/л. Общая картина при этом существенно не меняется, хотя температурная зависимость пороговых величин становится менее выраженной, поскольку с повышением температуры растворимость O_2 уменьшается и один и тот же процент насыщения будет соответствовать меньшей весовой концентрации кислорода.

Устойчивость к дефициту кислорода морских и пресноводных рыб. Вопрос об устойчивости и чувствительности морских рыб к недостатку кислорода затрагивался в литературе (Строганов, 1962; Проссер, Браун, 1967). При этом существовало мнение о меньшей устойчивости морских рыб к дефициту кислорода по сравнению с пресноводными, поскольку морские рыбы существуют в общем в условиях более стабильного кислородного режима. На рис. 29 пунктиром и штриховкой выделена область пороговых значений, полученная для морских окунеобразных. Нижняя граница заштрихованной зоны соответствует величинам пороговых величин для малоподвижных донных морских рыб (звездочет, скорпена, дракончик), а верхняя граница соответствует величинам пороговых значений для пелагических и придонно-пелагических видов (ставрида, смарида, султанка). Нижняя граница пороговых величин для морских рыб проходит несколько ниже кривой для пресноводных окуневых, тогда как верхняя приближается (при температуре 22–24°C и выше) к значениям пороговых величин осетровых.

Таким образом, исследованные морские рыбы не достигают низкого уровня пороговых величин, характерного для карпа, но не превышают верхних границ кислородной устойчивости для наиболее оксифильных пресноводных рыб. В целом положение диапазона пороговых значений для морских рыб (см. рис. 29) не дает оснований для выделения их в особую группу, существенно отличающуюся по показателям устойчивости к недостатку кислорода от пресноводных рыб.

Точка зрения о заведомо более низкой кислородной устойчивости морских рыб по сравнению с пресноводными не подкрепляется фактическими данными. Устойчивость к недостатку кислорода у рыб, по-видимому, определяется не местом их преимущественного обитания (море или пресные воды), а экологическими особенностями и видовой принадлежностью.

Подытоживая обсуждение раздела о пороговых величинах, можно сделать некоторые заключения: пороговые величины, по существу, характеризуют напряжение растворенного кислорода, близкое к абсолютно смертельному. По этой причине вряд ли можно рассматривать пороговые P_{O_2} как некоторый предельно допустимый уровень снижения содержания кислорода. Эту величину можно рассматривать лишь как границу катастрофического (заморного) снижения содержания O_2 . Имеющиеся данные о пороговых величинах O_2 для рыб, несмотря на их разнокачественность и неоднородность, позволяют сделать вывод о том, что устойчивость к дефициту кислорода возрастает в ряду лососевые – осетровые – окунеобразные – карпообразные. Величины пороговых напряжений O_2 возрастают при увеличении температуры. Для карпообразных в отличие от ло-

сосевых, осетровых и окунеобразных характерно слабое увеличение пороговых напряжений кислорода с изменением температуры.

Критические величины. Измерение критических величин было до сих пор доступно довольно узкому кругу исследователей, занимающихся главным образом специальными или прикладными вопросами физиологии дыхания. Разрозненные данные о величинах критических содержаний O_2 встречаются в ряде работ, авторы которых специально не проводили таких измерений, но получали их попутно с решением других задач. Большинство имеющихся к настоящему времени данных суммировано в табл. 16. В отличие от пороговых значений имеющиеся данные для критических величин более однородны и позволяют проследить из изменения в зависимости от температуры.

Таблица 16
Величины критических напряжений O_2 для морских и пресноводных рыб при разных температурах (собственные данные, за исключением оговоренных в примечаниях)

Вид рыбы	Масса рыб, г	Критическое напряжение O_2 (% насыщения)					
		5°C	10°C	15°C	20°C	25°C	28°C
Русский осетр	8–26	24,0	29,4	37,0	45,5	54,0	–
Севрюга	4–21	25,2	33,2	36,0	48,0	57,0	–
Сибирский осетр	2–18	21,5	33,0	45,5	45,5	54,0	–
Белуга	6–22	25,2	33,2	38,5	49,5	52,0	–
Гибрид белуга х стерлядь	4–34	20,0	27,5	42,0	42,5	48,0	–
Форель радужная	7,5–16	20,5	26,0	32,0	26,7	40,0*	–
Кижуч	4–18	22,6	25,0	29,3	33,2	38,0*	–
Кета	5–21	21,2	24,0	30,0	28,0	42,5*	–
Голец	22–32	22,6	22,6	26,2	36,5	41,5**	–
Щука обыкновенная	4–7,5	–	19,4	20,5	21,5	28,0	32,0
Окунь речной	4–18	11,5	15,4	25,0	30,5	37,0	–
Ерш обыкновенный	3–6,5	15,5	16,0	18,6	21,5	28,0	34,5
Ставрида	9–16	–	16,0	22,0	32,5	40,0	–
Смарида	10–14,5	–	14,6	22,5	30,0	37,0	–
Ласкирь	16–22	–	16,0	18,6	22,0	34,0	–
Султанка	8–17	–	17,3	22,5	30,0	31,5	–
Скорпена	22–47	–	16,0	19,3	21,3	30,0	40,5
Дракончик	12–18	–	14,0	17,3	17,3	28,0	35,2
Звездочет	27–42	–	13,3	19,4	26,5	28,7	32,5
Треска	17–25	21,0	23,0	30,5	33,0	–	–
беломорская							
Мерланг	9–22	–	18,6	19,3	21,2	32,0	–
черноморский							
Навага	12–21	16,8	22,5	23,5	32,0	–	–
беломорская							
Лещ	6–9	–	14,6	18,6	24,0	29,5	33,0
Синец	2–5	–	14,0	18,0	21,3	24,0	28,0
Густера	2–5,5	–	13,3	14,6	16,6	25,0	30,7

Вид рыбы	Масса рыб, г	Критическое напряжение O ₂ (% насыщения)					
		5°C	10°C	15°C	20°C	25°C	28°C
Гольян речной	1,8–4	12,0	16,0	20,0	22,5	28,5	33,0
Язь	3,5–6	—	8,0	10,6	13,3	18,6	18,6
Плотва	2–6,5	—	8,0	8,5	12,0	20,0	30,5
Толстолобик белый	4–12	6,7	8,0	10,0	10,0	18,6	27,0
Амур белый	6–10	10,7	12,0	14,0	14,0	17,3	26,5
Карп	6–35	10,7	12,0	15,3	18,6	24,0	28,0

* 23–24°C;

** Graham, 1949.

Подобно тому, как это было сделано при анализе пороговых P_{O_2} , по величине критического напряжения рыб можно разделить на несколько групп. Наибольшими величинами критических P_{O_2} характеризуются осетровые (от 20 до 54% насыщения). Несколько более низкие величины отмечены у лососевых, диапазон изменения критических значений для которых занимает от 20 до 40% насыщения, затем следуют окунеобразные, у которых наблюдается значительное видовое разнообразие критических величин. Диапазон критических значений для окунеобразных ограничивается 10–40% насыщения. Карпообразные имеют наиболее низкие величины критических напряжений (от 5 до 35% насыщения), хотя среди них имеются виды с относительно высокими критическими P_{O_2} (лещ, густера, синец и гольян). Язь, плотва, карп, карась, белый толстолобик и амур имеют более низкие критические напряжения.

Зависимость критических величин от температуры. Как видно из представленных на рис. 30 данных, величины критических напряжений O₂ осетровых быстро возрастают при увеличении температуры (от 20% насыщения при 5°C до 50–55% насыщения при 25°C). Кривая для лососевых проходит ниже кривой для осетровых. При низких температурах (около 5°C) величины критических лососевых и осетровых сближаются. Зависимость критических величин от температуры для лососевых довольно велика и в диапазоне от 5 до 23°C критические P_{O_2} возрастают почти вдвое. Кривая для лососевых проведена дальше 23°C, поскольку эта температура близка к летальному температурному порогу лососевых (24–26°C). Кривая для пресноводных окунеобразных (речной окунь и ерш) расположена между кривой для лососевых и кривой для карпообразных (главным образом данные для карпа).

Кривая для карпообразных (по данным для карпа) расположена ниже кривых для прочих рыб. Средняя кривая для всех исследованных карповых идентична по форме, но проходит выше на 5–7% насыщения.

Величина критического напряжения O₂ для карповых довольно сильно зависит от температуры, возрастая в 3,5 раза при ее увеличении от 5 до 28°C.

На рис. 30, б приведены те же данные, но выраженные не в процентах насыщения, а в весовых концентрациях растворенного O₂ (в мг/л). Из рис. 30, б видно, что в силу уменьшения растворимости кислорода при увеличении температуры угол наклона кривых несколько уменьшается.

Кислородная чувствительность морских и пресноводных рыб. Как уже указывали в разделе, посвященном пороговым величинам, сравнение морских и пресноводных рыб по величинам критических содержаний O₂ представляет большой интерес, поскольку позволяет дать ответ на вопрос об относительной чувствительности к дефициту кислорода этих двух групп рыб. Фактических данных для решения этого вопроса до последнего времени не было.

На рис. 30 штриховкой ограничена зона критических напряжений для морских рыб (в основном морских окунеобразных). Нижняя граница зоны соответствует данным для таких малоподвижных морских рыб, как например, скорпена, звездочет, дракончик, а верхняя граница зоны соответствует критическим величинам для активных пелагических рыб (ставрида). Кривая для пресноводных окуневых (окунь и ерш) проходит почти посередине зоны для морских окунеобразных. Эти данные показывают, что само по себе преимущественное место обитания морское и пресноводное еще не определяет кислородную чувствительность вида.

Подобно тому, как это отмечалось для пороговых, критические величины для активных пелагических или придонно-пелагических рыб (ставрида, смарида) приближаются к показателям чувствительности для лососевых. В то же время данные для малоподвижных донных морских рыб очень близки к средним показателям критического содержания O₂ для карпообразных. Пелагические виды реже сталкиваются с дефицитом кислорода и могут активно избегать зон пониженного содержания кислорода. Донные малоподвижные рыбы чаще сталкиваются с придонным дефицитом кислорода, и у них имеется ряд приспособлений, позволяющих существовать в относительно плохих кислородных условиях (хорошо развитая жаберная вентиляция, высокое средство гемоглобина к кислороду и т.п.).

Что касается прочих рыб, то зачастую их трудно разделить на чисто пресноводных и морских. Например, почти все виды осетровых и лососевых являются проходными, и сведений о повышении их кислородной

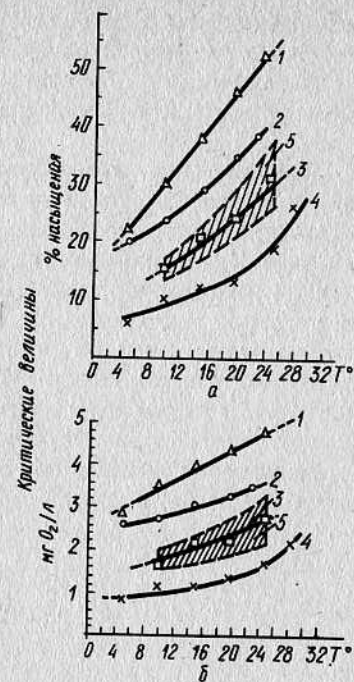


Рис. 30. Зависимость критических величин для разных рыб от температуры (обозначения такие же, как на рис. 29)

чувствительности при переходе из пресной воды в морскую пока не имеется. Многие пресноводные карповые совершают нагульные миграции в осолоненные воды. Во всяком случае, пока нет серьезных оснований разделять морских и пресноводных рыб по их кислородной чувствительности.

Сравнительная кислородная чувствительность рыб. Как уже указывали, в выделенных нами группах рыб, различающихся по величинам критических содержаний, объединены рыбы, заметно различающиеся по величине этого показателя. В связи с этим возникает вопрос о том, насколько различаются средние величины для каждой группы и насколько эти различия статистически достоверны. Сравнение кривых во всем исследованном диапазоне температур нецелесообразно, поскольку при низких температурах, около 5°C, разница между кривыми для лососевых и осетровых уменьшается, а при высоких температурах измерения имеют не для всех видов. Удобно такое сравнение сделать для середины температурного диапазона при 15°C подобно тому, как это сделано при анализе пороговых величин.

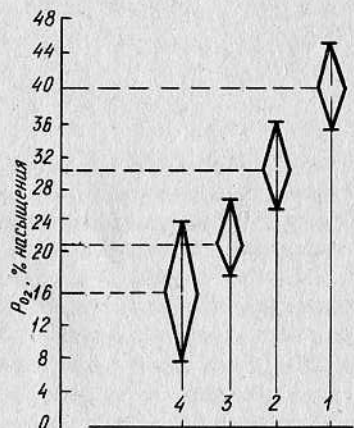


Рис. 31. Критические величины для разных групп рыб (приведены средние значения $P_{крит}$ и размах колебаний при температуре 15°C): 1 — осетровые; 2 — лососевые; 3 — окунеобразные; 4 — карпообразные

Результаты сравнения представлены на рис. 31. Статистическая обработка имеющихся данных показывает существование достоверных ($P < 0,05$) различий между осетровыми, лососевыми, окунеобразными и карпообразными. Характерно, что если при анализе пороговых величин осетровые статистически достоверно не отличались от лососевых, то по величинам критических напряжений O_2 осетровые достоверно отличаются от лососевых. Карпообразные достоверно отличались от окунеобразных, однако морские донные окунеобразные по критическим величинам от карпообразных практически не отличались. Сравнивая выделенные группы рыб по величине пороговых и критических напряжений O_2 , можно заключить, что чувствительность и устойчивость к недостатку O_2 имеют тенденцию к увеличению в ряду осетровые — лососевые — окунеобразные — карпообразные.

СООТНОШЕНИЕ КРИТИЧЕСКИХ И ПОРОГОВЫХ ВЕЛИЧИН

При оценке как устойчивости, так и чувствительности рыб к дефициту кислорода уменьшение пороговых и критических P_{O_2} происходит в одинаковом порядке: от осетровых к карпообразным. Возникает вопрос, каково соотношение между критическими и пороговыми величинами в рассматриваемых группах рыб.

Из имеющихся данных (табл. 17) видно, что в основном соотношение между критическими и пороговыми величинами находится в пределах 1,4–3,5. Лишь у карпа и растительноядных отношение $P_{крит}/P_{пор}$ возрастает до 4–7.

Таблица 17

Соотношение критических и пороговых величин

Вид рыб	Размах колебаний	Средняя величина	Число измерений
Осетровые	2,1–3,0	2,5 ± 0,1	25
Лососевые	1,2–2,9	1,7 ± 0,2	20
Окунеобразные	1,4–2,8	2,0 ± 0,2	37
Карпообразные в целом	1,5–7,0	4,3 ± 0,6	53
Карпообразные (без карпа и растительноядных)	1,5–2,9	2,5 ± 0,2	36

Соотношение критических и пороговых значений достоверно различается лишь у лососевых и осетровых. Что касается показателя 4,3 для карповых, его высокий уровень объясняется включением данных для растительноядных рыб. Без последних соотношение критических и пороговых значений у карпообразных составляет около 2,5.

Следует отметить, что высокие отношения критических и пороговых значений могут объясняться существованием факультативного анабиоза у некоторых карпообразных. Так, например, серебряный и золотой карась, по нашим данным, могут при температурах 10–15°C в течение нескольких суток выживать в лишенной кислорода среде. Такой же способностью обладает амурский ротан-головешка. Пороговые величины в этом случае близки к нулю, а соотношение критического и порогового значений у таких рыб приближается к бесконечности.

Значение соотношений между пороговыми и критическими значениями у рыб разных систематических групп представляет интерес в том отношении, что позволяет ориентировочно определять величины критических (или пороговых) значений у тех видов, для которых имеются данные только для одной из этих величин. Тем самым может быть увеличено число видов, для которых приближенно известны физиологические характеристики чувствительности и устойчивости к дефициту кислорода.

Пороговые значения не могут служить показателем, характеризующим минимум растворенного O_2 , необходимый для рыб, поскольку эта величина характеризует уровень O_2 , близкий к абсолютно смертельному.

Уровень критического напряжения кислорода у большинства видов рыб в 1,7–2,5 раза превышает уровень порогового. Критические величины могут рассматриваться как основа для сравнительной оценки чувствительности к дефициту кислорода у рыб. Эта величина характеризует возможности гомеостатических компенсаторных механизмов дыхательной системы того или иного вида рыб и предел снижения напряжения растворенного кислорода при уровне потребления кислорода, близком к минимальному кислородному запросу. Для того чтобы оценить чувствительность к недостатку кислорода у рыб в природных условиях, необходимо разобраться вопрос об энергетических потребностях рыб при активном плавании.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПОТРЕБНОСТИ РЫБ

У рыб, как и у других аэробных животных, кислород является главным компонентом реакций окисления пищевых веществ в организме, благодаря чему организм получает всю энергию, необходимую для существования. Оценка энергетических потребностей животных по кислороду — один из наиболее широко используемых методов в экспериментальной гидробиологии. Основы применения кислородной калориметрии были разработаны еще в прошлом веке. Использованию этого метода для оценки энергозатрат у гидробионтов в состоянии покоя или близком к нему посвящены фундаментальные сводки (Винберг, 1956; Ивлев, 1955; Суценья, 1972). Однако оценка кислородных потребностей животного в состоянии почти полного покоя не дает представления о том, какой уровень затрат энергии характерен для животного в природных условиях, когда рыба активно передвигается, добывая корм, преследуя добычу, спасаясь от хищника, совершая суточные и сезонные миграции. До последнего времени исследований, посвященных измерению и оценке уровня обмена у рыб при движении, проводилось очень мало. Лишь в последние годы сведения об энергетике активного плавания рыб стали пополняться.

Методические подходы к измерению уровня активного обмена принципиально отличаются от тех, которые применяются для измерения величины стандартного обмена или обмена покоя. При определении уровня стандартного обмена исследователь стремится получить величины, лежащие как можно ближе к уровню физиологически нормального уровня потребления кислорода. Любое увеличение двигательной активности животного, проявление реакции испуга или напряжения, приводящие к увеличению потребления кислорода, рассматриваются как крайне нежелательные явления, приводящие к росту погрешностей опыта. Устранение всех факторов, которые приводят к увеличению уровня потребления кислорода, рассматривается как необходимое условие для получения достоверного материала.

При измерении уровня активного обмена необходимо установить максимальный уровень потребления кислорода за счет двигательных нагрузок. Поскольку речь идет об аэробном обмене, то интенсивности

физических нагрузок должны быть такими, чтобы не вызвать накопления кислородного долга. Продолжительность плавания также должна быть достаточной для того, чтобы можно было достоверно измерить убыль содержания кислорода в респирометре. Такой подход вызывает необходимость стандартизировать условия измерения двигательной активности рыбы. Кратко рассмотрим способы оценки энергозатрат при активном плавании и основные представления об энергетике активно плывущей рыбы.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОДХОДЫ К ОЦЕНКЕ ОБЩЕГО И АКТИВНОГО ОБМЕНА У РЫБ

Плавание рыб, как и всякое активное перемещение животных в пространстве, является следствием мышечных сокращений, при которых расходуются энергия и вещество.

При мышечной работе расходуются АТФ, гликоген, жир, белок и промежуточные продукты их превращений. Из внешней среды потребляется кислород, а во внешнюю среду выделяется CO₂. Часть энергии химических реакций используется на поступательное движение, но значительная часть рассеивается в виде тепла и теряется для механической работы, обуславливая наличие некоторого коэффициента полезного действия. Ряд веществ играет роль передатчиков энергии, и их количество постоянно возобновляется. Так, количество АТФ при мышечной работе уменьшается, но исчезновения этого вещества в ткани не происходит. Это касается также углеводов, в частности гликогена. Поэтому анализ количества легко обратимых веществ малопригоден для оценки энергетических затрат.

Имеется принципиальная возможность оценить энергетические затраты на движение, суммируя механическую энергию мышечной работы и энергию рассеяния тепла при химических процессах. Гидродинамические явления, возникающие при плавании, весьма сложны, и в настоящее время энергетический расчет может быть проведен очень приблизительно. Величина рассеиваемой энергии может быть определена по генерации рыбой тепла (Грудницкий, 1972), но в гидродинамической установке, где тепло генерируется на подшипнике движителя, а также в результате движения воды в замкнутом контуре такое определение теплотеплопродукции практически исключается.

Анализ метаболитов может быть использован для оценки затрат на движение, так как их выделение коррелирует со скоростью плавания (Аликин, 1972; Муравская, 1974). Однако здесь имеются специфические трудности, связанные с тем, что точность определения углекислоты оставляет желать лучшего. Определение в воде других многочисленных азотистых и безазотистых метаболитов еще сложнее. Таким образом, реально в руках исследователя имеются 2 метода измерения энергозатрат при активном плавании: определении потребления кислорода и определении убыли общей калорийности тела или расхода жировых запасов.

Г.Е. Шульман с сотрудниками (1973) измерял расход жира у ставриды массой 12–15 г при довольно высокой для таких рыб скорости,

80 см/с, после 13 ч непрерывного плавания. Общий обмен рыб при этих условиях составил по потреблению жира 3,3 ккал/(кг·ч). Сравнение этих данных с результатами измерения потребления O₂ при плавании черноморской ставриды близких размеров показало хорошую согласованность результатов (Яржомбек, 1974).

Бретт (Brett, 1973) поставил долговременные опыты по измерению потребления кислорода и потерь общей калорийности для нерки. Рыбы длиной 13–19 см непрерывно плыли в туннельном респирометре со скоростью от 17 до 30,5 см/с в течение 12 сут. Сравнение величин энергозатрат по изменению общей калорийности и потреблению кислорода показывает их соответствие. Так, энергозатраты рыб по изменению калорийности составили 0,862–0,845 ккал/(кг·ч), а по измерению потребления кислорода – 0,646–0,673 ккал/(кг·ч).

В другой серии опытов с половозрелыми четырехлетками нерки длиной 50–55 см при скорости плавания 65–80 см/с измеряли потери калорийности и потребление кислорода в течение 10 сут.

Энергозатраты, рассчитанные по уменьшению общей калорийности, составили 1,13–1,04 ккал/(кг·ч), по потреблению кислорода – 0,74–1,02 ккал/(кг·ч). Сопоставление данных для годовиков и четырехлетков нерки, полученных двумя методами, показывает, что энергозатраты, рассчитанные по изменению общей калорийности, превышают энергозатраты по потреблению кислорода в среднем на 20%. Главным энергетическим субстратом при активном плавании являются жиры, за счет которых покрывается 60–80% всей израсходованной энергии. Что касается величины оксикалорийного коэффициента, то, судя по многочисленным экспериментальным данным, приведенным в работе, при активном плавании он равен 4,8 кал/мл O₂ (Brett, 1973) и практически не отличается от значения оксикалорийного коэффициента, определенного у рыб при измерении стандартного обмена (Винберг, 1956).

Существенным недостатком метода измерения падения калорийности является длительность экспериментов. Чтобы падение калорийности плавающих рыб стало ощутимым, требуются десятки, а иногда сотни часов. Кроме того, необходимо брать для эксперимента значительное число рыб, чтобы нивелировать индивидуальную изменчивость их химического состава. Эти недостатки явились причиной его редкого применения. По этим же причинам метод не использовался для определения зависимости скорости плавания – энергозатраты на движение.

Определение потребления кислорода движущимися рыбами значительно менее трудоемко при наличии надежной аппаратуры – замкнутых гидродинамических установок, обзор которых приведен в работе В.А. Матюхина (1973), а также при наличии полярографической или гальванической приставки для определения кислорода. Варианты метода позволяют определять потребление кислорода при различных скоростях плавания рыб как при длительной экспозиции, так и при коротких экспозициях (до 10 мин), хотя точность метода при этом падает. Вопрос о времени респирометрии при кислородной калориметрии энергетических затрат имеет принципиальное значение. В течение короткого отрезка времени может выполняться работа очень высокой интенсивности, однако

при интенсивной физической нагрузке, требующей значительных мощностей, происходит быстрое возрастание кислородного запроса, а отставание работы сердечно-сосудистой системы приводит к накоплению недоокисленных продуктов анаэробного обмена (в основном молочной кислоты). Выходом из этого положения, казалось бы, является измерение кислородной задолженности, однако ее точное определение затруднено тем, что часть лактата экскретируется через почки и жабры, теряясь для учета энергозатрат.

Выбираемая в эксперименте скорость плавания должна быть достаточно высокой, чтобы свести к минимуму проявления неконтролируемой (спонтанной) двигательной активности животных. В то же время такая скорость не должна приводить к накоплению кислородного долга. Максимальная средняя скорость неограниченно длительного непрерывного движения называется крейсерской скоростью. При такой скорости устанавливается некоторая небольшая постоянная кислородная задолженность, которая не растет с течением времени. В этих условиях потребление кислорода может быть принято адекватным энергетическим затратам. Часто кислородная калориметрия проводится при скоростях движения несколько больших максимальной крейсерской скорости. Вебб (Webb, 1971), работая с форелями, задавал им скорость, которую они выдерживали в течение 45 мин. Бретт (Brett, 1964) провел множество экспериментов с неркой, взяв за основу скорость, которую рыбы выдерживали без утомления в течение 1 ч. Эта скорость была названа критической.

Использование понятия "критическая скорость" позволяет стандартизировать условия проведения экспериментов с разноразмерными рыбами и сравнивать величины их энергозатрат. Оно было использовано в опытах с ушастым окуном, форелью, пикшей, хариусом и др. Этот подход позволил ряду исследователей (Яржомбек, Кляшторин, 1973; Кляшторин, 1973; Кляшторин, Яржомбек, 1978; Webb, 1971, 1975) не только существенно прояснить ряд важных аспектов биоэнергетики активного плавания, но и подойти к решению вопроса об основных гидродинамических характеристиках ундуляционного плавания рыб.

Разберем некоторые внешние и внутренние явления, обуславливающие величину энергетических затрат на плавание рыб.

Величина механически полезной мощности, необходимой для продвижения тела в жидкости, определяется формулой

$$Q_{\text{полезн}} = (\rho C_w S V^3) / 2, \quad (17)$$

где $Q_{\text{полезн}}$ – механически полезная мощность; ρ – плотность воды; S – площадь смоченной поверхности, или миделевого сечения; C_w – коэффициент полного сопротивления (в зависимости от выбора величины), может быть представлен в расчете на величину смоченной поверхности, или на величину миделевого сечения; V – скорость.

Удельная мощность, т.е. мощность, приходящаяся на единицу массы (W),

$$Q'_{\text{полезн}} = (\rho C_w S V^3) / 2W. \quad (18)$$

Выражая величину поверхности S и массы W через длину тела L , получаем

$$S = kL^2; W = \rho_1 k_1 L^3, \quad (19)$$

где k и k_1 — коэффициенты пропорциональности; ρ_1 — средняя плотность тела рыбы, близкая к плотности воды.

Подставляя значения S и W в формулу (18) и выражая соотношение $k/2k_1$ через k_2 , получаем

$$Q'_{\text{полезн}} = k_2 C_w V^3 / L. \quad (20)$$

Следует обратить внимание, что множитель $1/L$ выражает величину удельной поверхности S/W . Из формулы (20) следует, что при одной и той же скорости затраты удельной мощности возрастают при уменьшении линейных размеров тела или при увеличении удельной поверхности.

Существующие методы позволяют измерить полезную мощность, развиваемую рыбой, но дают возможность определить величину энергозатрат рыбы на активное плавание $Q_{\text{акт}}$. Затраты мощности на активное плавание равны общим энергозатратам рыбы при плавании ($Q'_{\text{общ}}$) за вычетом энергозатрат рыбы в состоянии относительного покоя ($Q'_{\text{станд}}$):

$$Q'_{\text{акт}} = Q'_{\text{общ}} - Q'_{\text{станд}}. \quad (21)$$

Далеко не вся энергия, продуцируемая мышцами при движении, переходит в механически полезную. Доля механически полезной энергии определяется общим коэффициентом полезного действия $\eta_{\text{общ}}$, который определяется как отношение механически полезной мощности к затратам на активное плавание:

$$\eta_{\text{общ}} = Q'_{\text{полезн}} / Q'_{\text{акт}}. \quad (22)$$

Заменяя в формуле (22) $Q'_{\text{полезн}}$ на $Q'_{\text{акт}}$, получаем

$$Q'_{\text{акт}} = k_2 C_w V^3 / \eta L. \quad (23)$$

Коэффициент k_2 , характеризующий форму тела, практически одинаков для рыб одного вида в довольно широком диапазоне размеров (Ионас, 1971). Коэффициент сопротивления C_w изменяется в зависимости от числа Рейнольдса (Re), безразмерной величины, связывающей размеры тела (L), скорость (V) и величину кинематической вязкости (ν).

$$Re = VL/\nu.$$

При ламинарном режиме обтекания коэффициент сопротивления пропорционален $Re^{-0,5}$, а при турбулентном — $Re^{-0,2}$. Если рассматри-

вать движение рыбы одной определенной длины L , то коэффициент сопротивления будет пропорционален скорости в степени от $-0,5$ до $-0,2$ в зависимости от режима обтекания. Что касается общего коэффициента полезного действия, то его величина также изменяется в зависимости от скорости (интенсивности работы). С увеличением интенсивности работы $\eta_{\text{общ}}$ растет, достигая оптимальных значений при некоторых оптимальных мощностях, и при дальнейшем увеличении мощности начинает уменьшаться (Александр, 1969).

Восходящую ветвь зависимости КПД от скорости плавания можно аппроксимировать степенной зависимостью (Кляшторин, 1973). Максимальный КПД работающей мускулатуры находится в области максимальных значений аэробного обмена (Александр, 1970), которым соответствуют максимальные крейсерские скорости и близкие к ним по величине критические скорости. В таком случае из формулы (23) следует, что величина затрат на плавание может быть представлена как степенная функция скорости плавания. Таким образом, исследование зависимости затрат от скорости сводится к оценке величины показателя степени при символе скорости:

$$Q'_{\text{акт}} = a V^x \nu^3 / b V^y L = \mathcal{L} V^n / L, \quad (24)$$

где a и b — неизвестные коэффициенты пропорциональности.

Уже в ранних работах Фрая (Fry, 1957, Gibson, Fry, 1954) по активному обмену у рыб было показано, что между скоростью плавания и затратами на активное движение существует зависимость $\sqrt{Q'_{\text{акт}}} \approx V$, что равносильно $Q'_{\text{акт}} \approx V^2$.

В других работах (Ивлев, 1962; Алексеева, 1967) имеются указания на степенной характер зависимости между $Q'_{\text{акт}}$ и V с показателем степени около 2.

Вполне понятно, что для проверки справедливости предполагаемой зависимости необходимо иметь данные о величине энергозатрат рыб одного вида в возможно более широком диапазоне размеров. Единственным примером таких измерений являются результаты по респирометрии плавания нерки длиной от 7,7 до 54 см. По тщательности обработки методики измерений, их числу и использованной аппаратуре эти данные до сих пор остаются одними из самых надежных в литературе по активному обмену у рыб. Анализ параметров линии регрессии (рис. 32) соотношения

$$\lg(Q'_{\text{акт}}L) = \lg(\mathcal{L}V^n) \quad (25)$$

дает для коэффициента регрессии (показателя степени n при V) значение $1,93 \pm 0,06$; n имеет высокий уровень значимости ($p < 0,001$). Отличие найденного коэффициента регрессии от 2 несущественно ($p > 0,05$).

Кроме данных для нерки на рис. 32 представлены данные для пикши, ушастого окуня, тилапии и хариуса. Характер зависимости расхода энергии от скорости плавания близок к зависимости, полученной для нерки. Таким образом, проведенный анализ экспериментальных данных

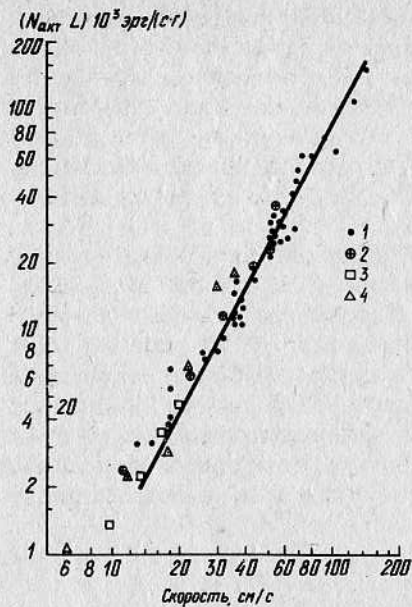


Рис. 32. Зависимость между энергозатратами на движение $Q_{акт} \cdot L$ и скоростью плавания: 1 — нерка (Brett, 1965); 2 — пикша (Tytler, 1969); 3 — тилапия (Кляшторин, Яржомбек, 1978); 4 — ушастый окунь (Brett, Sutherland, 1965)

Величины коэффициентов L для расчета энергозатрат на плавание [в кал/(кг·ч)] (по Кляшторину и Яржомбеку, 1978) приведены ниже.

Вид	L	Вид	L
Бычок-песочник	3,15	Смарида	7,00
Бычок-сирман	3,50	Ласкирь	7,35
Карась	3,50	Нерка	8,00
Бычок-кругляк	4,90	Пикша	11,60
Ставрида	4,90	Карп	12,20
Кефаль	4,90	Форель	12,20
Омуль	4,90	Осетр	13,00
Бычок-мартовик	5,60	Барабуля	14,40
Ставрида	6,30	Тилапия мозамбикская	16,00
Карась	6,65	Ушастый окунь	17,00

Крайние значения этих коэффициентов различаются в 5 раз, но это не следствие различий в одной только энергоёмкости плавания разных видов. Сильно различается также форма сравниваемых рыб, и в этом случае, например, короткотелый карась получает мнимое преимущество

показывает, что формула для вычисления активного обмена у рыб имеет простой вид:

$$Q'_{акт} = L V^2 / L. \quad (26)$$

Общие энергозатраты животного при движении складываются из энергозатрат непосредственно на активное плавание $Q'_{акт}$ и величины стандартного обмена $Q'_{станд}$:

$$Q'_{общ} = Q'_{акт} + Q'_{станд}. \quad (27)$$

Величина общих энергозатрат движущейся рыбы выражается также простой формулой (Яржомбек и Кляшторин, 1973)

$$Q'_{общ} = Q'_{станд} + (L V^2) / L. \quad (28)$$

Значения видоспецифического коэффициента L были вычислены нами, исходя из формулы (26), для двух десятков исследованных видов по собственным данным и по данным других авторов.

перед удлинённым осетром. Кроме того, не исключены и ошибки в получении данных, особенно там, где это связано с оценкой скоростей плавания рыб внутри туннельных respirometers. Здесь получаемые данные часто бывают искажены, по образному выражению Н.В. Кокшайского (1974), "ленью или коварством объекта". Действительно, в гидродинамических установках рыбы стремятся плыть не в струе, а где-нибудь в более тихом участке. Донные рыбы иногда прикрепляются к дну установки (Яржомбек, Кляшторин, 1974). Некоторые рыбы избегают равномерных режимов движения и плавают рывками, что, естественно, изменяет среднюю квадратическую скорость плавания, из которой следует исходить при расчете величины энергозатрат на плавание. При практической инструментальной оценке энергетических затрат при умеренных интенсивностях мышечной работы значения максимальных интенсивностей аэробного обмена при плавании рыб получены Бреттом для лосося до 3,5 ккал/(кг·ч) (Brett, 1965), В.А. Матюхиным (1973) для омуля и хариуса — 2–2,5 ккал/(кг·ч), Г.Е. Шульманом с сотрудниками (1974) для ставриды — 3,3 ккал/(кг·ч), К.Д. Алексеевой (1973) для барабули — 4 ккал/(кг·ч), ставриды — 6,5 ккал/(кг·ч) и кефали — до 8 ккал/(кг·ч), А.А. Яржомбеком и др. (1977) для тилапии — до 5 ккал/(кг·ч).

Энергозатраты рыб в покое обычно ограничиваются величинами 0,2–1,0 ккал/(кг·ч). Большая часть энергии, генерируемой при максимальном уровне аэробного обмена при движении, т.е. 2–7 ккал/кг, является результатом мышечной работы. Такие мощности могут поддерживаться рыбами длительное время при постоянном режиме плавания (крейсерование) или как средние интенсивности работы.

ЗАВИСИМОСТЬ УРОВНЯ АКТИВНОГО ОБМЕНА ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ

Несмотря на проявленный в последнее время большой интерес к исследованиям активного обмена у рыб, общее количество работ по температурной зависимости уровня активного обмена пока невелико. Помимо уже упоминавшихся экспериментальных работ Бретта (Brett, 1964, 1965) такие данные имеются в работах А.Я. Столбова (1975) и Ю.С. Аликина (1972). Температурная зависимость активного обмена была предметом исследования в работах (Fry, 1947, 1948, 1957; Tytler, 1969; Beamish, 1970; Graham, 1949).

У рыб, как и других пойкилотермных животных, общий уровень двигательной активности возрастает при увеличении температуры. С ростом температуры происходит увеличение скорости плавания и соответственно возрастает уровень потребления кислорода. Однако при данной температуре рыба обязательно движется с критической (максимальной) скоростью. Поэтому вопрос о зависимости энергозатрат на плавание от температуры должен рассматриваться в двух аспектах.

Во-первых, необходимо оценить величину энергозатрат рыбы при плавании с одной и той же скоростью при разных температурах.

Во-вторых (и этот вопрос, по существу, является главным), необходимо установить, в какой степени с температурой изменяется максимальный уровень обмена при активном плавании животного.

Плавание с одной скоростью при разных температурах. Величина общих энергозатрат $Q_{\text{общ}}$ складывается из величины $Q_{\text{станд}}$ и $Q_{\text{акт}}$. Первое слагаемое по формуле Винберга (1956) может быть представлено в виде

$$Q'_{\text{станд}} = aW^{-0,2}q, \quad (29)$$

где W — масса, г; a — коэффициент; q — температурная поправка, показывающая изменение уровня обмена от температуры относительно выбранного уровня (например, при 20°C).

С учетом выражения для $Q'_{\text{акт}}$ из формулы (26) формула (29) может быть записана в таком виде:

$$Q'_{\text{общ}} = LV^2/L + aW^{-0,2}q. \quad (30)$$

Если рассматривать рыбу постоянной длины и соответственно постоянной массы при плавании с постоянной скоростью, то первое слагаемое получает постоянное значение const. Второе слагаемое также можно представить как постоянную const_1 , умноженную на переменную величину (температурный коэффициент) q . С учетом этого выражения (31) может быть записано как

$$Q'_{\text{общ}} = \text{const} + \text{const}_1 q. \quad (31)$$

Из вышеприведенных формул ясно, что величина $Q'_{\text{акт}}$ остается постоянной при плавании на одной скорости при разных температурах. Имеющиеся экспериментальные данные подтверждают этот вывод. На рис. 33 представлены данные из работ Бретта (Brett, 1964) с неркой. При температурах от 5 до 24°C уровень энергозатрат нерки при плавании с одной и той же скоростью изменяется незначительно. Можно отметить некоторое увеличение потребления кислорода при повышении температуры от 5 до 24°C в среднем на 15%, а при плавании со скоростью 18 см/с отклонение составило 40%.

На рис. 34 представлены данные из работы Ю.С. Аликина (1976), измерившего затраты энергии при плавании байкальского хариуса по выделению CO_2 . При скоростях 37, 57, 77 и 87 см/с уровень энергозатрат мало изменяется с изменением температуры. Колебания выделения CO_2 не носят закономерного характера и с учетом разброса данных невелики. Заметное возрастание выделения CO_2 с изменением температуры отмечено только при скорости 67 см/с. Однако и в этом случае увеличение энергозатрат при температуре от 4 до 16°C составило 36%, тогда как стандартный обмен в этом же диапазоне температур возрастал на 500%. Сходные результаты получены А.Я. Столбовым (1975) при температурах 4 и 12°C (табл. 20).

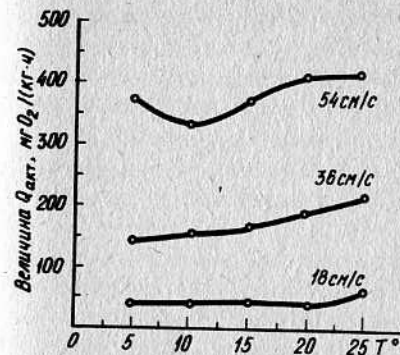


Рис. 33. Уровень активного обмена нерки при плавании с постоянной скоростью в зависимости от температуры (Brett, 1964)

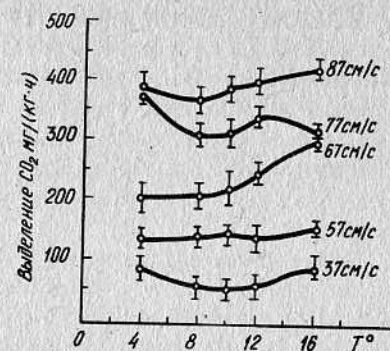


Рис. 34. Уровень активного обмена хариуса при плавании с постоянной скоростью в зависимости от температуры

Т а б л и ц а 20
Величины энергозатрат [мг O_2 /(кг·ч)] на активное плавание ($Q'_{\text{акт}}$) хариуса при температурах 4 и 12°C и разных скоростях плавания, м/с

Показатели	Скорость плавания, см/с					
	37	47	57	67	77	87
4°C	27	64	106	160	223	285
12°C	32	77	128	178	250	325
Отношение $Q'_{\text{акт}}$ при 4°C/ $Q'_{\text{акт}}$ при 12°C						
	1,18	1,20	1,20	1,10	1,12	1,10

Как видно из табл. 20, энергозатраты рыб при плавании на одной скорости при разных температурах очень сходны. В диапазоне скоростей от 37 до 87 см/с различия укладываются в 10–20%, что может быть следствием систематической погрешности измерений.

Из приведенных материалов видно, что абсолютный уровень энергозатрат на активный обмен рыбы, плывущей с постоянной скоростью, остается постоянным в широком диапазоне температур.

Кроме величины абсолютных энергозатрат нас интересует и величина относительных энергозатрат, показывающая, во сколько раз общие энергозатраты превышают уровень стандартного обмена:

$$Q'_{\text{общ}}/Q'_{\text{станд}} = (Q'_{\text{станд}} + Q'_{\text{акт}})/Q'_{\text{станд}} = 1 + Q'_{\text{акт}}/Q'_{\text{станд}}. \quad (32)$$

При условии постоянства скорости плавания это выражение можно записать в таком виде:

$$Q'_{\text{общ}}/Q'_{\text{станд}} = (1 + \text{const})/\text{const}_1 q = 1 + \text{const}_2 q^{-1}. \quad (33)$$

Величина относительных энергозатрат, по существу, определяется значением отношения $Q'_{\text{акт}}/Q'_{\text{станд}}$. Согласно формуле (33) величина

относительных энергозатрат плывущей с постоянной скоростью рыбы будет уменьшаться при увеличении температуры и возрастать по мере ее понижения. На рис. 35 представлена расчетная кривая изменения относительных энергозатрат у нерки, плывущей с постоянной скоростью.

Точками на рис. 35 показаны величины относительных энергозатрат, по экспериментальным данным Бретта (1964). Расчетные и фактические результаты неплохо согласуются, подтверждая правильность сделанных расчетов.

Приводимые данные не дают информации о том, каковы энергозатраты рыб при плавании с максимальными (критическими) скоростями. Ниже рассмотрены изменения уровня энергозатрат рыб, плывущих с критической (максимальной) скоростью, характерной для каждой из выбранных температур.

Изменение максимального уровня обмена в зависимости от температуры. Из кривых на рис. 36 можно получить представление о динамике

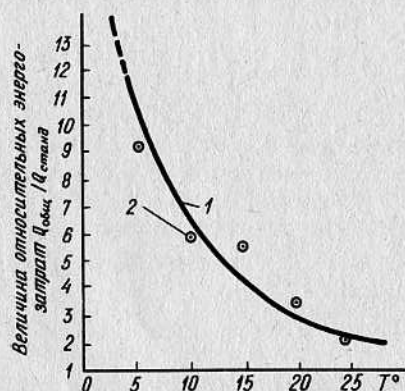


Рис. 35. Зависимость величины относительных энергозатрат ($Q_{\text{общ}}/Q_{\text{станд}}$) от температуры при активном плавании:
1 – расчетная кривая; 2 – экспериментальные точки для нерки при скорости плавания 54 см/с (Brett, 1964)

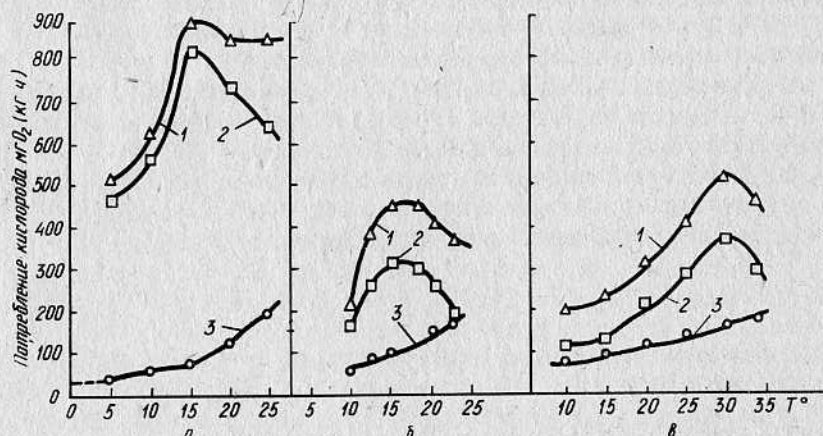


Рис. 36. Уровень потребления кислорода при активном плавании и в состоянии относительного покоя при разных температурах:
а – нерка (Brett, 1964); б – голец (Gibson, Fry, 1954); в – большеротый окунь (Beamish, 1970): 1 – $Q_{\text{общ}}$; 2 – $Q_{\text{акт}}$; 3 – $Q_{\text{станд}}$

изменений максимального аэробного обмена при изменениях температуры у рыб разных видов. Уровень максимальных энергозатрат возрастает при увеличении температуры и достигает предела при некоторых оптимальных ее значениях, после чего кривая энергозатрат начинает снижаться. В соответствии с этим уменьшается и скорость плавания. Положение максимума энергозатрат относительно температуры зависит от вида рыбы. Для лососевых, например, максимум располагается около 15°C, а для большеротого окуня (Beamish, 1970) и карася (Fry, 1947) – около 25 – 30°C.

Уровень общих энергозатрат с температурой не может возрастать беспредельно. Существуют предел максимальной мощности мышц и предел пропускной способности дыхательной и кровеносной систем животного по кислороду. Теоретически можно было бы ожидать, что, достигнув предела, общий уровень потребления кислорода будет оставаться постоянным, несмотря на дальнейшее возрастание температуры.

В действительности при увеличении температуры происходит не только стабилизация общего уровня потребления O_2 , но и его снижение. Такой ход кривой обусловлен свойствами гемоглобина крови как переносчика кислорода. При увеличении температуры кривая кислородного насыщения крови смещается в область более высоких напряжений O_2 и реальная кислородная емкость крови начинает уменьшаться. Для поддержания нужного уровня потребления кислорода приходится дополнительно увеличивать скорость кровотока, что лимитирует возможности увеличения общего потребления кислорода животным.

Не все авторы, исследовавшие зависимость уровня обмена при активном плавании от температуры, приводят в работах кривые с максимумом. Например, для ручьевой форели или канального сомика (Fry, 1957) приводятся кривые без максимумов. Возможно, что в этих опытах по ряду причин не удалось заставить подопытных рыб двигаться с достаточно высокими скоростями.

При построении общей зависимости величины активного обмена от температуры принимались в расчет только точки, располагающиеся до максимума, поскольку кривые энергозатрат после перегиба отражают действие иных, чем температура, физиологических ограничений обмена.

Данных о зависимости уровня активного обмена от температуры намного меньше, чем, например, данных о температурной зависимости стандартного обмена. Исходя из имеющихся на сегодняшний день материалов, можно провести лишь приближенную оценку этой зависимости.

Для такой оценки необходимо сравнить величины $Q_{\text{акт}}$ и $Q_{\text{станд}}$ при разных температурах. Если это соотношение существенно не меняется с изменением температуры, то можно предполагать сходную температурную зависимость для обоих этих показателей. На рис. 37 представлены величины соотношения $Q_{\text{акт}}/Q_{\text{станд}}$, вычисленные по данным ряда авторов. Несмотря на определенные различия, общий ход кривых для разных видов рыб довольно сходен и в целом соотношения $Q_{\text{акт}}/Q_{\text{станд}}$ не претерпевают больших изменений с изменением температуры, а по абсолютной величине основная часть данных находится в пределах от 1,5 до 4,5. Для лосося эта величина намного выше и составляет 10–12.

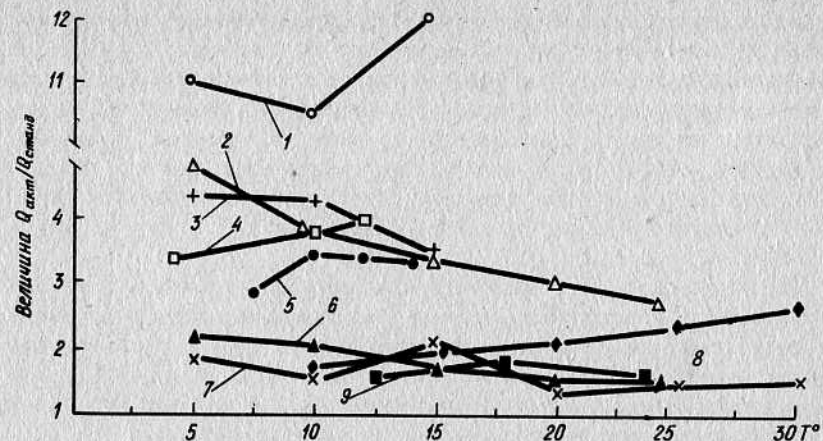


Рис. 37. Величина соотношения $Q_{акт}/Q_{станд}$ при плавании на скоростях, близких к критическим, для рыб разных видов в зависимости от температуры: 1 — нерка (Brett, 1964); 2 — форель (Fry, 1957); 3 — голец (Graham, 1949); 4 — хариус (Stolbov, 1975); 5 — голец (Gibson, Fry, 1954); 6 — карась (Fry, Hart, 1948); 7 — сомик (Fry, 1947); 8 — окунь (Beamish, 1970); 9 — ромбоплитес (Moore, 1973)

Причины столь резких отличий величин для лососей от данных для других рыб кроются в том, что в опытах использовали виды рыб, существенно различающиеся по способности к скоростному длительному плаванию. Кроме того, разные авторы использовали рыб разных размеров, что также сказывается на величине относительных энергозатрат.

Чтобы количественно оценить изменения соотношений $Q_{акт}'/Q_{станд}'$ с изменением температуры, необходимо привести разные по абсолютной величине показатели к виду, пригодному для статистической обработки.

Для этого величину соотношения $Q_{акт}'/Q_{станд}'$ при 10°C для каждого вида рыб принимали за 100, а величины этого показателя при других температурах выражали в процентах к этому уровню. На рис. 38 пунктиром обозначена линия теоретически ожидаемого соотношения $Q_{акт}'/Q_{станд}'$, которое равно единице при условии, что температурная зависимость активного и стандартного обмена идентична. Как видно из представленных на рис. 38 данных, разброс результатов довольно велик, особенно при высоких температурах. Расчет значимости отклонений

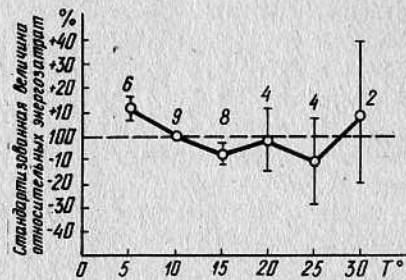


Рис. 38. Стандартизованная величина соотношения $Q_{акт}'/Q_{станд}'$ при разных температурах

средних величин от теоретически ожидаемого уровня показал, что ни в одном случае средние величины достоверно не отличались от ожидаемого уровня (равного 100%). Это не означает, что уровень активного обмена изменяется с изменением температуры совершенно идентично уровню стандартного обмена. Однако можно полагать, что температурная зависимость активного обмена приближается к таковой для стандартного и, во всяком случае, кардинально от последней не отличается. Для исчерпывающего ответа на вопрос о температурной зависимости активного обмена понадобится накопление дополнительных данных.

Таким образом, при плавании животного с постоянной скоростью абсолютная величина активного обмена остается постоянной в широком диапазоне температур. При этих условиях величина относительных энергозатрат уменьшается с увеличением температуры.

При плавании со скоростями, близкими к максимальным (критическим), уровень активного обмена изменяется с изменением температуры по зависимости, сходной с температурной зависимостью стандартного обмена.

ЭНЕРГЕТИКА АКТИВНОГО ПЛАВАНИЯ РАЗНОРАЗМЕРНЫХ РЫБ

Вопрос о соотношении размеров организма и величины выполняемой им работы интересует не только физиологов. Он является частью большой общепроцессуальной проблемы о физиологическом и биомеханическом подобии (Жокшайский, 1975). Для того чтобы рассмотреть зависимость между скоростью и потреблением кислорода у разноразмерных рыб, необходимо иметь экспериментальные данные для рыб одного вида в широком диапазоне размеров, когда удовлетворительно соблюдается геометрическое подобие формы тела. Такие данные для нерки имеются в известной работе Бретта (Brett, 1965), который ввел в respirometriю активного плавания понятие о критической скорости как о максимальной скорости, с которой животное могло плыть без утомления в течение часа. Этот, на первый взгляд, само собой разумеющийся прием имеет важное значение для сравнения разноразмерных рыб. Вполне понятно, что для сеголетка длиной 5 см и половозрелого лосося длиной 50 см абсолютная скорость, с которой они могут плыть без утомления в течение часа, будет различной (табл. 21).

Т а б л и ц а 21

Характеристики активного плавания нерки разных размеров при критической скорости 15°C

Длина L , см	Масса, г	Относительная скорость L с	Критическая скорость $V_{крит}$, см/с	Скоростной коэффициент $n = V_{крит}/\sqrt{L}$	Удельная мощность $Q_{акт}'$, ккал/(кг·ч)
7,70	3,4	6,7	51,5	18,5	2,42
10,30	8,5	5,9	59,8	18,7	2,52
18,8	55,2	4,1	77,4	18,0	2,90
41,8	746,0	3,0	125,0	19,3	2,32
53,9	432,0	2,6	143,0	19,4	2,36

Из табл. 21 видно, что величины критических скоростей нелинейно возрастают с увеличением размера рыб. В то же время величины скоростного коэффициента для рыб разных размеров очень сходны и практически не изменяются в зависимости от длины в отличие от абсолютных скоростей и скоростей, выраженных в длинах тела.

При данной температуре величина n для критической скорости разноразмерных рыб есть величина постоянная, что может быть записано как

$$V_{\text{крит}} = \text{const} \sqrt{L}. \quad (34)$$

Подставляя это выражение в формулу (26), получаем

$$Q'_{\text{акт}} = \rho V^2/L = \rho (\text{const} \sqrt{L})^2/L = \text{const} \quad (35)$$

Следовательно, при критической скорости величина удельных энергозатрат на активное плавание — величина постоянная. Действительно, рассматривая экспериментальные данные (Brett, 1965), можно видеть, что величины удельных активных энергозатрат у лососей массой от 3,5 до 1500 г при критической скорости очень сходны и составляют 2,35–2,90 ккал/(кг·ч).

Энергозатраты на активный обмен при критической скорости у разноразмерных рыб одинаковы ($Q'_{\text{акт}} = \text{const}$), и отношение активного обмена к стандартному, показывающее, во сколько раз активные энергозатраты превышают интенсивность стандартного обмена, может быть выражено формулой

$$Q'_{\text{акт}}/Q'_{\text{станд}} = \text{const}/aW^{-0,2} = bW^{0,2}, \quad (36)$$

где b — коэффициент пропорциональности, а интенсивность стандартного обмена взята по общему уравнению для рыб (Винберг, 1956).

Энергозатраты рыб при активном плавании складываются из энергозатрат на активное плавание и энергозатрат в состоянии относительного покоя. Поэтому величина относительных энергозатрат

$$Q'_{\text{общ}}/Q'_{\text{станд}} = 1 + Q'_{\text{акт}}/Q'_{\text{станд}} = 1 + bW^{0,2}. \quad (37)$$

На рис. 39 дана кривая относительных величин энергозатрат при критических скоростях, полученная с использованием формулы (37). Вторая кривая построена согласно уравнениям для активного и стандартного обмена у лососей по данным работы (Brett, Glass, 1973). Для срав-

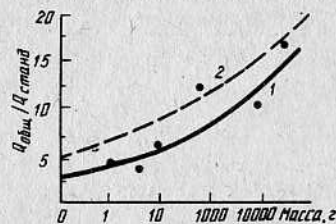


Рис. 39. Относительная величина активного обмена разноразмерных лососей: 1 — по формуле (2); 2 — по формуле Бретта и Гласса (Brett, Glass, 1973). (Точки — экспериментальные результаты Бретта.) (Brett, 1965)

нения на график нанесены экспериментальные точки для разноразмерных лососей из работы Бретта (Brett, 1965). Из рис. 39 хорошо видно, что величина относительных энергозатрат увеличивается с возрастанием массы животного. У гипотетического лосося массой 0,1 г уровень общего обмена превышает стандартный в 3–5 раз, а у гипотетического лосося массой 100 кг общий обмен превышает стандартный при активном плавании в 25–27 раз. Однако такого высокого (до 30 раз) превышения уровня общего обмена над стандартным в экспериментах с рыбами не получили, что заставляет относиться к этим цифрам с некоторой осторожностью, хотя и не исключено, что они могут быть близки к реальным величинам. Возможно, что для рыб массой 10–100 кг и выше (например, крупных лососей и акул) закономерности, полученные для более мелких рыб, окажутся не вполне применимыми и энергозатраты при активном плавании будут ниже, чем расчетные.

Что касается рыб очень малого размера, например личинок массой 1–10 мг, то использование для них термина "критическая скорость" не вполне оправдано. Личинки большинства рыб не способны длительное время поддерживать стабильные скорости плавания. Их частотные характеристики и пропульсивная эффективность плавания резко отличаются от этих показателей для рыб большей массы (Яржомбек, 1975). Аналитическая зависимость между относительными энергозатратами при активном плавании и массой базируется исключительно на результатах, полученных в опытах с разноразмерными лососями. К сожалению, пока таких же экспериментальных данных для рыб других видов не получено.

Опыты с лососями не могут в достаточной степени дать исчерпывающего представления о том, каковы размеры относительных энергозатрат у рыб других видов, не являющихся такими хорошими пловцами. Многие виды рыб имеют меньшие возможности для проявления высокой мышечной активности и достижения высоких скоростей при длительном плавании.

Большинство известных сведений такого рода суммировано в табл. 22, где собраны данные о рыбах, масса тела которых в основном составляет десятки или сотни граммов. В табл. 22 включены результаты экспериментов, в которых рыбы двигались в экспериментальных респирометрических установках с заданной скоростью против набегающего потока.

Таблица 22
Соотношение $Q'_{\text{общ}}/Q'_{\text{станд}}$ в экспериментальных условиях при плавании рыб со скоростями, близкими к критической

Вид рыбы	Т°	Масса, г	Отношение $Q'_{\text{общ}}/Q'_{\text{станд}}$	Автор
Карась	22	4–5	4–4,5	Яржомбек, Кляшторин, 1974
Тилapia	22	4–6	4,5–5	—
Карась	5–25	5–17	2,2–3,3	Fry, Hart, 1948
Сомик	5–30	20	2,2–2,8	Fry, 1947
Смарида	20	50	2,8	Муравская, Белокоптин, 1975

Вид рыбы	T°	Масса, г	Отношение $Q'_{общ}/Q'_{станд}$	Автор
Кефаль	19–22	15–22	3,5–4,3	Алексеева, 1972
	19–21	120–150	От 5 до 7,4	Алексеева, 1967
Ставрида	15–18	15–20	4,0	Шульман, 1973
Ушастый окунь	10	30	9,0	Brett, Sutherland, 1965
Большеротый окунь	10–30	150	3–3,5	Beamish, 1970
Хариус	4	350	6,5	Матюхин, 1973
	10	–	5,0	–
Форель	16	–	4,0	Dwiyer, Kramer, 1975
	15	90	3,6	–
	15	260	7–9	Webb, 1971
Нерка	15	55–60	7,5	Webb, 1973
	5–20	40–60	8–13	Brett, 1964

Зависимость величины энергозатрат от размера при движении на критической скорости продемонстрирована пока только для нерки в условиях эксперимента. Для других видов рыб таких данных пока нет, и возможно, что в природных условиях относительные уровни обмена больших и малых рыб не различаются столь значительно. Во всяком случае, при оценке энергетических потребностей рыб с точки зрения оптимизации энергозатрат на активное плавание уровень общего обмена независимо от размера рыб примерно в 2 раза превышает стандартный. Вопрос о связи размеров с величиной относительных энергозатрат пока еще нельзя считать решенным окончательно. Для большинства рыб максимальные уровни энергозатрат находятся в диапазоне 3–5 величин стандартного обмена. При этом наблюдается тенденция к увеличению относительных энергозатрат у более активных по сравнению с малоактивными рыбами. Так, у карпа, карася и канального сомика отношение $Q'_{общ}/Q'_{станд}$ составляло от 2,2 до 4,5, а у более активных видов (кефаль, ставрида, хариус) – 6–7,5, у форели – до 9, а у нерки – 7,5–13.

Наиболее высокие значения относительных энергозатрат получены для лососей в опытах Бретта (Brett, 1964, 1965), где использовались наиболее современная методика измерений и гидродинамическая респирометрическая установка. Видимо, именно этим объясняется тот факт, что в работе Бретта и Сазерленда (Brett, Sutherland, 1965) для ушастого окуня получены очень высокие величины относительных энергозатрат (до 9). Имеющиеся данные о величине относительных энергозатрат получены разными авторами с применением различных методических подходов, и, хотя они весьма ценны как основа современных представлений об энергетических возможностях разных видов, необходимы дальнейшие исследования.

Несмотря на различия в массе приведенных в табл. 22 рыб, видовые особенности, по-видимому, оказывают сильное влияние на величину относительных энергозатрат.

Величины энергозатрат рыб при активном плавании с высокими скоростями в экспериментальных установках получены в условиях,

далеких от наблюдаемых в природных условиях, и характеризуют не произвольное плавание, а максимальные физические возможности разных рыб. Чтобы оценить реальные кислородные потребности рыб, необходимо иметь представление об уровнях энергозатрат, характерных для рыб в природных условиях.

ОЦЕНКА ЭНЕРГОЗАТРАТ У РЫБ В ПРИРОДНОЙ ИЛИ БЛИЗКОЙ К ПРИРОДНОЙ ОБСТАНОВКЕ

Чтобы в первом приближении оценить реальные энергозатраты рыбы в природной обстановке, имеется несколько возможностей.

Одна из них состоит в том, чтобы непрерывно в течение длительного времени, например нескольких недель, измерять уровень ее обмена. Для этого рыбу необходимо было бы поместить в замкнутую емкость и тем самым существенно ограничить возможности для проявления естественного уровня двигательной активности. Тем не менее проводимые круглосуточно измерения уровня потребления кислорода в достаточно больших емкостях представляют большой интерес и при соблюдении некоторых условий могут считаться приближением условий измерений к природным.

Другая возможность оценки природных уровней энергозатрат животного – это получение данных о суточном ритме изменений скоростей плавания. Если мы знаем распределение скоростей животного во времени, то, базируясь на полученной ранее в экспериментальных условиях зависимости энергозатрат от скорости плавания, можно рассчитать изменение энергозатрат во времени.

Третья возможность состоит в следующем. Увеличение скорости плавания и вообще любое увеличение уровня потребления кислорода сопровождается увеличением работы сердца (т. е. увеличением частоты и ударного объема). Заранее в специальных экспериментах с применением электрокардиографа определяют зависимость между частотой сокращений сердца и потреблением кислорода рыбой при плавании. Затем, используя телеметрическую аппаратуру, проводят измерения затрат энергии у рыб, выпущенных с миниатюрными телеметрическими датчиками в водоем. Такие измерения могут проводиться в течение довольно длительного времени (до 2–3 мес непрерывных наблюдений).

Все три рассмотренные возможности оценки энергозатрат у рыб (распиометрия в больших емкостях, наблюдения за скоростями рыб и оценка энергозатрат по частоте работы сердца) не применялись до сих пор достаточно широко, чтобы дать исчерпывающий ответ на вопрос о том, каковы энергозатраты у рыб разных видов в природных условиях.

Кроме "инструментального" имеется возможность для "теоретического" подхода к попытке оценки вероятного уровня энергозатрат у рыб в природной обстановке. Организму свойственны высокая степень использования энергетических возможностей и стремление к оптимальному использованию энергетических ресурсов (Розен, 1969). Можно предполагать, что передвижение многих мигрантов происходит при оп-

тимальной величине энергетических затрат, когда величина общего обмена, отнесенная к переносу единицы массы на единицу расстояния, минимальна. Обозначив "стоимость" переноса массы на единицу расстояния как $Q'_{\text{общ}}t$, где t — время прохождения единицы расстояния, и выразив это время через скорость движения $t = 1/V$, из формулы разложения общего обмена на стандартный и активный (27) получаем

$$Q'_{\text{общ}} = (Q'_{\text{станд}} + Q'_{\text{акт}}) V^{-1}. \quad (38)$$

Поскольку затраты на движение выражаются формулой (26), то это выражение можно представить в виде

$$Q'_{\text{общ}}t = (Q'_{\text{станд}} + \epsilon V^2 L^{-1}) V^{-1} = Q'_{\text{станд}} V^{-1} + \epsilon V L^{-1}. \quad (39)$$

Энергозатраты на перенос массы будут минимальными, когда производная этого выражения по скорости будет равна нулю:

$$Q'_{\text{станд}} V^{-2} + \epsilon L^{-1} = 0. \quad (40)$$

В этом случае скорость перемещения будет энергетически оптимальной. Скорости выше и ниже оптимальной будут вызывать большую энергетическую стоимость перемещения. Из выражения (40) получается значение оптимальной скорости

$$V_{\text{опт}} = \sqrt{(Q'_{\text{станд}} L) / \epsilon}. \quad (41)$$

Оптимальная скорость вычисляется из величины стандартного обмена и константных величин, поэтому общие затраты во время движения с оптимальной скоростью можно выразить через величину стандартного обмена

$$Q'_{\text{общ}} = Q'_{\text{станд}} + \epsilon V_{\text{опт}}^2 L^{-1} = Q'_{\text{станд}} + \epsilon (\sqrt{(Q'_{\text{станд}} L) / \epsilon})^2 L^{-1} = 2Q'_{\text{станд}} \quad (42)$$

Оказывается, при энергетически оптимальном плавании, когда затраты на перемещение массы минимальны, общий обмен должен превышать стандартные затраты вдвое. К такому же выводу пришел Вейхс (Weilhs, 1973), исходя из общих гидродинамических характеристик плавания рыб. Интересно отметить, что по оценкам, сделанным В.С. Ивлевым (1955) и Г.Г. Винбергом (1956), энергозатраты карпа при его прудовом выращивании примерно в 2 раза выше уровня, рассчитанного по стандартному обмену. Различия объясняются тем, что реальный энергообмен рыбы в природных условиях или близких к ним условиях включает затраты энергии на движение (поиск кормовых площадей, проявление пищедобывательной активности и целый ряд трудно учитываемых сторон существования животных).

Встает вопрос, насколько применим принцип оптимальности к реальным биологическим объектам, поведением которых управляет не энергетический баланс, а сложная система эмоций и мотиваций. Расчет оптимальных скоростей плавания для мигрантов (табл. 23) и сравнение полу-

ченных нами величин с наблюдаемыми в природных условиях (Малинин, 1973) показывают, что это цифры одного порядка.

Таблица 23

Энергетически оптимальные и миграционные скорости рыб

Вид	Длина, см	Основной обмен, ккал/(кг · ч)	Оптимальная скорость, см/с	Наблюдаемые скорости миграций, см/с
Лососи	50	0,18	40	25–75
Осетровые	150	0,25	60	15–100
Угри	100	0,18	40	20–50
Карповые	20	0,25	25	10–50
Сельди	25	0,25	30	До 75

Рассмотрение величин энергозатрат у рыб в режиме оптимального плавания еще не дает возможности исчерпывающим образом ответить на вопрос о том, каковы энергетические затраты рыб на активное плавание в реальных природных условиях, поскольку необходимо проводить круглогодичные наблюдения за движением рыб в естественных условиях. На уровне имеющихся данных можно лишь приблизительно оценить эти затраты.

Пользуясь собственными и литературными данными о естественной подвижности рыб, мы рассчитывали и, где возможно, соотнесли расчетные величины активного обмена со стандартными затратами на обмен (табл. 24). Результаты расчетов показывают, что не очень подвижные донно-зарослевые рыбы: налим, бычок, окунь, тилапия, осетровые и даже довольно активные хищники: форель, судак, ставрида — в среднем тратят на движение не более 0,5 ккал/(кг · ч).

Таблица 24

Абсолютная и относительная величина энергетических затрат на движение

Вид рыбы	Экологическая ситуация	Затраты, ккал/(кг · ч)	Масса, г	Соотношение $Q'_{\text{общ}}/Q'_{\text{станд}}$	Автор
Лососи	Нерестовая миграция	0,20	0,02–2,00	1,1–4	Малинин, 1973
Осетровые	То же	0,24	0,025–1,00	1,1–4	Малинин, 1973
Угорь	"	0,20	0,04–0,26	1,2–2,5	Малинин, 1973
Карповые	"	0,25	0,05–1,30	1,2–6,0	Малинин, 1973
Сельди	Миграция	0,25	До 240	До 10	Малинин, 1973
Судак	Активная охота	0,30	0,12	1,5	Малинин, 1971
	Пассивность	0,30	0,05	1,02	Малинин, 1971
	В среднем за сутки			1,15	Малинин, 1973
Форель	Летом в озере	0,35	До 0,14	1,4	Jones, 1972

Вид рыбы	Экологическая ситуация	Затраты, ккал/(кг·ч)	Масса, г	Соотношение $Q'_{\text{общ}}/Q'_{\text{станд}}$	Автор
Бычки	Естественная активность	0,35	0,1–0,15	1,4	Сказкина, 1972
Полосатый окунь	Аквариум	0,40	0,80	1,5	Яржомбек, Кляшгорин, 1974
Тиляпия	То же	0,28–0,40	0,01–0,20	1,1	Яржомбек, Кляшгорин, 1977
Ставрида	Активная охота	0,80	0,13–0,50	1,6	Яржомбек, 1974
Молодь осетровых	Аквариум	0,70	0,03–0,60	1,8	Яржомбек, 1974
Налим	Средняя суточная активность	0,20	0,01	1,01	Малинин, 1971

Общий обмен в природной обстановке, судя по расчетам, основанным на сведениях о средних скоростях плавания в природных условиях, составляет у разных рыб от 1,1 до 2 величин стандартного обмена. В то же время при активных миграциях осетровых, лососевых и некоторых карповых величины энергозатрат в природных условиях превышают уровень энергозатрат, рассчитанный по величине стандартного обмена, в 3–6 раз, а у сельдевых в 10 раз и более.

Определения, сделанные на этой основе, в общем подтверждают приемлемость подхода к оценке природных затрат по расчетам, основанным на измерении скоростей плавания. В то же время полученные данные показывают, что не всегда энергозатраты рыб определяются требованиями энергетической оптимальности.

Следует отметить, что движение рыб не представляет собой непрерывное плавание, а состоит из нечетко разграниченных периодов относительного покоя и коротких периодов активности. Даже в период повышенной двигательной активности, например при миграциях, рыбы не двигаются непрерывно, а перемежают периоды перемещений с периодами полного покоя. Это сильно затрудняет точную оценку общих энергозатрат по данным скоростей плавания.

Кроме того, при кратковременных быстрых движениях (бросках за добычей, уходе от хищника, преодолении участков с быстрым течением и др.) рыбы кратковременно могут развивать очень высокие скорости и соответственно мощности, при которых уровень общего обмена может превышать обмен покоя в 10–20 раз и более. Такой энергетический всплеск обеспечивается целиком за счет анаэробных процессов, распада запасов АТФ или гликогена. Запас энергии, заключенный в этих субстратах, способен поддержать работу максимальной интенсивности в течение

десятков секунд. За этим следует фаза отдыха и погашения кислородного "долга", накопившегося при пиковых нагрузках, что происходит в течение десятков или даже сотен минут.

Определение энергозатрат рыб по скоростям плавания осложняется также тем, что двигательная активность рыб распределена крайне неравномерно во времени.

Исследованиям сезонной и суточной ритмики движения рыб в последнее время уделяется значительно больше внимания, чем раньше (Поддубный, Малинин, Спектор, 1979). Тем не менее имеющиеся данные пока ограничены как видовым составом, так и размерами рыб, поскольку лишь относительно крупные рыбы способны нести телеметрические датчики, что суживает возможности метода. Имеющиеся кривые распределения скорости рыб показывают, что двигательная активность рыб во времени распределена крайне неравномерно. У большинства исследованных видов (лососи, осетровые, щука, судак, лещ) максимум активности приходится на утренние и вечерние часы. Некоторые виды, как, например, налим, активны только ночью, другие, например карась, — круглые сутки (Поддубный, 1971; Малинин, 1971; Поддубный, Малинин, Свицкий, 1974).

В периоды минимальной ночной двигательной активности уровень потребления кислорода рыбами, по-видимому, близок к уровню стандартного обмена. Зная минимальную скорость и распределение скоростей плавания в течение суток, можно рассчитать относительное увеличение уровня энергозатрат в любой момент времени. Результаты таких расчетов представлены в табл. 25, где приведены величины отношения $Q'_{\text{общ}}/Q'_{\text{станд}}$ в среднем за сутки, а также в периоды повышенной двигательной активности рыб.

Таблица 25

Величина относительных энергозатрат $Q'_{\text{общ}}/Q'_{\text{станд}}$ некоторых рыб в среднем за сутки и в периоды повышенной активности
(по данным Поддубного, Малинина, Свицкого, 1974)

Вид рыбы	В среднем за сутки	В период повышенной активности	Вид рыбы	В среднем за сутки	В период повышенной активности
Семга	2,3	3,6–5,5	Лещ	1,8	3,0–4,5
Осетр	2,8	3,2–4,0	Судак	2,6	3,5–7,0
Севрюга	3,2	3,8–7,5	Налим	1,4	1,6–3,0
Щука	1,6	3,6–4,4			

У активных мигрантов (семга, осетр, севрюга) относительные энергозатраты в период активности могут превышать в 4–6 раз уровень энергозатрат в минимуме ночной активности, который близок к уровню стандартного обмена. У леща энергозатраты в период повышенной активности превышают этот уровень в 3,5–4 раза, у судака — в 3–7 раз. Даже у малоактивного налима увеличение скорости движения в периоды ночной активности приводит к увеличению уровня энергозатрат в 1,6–3 раза.

В прямом определении энергозатрат рыб в условиях, приближенных к природным, может помочь respirometry рыб в больших емкостях, не ограничивающих движения рыб. В большинстве случаев такие опыты проводятся с молодь рыб или мелкими рыбами. К.Д. Алексеева (1973, 1975) измеряла в специальных respirometers скорости движения и потребления кислорода у молоди барабули, кефали, атерины и угря. Молодь разных видов различалась по подвижности, длительности и скорости плавания. Средний уровень общего обмена рыб в этих опытах превышал уровень их основного обмена в 2,2–2,7 раза.

Эти результаты в общем согласуются с концепцией средних оптимальных скоростей. Сходные данные получены в опытах с колючей акулой массой около 2 кг, у которой в экспериментальных условиях общий обмен превышал в 1,7–2 раза уровень стандартного (Brett, Blacksbrough, 1978).

Согласно respirometric экспериментам Бретта (Brett, 1970, 1976) с сеголетками нерки массой 40–60 г уровень общего потребления кислорода молодь превышал величину стандартного обмена при температуре от 5 до 20°C примерно в 2 раза. Однако, как указывает Бретт, кормление даже на поддерживающем уровне провоцирует двигательную активность рыб, что приводит к увеличению энергозатрат более чем в 2 раза по сравнению со стандартным обменом. Увеличение рациона сопровождается увеличением общих энергозатрат, в результате чего общий обмен увеличивается в 4 раза по сравнению со стандартным. Наблюдения за повышением уровня обмена при кормлении рыб являются исключительно ценными, поскольку в подавляющем большинстве подобных экспериментов рыб обычно совершенно не кормили или использовали малое количество пищи.

Мы вместе с Б.П. Смирновым получили данные по динамике изменения уровня обмена у мальков кижуча в многосуточных непрерывных экспериментах. Кормление рыб приблизительно на уровне поддерживающего рациона вызывает стойкое (в течение 1 сут) увеличение потребления кислорода, в 2–3 раза превышающего стандартное, измеренное у адаптированных голодных рыб. Аналогичные данные получены в работе Винбека (Winbeck, 1979), обнаружившего у угрей возрастание уровня обмена в 3 раза после кормления.

Увеличение энергозатрат у рыб при кормлении может быть причиной увеличения пищевого поведения активности, однако эта активность, как показывают опыты по кормлению рыб в искусственных условиях, когда пища легко доступна, не может объяснить наблюдаемого увеличения уровня обмена. Другая возможная причина увеличения уровня энергозатрат после приема пищи — это так называемое специфическое динамическое действие пищи (сокращенно обозначаемое в физиологической литературе СДД). СДД представляет собой феномен увеличения уровня обмена после приема пищи, причины которого до сих пор неясны полностью. Не исключено, что СДД вызывается рефлекторной деятельностью нервной системы или опосредованно через действие гуморальных факторов. Вклад СДД в общий энергообъем животного рассматривается ниже.

В последнее время используется способ оценки энергозатрат рыб в природной обстановке с помощью ультразвуковых датчиков, регистрирующих уровень энергозатрат рыбы по интенсивности работы сердца. Опыты на радужной форели (Pride, Tytler, 1977; Wardle, Kanwisher, 1974; Oswald, 1978) показали, что в природных условиях в среднем за сутки общие затраты энергии в 1,6–2 раза превышали рассчитанный по стандартному обмену уровень энергозатрат.

Данные, помогающие определению уровня обмена у рыб, могут быть получены при непрерывных измерениях уровня обмена. На основании таких измерений можно построить кривые суточных изменений потребления кислорода. Обычно такие опыты проводятся в условиях голодания рыб. Хотя эти данные могут отличаться по абсолютным величинам от природных, такие измерения дают хорошее представление о ритмике и диапазоне изменений величины потребления кислорода. Измерение суточного ритма дыхания карпа (Кляшторин, 1976) показало, что даже у голодающих рыб уровень обмена в утренние и вечерние часы в 2,5–3 раза превышал низкий уровень ночного обмена. В среднем за сутки общий обмен всего в 1,2–1,4 раза превышал рассчитанный по величинам стандартного обмена.

Суточные ритмы поглощения кислорода у сеголетков карпа измерялись Г.Д. Поляковым (1973), по данным которого потребление кислорода возрастало в утренний максимум в 1,5–3, а в вечерний в 1,3–2 раза по сравнению с минимальным уровнем потребления O₂.

Как двигательная активность, так и величина потребления кислорода значительно колеблются в течение суток, поскольку пищедобывательная и вообще двигательная активность распределены во времени неравномерно. С точки зрения оценки кислородных потребностей рыб этот факт очень важен, поскольку для проявления активности рыб, свойственной им в природных условиях, среднесуточный уровень потребления кислорода не будет правильно характеризовать необходимое для нормальной деятельности напряжение растворенного кислорода.

Можно в первом приближении полагать, что активность рыб не противоречит концепции оптимальных скоростей, хотя для активных мигрантов, по-видимому, этот подход не всегда применим.

Исследование потребления кислорода во времени показывает, что в первом приближении у большинства исследованных видов среднесуточный уровень потребления кислорода в 1,2–3 раза превышает уровень обмена, рассчитанный по стандартному обмену.

Колебания суточного потребления кислорода и повышение уровня потребления кислорода после кормления дополнительно показывают, что при расчете кислородных потребностей рыб необходимо пользоваться уровнями обмена, в 2–6 раз превышающими стандартный, в зависимости от вида рыб. Наиболее высокие величины среднесуточных и максимальных энергозатрат свойственны видам с высокой двигательной активностью.

Под специфическим динамическим действием пищи (СДД) в физиологической литературе подразумевается повышение потребления кислорода, вызванное приемом пищи даже при самых строгих условиях покоя (Быков, 1954). Наибольший уровень СДД вызывает белковая пища, меньший — жиры и углеводы. Причины СДД до сих пор остаются не совсем понятными. По-видимому, часть эффекта СДД пищи, достигающего 40% всей энергии потребленного корма, составляют энергозатраты на усвоение, переваривание, секрецию желудочного сока и всасывание. Доставка всасывающихся компонентов пищи с кровью к тканям вызывает увеличение уровня обмена в клетках и тканях. Кроме того, акт еды рефлекторно вызывает увеличение обмена, хотя и не столь высокое, как при поглощении и переваривании полноценной пищи. Оценка величины СДД у рыб важна как с точки зрения оценки суммарной энергетической "стоимости" переваривания и усвоения, так и для оценки увеличения уровня общего обмена в результате эффекта СДД пищи.

Снижение уровня обмена при голодании хорошо известно физиологам (Строганов, 1962; Fry, 1957). У рыбы, лишенной корма, уровень обмена снижается вначале быстро, а затем медленно, стабилизируясь на некотором, почти постоянном, уровне. Полной стабилизации уровня не происходит, поскольку рыба при голодании постепенно теряет в массе. Вполне понятно, что расчет пищевых и кислородных потребностей рыб при учете лишь этого уровня обмена будет давать заниженные результаты. При оценке СДД желательно знать, во сколько раз может максимально увеличиваться уровень обмена и каков общий энергетический эффект СДД по отношению к энергетической ценности пищи. Интерес представляют также продолжительность действия СДД и влияние на величину СДД размера рациона. Измерение СДД у рыб осложняется тем, что в отличие от измерений, проводимых на крупных млекопитающих, увеличение потребления кислорода после приема пищи трудно отделить от увеличения потребления O_2 в результате возрастания общей двигательной активности рыб при кормлении и после него.

Как указывает Н.С. Строганов (1962), прием пищи увеличивает уровень обмена карпа от 30 до 100%. По данным А.Ф. Каревич (1957), потребление кислорода морским ершом возрастало в 6, камбалой-гlossой в 4, султанкой в 1,6 раза. Максимум потребления O_2 достигался в течение 4–6 ч после кормления, а продолжительность перевода действия СДД составляла 30–40 ч. Муир и Ними (Muir, Niimi, 1972) в опытах с гавайской кулией *Kuhlia Sandwicensis* показали, что уровень СДД достигал максимума через 12 ч после кормления и затем начинал постепенно снижаться. СДД линейно возрастало с увеличением рациона и потребление кислорода увеличивалось в 2–3 раза. Общая продолжительность повышения уровня обмена в результате действия СДД составила от 40 до 60 ч, а энергетический эквивалент СДД по отношению к энергии съеденного корма был от 16 до 19%. Пирс и Виссинг (Pirs, Wissing, 1974) провели измерение СДД ушастого окуня, показав, что энергетический эквивалент

СДД составляет от 5 до 24% (в среднем 13%) от общей энергетической ценности корма.

Бретт (Brett, 1970) в опытах с мальками нерки показал, что уровень потребления кислорода после кормления возрастал в 2–4 раза. К сожалению, общий энергетический эквивалент СДД не определялся, но эти данные показывают размах увеличения потребления кислорода при кормлении молоди лосося. Аналогичные данные об увеличении потребления O_2 в 2–3 раза при кормлении мальков кичужа получены нами вместе с Б.П. Смирновым. Продолжительность действия СДД превышала 40 ч. Сходные данные об увеличении потребления кислорода при кормлении в 3 раза в опытах получены с мальками угря (Winbeck, 1979).

Несмотря на довольно разобщенные сведения о величине СДД, можно полагать, что СДД представляет весомый компонент общих энергозатрат—15–20% энергетической ценности потребленной пищи. В то же время максимальное развитие эффекта СДД вызывает увеличение уровня обмена в 2–3 раза в течение, по крайней мере, нескольких часов, а общая продолжительность проявления СДД составляет 30–40 ч. Таким образом, само по себе кормление рыб сопровождается довольно значительным увеличением уровня обмена, который необходимо учитывать при оценке их кислородных потребностей в близких к природным условиям.

ЗАВИСИМОСТЬ АКТИВНОГО ОБМЕНА ОТ НАПРЯЖЕНИЯ КИСЛОРОДА

В природных условиях рыбы почти постоянно находятся в движении при миграциях, поиске пищи, преследовании добычи или уходе от хищников. Активно плывущие рыбы могут встречаться в природной обстановке с дефицитом растворенного кислорода. Вопрос о том, каким образом снижение напряжения растворенного кислорода может влиять на уровень активного обмена, ограничивая подвижность рыб и тем самым уменьшая возможности проявления нормальной пищедобывательной активности, имеет большое практическое значение.

Экспериментальных данных о влиянии гипоксии на уровень активного обмена в литературе мало. В то же время на основании имеющихся сведений о механизме газообмена в жабрах и регуляции дыхания можно сделать некоторые выводы относительно того, как будет изменяться потребление кислорода при активном плавании в условиях недостатка кислорода.

Активное плавание увеличивает потребности рыб в растворенном кислороде, и в соответствии с этим возрастают объем вентиляции и скорость кровотока. В то же время средний кислородный градиент между водой и кровью, а также процент утилизации кислорода из воды остаются практически постоянными. При максимальной скорости длительного плавания (критической скорости) объем кровотока и объем вентиляции, скорость кровотока и объем вентиляции достигают максимальных значений. По-видимому, к этому моменту достигает максимума и эффективная поверхность газообмена в жабрах. В таких условиях любое снижение P_{O_2} приведет к уменьшению потребления кислорода, поскольку все воз-

возможности компенсаторных механизмов дыхательной системы полностью использованы.

Как показали подробные исследования В.А. Долинина (1975), при гипоксии и увеличении двигательной активности рыб происходит компенсаторное увеличение объема вентиляции. Каждому значению объема вентиляции при гипоксии соответствует определенное значение процента утилизации кислорода из воды. Эта зависимость видоспецифична и отражает особенности дыхательной системы разных по экологии рыб. В.А. Долинин даны кривые зависимости коэффициента утилизации O_2 и объема вентиляции от P_{O_2} при разных температурах и язя, щуки и судака.

Дыхательную систему рыб можно рассматривать как механизм, обладающий определенной конечной мощностью. Величину максимального объема вентиляции, а также значение соответствующего процента утилизации экспериментально измеряют в условиях постепенного снижения напряжения кислорода в среде (Долинин, 1973). Максимальный уровень потребления кислорода выразится формулой

$$Q_{\max} = V_{\max} U_w C_{O_2}, \quad (43)$$

где V_{\max} — максимальный объем вентиляции; U_w — коэффициент утилизации, соответствующий этому объему; C_{O_2} — концентрация растворенного кислорода,

поэтому вместо символа концентрации можно при одной температуре пользоваться символом P_{O_2} :

$$Q_{\max} = V_{\max} U_w P_{O_2} \text{ const.} \quad (44)$$

Максимальному объему вентиляции соответствует определенное значение процента утилизации. Снижение P_{O_2} в этих условиях не приводит к увеличению объема вентиляции, поскольку ее предельный объем уже достигнут. В условиях, когда $V_{\max} = \text{const}_1$ и соответствующий ему процент утилизации — величина постоянная ($U_w = \text{const}_2$), потребление кислорода выразится простой зависимостью

$$Q_{\max} = \text{const const}_1 \text{ const}_2 P_{O_2}. \quad (45)$$

Иначе говоря, потребление кислорода при прочих равных условиях будет пропорционально напряжению кислорода в среде:

$$Q_{\max} \approx P_{O_2}. \quad (46)$$

На рис. 40 в качестве примера приведена расчетная кривая зависимости потребления кислорода от P_{O_2} для язя при 20°C. Исходные данные о максимальном объеме вентиляции, величине критического P_{O_2} и других параметрах взяты из работы В.А. Долинина (1974).

Как видно из рис. 40, потребление O_2 от максимального уровня снижается пропорционально уменьшению напряжения кислорода в среде. Эта линейная зависимость несколько нарушается после достижения критической точки.

Потребление кислорода рыбами при уровнях обмена, меньших максимального, не зависит от P_{O_2} в более или менее широких пределах, по-

скольку кислородный запрос и соответствующий ему объем вентиляции, а также эффективная площадь газообмена не достигают максимума. Это дает животному возможность компенсировать снижение напряжения кислорода в среде за счет увеличения объема вентиляции и других компенсаторных реакций. На рис. 40 показаны расчетные промежуточные уровни потребления кислорода между максимальным и минимальным уровнями. При максимальном уровне потребления кислорода уровень обмена полностью зависит от напряжения O_2 в среде, поскольку все возможности компенсаторных механизмов полностью исчерпаны. Чем ниже уровень потребления кислорода по отношению к максимальному, тем больше диапазон, в котором могут действовать компенсаторные механизмы, и тем шире зона "независимого" потребления кислорода.

В литературе пока мало данных о зависимости потребления кислорода при активном плавании от содержания кислорода. На рис. 41 и 42 показаны такие зависимости для золотоглазки *Amphiodon alosoides* и гольца *Salvelinus fontinalis* по литературным данным. Из рассмотрения кривых видно, что они отличаются от расчетной кривой некоторой кривизной, которая может быть результатом нескольких причин. Величина объема вентиляции при активном плавании против набегающего потока в туннельных респирометрах, где измеряют потребление кислорода при плавании, может превышать измеренные в состоянии покоя максимальные объемы вентиляции. Кроме того, в экспериментах не всегда возможно достижение максимального уровня потребления энергии. Зачастую максимальной скорости плавания в экспериментах не достигается, что приводит к появлению уплощенного участка на верхней части кривой и отклонению формы кривой от линейной.

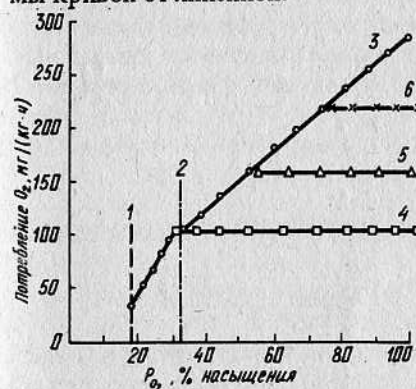


Рис. 40. Расчетная зависимость потребления кислорода от напряжения O_2 в среде у язя при увеличении двигательной активности:

1 — пороговое P_{O_2} ; 2 — критическое P_{O_2} ; 3 — кривая изменения потребления O_2 при активном движении; 4 — уровень стандартного обмена; 5 и 6 — потребление O_2 при разных уровнях двигательной активности

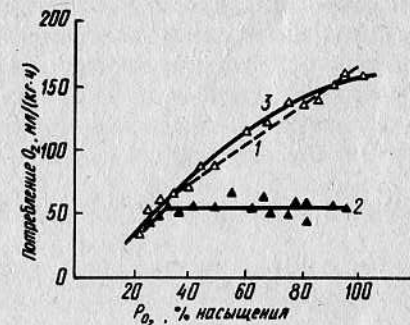


Рис. 41. Зависимость потребления кислорода от напряжения O_2 при активном плавании у золотоглазки (*Amphiodon alosoides*):

1 — расчетная зависимость потребления O_2 от P_{O_2} ; 2 — уровень стандартного обмена; 3 — экспериментальные данные о зависимости потребления O_2 от P_{O_2} при активном плавании. [Построено по данным Харта из (Fry, 1957).]

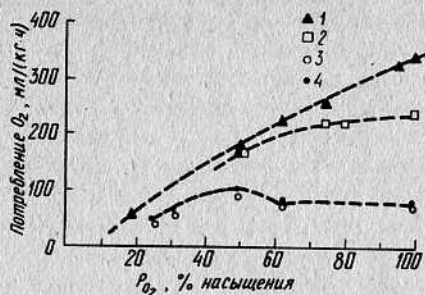


Рис. 42. Зависимость потребления кислорода от напряжения O_2 при активном плавании для гольца *Salvelinus fontinalis*: 1, 2 — активное плавание разной интенсивности; 3, 4 — стандартный обмен для акклиматизированных и неакклиматизированных рыб. (Построено по данным Basu, 1955; Job, 1955; Beamish, 1964.)

Расчетная кривая зависимости активного обмена от напряжения кислорода является в известной степени идеализированной, однако сравнение расчетных и экспериментальных данных показывает, что отклонение формы экспериментальных кривых от расчетных невелико и с учетом возможных погрешностей фактические и расчетные данные согласуются удовлетворительно.

Исходя из закономерностей работы дыхательной системы при гипоксии и активном плавании, можно рассчитать, какие уровни растворенного кислорода будут лимитировать тот или иной уровень потребления кислорода. Если известны максимальный уровень энергозатрат в состоянии наибольшей активности и минимальный уровень энергозатрат (т. е. стандартный обмен), а также величина критического напряжения кислорода, то, зная зависимость потребления кислорода от P_{O_2} , мы можем найти значение P_{O_2} , лимитирующее тот или иной уровень потребления кислорода. Вопрос состоит в том, каковы именно тот уровень двигательной активности и соответствующее ему потребление кислорода, которыми мы должны пользоваться для оценки содержания кислорода, необходимого для нормального существования рыб (роста, размножения, миграций и т. п.).

ОЦЕНКА ПОТРЕБНОСТЕЙ РЫБ В РАСТВОРЕННОМ КИСЛОРОДЕ

УРОВЕНЬ ЭНЕРГОЗАТРАТ РЫБ В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ

Прежде чем приступить непосредственно к оценке потребностей рыб в растворенном кислороде, необходимо подвести краткие итоги обсужденных выше вопросов.

Анализ практически всех имеющихся к настоящему времени данных о пороговых и критических напряжениях растворенного кислорода позволил очертить границы кислородной устойчивости (что значительно более ценно) и границы кислородной чувствительности для рыб разных видов. Однако величины критических напряжений кислорода характеризуют кислородные потребности голодных животных в лабораторной обстановке, в состоянии, близком к полной неподвижности, когда животное не может активно двигаться для добывания пищи и расти.

Существование рыб в природных условиях связано с их активным передвижением в поисках пищи, миграциями, уходом от хищников и т. п. При активном плавании дефицит кислорода выступает как фактор, лимитирующий скорость плавания и ограничивающий активное движение рыб как одно из основных условий их нормального существования. Серьезное внимание исследованиям двигательной активности рыб и измерению уровней их энергозатрат в разной обстановке начали уделять лишь в последние 10–15 лет, и сведения об уровне энергозатрат рыб в природной или близкой к ней обстановке пока немногочисленны. В некоторых аспектах мы лучше знаем об энергетике активного плавания рыб в эксперименте, чем в природной обстановке. Тем не менее на основе накопленных материалов можно составить общее представление об уровнях двигательной активности рыб и потребностях их в растворенном кислороде.

Имеющиеся данные можно разделить на две основные группы.

К первой группе относятся сведения о максимальном потреблении кислорода рыбами при скоростном плавании в экспериментальных гидродинамических установках.

Вторая группа включает определения, сделанные прямым и расчетными способами суммарных энергозатрат рыб в природных или близких к природным условиям.

В лабораторных экспериментальных установках рыбы относительно низкой подвижности (карась, карп) могут увеличивать уровень своего обмена в 2,5–4,5 раза (приблизительно в 3–5) по сравнению со стандартным. Более подвижные виды, как, например, смарида, кефаль, ставрида, могут увеличивать уровень обмена при активном плавании в 4–7,5 раза. Лососевые (радужная форель, нерка) в условиях эксперимента развивают высокие скорости плавания и способны в 6–13 раз увеличивать уровень обмена по отношению к стандартному.

Что касается попыток оценить уровень обмена у рыб в природных или близких к ним условиях, то здесь имеется несколько возможных подходов. Если исходить из представлений о закономерностях активного плавания рыб на так называемых энергетически оптимальных скоростях, то среднесуточные энергозатраты в 2 раза превышают уровень энергозатрат, рассчитанный по стандартному обмену.

Согласно расчетам, сделанным на основании наблюдений за скоростями плавания рыб в природных или близких к ним условиям, среднесуточные энергозатраты таких рыб, как окунь, лещ, молодь осетровых, в 1,1–1,8 раза превышают уровень энергозатрат, рассчитанный по стандартному обмену. По измерениям потребления кислорода у молоди кефали, атерины, барабульки в больших аквариумах их среднесуточные энергозатраты в 2,2–2,7 раза превышают расчетный уровень стандартного обмена. Сходные данные получены на основе данных по телеметрии сердечной активности у форели.

Однако двигательная активность рыб в течение суток распределена довольно неравномерно, и оценка кислородных потребностей рыб по среднесуточным энергозатратам не отражает важных особенностей потребности в кислороде для рыб разных видов. Кроме того, необхо-

димо принять во внимание, что у питающихся рыб под влиянием самого акта питания наблюдается значительный подъем потребления кислорода, что не всегда сопровождается увеличением двигательной активности.

Анализ прямых и расчетных данных об изменениях суточной ритмики потребления кислорода показывает, что энергозатраты в периоды повышенной активности у относительно малоподвижных рыб (каarp, налим) в 1,5–2 раза превышают уровень стандартного обмена. У рыб средней подвижности (окунь, лещ, судак) потребление кислорода в период увеличения активности в 3–4 раза превышает величину стандартного обмена. У осетра, семги, севрюги, совершающих нерестовые миграции, уровень общих энергозатрат в период активности возрастает приблизительно в 4–6 раз по сравнению с уровнем стандартного обмена.

Вполне понятно, что такая оценка может рассматриваться лишь в качестве первого приближения. Следует также учитывать, что деление рыб по степени их так называемой "двигательной активности" довольно условно и в значительной степени зависит от полноты наших знаний о биологии данного вида и доступности его для наблюдения в природных условиях, что до сих пор оставляет желать лучшего. При любой попытке классифицировать и обобщить разнородные данные неизбежно применение условных градаций, которые несколько искажают действительную картину, но позволяют систематизировать разнородные данные.

Подробное рассмотрение закономерностей физиологии дыхания при активном плавании показало, что уровню максимального потребления кислорода соответствует полное использование мощностей и компенсаторных возможностей сердечно-сосудистой и дыхательной систем, когда любое снижение напряжения растворенного кислорода в среде приводит к пропорциональному снижению потребления кислорода и соответственно скорости плавания. В условиях активного плавания на максимальных скоростях наблюдается полная зависимость потребления кислорода рыбой от напряжения O_2 . Скорость плавания уменьшается до нуля при напряжении кислорода, равном критическому.

Таким образом, мы знаем точку критического напряжения кислорода, соответствующую уровню потребления кислорода при практически полной неподвижности животного. Кроме того, нам известно, что для достижения максимума потребления кислорода при максимальной скорости плавания необходимо напряжение O_2 , соответствующее 100%-ному воздушному насыщению. В этих условиях любое снижение напряжения кислорода вызывает пропорциональное уменьшение потребления кислорода и соответственно этому скорости плавания. Промежуточные уровни энергозатрат и соответствующие им кислородные уровни располагаются между уровнем критического напряжения и уровнем полного насыщения.

Достигнутый к настоящему времени уровень знаний о величинах максимальных потреблений кислорода при активном плавании и особенно о величинах энергозатрат рыб в природных условиях не дает возможно-

сти провести полную оценку кислородных потребностей рыб. Если лососевые и осетровые образуют группы, относительно близкие по кислородной чувствительности и двигательному стереотипу, то для других рыб такие группы не всегда удается выделить. Среди карповых наряду с видами с низкой двигательной активностью (каarp, линь, карась) встречаются реофильные рыбы быстротекущих потоков и активные хищники. Еще больше разнообразие экологических типов рыб среди окунеобразных. Располагая ограниченными сведениями об изменениях уровня обмена у рыб в природных условиях, можно провести лишь довольно общую оценку потребностей рыб в растворенном кислороде.

В качестве реального примера, характеризующего группу малоподвижных рыб с низкой кислородной чувствительностью, взят карп. Название "карповые" здесь употреблено условно, поскольку соответствующий уровень кислородных потребностей характерен, по-видимому, не только для карпа, но и для ряда донных и малоподвижных морских и пресноводных рыб.

Лососевые характеризуются высокими уровнями двигательной активности и высокими показателями чувствительности к недостатку кислорода. К этой группе приближаются пелагические морские рыбы с относительно высоким уровнем двигательной активности и высокими значениями критических величин.

Группа, условно названная окуневыми, для характеристик которой взяты параметры кислородной чувствительности и двигательной активности, близкие к наблюдаемым у пресноводных окуневых, в общих чертах характеризует кислородные потребности средних по двигательной активности и кислородной чувствительности рыб. Из исследованных морских окунеобразных к этой группе близки смарида и барабулька.

Оценка кислородных потребностей рыб представлена на рис. 43. Для характеристики малоподвижных донных рыб использованы данные для карпа, рыб средней подвижности — данные для речного окуня и смариды. Для характеристики рыб высокой двигательной активности привлечены данные по лососевым (нерка, радужная форель).

Наклонные линии показывают ход полной зависимости уровня потребления кислорода от его напряжения при максимальных скоростях плавания. Уровни максимального потребления O_2 задаются (по ординате) в виде верхней и нижней границы возможного увеличения относительных энергозатрат. Поэтому от точки критического напряжения кислорода проводятся 2 линии.

На рис. 43 пунктиром ограничен диапазон вероятных уровней обмена, соответствующих периодам повышенной активности рыб в природных условиях. На оси абсцисс пунктирными линиями ограничены диапазоны напряжений O_2 , соответствующих этим уровням потребления кислорода.

Соответствие кислородной чувствительности и двигательной активности соблюдается не всегда. Например, осетровые, имеющие высокую кислородную чувствительность, по своему двигательному стереотипу могут быть отнесены к рыбам средней или даже малой активности, хотя при нерестовых миграциях могут проявлять довольно высокую двигательную

активность. Среди окунеобразных имеются виды с высоким уровнем подвижности и донные малоподвижные виды.

Кислородные потребности малоподвижных видов окуневых будут приближаться к соответствующим показателям для карповых, в то время как активные пелагические рыбы, как, например, ставрида, по своим кислородным потребностям будут приближаться к лососевым. Высокий уровень кислородных потребностей можно ожидать у высокоактивных скумбриевых и тунцов. Если бы мы располагали величинами критических напряжений кислорода и исчерпывающими данными о величинах энергозатрат любых рыб в природных условиях, то оценку потребностей рыб в растворенном кислороде можно было бы получить в каждом конкретном случае. Вопрос состоит как раз в том, чтобы на основе имеющихся представлений о физиологии дыхания рыб, а также довольно разнородных сведений об уровнях энергозатрат и проявляемой двигательной активности провести оценку кислородных потребностей рыб разных видов.

Кроме того, мы должны отдавать себе отчет в том, что, насколько разнообразен видовой состав рыб, настолько велико разнообразие двигательных и пищевых стереотипов и соответственно их кислородных потребностей. Даже при наличии всеобъемлющих сведений о кислородных потребностях рыб возникла бы необходимость в применении условных градаций, позволяющих определенным образом классифицировать рыб по кислородным потребностям для использования этих знаний в практических целях.

Приведенные на рис. 43 данные позволяют судить о величинах кислородных потребностей рыб при 15°C. При увеличении температуры соотношение активного и стандартного обмена изменяется незначительно, и оценку зависимости кислородных потребностей рыб при разных температурах можно провести, пользуясь данными об изменении критических величин от температуры. На рис. 44 приведена схема кислородных потребностей рыб в зависимости от температуры по разным критериям.

Как видно из рис. 44, наиболее низко расположена линия пороговых величин. Над ней проходит кривая критических напряжений кислорода. Выше уровня критических величин расположен диапазон кислородных потребностей рыб, оцененный по уровням их двигательной активности. Поскольку мы при расчетах задаемся нижней и верхней границей относительных энергозатрат, то получаем нижнюю и верхнюю границы диапазона вероятных кислородных потребностей.

Из представленных на рис. 43, 44 данных видно, что диапазоны для лососевых, осетровых и окуневых почти полностью перекрываются и различия отмечаются только для их нижних границ. Диапазон кислородных потребностей карповых расположен заметно ниже.

Особенно большую важность представляет сравнение верхних границ кислородных потребностей рыб. Поскольку для оценки кислородных потребностей рыб использовались осредненные данные, существует опасность приуменьшения кислородных требований для части наиболее чувствительных к недостатку кислорода видов. При оценке кислородных потребностей рыб по верхней границе диапазона можно рассчитывать на большой запас надежности, поскольку верхняя граница в наибольшей ме-

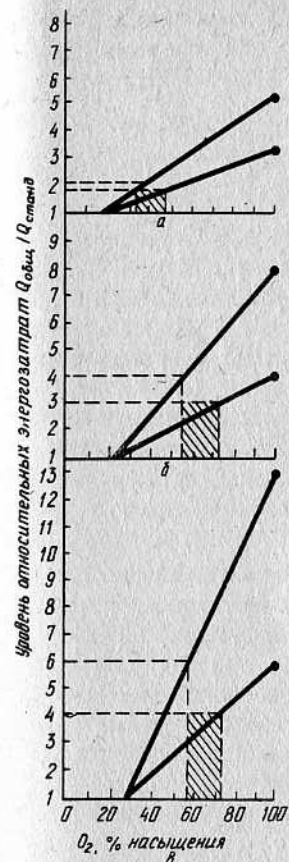


Рис. 43. Графики для приближенной оценки напряжения кислорода по уровню относительных энергозатрат при движении (15°C):

а — карповые; б — окуневые; в — лососевые

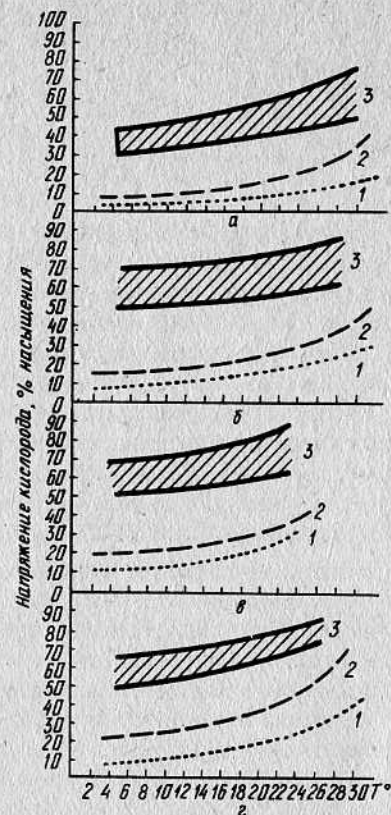


Рис. 44. Диапазоны кислородных потребностей разных рыб в зависимости от температуры:

а — карповые; б — окуневые; в — лососевые; г — осетровые; 1 — катастрофический уровень O_2 ; 2 — уровень выживания при нулевом росте; 3 — диапазон нормальной активности (нелимитированного роста)

ре может гарантировать обеспечение нормального кислородного режима, необходимого рыбам в природных условиях.

Сравнение верхних границ диапазонов кислородных потребностей (рис. 45) показывает, что эти границы для лососевых, осетровых и окуневых располагаются достаточно близко и могут быть аппроксимированы общей кривой. В то же время верхняя граница кислородного диапазона для карповых проходит значительно ниже. Это дает возможность упростить анализ кислородных потребностей различных рыб, сравнивая данные только для двух групп рыб: карповых и пр.

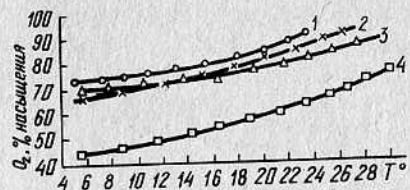


Рис. 45. Верхние границы диапазонов кислородных потребностей рыб, соответствующих нормальной активности животных: 1 — лососевые; 2 — осетровые; 3 — окуневые; 4 — карповые

В пределах рассмотренных температур общий диапазон кислородных потребностей для карповых ограничен величинами от 30 до 75%, а диапазон для окуневых, лососевых и осетровых — величинами от 50 до 90% насыщения. Рассматривая уровни кислородных потребностей рыб на рис. 44, можно отметить следующие особенности каждого из выделенных уровней и диапазонов.

1. Уровень, ограничиваемый пороговыми величинами, в природных условиях характеризует катастрофическую ситуацию, при которой наблюдается массовая гибель рыб. Как уже отмечено, несмотря на важность знания этого уровня, для оценки кислородных потребностей рыб он представляет ограниченный интерес.

2. Уровень критических величин характеризует минимальные потребности в кислороде, когда голодное, адаптированное животное практически не проявляет двигательной активности. В природных условиях такой уровень активности соответствует ситуации, когда животное не способно двигаться, добывать пищу и расти. Поэтому в природной обстановке критическое напряжение кислорода характеризует уровень простого выживания рыбы без роста. Уровень "выживания", по существу, представляет собой предельное напряжение кислорода, которое может перенести рыба, не погибая. С точки зрения общих положений токсикологии рыб (Строганов, 1972; Лукьяненко, 1967) этот уровень, не обеспечивающий роста животных, не может рассматриваться в качестве допустимого. Однако в случаях, когда рыба в норме не питается (например, во время зимовки), критическое напряжение кислорода может рассматриваться как основа для оценки потребности в растворенном кислороде.

3. Плавание рыбы с максимальной скоростью требует максимума напряжения кислорода, что соответствует полному насыщению воды кислородом воздуха. Уровень "неограниченной активности" животного в природных условиях проявляется не всегда. Этот уровень скорее отвечает условиям скоростного плавания рыб в гидродинамических условиях и указывает на предел их физиологических возможностей. Уровень неограниченной активности является уровнем 100%-ного воздушного насыщения, имеет лишь теоретическое значение и на схеме не приводится.

4. Диапазон напряжений кислорода, рассчитанный по уровням энергозатрат при двигательной активности, свойственной рыбам в естественной обстановке, может рассматриваться как диапазон "нормальной активности".

Кислородные потребности рыб на уровне нормальной активности характеризуются кислородными условиями (уровнем, диапазоном O_2),

необходимыми для рыбы, которая осуществляет поиск пищи, мигрируя, спасается от хищников или преследует добычу, т. е. нормально существует и растет в природных условиях. Вполне понятно, что уровни "нормальной активности" представляют для оценки кислородных потребностей рыб наибольший интерес и в дальнейшем мы уделяем основное внимание этим уровням.

Рассмотренный здесь подход к оценке кислородных потребностей рыб базируется, с одной стороны, на закономерностях физиологии дыхания рыб в покое и движении, а с другой — на данных об увеличении потребления кислорода и двигательной активности рыб разных видов в эксперименте и природной обстановке. Кроме того, в литературе имеются пока немногочисленные экспериментальные данные о росте молоди и развитии эмбрионов некоторых рыб при различных кислородных условиях. Сравнение полученных независимыми методами данных с проведенной выше оценкой представляет большой интерес.

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ РЫБ В УСЛОВИЯХ ДЕФИЦИТА КИСЛОРОДА

Исследования влияния дефицита кислорода на развивающуюся икру рыб довольно многочисленны. Это объясняется тем, что содержание растворенного кислорода является одним из главных факторов, ограничивающих успешность размножения рыб. Имеющиеся данные по влиянию дефицита кислорода на эмбриогенез распределены очень неравномерно. Большая часть работ посвящена эмбриогенезу лососевых и значительно меньше рыбам других видов. Одним из фактов, осложняющих такие исследования, является тот, что кардинальное значение для развивающегося эмбриона имеет омывание икринки водой, приносящей растворенный кислород.

Получение воспроизводимых данных во многом определяется тем, насколько авторам удавалось исключить в опытах влияние фактора проточности.

Осетровые. Инкубация развивающейся икры русского осетра *Acipenser güldenstädti* при содержании O_2 от 7,5 до 9,5 мг/л (75–95% насыщения) практически не влияет на выживаемость зародышей, однако уменьшение содержания O_2 до 5–5,5 мг/л (60–53% насыщения) снижало выживаемость до 63% по сравнению с контролем. Одновременно с уменьшением выживаемости отмечали удлинение эмбрионального периода и уменьшение размеров вылупляющихся личинок. По-видимому, отмечаемые нарушения начинают выявляться при несколько более высоком содержании кислорода — около 6–7 мг/л (60–70% насыщения) (Юровицкий, 1964; Юровицкий, Резниченко, 1963).

Окунеобразные. Инкубирование икры судака при 10°C и содержании кислорода около 3 мг/л (26% насыщения) вызывало задержку выклева, но гибели эмбрионов не наблюдалось. Можно полагать, что влияние недостатка кислорода на икру судака начинает ощущаться как неблагоприятное при содержании его около 30% насыщения. Увеличение гибели икры и

нарушение эмбриогенеза наблюдались при снижении содержания кислорода до уровня 15% насыщения (Van Horn and Balch, 1957).

Снижение содержания кислорода при инкубации икры большеротого окуня *Micropterus salmoides* до 2–3,5 мг/л (20–40% насыщения) при температурах от 15 до 20°C вызывало падение выживаемости более чем на 10% относительно контроля (100%-ного насыщения). Увеличение содержания кислорода выше 3,5 мг/л не приводило к существенному увеличению выживаемости икры (Dadly, 1969) (Dadly, Eiper, 1975). Сходные данные по выживаемости эмбрионов получены в другой работе (Siefert, Hergman, 1977), где выживаемость эмбрионов черного ушастого окуня (*Pomoxis niatomaculatus*) начинала снижаться только при уменьшении содержания кислорода до 2,5–3 мг/л (28–32% насыщения).

По данным других авторов, икра большеротого окуня при 20°C развивается без видимых нарушений при снижении содержания кислорода до 35% насыщения. При 23°C снижение содержания кислорода до 70% насыщения приводило к замедлению эмбриогенеза, но выживаемость эмбрионов начинала уменьшаться при падении содержания кислорода до 35% насыщения (Carlson, Siefert, 1974). Снижение выживаемости эмбрионов большеротого окуня начиналось при падении содержания кислорода до 2,5 мг/л (27% насыщения при 20°C) (Spoor, 1977). Для икры малоротого окуня *Micropterus dolomei* при 20°C начало снижения выживаемости отмечено при 48% насыщения воды. У белого окуня *Morone chrysops* снижение выживаемости наблюдалось только после снижения содержания кислорода до 20% насыщения (Siefert, Carlson, Hergman, 1974). Исходя из имеющихся данных, уменьшение выживаемости зародышей у судака, большеротого окуня, малоротого белого и черного окуня при температурах от 10 до 25°C происходит при снижении содержания кислорода от 20 до 48% насыщения. Торможение развития и удлинение срока инкубации при температурах 23–25°C отмечалось при 70%-ном насыщении.

Карпообразные. При снижении содержания кислорода до 5 мг/л (около 50% насыщения) увеличивалась смертность развивающейся икры леща *Abramis brama*, а при 30% насыщения наблюдали 100%-ную смертность икры (Юровицкий, Резниченко, 1961). Икра вьюна *Misgurnus fossilis* нормально развивается при снижении содержания кислорода до 1,4–1,9 мг/л (около 15–22% насыщения), хотя при дальнейшем снижении содержания кислорода происходило уменьшение выживаемости и нарушение эмбриогенеза (Юровицкий, 1965). В развивающейся икре вьюна происходило преждевременное вылупление личинок при снижении содержания O₂ до 3,4 мг/л (около 32% насыщения). Для развивающейся икры рыбца *Vimba vimba* снижение содержания кислорода до 5,5–6 мг/л (55–60% насыщения) сопровождалось увеличением смертности зародышей и появлением уродств. Однако в некоторых сериях опытов эти нарушения обнаруживались лишь при более низком содержании кислорода (Юровецкий, 1965). Для икры карпа замедление эмбрионального развития наступало при снижении содержания растворенного кислорода до 6 мг/л (68% насыщения при 25°C) (Kaur, Toor, 1978). У верховки *Leuciscus delineatus* уменьшение выживаемости эмбрионов по отношению

к уровню воздушного насыщения наблюдалось при снижении содержания растворенного кислорода до 4,9 мг/л (53% насыщения) (Гулидов, 1974). Снижение выживаемости икры одного из видов американских карповых *Pimephales promelas* при 15–20°C происходило при уменьшении содержания O₂ до 4–5 мг/л (45–55% насыщения) (Brungs, 1971).

Суммируя имеющиеся данные для карповых, можно заключить, что диапазон содержания кислорода, при котором начинается снижение выживаемости карповых, довольно широк: от 15–32% у вьюна до 68% насыщения у карпа. По-видимому, здесь проявляются видовые различия, хотя имеет значение и различие температуры инкубации. Среднее напряжение кислорода, при котором начинается снижение выживаемости для карповых, составляет 42–45% насыщения.

Лососевые. Развивающуюся икру кеты *Oncorhynchus keta* на разных стадиях развития подвергали выдерживанию в течение 7 дней при низких содержаниях растворенного кислорода (1,0–1,8 мг/л), что при температуре 10°C соответствует 9–16% насыщения. Затем пробы икры переносили в проточные лотки с высоким содержанием кислорода (около 100% насыщения). При последующем инкубировании в этих условиях наблюдали задержку в развитии эмбрионов. Задержка была минимальной на первых и последних этапах эмбриогенеза, достигая максимума для эмбрионов, находившихся примерно на середине развития (200–220 градусо-дней). Достоверного влияния на выживаемость временное снижение содержания кислорода не оказывало, но отмечали появление уродств у эмбрионов, подвергнутых воздействию дефицита кислорода на ранних этапах развития (Alderdice, Wicett, Brett, 1958). В аналогичных опытах с 3-дневным снижением содержания кислорода до 0,8–1,5 мг/л при инкубации икры радужной форели *Salmo gairdneri* наблюдали снижение выживаемости зародышей до 76%. Менее сильное снижение содержания кислорода в опыте приводило к уменьшению летального эффекта. Согласно данным этой работы (Gottwald, 1965) снижение содержания растворенного кислорода до 5 мг/л (около 50% насыщения) вызывает нарушения эмбриогенеза и увеличение смертности зародышей. Аналогичные данные о появлении у кижуча *O. kisutch* нарушений в эмбриогенезе при снижении содержания до 40–60% насыщения отмечены в другой работе (Mason, 1969).

Инкубирование икры чавычи *O. tshawitcha* и радужной форели в течение всего эмбрионального периода при различных содержаниях кислорода показало, что снижение содержания кислорода до 2,6 мг/л (22% насыщения при 10–11°C) вызывает уменьшение выживаемости зародышей. При содержании кислорода около 1,6 мг/л происходила практически полная гибель эмбрионов. В то же время при понижении содержания кислорода с 11,2 до 5,5 мг/л (от 100 до 48% насыщения) длина личинок снижалась на 10%, а при снижении содержания кислорода до 3 мг/л (26% насыщения) — на 25%. Выживаемость свободных эмбрионов форели и чавычи уменьшенной длины в воде с пониженным содержанием кислорода не отличалась от контрольных. Остается неясным, насколько высока выживаемость таких эмбрионов в природных условиях (Silver et al., 1963).

Сходные данные по выживаемости эмбрионов стальноголового лосося и кичужа получены в другой работе (Shumway, Warren, Doudoroff, 1964), где при любом снижении содержания кислорода ниже точки полного воздушного насыщения наблюдали уменьшение длины и массы эмбрионов. Увеличение смертности эмбрионов наблюдалось лишь при снижении уровня растворенного кислорода до 2,6–3,2 мг/л (25–35% насыщения). Икра радужной форели при 8–9°C на ранних стадиях развивалась без видимых нарушений при содержании кислорода всего 35–40% насыщения. Однако, уже начиная со стадии гастролы, для нормального хода эмбриогенеза необходимо 60–70%-ное насыщение воды кислородом воздуха. Полагают, что для нормального эмбриогенеза радужной форели требуется как минимум 80%-ное насыщение (Остроумова, 1974).

По данным Ходжер (1973), при 6–7°C снижение содержания кислорода с 8–12 до 6,2 мг/л (до 55% насыщения) снижает скорость роста эмбрионов кеты, а при содержании 2,7–3,2 мг/л (23–27% насыщения) происходили нарушения эмбриогенеза и повышение смертности зародышей. В то же время на ранних стадиях эмбриогенеза такое снижение содержания O₂ не оказывало неблагоприятного воздействия. Развитие икры радужной форели при температуре 5–10°C нарушалось, и смертность зародышей возрастала в 2 раза при снижении содержания кислорода до 30–35% насыщения. В то же время инкубирование икры форели при повышенных содержаниях кислорода (200 и 300% насыщения) приводило к некоторому снижению выживаемости. Оптимум развития форели за весь период инкубирования располагается несколько ниже уровня полного насыщения (Ходжер, 1974).

По наблюдениям М.Л. Крыгина (1962), выживаемость эмбрионов симы *O. sima* достигает от 35 до 70%. Повышение содержания кислорода до 14 мг/л (140% насыщения) вызывает у выплывающихся эмбрионов пузырьковую болезнь, возникающую при пересыщении воды растворенными газами.

При оценке возможного действия на эмбрионы лососевых и других рыб недостатка кислорода мы сталкиваемся со своеобразной ситуацией. Снижение выживаемости эмбрионов при уменьшении содержания растворенного кислорода наступает при довольно значительном понижении содержания растворенного кислорода — до 30–50% насыщения, т. е. в 2–3 раза ниже уровня полного насыщения. В то же время имеющиеся данные о зависимости роста эмбрионов от содержания кислорода показывают, что чем больше содержание кислорода, тем крупнее эмбрионы, а в некоторых случаях уменьшается смертность эмбрионов в период инкубации. Увеличение размеров личинок и уменьшение смертности происходит и при значительном пересыщении воды кислородом (150, 200 и даже 300% насыщения) (Гулидов, 1977).

Казалось бы, что для наиболее успешного развития эмбрионов необходимы такие кислородные условия, которые редко наблюдаются в природных условиях и практически исключаются для лососевых, икра которых развивается на водотоках под слоем грунта. Однако наряду с такими, казалось бы, благоприятными показателями, как увеличение размеров эмбрионов и увеличение выживаемости, в ряде случаев развитие эмбрио-

нов при пересыщении воды кислородом сопровождается развитием "пузырьковой болезни", угнетением образования эритроцитов, недоразвитием дыхательных органов. Некоторые стороны вопроса о влиянии повышенного содержания кислорода на эмбриогенез рыб рассмотрены детально в работах П.Н. Резниченко и М.В. Гулидова (1969, 1977). Следует отметить, что размер эмбрионов не может быть определяющим фактором для оценки уровня кислорода, оптимального для развития зародышей. На рис. 46 показана зависимость длины эмбрионов чавычи от содержания кислорода в эмбриональный период. Длина зародышей слабо зависит от содержания кислорода, и уменьшение содержания кислорода в 2 раза (от 12 до 6 мг/л) приводит к снижению длины зародышей только на 10% по сравнению с длиной эмбрионов, инкубированных при полном насыщении воды кислородом воздуха.

В природных условиях обычно наблюдаются более или менее длительные колебания содержания кислорода в воде, омывающей икру. Полагают, что именно такой непостоянный кислородный режим индуцирует своевременное развитие адаптивных механизмов дыхательной системы. Для того чтобы гарантировать получение физиологически полноценной молоди в искусственных условиях, некоторые авторы предлагают переменный кислородный режим, который бы активировал развитие у развивающихся эмбрионов адаптивных дыхательных механизмов (Гулидов, 1971).

В естественных условиях кислородный режим инкубации икры лососевых зависит от конкретных гидрологических условий, складывающихся в грунте нерестовых бугров. У горбуши и чавычи нерестовые бугры омываются подрусловыми водами, содержание кислорода в которых мало отличается от содержания кислорода в поверхностном речном потоке. Для таких видов, как кета, кижуч, нерка, развитие которых происходит на выходах грунтовых вод, содержание кислорода в природных условиях в норме составляет 40–80% насыщения при 4–5°C (Леванидов, 1968; Смирнов, 1975; Вронский, 1974).

В грунтах нерестилиц, питаемых подрусловыми водами, содержание кислорода в гнездах с икрой ввиду уменьшения проницаемости грунтов снижается до 50% насыщения. Специфика развития икры лососевых в грунте обусловила комплекс приспособлений, способствующих выживаемости эмбрионов в широком диапазоне содержания кислорода (Врон-

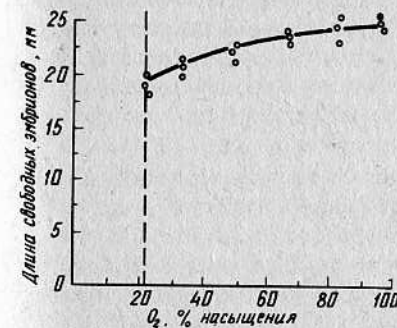


Рис. 46. Зависимость длины выплывающихся зародышей чавычи от содержания растворенного кислорода при инкубации ($T = 11^\circ\text{C}$) (по данным Silver et al., 1963). (Пунктиром обозначена граница резкого снижения выживаемости эмбрионов.)

ский, 1974). На это указывают результаты экспериментов (Silver et al., 1963); с икрой кижуча, чавычи, стальноголового лосося и радужной форели, которые имеют сходные характеристики выживаемости и замедления роста при недостатке кислорода.

Несмотря на разнородность рассмотренных данных, есть возможность приблизительно наметить пределы, с которых начинается неблагоприятное воздействие недостатка кислорода на эмбрионы. Если использовать критерий снижения выживаемости эмбрионов, то для икры лососевых 30–50% насыщения при температуре 5–10°C можно считать границей, ниже которой происходит заметное повышение смертности зародышей. Труднее установить такие пределы по величине снижения размеров эмбрионов. Этот показатель характеризует скорость роста эмбриона под оболочкой яйца. Если условно принять за минимальный реальный эффект снижения содержания растворенного кислорода, приводящее к 5%-ному уменьшению длины эмбрионов, то для форели, стальноголового лосося, кижуча и чавычи этот уровень составляет от 60 до 75% насыщения при температурах 5–10°C.

Трудность анализа данных о зависимости эмбриогенеза от кислородных условий инкубации связана с необходимостью учета разнородных данных, из которых часть характеризует влияние дефицита кислорода на выживаемость эмбрионов, а часть базируется на измерении скорости роста и учета морфологических нарушений эмбриогенеза при разных кислородных условиях. Тем не менее очевидна необходимость краткого суммирования результатов.

Осетровые. На основе немногочисленных данных можно констатировать, что при температуре 10–15°C содержание кислорода 60–70% насыщения является границей, ниже которой наблюдается различные нарушения эмбриогенеза.

Лососевые. На основании данных по выживаемости эмбрионов при температуре 4–11°C уровень растворенного кислорода от 25 до 50% насыщения является тем пределом, ниже которого происходит увеличение смертности эмбрионов, которое быстро возрастает при дальнейшем снижении содержания кислорода. Анализ данных по росту эмбрионов показывает, что граница содержания кислорода, ограничивающая рост эмбрионов, проходит около 60–75% насыщения воды кислородом воздуха.

- Окунеобразные. При температуре от 10 до 25°C уровень кислорода, оказывающий влияние на выживаемость эмбрионов, составляет от 30 до 50% насыщения. Следует отметить, что для окунеобразных отсутствуют данные по росту эмбрионов в зависимости от кислородного режима. Поэтому можно предполагать, что с учетом последнего фактора уровень требуемого напряжения кислорода будет несколько выше.

Карпообразные. Рассмотренные данные указывают на значительную видовую вариабельность карпообразных. Большинство данных характеризует выживаемость эмбрионов в зависимости от содержания кислорода. Можно полагать, что снижение уровня растворенного кислорода при температуре от 15 до 25°C до 30–50% насыщения (в отдельных случаях до 68% насыщения).

Прочие рыбы. Напряжение растворенного кислорода, которое приводит к уменьшению выживаемости эмбрионов, для кефали составляет около 53%, для щуки — примерно 100% насыщения, хотя в некоторых опытах снижение содержания кислорода до 40% насыщения не приводило к значительному уменьшению выживаемости эмбрионов. (Гулидов, 1969; Sylvester et al., 1975). Итоговые данные о границах содержания растворенного кислорода, ниже которых наблюдается нарушение эмбриогенеза, приведены в табл. 26. Несмотря на заметные видовые различия, верхняя граница выделенных диапазонов содержания растворенного кислорода различается не столь существенно, как это можно было бы ожидать на основании данных по кислородной чувствительности взрослых рыб. Несмотря на довольно большое сходство верхнего уровня диапазона растворенного кислорода, необходимо принять во внимание различие температур, при которых происходит эмбриогенез. Для лососевых это 4–11°C, осетровых 10–15°C, у окунеобразных и карпообразных 15–25°C. Общий диапазон напряжения кислорода для всех исследованных рыб составляет 50–80% насыщения.

Таблица 26

Уровни растворенного кислорода, необходимые для развития икры без нарушений эмбриогенеза (объяснения в тексте)

Вид рыб	Температура T, °C	Диапазон растворенного O ₂ (% насыщения)	Примечание
Осетровые	10–15	60–70	—
Лососевые	4–11	60–80	С учетом данных по росту
Окунеобразные	10–25	30–50 (70)	Данные по выживаемости. В скобках — с учетом данных по росту
Карпообразные	15–25	30–70	—

Вполне понятно, что подытоживание разнородного материала — достаточно сложная задача. Многие из рассмотренных работ заслуживают более детального разбора, чем это сделано здесь, однако задача оценки кислородных потребностей рыб заставляет подходить к этому материалу с определенными требованиями, что сокращает возможность всестороннего обсуждения.

При рассмотрении данных табл. 26 необходимо принять во внимание, что нижний предел диапазона содержания кислорода для каждого из видов характеризует минимальные величины содержания кислорода, которые были найдены в экспериментах и при которых, возможно, не происходит снижения выживаемости эмбрионов. Однако не исключено, что рост эмбрионов в этих условиях может подавляться. Выупление личинок уменьшенного размера может явиться фактором, от которого зависят дальнейшая выживаемость, а также скорость роста, успешность пе-

рехода на экзогенное питание и т.п. Поэтому при оценке кислородных потребностей эмбрионов особенно важно знать верхний предел кислородного диапазона, характеризующий практически нелIMITированный рост зародышей.

РОСТ МОЛОДИ РЫБ ПРИ РАЗНЫХ КИСЛОРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

При рассмотрении зависимости скорости роста рыб от содержания кислорода необходимо помнить, что условия кормления в значительной степени влияют на получаемые результаты. В подавляющем большинстве использованных работ по измерению влияния кислородного режима на рост корм рыбам давали без ограничения. Это позволяет в полной мере выявить тормозящее рост влияние недостатка кислорода. В природных условиях пища не всегда доступна животным в неограниченном количестве и условие неограниченного рациона не всегда выполняется. Вместе с тем только такая постановка экспериментов позволяет достоверно судить о потенциальных возможностях роста животных в разных кислородных условиях.

Осетровые. Несмотря на большой практический интерес к этой группе рыб, данные о влиянии кислородного режима на рост осетровых ограничены. Утилизация пищи на рост севрюги и русского осетра и соответственно скорость роста сеголетков при температурах от 18 до 25°C уменьшаются при снижении содержания кислорода до 5–5,5 мг/л (около 60% насыщения) (Лозин, 1956). А.П. Сливка (1974) указывает, что рост двухлетков гибрида белуга х стерлядь при 23–26°C был оптимальным при содержании кислорода 7–9 мг/л (85–95% насыщения), но замедлялся почти в 2 раза при уменьшении содержания O₂ до 3–4 мг/л (35–45% насыщения). По другим данным (Олифан, 1941), мальки севрюги уменьшали скорость роста на 20% при снижении содержания кислорода при 20–22°C до 6,3 мг/л (68% насыщения), а при снижении содержания кислорода до 4,5 мг/л — на 43%. Таким образом, диапазон содержания кислорода, внутри которого наблюдается уменьшение скорости роста молоди осетровых, составляет 6,3–5,5 мг/л, или примерно от 60 до 68% насыщения при температурах от 20 до 28°C. Не всегда можно точно сказать, когда начинается угнетение роста, поскольку авторы зачастую не располагают достаточно подробными данными. Можно полагать, что граница содержания кислорода, ниже которой начинается угнетение роста молоди, проходит около 70% насыщения. Это согласуется с оценкой кислородных потребностей осетровых, сделанной исходя из оценки вероятного уровня их энергозатрат.

Окунеобразные. Рост большеротого окуня был максимальным при содержании кислорода, близком к полному воздушному насыщению (около 8 мг/л при 26°C). При содержании кислорода около 5 мг/л (60% насыщения) рост замедлялся на 8,5%, а при 25 и 35% насыщения — соответственно на 30 и 20%. Усвояемость корма при этих условиях заметно снижается. В то же время опыты при выращивании мальков при повышении содержания кислорода 20 мг/л (около 200% насыщения) показали,

что не только не происходит увеличения скорости роста по сравнению с контролем, но примерно на 10% угнетается рост мальков (Stewart, Shumway and Doudoroff, 1967). По данным, приводимым в этой работе, рост большеротого окуня при 20°C угнетается соответственно на 4 и 20% при снижении содержания кислорода до 6,2 и 4,4 мг/л (65 и 47% насыщения). Временное снижение содержания кислорода примерно до уровня 30% насыщения по 8 ч в день в течение 9 сут приводило к снижению скорости роста скального окуня *Ambloplites rupestris* на 60%, что явилось следствием снижения потребления рыбами корма и падения "аппетита" (Bouck, 1972). В другой работе (Stewart et al., 1967) переменный кислородный режим при колебаниях содержания кислорода от 8 до 2 мг/л вызывал замедление роста большеротого окуня.

Имеющиеся данные показывают, что оптимальный рост молоди остается практически неизменным до 35–65% насыщения. Нижняя граница этой зоны представляется несколько заниженной, поскольку при снижении содержания кислорода до 35% насыщения скорость роста уменьшалась почти на 60%. 10–20%-ное снижение роста должно было бы наблюдаться при снижении уровня кислорода приблизительно до 40–45% насыщения. Таким образом, снижение содержания кислорода до 45–65% насыщения можно считать пределом, за которым у окунеобразных наблюдается угнетение роста. Эти данные неплохо согласуются с результатами оценки кислородных потребностей окунеобразных по вероятным уровням их двигательной активности.

Лососевые. Довольно большое количество работ посвящено влиянию кислородного режима на рост молоди лососевых.

Скорость роста мальков кижуча при 20°C снижалась на 8% при падении содержания кислорода до 85% насыщения по сравнению с ростом их в условиях полного насыщения воды воздухом. Снижение содержания растворенного кислорода до 64% насыщения замедляет рост мальков на 32% (Hermann, 1958). По данным других опытов, мальки кижуча при 18°C уменьшали скорость роста на 8,17 и 43% при снижении содержания кислорода соответственно до 53, 41 и 32% насыщения (Hermann, Warren, Doudoroff, 1962).

Фишер (Fisher, 1963) исследовал рост мальков кижуча при содержаниях растворенного кислорода от 30–35 до 2 мг/л (от 370 до 20% насыщения). Оптимальные условия для роста наблюдались при содержании кислорода от 60 до 150% насыщения. Увеличение или уменьшение содержания растворенного кислорода относительно этих пределов вызывало угнетение роста мальков.

Тормозящее действие на рост молоди достоверно начиналось после падения уровня растворенного O₂ до 60–65% насыщения. Потребление пищи (аппетит) подопытных рыб снижалось, начиная с этого уровня, но усвояемость пищи заметно уменьшалась только с 45%-ного насыщения. Содержание кислорода, при котором рыбы потребляли такое количество корма, когда они могли лишь поддерживать свою массу, составляет около 2 мг/л (20% насыщения). Характерно, что эта величина довольно близка к уровню критического содержания кислорода для молоди кижуча, равному 25–28% насыщения (Кляшторин, 1975). Молодь других ви-

дов лососевых (голец, нерка, чавыча) имеет сходные значения критических напряжений кислорода.

Согласно данным Хатчинсона и Тэтчера, приводимым в работе (Doudoroff, Shumway, 1970), у сеголетков кижуча при 15°C скорость роста снижалась на 40% при уменьшении содержания растворенного кислорода до 3 мг/л (около 30% насыщения), тогда как угнетение роста начиналось при содержании кислорода около 50% насыщения.

У гольца *Salvelinus alpinus* при более низких температурах (от 8 до 16°C) торможение роста отмечали только после снижения содержания кислорода менее 50% насыщения (Swift, 1964). По данным Ю.Д. Никифорова (1953), у молоди балтийского лосося скорость роста снижалась почти в 2 раза при уменьшении содержания кислорода с 10–11 до 5–5,5 мг O₂/л (примерно до 50% насыщения). Снижение содержания кислорода менее 60% насыщения при температуре 15–18°C замедляет рост радужной форели и увеличивает затраты кормов на выращивание, что указывает на снижение усвояемости или частичное уменьшение потребления корма (Albrecht, 1974).

По данным Итава (Itazawa, 1971), так называемый уровень, необходимый для нормального существования годовиков радужной форели при температуре 10–18°C, составляет 52–58% насыщения. При снижении напряжения растворенного кислорода происходит уменьшение потребления пищи и ее усвояемости. На уменьшение скорости роста радужной форели при снижении содержания кислорода указывает И.Н. Остроумова (1976).

Таким образом, при температуре 15–18°C скорость роста мальков кижуча остается постоянной при снижении содержания кислорода до 50–65%-ного уровня насыщения, после чего она начинает уменьшаться. При температуре 20°C снижение роста начинается с 85%-ного насыщения. Данные для европейского лосося, радужной форели и гольца согласуются с этими результатами. Исходя из имеющихся данных, можно считать, что при температуре 10–18°C содержание кислорода, соответствующее 50–70% насыщения, является границей, ниже которой проявляется угнетающее действие недостатка кислорода на рост молоди лососевых.

Карпообразные. Несмотря на то что многие виды рыб, входящие в группу, являются объектами рыбоводства, данных о влиянии дефицита кислорода на рост карпа и других рыб в литературе мало. Д.А. Панов и др. (1974) исследовали рост молоди белого амура при содержании растворенного кислорода от 0,4 до 12 мг/л. Оптимальный рост наблюдали при содержании кислорода до 6–7 мг/л (около 50% насыщения), после чего скорость роста уменьшалась по мере снижения содержания растворенного кислорода. При содержании кислорода 4 мг/л скорость роста уменьшалась на 40%, 2 мг/л — на 80%. В работе М.А. Щербины и О.П. Казлаускене (1974) указывается на уменьшение потребления корма двухлетками карпа при пониженном содержании кислорода, хотя усвояемость корма при этом не изменялась.

По данным Хиба (Chiba, 1966), при температуре 20–23°C уменьшение содержания кислорода до 4,3 мг/л (45–47% насыщения) вызывает снижение скорости роста, потребления пищи и усвояемости корма у кар-

па. Однако высокая вариабельность результатов работы заставляет предположить некоторое завышение угнетающего рост содержания кислорода. Можно полагать, что уровень кислорода, ниже которого проявляется угнетающее действие на рост, составляет 40–50% насыщения.

Молодь одного из видов североамериканских карповых *Pimephales promelas* при уменьшении содержания кислорода до 43–53% насыщения (15–25°C) замедляет рост. Тормозящее действие недостатка кислорода на рост возрастало по мере снижения содержания кислорода, а при 22% насыщения вся молодь погибла (Brungs, 1971).

По кислородной чувствительности к карповым близки сомообразные, в частности широко культивируемые сомики рода *Ictalurus* (*I. punctatus*, *I. catus*, *I. nebulosus*).

Последний вид, или так называемый канальный сомик, в связи с интенсивным выращиванием его при высоких плотностях посадки стал объектом исследований по влиянию кислородных условий на рост рыб. Скорость роста двухгодовиков канального сомика уменьшалась с концентрации кислорода около 3 мг/л (36% насыщения при 28°C). Увеличение содержания кислорода свыше этого предела не приводило к значительному увеличению скорости роста рыб (Carter, Allen, 1976).

В специальной установке для уплотненного выращивания канального сомика снижение кислорода до 3 мг/л при 26°C уменьшало скорость роста, а при 2 мг/л рост молоди полностью прекращался. По-видимому, уровень около 30–35% насыщения можно рассматривать как ограничивающий скорость роста рыб (Broussard, Simco, 1976).

При температуре 25–30°C наблюдали снижение потребления пищи рыбами при содержании кислорода 5 мг/л (57–62% насыщения), а при 3 мг/л питание полностью прекращалось. По некоторым данным, для нормальной пищевой активности крупных рыб требуется несколько более высокое напряжение кислорода, хотя здесь требуются дополнительные данные (Randolf, Clemens, 1976). По другим данным (Andrews et al., 1973, 1975), скорость роста и потребление пищи у канального сомика снижались на 20% при уменьшении содержания кислорода от точки полного насыщения до уровня 60%-ного насыщения. При уменьшении содержания кислорода до 36% насыщения скорость роста уменьшалась в 2,5 раза. В то же время усвояемость корма не только не уменьшалась, но и возрастала. Это указывает, что основное значение в тормозящем росте влияния дефицита кислорода имеет снижение потребления корма.

Таким образом, для канального сомика при температурах от 25 до 35°C снижение скорости роста наступает при уменьшении напряжения кислорода от 36 до 60% насыщения. Этот диапазон в общем неплохо соответствует уровню кислорода, при котором отмечают угнетение роста карпа и других карповых рыб. Несколько более высокая верхняя граница этого диапазона у канального сомика (60% насыщения) объясняется более высокими температурами выращивания.

По данным Итава (Itazawa, 1971), для молоди угря при температуре 20–26°C минимальный уровень кислорода, ниже которого начинается угнетение роста, составляет от 30 до 38% насыщения.

Итоговые данные об уровнях содержания кислорода, при которых начинается угнетение роста рыб, сведены в табл. 27.

Таблица 27

Итоговые данные об уровне растворенного O_2 , ограничивающего рост молоди (объяснения в тексте)

Вид рыб	Температура T, °C	Диапазон растворенного кислорода (% насыщения)	Примечания
Осетровые	18–26	60–68	—
Лососевые	9–20	50–85	Величина 85% относится к 20°C
Окунеобразные	20–26	60–65	—
Карпообразные	15–25	43–53	В основном карп
Канальный сомик	25–30	36–62	Мало данных

Эти данные не могут рассматриваться как исчерпывающие, но позволяют провести оценку уровней кислорода, ограничивающих рост рыб разных видов. Мы считали целесообразным выделить в отдельную графу данные для канального сомика.

К сожалению, приведенные в табл. 27 данные дают мало материала для оценки зависимости ограничивающих уровней кислорода от температуры. Можно предполагать, что ограничивающие рост уровни растворенного кислорода возрастают с повышением температуры подобно тому, как изменяются с температурой величины критического и порогового содержания кислорода.

Рассматриваемые в этом разделе материалы, позволяющие оценить ограничивающие рост рыб уровни растворенного кислорода, получены в условиях, не всегда идентичных природным.

Кислородный режим в эксперименте обычно постоянен, тогда как в природных условиях он нестабилен, особенно в эвтрофированных водоемах, где он подвержен сильным суточным и сезонным колебаниям. Вопрос о влиянии непостоянного кислородного режима на рост рыб изучен слабо, и в этом направлении необходимы специальные исследования.

В эксперименте обычно используется неограниченное питание рыб, тогда как в природных условиях рацион рыб не всегда неограничен и рост не всегда близок к максимальному.

Целью проводимого анализа кислородной чувствительности рыб является установление таких уровней содержания кислорода, которые не оказывали бы неблагоприятного с биологической точки зрения воздействия на нормальный процесс роста и развития рыб. Вполне понятно, что для суждения о том, какое влияние на рыб может оказать тот или иной уровень растворенного кислорода, необходимо твердо установленный уровень отсчета. Таким уровнем является скорость роста животных в условиях неограниченного рациона и полного насыщения воды кислородом воздуха (100% насыщения).

При культивировании рыб такой подход не вызывает возражений, поскольку целью выращивания является получение оптимальных биологических и экономических показателей.

В то же время в природной среде в условиях антропогенного эвтрофирования водоемов необходимо знать, какой именно уровень растворенного кислорода необходим, чтобы рыбопродуктивность водоема не снижалась, и насколько нарушение кислородного режима может нарушить рост рыб и других гидробионтов. Для такой оценки знание потенциальных возможностей роста при неограниченном рационе и высоком содержании кислорода имеет определяющее значение.

Вполне допустимо сравнивать имеющиеся данные с опытными при отсутствии ограничивающих факторов и на этой основе решать вопрос о степени неблагоприятного влияния антропогенных воздействий. Если рассматривать водоемы с чисто рыбохозяйственной точки зрения, то отсутствие в них оптимальных для роста рыб кислородных условий может означать, что даже при хороших кормовых условиях потенциальная рыбопродуктивность водоема не реализуется.

Наконец, можно оценивать кислородные условия для роста рыб, исходя из допущения о том, что кормовые условия в водоеме нелимитированы и ограничивающим рост фактором является содержание кислорода. Такой подход дает определенный "запас надежности" для применения показателя содержания кислорода как критерия оценки среды обитания рыб.

СРАВНЕНИЕ ОЦЕНОК КИСЛОРОДНЫХ ПОТРЕБНОСТЕЙ РЫБ

На основе сведений о физиологии дыхания при гипоксии, активном плавании и данных о величинах максимальных и близких к природным уровней обмена была получена оценка потребностей рыб в растворенном кислороде.

На основе литературных данных были проведены оценки потребностей в кислороде в период эмбрионального развития рыб. При этом по ряду видов можно было провести такую оценку, исходя из влияния дефицита кислорода на выживаемость эмбрионов, а также на рост зародыша в эмбриональный период развития.

Была проведена также оценка кислородных потребностей молоди и в некоторых случаях взрослых рыб на основе данных о росте рыб при дефиците кислорода.

Для сравнения кислородных потребностей рыб, полученных с использованием различных подходов, все сделанные оценки сведены в табл. 28.

Как видно из табл. 28, температурные диапазоны для эмбрионов и мальков лососевых и осетровых существенно различаются, поскольку рост мальков и эмбриогенезов этих рыб происходят в различных температурных условиях. Для лососевых, например, нормальная температура эмбриогенеза не превышает 10°, в то время как рост мальков оптимален при 13–17°C. Поэтому сравнение диапазонов напряжений кислорода, необходимых для развития и роста эмбрионов и мальков, приходится

Т а б л и ц а 28
Сравнение оценок кислородных потребностей рыб по разным критериям
(объяснения в тексте)

Группа рыб	Развитие и рост эмбрионов		Рост молоди		Оценка по двигательной активности	
	T, °C	O ₂ , % насыщения	T, °C	O ₂ , % насыщения	T, °C	O ₂ , % насыщения
Осетровые	10–15	60–70	18–26	60–68	18–26	62–85
Лососевые	4–10	60–80	9–20	50–85	10–22	55–90
Окунеобразные	10–25	30–50	20–26	60–65	10–25	52–80
Карпообразные	15–25	30–70	15–25	43–53	15–25	35–65

вести при температурах, характерных для каждого периода жизни рыб. Для окунеобразных и карпообразных температуры эмбриогенеза и роста мальков расходятся незначительно.

Сравнение диапазонов напряжений растворенного кислорода в табл. 28 показывает, что эмбрионы и мальки лососевых и осетровых имеют довольно сходные показатели: для осетровых — от 60 до 70%, а для лососевых — 50–85% насыщения. Разнородность исходных данных не позволяет обоснованно обсуждать причины имеющихся небольших различий, полученных, к тому же, при различных температурах. Для окунеобразных различия в диапазонах напряжений кислорода между эмбрионами и мальками довольно заметны. Так, например, нижняя граница диапазона у эмбрионов в 2 раза ниже, чем у мальков.

Такие различия могут иметь физиологический смысл, однако надо принять во внимание, что для эмбрионов использованы в основном показатели выживаемости икры, тогда как для мальков данные получены по угнетающему рост влиянию недостатка кислорода. Верхние границы диапазонов содержания кислорода для эмбрионов и мальков расходятся значительно меньше, чем нижние, что может быть следствием использования более низких температур в опытах с развивающейся икрой.

У карпообразных диапазон напряжений кислорода для мальков полностью перекрывается диапазоном кислорода для эмбрионов. Разнородность и недостаточность имеющихся данных не позволяют пока оценить реальную значимость таких различий. Видимо, можно говорить об общем согласии оценки уровня растворенного кислорода, требуемого для эмбрионов или мальков карпообразных. Рассматривая данные табл. 28, можно констатировать, что необходимые для нормального роста и развития эмбрионов и мальков уровни растворенного кислорода каждой группы рыб различаются не столь значительно, как это можно было ожидать. Можно увидеть тенденцию к снижению верхнего уровня диапазона растворенного кислорода для мальков от осетровых и лососевых к карпообразным. Если сравнивать верхние уровни содержания кислорода, приведенные в табл. 28, то для эмбрионов лососевых, осетровых и карпообразных он соответствует 70–80%-ному насыщению, для окунеобразных — 50%-ному уровню насыщения. Если такое сравнение прово-

дить для мальков, то окажется, что для лососевых и осетровых этот уровень будет составлять 70–85%, для окунеобразных — 65, а для карпообразных — 50% насыщения.

Если сравнивать диапазоны кислородных потребностей рыб, оцененных по двигательной активности, с другими оценками, приведенными в табл. 28, то можно видеть, что величины напряжений кислорода по разным критериям неплохо совпадают, особенно если принять во внимание различие температур. Диапазон оценки по двигательной активности заметно шире диапазона других оценок. Характерно, что нижние уровни всех диапазонов в общем близки по абсолютным величинам. В то же время верхние уровни диапазонов кислородных потребностей по двигательной активности выше верхней границы оценки кислородных потребностей для роста молоди осетровых, окунеобразных и карпообразных на 17–20%. Для лососевых различия меньше (около 5%).

Таким образом, оценка кислородных потребностей рыб, проведенная с использованием трех независимых подходов, приводит, в общем, к сходным результатам. Когда сравниваются данные разных авторов, полученные разными методами в различных экспериментальных условиях, не приходится рассчитывать на высокую степень совпадения результатов. Основную ценность при такого рода сравнениях имеют общее соответствие получаемых уровней и отсутствие между ними кардинальных различий.

В связи с этим возникает вопрос о том, насколько согласуются полученные здесь данные с теми оценками кислородных потребностей рыб, которые имеются в литературе.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О КИСЛОРОДНЫХ ПОТРЕБНОСТЯХ РЫБ

Несмотря на довольно большое количество работ, так или иначе касающихся вопросов определения параметров дыхания рыб и зависимости ряда показателей от кислородных условий, работ обобщающего характера опубликовано очень мало.

Наиболее серьезной работой представляется сводка Дудорова и Шамвея для пресноводных рыб (Doudoroff, Shumway, 1970). Авторами было проанализировано большое число работ и во многих случаях проведен их разбор. К сожалению, авторы практически не имели в своем распоряжении данных о критических напряжениях кислорода и основывались почти исключительно на величинах пороговых напряжений кислорода. Общие заключения о кислородных потребностях пресноводных рыб делались на основе анализа данных об уровнях растворенного кислорода, ограничивающих рост и развитие эмбрионов, а также рост и развитие молоди и взрослых рыб.

Анализировали также данные по влиянию недостатка кислорода на скорость плавания. Авторы выделяют 4 основных уровня растворенного кислорода. Наиболее высокий уровень (А) соответствует уровню 100%-ного насыщения воды кислородом воздуха и, по существу, не является нормативным, а служит для целей сравнения. Уровень В соответст-

вует такому содержанию кислорода, при котором угнетающее влияние недостатка кислорода на рост рыб, а следовательно, и на рыбопродуктивность маловероятно. Уровень С обеспечивает среднюю степень защиты и соответствует началу угнетения роста и развития рыб. Уровень D обеспечивает низкий уровень защиты ихтиофауны, и при нем может наблюдаться значительное угнетение роста рыб, однако существование наиболее толерантных к недостатку кислорода видов возможно.

Анализ литературных данных не позволил (как указывают авторы) провести строгую количественную оценку влияния, оказываемого каждым из выделенных уровней, и они характеризуются в основном качественно: начальный, средний, нижний. Проведение этих уровней на итоговых графиках, по существу, сделано не столько посредством экстраполяции данных экспериментальных и полевых исследований, сколько в результате заключений авторов, полученных ими на основе общего анализа имеющихся материалов, оценок других исследователей и опыта работы. По существу, такая оценка (хотя она является весьма ценной) представляется близкой к экспертной, и характеристики уровней кислорода, дающих различную степень "защиты" ихтиофауны, могут рассматриваться как оценочные. К сожалению, в работе отсутствуют данные по морским рыбам, а основные данные о влиянии содержания O_2 на рост рыб получены на ограниченном количестве видов.

Дэвис (Davis, 1975) сделал попытку обосновать уровень кислородных потребностей для ряда пресноводных и морских видов, преимущественно встречающихся в водах Канады. Им использован значительно меньший по объему фактический материал, чем в работе Дудорова и Шамвея (1970). Кроме того, для использованного автором материала характерны несистематичность подборки данных и их разнородность. Например, данные по смертности эмбрионов личинок и взрослых рыб, замедлению роста рыб, а также физиологическим реакциям рыб и работе жаберного аппарата при недостатке кислорода рассматриваются в работе Дэвиса (Davis, 1975) без критического анализа. Подход автора к анализу материала довольно своеобразен. Все имеющиеся данные по кислородной чувствительности рыб, зачастую весьма разнородные, объединялись, и по ним вычислялась средняя арифметическая. Указывая на то, что частотное распределение данных подчиняется закону нормального распределения, Дэвис допускает, что верхний и нижний допустимые кислородные уровни будут равны имеющемуся среднему значению соответственно больше или меньше на величину стандартного отклонения. Такой подход представляется несколько формальным.

Приводимые в работе Дэвиса средние величины для пресноводных рыб достоверно не отличаются от средних для лососевых или проходных рыб, а личинки лососевых по кислородной чувствительности оказываются в одной группе с морскими рыбами. Тем не менее эта работа представляет одну из немногих пока в мировой литературе попыток оценить кислородные потребности рыб.

Дэвис (Davis, 1975) устанавливает три уровня защиты ихтиофауны. Уровень А (на 1 стандартное отклонение больше среднего) представляет уровень более или менее идеальных условий и допускает лишь небольшие

отклонения O_2 от полного насыщения. Уровень В (среднее арифметическое из имеющихся данных) допускает определенную степень риска для рыб, находящихся при таком содержании кислорода несколько часов. Уровень С (на 1 стандартное отклонение меньше, чем средний) оказывает неблагоприятное действие на рыб, если его действие длится несколько часов. Неблагоприятный эффект может быть еще значительнее, если действие длится свыше нескольких часов. Уровень С допустим только для популяций рыб, не имеющих важного хозяйственного значения.

Определения, даваемые для выделенных уровней, по существу, являются не столько результатом анализа конкретных данных о воздействии того или иного уровня содержания кислорода, сколько результатом общей экспертной оценки. Тем не менее нельзя недооценивать результатов этой работы, которая является попыткой приложения накопленных к настоящему времени знаний для обоснования представлений о том, какое влияние на ихтиофауну может оказывать то или иное изменение кислородного режима в водоеме. В условиях изменения кислородного режима в водоемах под влиянием антропогенной деятельности такого рода работы очень актуальны.

В литературе имеются примеры и несколько иного подхода к проблеме оценки кислородных потребностей рыб. В докладе Европейской комиссии по рыболовству во внутренних водах (EIFAC Tech. paper, 1973), а также в некоторых более поздних работах (Mann, 1977) выделяются преимущественно "лососевые" и "карповые" водоемы. Для обоснования требуемого диапазона содержания кислорода в этих работах привлечено весьма ограниченное количество литературных данных. Для "лососевых" водоемов содержание кислорода в 50% всех измерений, проводимых в течение года, не должно быть менее 7, а в "карповых" — не менее 5 мг O_2 /л. Предел летних температур составляет 23–25°C. Сколько-нибудь развернутого анализа использованных данных не приводится, и предлагаемые Европейской комиссией нормативы представляют собой лишь общие экспертные оценки уровней кислорода, при которых не происходит значительных изменений как в численности, так и в продуктивности большинства видов пресноводных рыб.

Таким образом, мы располагаем несколькими вариантами оценок требуемого кислородного режима: 1) оценка уровней растворенного кислорода, исходя из имеющихся данных о двигательной активности, росте и эмбриональном развитии рыб; 2) оценка, сделанная в работе Дудорова и Шамвея (1970) для пресноводных рыб; 3) оценка кислородных потребностей рыб Канады (Davis, 1975); 4) оценка кислородных потребностей европейских пресноводных рыб (EIFAC, 1973).

Сравнение оценок, проведенных разными способами и разными авторами, использовавшими как собственные, так и литературные материалы, представляет большой интерес. Однако на пути такого сравнения имеются трудности, связанные с тем фактом, что разные авторы пользовались различной классификацией рыб по группам. Тем не менее из имеющихся материалов можно выделить карповых и лососевых, для которых такие сравнения можно сделать, пользуясь почти всеми имеющимися данными.

Данные сравнения представлены на рис. 47. Следует отметить, что приведение всех уровней требуемого кислорода было бы слишком громоздким. Поэтому для данных Дудорова, Шамвея (Doudoroff, Shumway, 1970) и Дэвиса (Davis, 1975) на рис. 47 приводится диапазон содержания кислорода для крайних уровней, выделяемых этими авторами. Верхняя граница приведенного диапазона кислорода, по их данным, соответствует оценке высокой степени защиты ихтиофауны, нижняя граница соответствует уровню низкой защиты ихтиофауны.

Как видно из рис. 47, зона значений кислорода для карпообразных (в основном карповых), по данным Дудорова и Шамвея, значительно отличается от оценки по данным Европейской комиссии. Характерно, что верхняя граница последней оценки совпадает с нижней границей первой. Эти различия частично объясняются тем, что в их работе наиболее многочисленны данные для лососевых и именно они дают наибольший вклад в конечные результаты, смещая зону необходимого содержания кислорода в сторону более высоких значений содержания кислорода.

Кислородная зона для карпообразных, построенная по нашей оценке, располагается посередине, между двумя предыдущими оценками. Диапазон требуемых кислородных условий для пресноводных рыб, по данным Дэвиса (Davis, 1975), построен в основном на основании данных для карпа и канального сомика и хорошо согласуется как с нашими данными, так и с другими данными. В то же время оценка, сделанная Европейской комиссией, смещена в сторону более низких значений кислорода.

Значительно лучше совпадают оценки кислородных условий, требуемых для лососевых по данным различных авторов (см. рис. 47). Как видно из рис. 47, границы зоны кислородных потребностей лососе-

вых по всем приведенным оценкам довольно хорошо совпадают, хотя оценка Европейской комиссии представляется несколько заниженной. В то же время оценка Дэвиса (Davis, 1975) перекрывает все остальные.

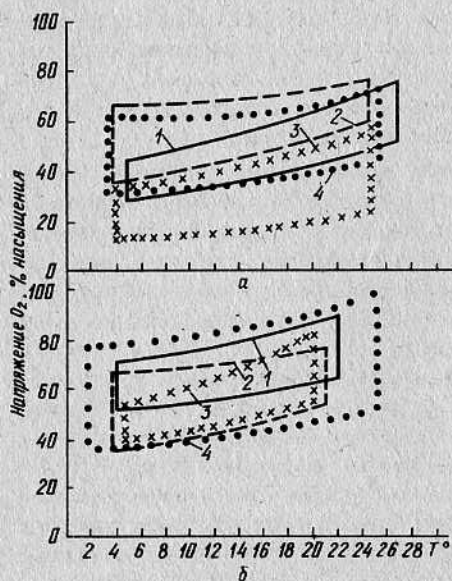


Рис. 47. Сравнительная оценка кислородных потребностей рыб по разным источникам: а — карповые; б — лососевые; 1 — по нашей оценке; 2 — по оценке Дудорова и Шамвея (1970); 3 — по оценке Европейской комиссии (EIFAC, 1973); 4 — по оценке Дэвиса (Davis, 1975)

Имеющиеся в литературе оценки кислородного режима, удовлетворяющего кислородные потребности рыб, пока еще немногочисленны, и авторы оценок пользуются различными подходами и классификацией. Дэвис (1975), например, считает необходимым рассматривать отдельно пресноводных и морских рыб, отдельно мигрирующих лососевых, что не всегда оправданно из-за малых различий между некоторыми из выделяемых им групп. В то же время Европейская комиссия по внутреннему рыболовству выделяет только группу лососевых и карповых. Несмотря на кажущееся упрощение задачи, в этом подходе имеется рациональный элемент. По нашим оценкам, верхние границы кислородных диапазонов для лососевых, осетровых и окунеобразных довольно близки, и можно рассматривать верхнюю границу кислородного диапазона лососевых как единую для этих трех групп. В то же время верхняя граница для карпообразных располагается заметно ниже. Это дает возможность пользоваться лишь двумя ограничивающими уровнями кислорода вместо четырех. Несмотря на значительные различия в подходе и анализе данных, следует отметить, что приведенные оценки как для лососевых, так и для карповых неплохо согласуются (за исключением диапазона для карповых, по данным Европейской комиссии).

Необходимо сделать еще одно дополнение к сравнительной оценке уровней кислорода по данным разных авторов. Для эмбрионов рыб Дудоров и Шамвей (Doudoroff, Shumway, 1970) и Дэвис (Davis, 1975) приводят верхние границы допустимых кислородных диапазонов, которые выше соответствующих уровней для мальков и взрослых рыб (около 90% насыщения, по оценке Дэвиса, даже около 100% насыщения). Вопрос о правомочности таких оценок пока не может быть решен достаточно достоверно. Наше мнение, основанное на имеющихся в данных, отличается от приведенного, и мы полагаем, что при обеспечении достаточной прочности кислородные потребности развивающейся икры соизмеримы с кислородными потребностями мальков и взрослых рыб тех же видов.

Нуждается в уточнении вопрос о количественной оценке кислородных потребностей рыб. В работе Дудорова и Шамвея (Doudoroff, Shumway, 1970), а также в работе Дэвиса (Davis, 1975) использованы три уровня "защиты" ихтиофауны, но количественная оценка эффектов, порождаемых снижением содержания кислорода, в настоящее время не всегда может быть определена. Тем не менее наметим хотя бы в первом приближении возможности количественной связи между ухудшением кислородных условий обитания и снижением скорости роста рыб.

Нам известно критическое напряжение кислорода (уровень выживания), которое характеризует потребности в растворенном кислороде для почти полностью неподвижных, не растущих и не питающихся рыб.

Кроме того, мы оценили диапазон напряжений кислорода (уровень нелимитированного роста), соответствующий кислородным потребностям рыб в природной обстановке для осуществления всех жизненных функций: движения, пищевой активности и нормального роста. Согласно одной части данных, лимитирующим фактором скорости роста уровнем кислорода была верхняя граница диапазона, другой части — нижняя. Точную коли-

чественную оценку степени угнетения роста дать трудно; в одних опытах она составляет единицы, в других десятки процентов.

Можно предположить в качестве первого приближения, что в промежутке от уровня выживания (при котором скорость роста практически равна нулю) до уровня нелимитированного роста существует прямая зависимость между уменьшением напряжения кислорода и снижением скорости роста рыб. Поскольку мы имеем не точно фиксированный уровень, а диапазон кислородных потребностей для нормальной активности, то получим соответственно диапазон величин угнетения роста. Для температуры 15°C такая приближенная оценка кислородных условий, вызывающих угнетение роста, дает следующие результаты.

Для карпа снижение скорости роста на 20% будет происходить при падении напряжения растворенного кислорода от 30 до 52% насыщения. Снижение скорости роста на 50% будет происходить при снижении напряжения растворенного кислорода до 25–32% насыщения. Для лососевых угнетение роста на 20% будет вызываться снижением напряжения растворенного кислорода от 52 до 68%. Снижение скорости роста на 50% будет наблюдаться при напряжении кислорода от 40 до 50% насыщения. Понятно, что, если зависимость между скоростью роста и напряжением растворенного кислорода не является прямолинейной, а выражается кривой, это внесет коррективы в приведенные цифры. Однако рассмотрение в самой простой форме графической зависимости между снижением напряжения кислорода и угнетением роста показывает, что нелинейность зависимости сказывается на оценке тормозящего влияния недостатка кислорода только при напряжениях кислорода, близких к верхней границе кислородного диапазона, когда возможное угнетение роста не превышает 20%. При более низких напряжениях кислорода возможная кривизна мало сказывается на получаемых оценках. Приведенная здесь приближенная оценка зависимости между кислородными условиями и скоростью роста поднимает чрезвычайно важный вопрос о зависимости скорости роста рыб (т.е. потенциальной рыбопродуктивности) от кислородного режима. Этот вопрос представляет интерес и требует значительно более детального рассмотрения.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Александр Р. Биомеханика. — М.: Мир, 1970. — 340 с.
- Алексеева К.Д. Влияние мышечной работы на энергетический обмен у рыб. — В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М., 1967, с. 193–198.
- Алексеева К.Д. Скорость обмена у некоторых средиземноморских рыб. Гидробиологический журнал, 1973, — т. 9, № 3, с. 38–44.
- Алексеева К.Д. Затраты энергии на движение у кефалей. Респ. сборник "Бионика". — Киев: Наукова Думка, 1972, с. 7–12.
- Алексеева К.Д. Методика определения активного обмена при произвольном плавании молоди рыб. — Вопросы ихтиологии. 1975, т. 15, № 2. — 369–371 с.
- Аликин Ю.С. Оценка стандартного метаболизма по выделяющейся углекислоте у некоторых пресноводных рыб при естественных температурах среды. Тезисы конф. Энергетические аспекты роста и обмена водных животных. — Киев: Наукова думка, 1976, с. 6.
- Бендолл Д. Мышцы, молекулы, движение. — М.: Мир, 1970. — 187 с.
- Белокопытин Ю.С. Исследование основного обмена у черноморских рыб. — В кн.: Энергетический обмен водных животных. М., 1972, с. 120.
- Березовский В.А. Напряжение кислорода в тканях животных и человека. — Киев: Наукова Думка, 1975. — 275 с.
- Быков К.М. Учебник физиологии. — М.: Медгиз, 1954. — 880 с.
- Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. — Минск: Изд-во Белорусского государственного университета, 1956. — 250 с.
- Восковойников М.М. Аппарат дыхания у рыб. — Труды III Всероссийского съезда зоологов, анатомов, гистологов, Л., 1928.
- Вронский Б.Б. Содержание кислорода и температурный режим на нерестилищах чавычи в бассейне р. Камчатки. — Известия ТИНРО, 1974, т. 90, с. 120–127.
- Григорьева Г.И. Гемоглобин и адаптация к гипоксии у млекопитающих. — Усп. совр. биол., 1978, т. 85, № 2, с. 238–253.
- Грудницкий В.А. Энергетические закономерности во время роста меченосцев. — В кн.: Энергетические аспекты роста и обмена водных животных. Киев, 1972. — 40 с.
- Гулдов М.В. Влияние различных кислородных условий инкубации на выживаемость и некоторые особенности развития верховки (*Leucaspius delineatus*) в эмбриональный период. — Вопросы ихтиологии, т. 14, № 3, 1974, с. 454–458.

Г у л и д о в М.В. Влияние газового режима среды на эмбриогенез животных. — В кн.: Внешняя среда и развивающийся организм. М., 1977, с. 174–201.

Г у л и д о в М.В. Эмбриональное развитие икры щуки (*Esox lucius*) при различных кислородных условиях инкубации. — Вопросы ихтиологии, 1969, т. 9, с. 1046–1058.

Д о л и н и н В.А. O_2 — механизмы обеспечения газообмена у рыб. — Вопросы ихтиологии, 1975, т. 15, № 4, с. 42–46.

Д о л и н и н В.А. Основные параметры дыхательной функции у рыб при изменении двигательной активности. — Вопросы ихтиологии, 1975, т. 15, № 10, с. 141–149.

Д о л и н и н В.А. Зависимость основных параметров дыхательной функции у рыб различной подвижности и оксифильности от условий среды. — Вопросы ихтиологии, 1974, т. 14, № 1, с. 144–151.

Д о л и н и н В.А. Дыхание и газообмен рыб при различных условиях среды и двигательной активности. Автореферат канд. дис. Новосибирск, 1971.

З у б о в Н.Н. Океанологические таблицы. — М.: Гидрометеоздат, 1957. — 405 с.

И в л е в В.С. Экспериментальная экология питания рыб. — М.: Пищепромиздат, 1955. — 270 с.

И в л е в В.С. Техника измерения активного обмена. — В кн.: Руководство по методике исследований физиологии рыб. М.; 1962. — 52 с.

И в л е в В.С. Активный энергетический обмен у мальков балтийского лосося. — Вопросы ихтиологии, 1962, т. 2, с. 340–345.

И о н а с Г.П. Геометрическое подобие тела рыб. — Труды ВНИРО, 1971, т. 78, с. 16–20.

И р ж а к Л.И. Гемоглобины и их свойства. — М.: Наука, 1975. — 239 с.

И с а а к я н Л.А. Диффузия кислорода в ткани. — В кн.: Физиология дыхания (руководство по физиологии). Л., 1973, с. 105–115.

К а н и дь е в А.Н. Абиотические условия в нерестовых буграх горбуши. — Известия ТИНРО, 1967, т. 61, с. 106–112.

К а р п е в и ч А.Ф. Потребление кислорода морскими рыбами при различном их физиологическом состоянии. — Вопросы ихтиологии, 1957, вып. 10, с. 42–49.

К л я ш т о р и н Л.Б. Энергетика плавания и гидродинамические характеристики активно плывущих рыб. — Экспресс-информация ЦНИИТЭИРХа, 1973, вып. 6, с. 1–19.

К л я ш т о р и н Л.Б. О связи некоторых параметров дыхания и характеристик крови рыб. — Труды ВНИРО, 1974, т. 100, с. 98–102.

К л я ш т о р и н Л.Б. О чувствительности молоди лососевых (*Salmonidae*) к недостатку кислорода. — Вопросы ихтиологии, т. 15, № 2, 1975, с. 371–375.

К л я ш т о р и н Л.Б. Зависимость уровня дыхания от содержания кислорода у черноморских рыб разной экологии. — Экология, 1977, № 2, с. 39–44.

К л я ш т о р и н Л.Б. Способность рыб к регуляции обмена при дефиците кислорода. — Труды ВНИРО, 1978, т. 120, с. 95.

К л я ш т о р и н Л.Б. Определение стандартного обмена у рыб. — В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов в пределах ареала. ч. III. Вильнюс, 1978, с. 79–87.

К л я ш т о р и н Л.Б. Чувствительность к дефициту кислорода у морских и пресноводных рыб. — В кн.: Тезисы 1У Всес. конф. по экологической физиологии рыб. Астрахань, 1979, с. 105–106.

К л я ш т о р и н Л.Б., Я р ж о м б е к А.А. Определение стандартного обмена у рыб с помощью мембранного электрода. — Труды ВНИРО, 1972, т. 85, с. 36–45.

К л я ш т о р и н Л.Б., Я р ж о м б е к А.А., Р у х л о в Ф.Н. Роли грунтового протока и кислородного режима в формировании условий развития икры лососевых. — Труды ВНИРО, 1975, т. 106, с. 123–129.

К л я ш т о р и н Л.Б., Я р ж о м б е к А.А. О зависимости дыхания рыб от содержания растворенного кислорода. — Труды ВНИРО, 1973, т. 96, с. 69–74.

К л я ш т о р и н Л.Б., Я р ж о м б е к А.А. Количественные подходы к оценке активного обмена. — В кн.: Элементы физиологии общего и активного обмена у рыб. Киев, 1978. — 200 с.

К о в а л е в с к а я Л.А. Энергетика движущейся рыбы. — Труды Морского гидрофизического института АН СССР, 1956, т. 7, вып. 161, с. 48–52.

К о к ш а й с к и й Н.Б. Очерк биологической аэро- и гидродинамики. — М.: Наука, 1974. — 290 с.

К о р ж у е в П.А. Гемоглобин. — М.: Наука, 1964. — 290 с.

К р е п с Е.М. Оксигеметрия. — М.: Медгиз, 1959. — 220 с.

К р ы х т и н М.Л. Материалы о речном периоде жизни сими. — Известия ТИНРО, 1962, т. 48, с. 84–131.

К у з н е ц о в а И.И. Факторы, действующие на дыхание леща, карпа и судака на ранних стадиях развития. — Труды ихтиологической комиссии, 1958, т. 8, с. 346–358.

Л е в а н и д о в В.Я. О гидрологическом режиме нерестилищ кеты и горбуши. — Известия ТИНРО, 1968, т. 64, с. 100–128.

Л е в и ч В.Г. Физико-химическая гидродинамика. — М.: Изд-во АН СССР, 1952. — 534 с.

Л и х н и ц к а я И.И. Транспорт газов кровью. — В кн.: Физиология дыхания (руководство по физиологии). М., 1973, с. 83–99.

Л о з и н о в А.Б. Отношение молоди осетровых к дефициту кислорода в зависимости от температуры. — Зоологический журнал, 1952, т. 31, № 5, с. 686–695.

Л о з и н о в А.В. Кислородный оптимум молоди осетра. — ДАН СССР, 1956, т. 107, № 2, с. 337–339.

Л у к ь я н е н к о В.И. Токсикология рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1967. — 215 с.

М а л и н и н Л.К. Домашние участки и фактический путь рыб в речном плесе Рыбинского водохранилища. — Труды ИБВВ АН СССР, 1971, вып. 22, с. 25–32.

М а л и н и н Л.К. Скорость миграций рыб. — Рыбное хозяйство, 1973, № 8, с. 16.

Маршак М.Е. Регуляция дыхания. — В кн.: Физиология дыхания (руководство по физиологии). Л., 1973, с. 256–279.

Матюхин В.А. Биоэнергетика и физиология плавания рыб. — Л.: Наука, 1973. — 155 с.

Мурavsкая З.А. Интенсивность азотистого и энергетического обмена у некоторых морских рыб и беспозвоночных с различной естественной активностью. — В кн.: Тезисы конференции "Энергетические аспекты роста и обмена водных животных". Киев, 1972, с. 152.

Мурavsкая З.А., Белокопытин И.С. Влияние активности движения на экскрецию азота и потребление кислорода у смирнды. — Биология моря, 1975, т. 5, с. 39–44.

Никифоров Ю.Д. Влияние различных концентраций кислорода на рост и дыхание молоди лосося. — Известия ВНИОРХа, 1953, т. 33, с. 36–41.

Никифоров Н.Д. Изменения интенсивности дыхания молоди лосося, выращиваемой при различных кислородных условиях. — ДАН СССР, 1953, т. 88, № 1, 165–169.

Олифан В.И. Экспериментально-физиологические наблюдения при выращивании молоди севрюги. — Рыбное хозяйство, 1940, № 12, с. 28–33.

Остроумова И.Н. Рост и развитие эмбрионов радужной форели при разных концентрациях кислорода в воде. — Известия ВНИОРХа, 1969, т. 68, с. 202–216.

Остроумова И.Н. О морфофизиологических особенностях пищеварительной системы радужной форели в связи с использованием сухих гранулированных кормов. — Известия ГосНИОРХа, 1976, т. 72, 5–24.

Павлов В.А. Дыхательные свойства крови некоторых пресноводных рыб и их экологическое значение. — Известия ВНИОРХа, 1940, т. 23, с. 68–72.

Панов Д.А., Мотенкова Л.Г., Чертихин В.Г. Влияние растворенного в воде кислорода на интенсивность питания и дыхания личинок белого амура. — Сборник научных трудов ВНИИ прудового рыбного хозяйства, 1974, вып. 3, 122–129.

Патин С.А. Влияние загрязнения на биологические ресурсы и продуктивность Мирового океана. — М.: Пищевая промышленность, 1979. — 303 с.

Поддубный А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. — Л.: Наука, 1971. — 312 с.

Поддубный А.Г., Малинин Л.К., Свирский А.М. Особенности поведения севрюги (*Acipenser stellatus*) в условиях вынужденного задерживания под плотиной Федоровского гидроузла на р. Кубани. — Вопросы ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 5, с. 894–902.

Поддубный А.Г., Малинин Л.К., Спектор Ю.И. Биотелеметрия в рыбохозяйственной науке и практике. — М.: Пищевая промышленность, 1979. — 190 с.

Поляков Г.Д. О затратах энергии на процесс дыхания и суточные ритмы поглощения кислорода у рыб. — В кн.: Трофология водных животных. М., 1973, 321–325.

Привольнев Т.И. Изменения дыхания в онтогенезе рыб при разном парциальном давлении кислорода. — Известия ВНИОРХа, 1947, т. 25, № 1, с. 57–113.

Привольнев Т.И. Критические напряжения кислорода в воде для молоди лосося (*Salmo salar*) разного возраста. — ДАН СССР, 1947, т. 58, № 2, 1079–1181.

Привольнев Т.И. Пороговые концентрации кислорода в воде для рыб при разных температурах. — ДАН СССР, 1963, т. 151, № 2, с. 439–440.

Привольнев Т.И., Королева Н.В. Критическое содержание кислорода в воде для рыб при разных температурах и по сезонам. — ДАН СССР, 1953, т. 89, № 1, с. 175–176.

Привольнев Т.И. О дыхательном коэффициенте у рыб. — Известия ВНИОРХа, 1964, т. 58, с. 123–127.

Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1967. — 752 с.

Проссер Л. Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1977. — 200 с.

Резниченко П.Н. Роль эмбриональных движений в онтогенезе дыхания костистых рыб. — Журнал общей биологии, 1959, т. XX, № 4, с. 48–50.

Резниченко П.Н., Гальперин Е.С., Гулидов М.В. Рассмотрение процесса поступления кислорода к дыхательным поверхностям тела зародышей рыб на математической модели. — В кн.: Особенности развития рыб в различных естественных и экспериментальных условиях. М., 1975.

Резниченко П.Н., Соловьев Л.Г., Гулидов М.В. О процессе поступления кислорода к дыхательным поверхностям зародышей рыб. — В кн.: Морфо-экологические исследования развития рыб. М., 1968, с. 120–135.

Розен Р. Принцип оптимальности в биологии. — М.: Мир, 1969. — 215 с.

Романенко В.Д., Крисальный В.А. Некоторые особенности ионного обмена у рыб при адаптации их к повышенному содержанию CO_2 в воде. — Гидробиологический журнал, 1977, т. 13, № 2, с. 83–86.

Романенко В.Д., Евтушенко Н.Ю., Коцарь Н.И. Метаболизм углекислоты у рыб. — Киев: Наукова думка, 1980. — 14 с.

Рутенберг Е.П. Семейство гиринохейдовых (*Girinocheilidae*). — Жизнь животных. Рыбы. Т. 4, Ч. 1. — М.: Просвещение, 1971. — 652 с.

Сливка А.П. Особенности выращивания двухлетков гибрида белуга х стерлядь в прудах Астраханской области. — Труды ВНИРО, 1974, т. 102, с. 108–122.

Соин С.Т. Приспособительные особенности развития рыб. — М.: Изд-во МГУ, 1968. — 87 с.

Столбов А.Я. Влияние дозированных нагрузок на интенсивность газообмена у некоторых видов байкальских рыб. — В кн.: Энергетические аспекты роста и обмена водных животных. Киев, 1975. — 209 с.

Стрельцов А.С. Кожное дыхание рыб. — Известия ВНИОРХа, 1953, т. 33, с. 72–103.

Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб. — М.: Изд-во МГУ, 1962. — 351 с.

Су щ е н я Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. — Киев: Наукова думка, 1972. — 195 с.

С м и р н о в А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. — М.: Изд-во МГУ, 1975. — 336 с.

Х о д ж е р Л.Ч. Эмбриональное развитие осенней кеты *Oncorhynchus keta* при разном парциальном давлении кислорода. Автореферат канд. дис. Л., 1973.

Х о д ж е р Л.Ч. Развитие, рост и выживаемость икры радужной форели при разном содержании кислорода. — Известия ГосНИОРХа, 1974, т. 97, с. 146–149.

Ш к о р б а г о в Г.Л. Внутривидовая вариабельность потребностей в кислороде для пресноводных рыб. — Гидробиологический журнал, 1965, т. 1, № 5, с. 3–8.

Ш т р а у б Ф.Б. Биохимия. — Будапешт, 1965. — 790 с.

Ш у б и н а Т.Н. Пути и скорости движения севрюги в нижнем течении Волги во время нерестовой и посленерестовой миграции. — Вопросы ихтиологии, 1971, т. 11, вып. 1 (66), с. 113–117.

Ш у л е й к и н В.В. Энергетика морских животных. — ДАН СССР, 1964, т. 163, № 3, с. 7.

Ш у л ь м а н Г.Е., С и г а е в а Т.Г., Ш е п к и н В.Я. Затраты жира как показатель уровня обмена ставриды во время плавания. — ДАН СССР, 1974, т. 211, № 6, с. 1482.

Ш е р б и н а М.А., К а з л а у с к е н е О.П. Влияние кислородного режима на перевариваемость питательных веществ карпом. — Гидробиологический журнал, 1974, т. 10, № 3, 93–96.

Ю р о в и ц к и й Ю.Г. Морфологические особенности эмбрионов осетра (*Acipenser güldenstädti*) при различных кислородных условиях. Вопросы ихтиологии, 1964, т. 4, № 2, с. 315–329.

Ю р о в и ц к и й Ю.Г. Эмбриональное развитие рыб в условиях различного кислородного режима. — Журнал общей биологии, 1965, т. 26, № 1, с. 63–73.

Ю р о в и ц к и й Ю.Г., Р е з н и ч е н к о П.Н. Развитие леща при различных кислородных условиях. — Труды ИМЖ АН СССР, 1961, т. 33, с. 94–110.

Ю р о в и ц к и й Ю.Г., Р е з н и ч е н к о П.Н. Морфофизиологические особенности зародышей осетра при инкубации в условиях различного кислородного режима. — В кн.: Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М., 1963, с. 77–82.

Я р ж о м б е к А.А. Природа скоростей рыб. — Рыбное хозяйство, 1975, № 8, с. 48–53.

Я р ж о м б е к А.А. Скорость рыб в неподвижной стае. — Рыбное хозяйство, 1974, № 8, с. 22–27.

Я р ж о м б е к А.А. Скорости и энергетика движения рыб в экспериментальных условиях, в естественной среде и зоне орудий лова. — М.: ВНИРО, 1974.

Я р ж о м б е к А.А., К л я ш т о р и н Л.Б. Формула для расчета энергетических трат рыб на плавание. — Рыбное хозяйство, 1973, № 5, с. 19.

Я р ж о м б е к А.А., К л я ш т о р и н Л.Б. Соотношение стандартного обмена и обмена покоя у рыб. — Вопросы ихтиологии, 1974, т. 14, № 3 (86), с. 508–512.

Я р ж о м б е к А.А., К л я ш т о р и н Л.Б., П о д р а ж а н с к а я С.Г. Изучение активного обмена рыб. — Экология, 1977, № 1, с. 65–75.

A l a b a s t e r J.S., H e r b e r t D., H e m e n s J. The survival of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and perch (*Perca fluviatilis*) at various concentrations of oxygen and carbon dioxide. *Ann. appl. Biol.* 1957, v. 45, No 1, 177–188.

A l d e r d i c e D.F., W i c k e t t W.P., B r e t t J.R. Some effects of temporal exposure to low dissolved oxygen levels on Pacific salmon eggs. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 1958, v. 15, No 2, 229–249.

A l e x a n d e r R. Functional design in fishes. Hutchinson, London, 1967, 210 p.

A l b r e c h t M.—L. Der Sauerstoffverbrauch der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri*). "Z. Binnenfisch. DDR", 1974, 21, No 2, 53–61.

A n d r e w s J.W., M a t s u d a Y. The influence of various culture conditions on the oxygen consumptions of channel catfish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1975, v. 104, 2, 322–327.

B a g l i o n i S. Der Atmungsmechanismus der Fische. *Z. Allg. Physiol.* 1907, v. 7, 177–82.

B a k e r C.L. The effects on fish of gulping atmospheric air from waters of various carbon dioxide tensions. *J. Tenn. Acad. Sci.* 1941, v. 17, 39–50.

B a m f o r d O.S. Oxygen reception in the rainbow trout (*S. gairdneri*) *Comp. Biochem. Phys.* 1974a, v. 48 (1A) 69–76.

B a m f o r d O.S. Respiratory neurones in rainbow trout. *Comp. Biochem. Physiol.* 1975b, v. 48 (1A), 77–83.

B a r t l e t t G.R. Water-soluble phosphates of fish red cells. *Can. J. Zool.*, 1978, 56, № 4, Part 2, 870–877.

B a s u S.P. Some experimental data regarding the oxygen requirements of the Indian fishes *Catla catla*, *Labeo bata* and *Cirrhina mrigala*. *Proc. Natl. Inst. Sci. India*, 1949, v. 15 (No 7) 283–86.

B a s u S.P. Active respiration of fish in relation to ambient concentration of oxygen and carbon dioxide. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1959, v. 16, 175–212.

B a s s M.L., H e a t h A.G. Cardiovascular and respiratory changes in rainbow trout (*Salmo gairdneri*), exposed intermittently to chlorine. *Water. Res.* 1977, v. 11, No 6, 497–502.

B e a m i s h F.W.H. Oxygen consumption of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in relation to swimming speed and temperature. *Can. J. Zool.* 1970, v. 48, 1221–1228.

B e a m i s h F.W.H. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. III. Influence of oxygen. *Can. J. Zool.* 1964, v. 42, 355–366.

B e t t e x—G a l l a n d M. and H u g h e s G.M. Contractile filamen-

tous material in the pillar cells of fish gills. *J. Cell. Sci.* 1973, v. 13, 359-370.

Bishai H.M. The effect of gas content of water on larval and young fish. *Z. wiss. Zool.* 1960, v. 163, 37-64.

Black E.C. The transport of oxygen by the blood of fresh-water fish. *Biol. Bull.*, 1940, v. 79, N 3, p. 215-229.

Blazka P., Volf M., Cepela M. A new type of respirometer for the metabolism of fish in an active state. *Physiol. Bohemosloven.* 1960, v. 9, 187-199.

Booth J.H. The distribution of blood flow in the gills of fish: Application of a new technique to rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Exp. Biol.* 1978, v. 73, 119-129.

Bouck G.R. Effects of diurnal hypoxia on electrophoretic protein fraction and other health parameters of rock bass (*Ambloplites rupestris*). *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1972, v. 101, No 3, 488-493.

Brett J.R. Scope for metabolism and growth of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and some related energetics. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1976, v. 33, No 2, 307-13.

Brett J.R. Energy expenditure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) during sustained performance. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 1973, v. 30, No 12, Part 1, 1799-1809.

Brett J.R. Fish—the energy cost of living. In book: *Marine aquiculture*. Oregon. Univ. Press. 1970. 37-51.

Brett J.R. The swimming energetics of salmon. *Sci. Amer.* 1964, v. 21, No 2, 80-85.

Brett J.R. The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1965, v. 22, No 6.

Brett J.R., Blackburn J.M. Metabolic rate and energy expenditure of the spiny dogfish (*Squalus acanthias*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1978, v. 35, No 6, 816-821.

Brett J.R., Glass N.R. Metabolic rate and critical speed of sockeye salmon in relation to size and temperature. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1973, v. 30, No 3, 379-387.

Brett J.R., Sutherland D.B. Respiratory metabolism of pumpkinseed in relation to swimming speed. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1965, v. 22, No 2, 405-409.

Brien R.N., Visaisouk S., Raine R., Alderdice D.F. Natural convection: A mechanism for transporting oxygen to incubating salmon eggs. 1978. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, v. 35, No 10, 1316-1321.

Broussard Meryl C. Jr., Simco B.A. High-density culture of channel catfish in a recirculating system. "Progr. Fish-Cult.", 1976, v. 38, 138-141.

Brown C.E., Muir B.S. Analysis of ram ventilation of fish gills with application to skipjack tuna. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 1970, v. 27, No 9, 1637-52.

Brungs W. Chronic effects of low dissolved oxygen concentrations

on the fathead minnow (*Pimephales promelas*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1971, v. 28, No 8, 1119-1120.

Burdick G., Lipschuetz M., Dean H., Harris E. Lethal oxygen concentrations for trout and small-mouth bass. *N.Y. Fish. Game. J.* 1954, v. 1, No 1, 84-97.

Burggren W.W. Gill ventilation in the sturgeon (*Acipenser transmontanus*): unusual adaptations for bottom dwelling. *Resp. Physiol.* 1978, v. 34, 153-170.

Byszowska-Smyk W. The respiratory surface of gills in teleosts. 2. The respiratory surface in the loach and the perchpike. *Acta biol. Cracov.* 1958, v. 1, 83-97.

Cameron J.N. Regulation of blood pH in teleost fish. *Respirat. Physiol.* 1978, v. 33, No 1, 129-144.

Cameron J.N. Evidence for lack of bypass shunting in teleost gills. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1974, v. 31, 201-204.

Cameron J.N., Chech J.J. Jr. Notes on the energy cost of gill ventilation in teleosts. *Comp. Biochem. Physiol.* 1970, v. 34, 477-455.

Cameron J.N., Davis J.C. Gas exchange in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) with varying blood oxygen capacity. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1970, v. 27, No 6, 1069-1081.

Cameron J.N. and Wohlschlag D.E. Respiratory response to experimentally induced anaemia in the pinfish (*Lagodon rhomboides*). *J. Exp. Biol.* 1969, v. 50, 307-317.

Carlson A.R., Siefert R.E. Effect of reduced oxygen on the embryos and larval of lake trout (*Salvelinus namaycush*) and lagermouth bass (*Micropterus salmoides*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1974, 31, 1393-1396.

Champagn W.M. Effect of a decreasing oxygen supply on sockeye and chinook salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1940, v. 69, 197-204.

Chiba K. A study of the influence of oxygen concentration on the growth of juvenile common carp. *Bull. Fresh. wat. Fish. Res. Lab.*, 1966, v. 15, No 1, 35-47.

Davis C., Randall D. Gill irrigation and pressure relationship in rainbow trout (*Salmo trout*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1973, v. 30, No 1, 99-104.

Dejour P. Control of respiration in muscular exercise. In book: W. Fenn and H. Rahh (eds.) *Handbook of physiology*. Sec. 3, 1964, v. 1, Amer. Physiol. Soc. 1964, Wash. D.C.

Dill D.B., Edwards H.T. and Florin M. Properties of the blood of the skate (*Raja oscillata*). *Biol. Bull.* 1932, v. 62, No 1, 22-36.

Doudoroff P. and Shumway D. Dissolved oxygen requirements of freshwater fishes. *FAO, Fish. Techn. Paper No 86*, Rome, 1970, 300 p.

Dudley R.G. Survival of lagermouth bass embryos at low dissolved oxygen concentrations. M.S. Thesis. Cornell Univ. Ithaca. N.Y. 61, p. 1969.

Dudley R.G., Eipper A.W. Survival of lagermouth bass embryos at low dissolved oxygen concentrations. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1969, v. 104, No 1, 122-126.

Dwyer W.P., Kramer R.H. The influence of temperature on scope of activity in cutthroat trout (*Salmo clarki*). Trans. Amer. Fish. Soc. 1975, v. 104, 552-555.

Edwards R.R.C. An assessment of the energy cost of gill ventilation in the plaice (*Pleuronectes platessa* L.). Comp. Biochem. and Physiol., 1971, v. A40, No 2, 391-398.

Eclancher Bernard. Contrôle de la respiration chez les poissons téléostéens: réactions respiratoires à des changements rectangulaires de l'oxygénation du milieu. C.r. Acad. sci., 1975, v. D280, No 3, 307-310.

Eddy F.B. Oxygen dissociation curves of the blood of the tench. *Tinca tinca*. J. Exp. Biol. 1973, v. 58, 281-293.

Eddy F.B. Blood gases in tench (*Tinca tinca*) in well aerated and oxygen-deficient waters. J. Exp. Biol. 1974, v. 60, 71-83.

E I F A C Technical paper No 19. Water quality criteria for european fresh water fish. Report on dissolved oxygen and inland fisheries. FAO. Rome 1973, 11 p.

Farmer G.L., Beamish F.W.H. Oxygen consumption of *Tilapia nilotica* in relation to swimming speed and salinity. J. Fish. Res. Bd. Can. 1969, v. 26, No 11, 1803-1821.

Farell A.P., Daxboeck C., Randall D.J. The effect of input pressure and flow on the pattern and resistance to flow in the isolates perfused gill of teleost fish. J. Comp. Physiol., 1979, v. B133, No 3, 233-240.

Fisher R.J. Influence of oxygen concentration and of its diurnal fluctuation on the growth of juvenile coho salmon M.S. Thesis. Oregon State Univ. Corvallis. Oregon, 1963. (Цит. по Doudoroff, Shumway, 1970).

Fromm P.O. Circulation in rainbow gills: presence of "blebs" in afferent filament vessels. J. Fish. Res. Bd. Can. 1974, v. 29, N 1, 109-111.

Fry F.E. Effects of environment on animal activity. Univ. Toronto Studies. Biol. Ser. Publ. Ontario Fisheries Lab. 1947, 68, 62 p.

Fry F.E. The aquatic respiration of fish. Physiology of fishes. 1957. I. Acad. press. N.Y. 1-55.

Fry F.E., Hart J.S. The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish. *Carassius auratus*. Biol. Bull. 1948, v. 94, 66-67.

Garey W. and Rahn H. O_2 and CO_2 tensions in fish. The Physiologist. 1964, v. 7, p. 138.

Gibson E.F., Fry F.E. The performance of the lake trout (*Salvelinus namaycush*), at various temperature and oxygen pressure. Can. J. Zool. 1954, v. 32, No 2, 252-260.

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, No 5, p. 270-289.

Gray I.E. Comparative study of gill area of marine fishes. Biol. Bull. 1954, v. 107, No 1, p. 219-225.

Grigg G.C. Temperature-induced changes in the oxygen equilibrium curve of the blood of the brown bullhead (*Ictalurus nebulosus*). Comp. Biochem. Physiol. 1969, v. 28, 1203-23.

Gottwald S. Der einfluss zeitweiligen saustoffmangels in vers-

hiedenen stadien auf die Embryonalentwicklung der regenbogenforelle (*Salmo gairdneri*). Z. Fisch. 1965, v. 13, No 1/2, 63-84.

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. Bull., 1969, v. 136, No 1, p. 28-33.

Hermann R.B. Growth of juvenile salmon at various concentrations of dissolved oxygen. M. Sc. Dissertation Oregon State Univ. Corvallis. Oregon 1958 (цит. по Davis, 1975).

Hermann R.B., Warren C.E., Doudoroff P. Influence of oxygen concentration on the growth of juvenile coho salmon. Trans. Am. Fish. Soc. 1962, v. 97, No 4, 448-484.

Hills B.A. and Hughes G.M. A dimensional analysis of oxygen transfer in the fish gills. Respir. Physiology, 1970, v. 9, 126-140.

Hoff J., Chittenden M.E., Westman I.R. Oxygen requirements of some marine and anadromous fishes with particular reference to problems of measurement. 1966. Proc. 21-st Ind. Waste Conf. Purdue Univ. Ext. Series 121, p. 125-140.

Holton G.F., Randall D.J. Changes in blood pressure on the rainbow trout during hypoxia. J. Exp. Biol. 1967, v. 46, 297-305.

Hughes G.M. Morphometrics of fish gills. Respir. Physiol. 1972, v. 14, 1-26.

Hughes G.M. A comparative approach to fish respiration *Experientia*. 1970, v. 26, 113-122.

Hughes G.M. Gill dimensions in relation to other respiratory parameters. Proc. 9-th. Intern. Congr. Anatomy. Leningrad, 1970.

Hughes G.M. A comparative study of gill ventilation in marine teleosts. J. Exp. Biol. 1960, v. 37, 28-45.

Hughes G.M. and Grimstone A.V. The fine structure of the gills of (*Gadus pollachius*). *Quat. J. Microsc. Sci.* 1965, v. 106, p. 343-353.

Hughes G.M., Hills B.A. Oxygen tension distribution in water and blood at the secondary lamella of the dogfish gill. J. Exp. Biol. 1971, v. 55, 399-408.

Hughes G.M. and Morgan M. The structure of fish gills in relation to their respiratory function. *Biol. Rev.* 1973, v. 48, 419-475.

Hughes G.M. and Saunders R.L. Responses of the respiratory pumps to hypoxia in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. Exp. Biol. 1970, v. 53, p. 529-545.

Hughes G.M., Shelton G. Pressure changes during the respiratory movements of teleostean fishes. *Nature*. 1957, No 179, 255-256.

Hughes G.M., Shelton G. The mechanism of gill ventilation in three fresh-water teleosts. J. Exp. Biol. 1958, v. 35, No 5, p. 807-823.

Hughes G.M. and Shelton G.A. Respiratory mechanisms and their nervous control in fish. *Adv. Comp. Physiol. Biochem.* 1962, v. 1, p. 275-364.

Hughes G.M., Wright D.E. A comparative study of the ultrastructure of the water-blood pathway in the secondary lamellae of teleost

and elasmobranch fishes. Z. Zellforsch. Mikrosk. Anatom., 1970, v. 104, 478-493.

I t a z a w a Y. An estimation of the minimum level of dissolved oxygen in water requirement for normal life of fish. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1971, v. 37, No 4, 273-276.

I t a z a w a Y., T a k e d a Y. Gas exchange in the carp gills in normoxic and hypoxic conditions. Respir. Physiol., 1978, v. 35, 263-269.

I s a a c k s R.E., K i m H. Dà, H a r k n e s s D.R. Inositol disphosphate in erythrocytes of the lungfish (*Lepidosiren paradoxa*) and 2,3-diphosphoglycerate in erythrocytes of the armored carfish, *Pterygoplichtyc* sp. Can. J. Zool. 1976, v. 56, No 4, Part 2, 1014-1016.

J a c o b s e n O.J. Noen synpunkter pa forholdet fisk-surt vann. Fauna (Norge), 1978, v. 31, No 1, -10.

J o b S.V. The oxygen consumption of (*Salvelinus fontinalis*). Univ. Stud. Biol. Ser., 1966, No 61, Publ. Ontario Fish. Res. Lab. v. 73, 39 pp.

J o n e s D.R., S c h w a r z f e l d T. The oxygen cost to the metabolism and efficiency of breathing in trout (*Salmo gairdneri*). Respirat. Physiol., 1974, v. 21, No 2, 241-254.

J o n e s H.S.H. A small sonic tag for measurement of locomotion behaviour in fish. J. Fish. Biol. 1972, No 1.

K a t z M., P r i t c h a r d A., W a r r e n C.E. Ability of some salmonids and centrarchid to swim in water of reduced oxygen content. Trans. Am. Fish. Soc. 1959, v. 88, 88-95.

K a u r K., T o o r H.S. Effect of dissolved oxygen on the survival and hatching of eggs of scale carp. Progr. Fish. Cult. 1978, v. 40, No 1, 35-39.

K a y s A.B. The relation of the oxygen tensions in the external respiratory medium to the oxygen consumption of fishes. Science, 1930, No 1833, 76-78.

K i c h e n j u k J.W., J o n e s D.R. The oxygen transport system in rainbow trout during sustain exercise. J. Exp. Biol., 1977, v. 69, N 2, p. 247-260.

K i n g J.E. Survival time of trout in relation to occurrence. Am. Midl. Nat., 1943, v. 29, No 3, 624-642.

K i r s c h R., N o n n o t t e G. Cutaneous respiration in three freshwater teleosts. Respirat. Physiol., 1977, v. 29, No 3, 339-354.

K r o g h A. Comparative Physiology of respiratory mechanisms. Univ. Pennsylvania Press, Philadelphia. 1941, 172 p.

L a u r e n t P. Action du pH et de la PO_2 sur la potentiel de membrane des cellules de l'épithélium récepteur dans la pseudobranchie d'un poisson téléostéen. Rev. Can. Biol. 1969, v. 28, 149-155.

L o w e C.H., H i n d s D., H a l p e r n E.A. Experimental catastrophic selection and tolerances to low oxygen concentration in native Arizona freshwater fishes. 1967, Ecology, v. 48, No 6, 1013-1017.

M a n n H.E. G-Richtlinie des Rates über Qualitätsanforderungen an für den Fischbestand geeignetes Süßwasser. Arb. Dtsch. Fisch. - Verb., 1977, No 23, 13-26.

M a t h e r F.L. Transatlantic migration of two large bluefin tuna. J. Cons. int. Explor. Mer. 1962, v. 27, No 3.

M a g n u s s o n J.J. Swimming activity of the scombroid fish *Euthynnus affinis*, as related to search for food. FAO Fish. Repts., 1969, v. 2, No 62, 439-451.

M a s o n J.C. Hypoxial stress prior to emergence and competition among coho salmon fry. J. Fish. Res. Bd. Can., 1969, v. 26, No 1, 63-91.

M a r v i n D.E., H e a t h A.G. Cardiac and respiratory responses to gradual hypoxia in three ecologically distinct species of freshwater fish. Comp. Biochem. Physiol., 1968, v. 27, p. 349-355.

M c N i e l W.J. The influence of carbon dioxide and pH on the dissolved oxygen requirements of some fresh-water fishes. M.S. Thesis Oregon State College, Cervallis, Oregon. 1956. - 82 p.

M o o r e R.H. The effect of temperature and swimming speed on the oxygen consumption of two snappers (*Litjanus campechanus*) and (*Phomoblites aurorubens*). Contrib. in Marine Science, 1973, v. 17, 53-61.

M o r g a n M. Gill development, growth and respiration in the trout *Salmo gairdneri*. Ph. D. dissertation. Univ. of Bristol. (Цит. по Hughes, Morgan) Biol. Rev. 1973, v. 48, 419-475.

M o s s D.O. and S c o t t D.C. Dissolved oxygen requirements of three species of fishes. Trans. Am. fish. Soc., 1961, v. 90, No 4, 377-393.

M u i r B.S. Gill dimensions as a function of fish size. J. Fish. Res. Board, Can. 1969, v. 26, No 1, 165-170.

M u i r B.S., N i i m i A.J. Oxygen consumption of the euryhaline fish aholehole (*Kuhlia sandvicensis*) with reference to salinity, swimming, and food consumption. J. Fish. Res. Board Can., 1972, v. 29, No 1, 67-77.

M u i r B.S., K e n d a l l J.I. Structural modifications in gills of tunas and some other oceanic fishes. Copeia, 1968, No 2, 388-398.

O s w a l d R.L. The use telemetry to study light synchronization with feeding and gill ventilation rates in (*Salmo trutta*). J. Fish. Biol., 1978, v. 13, No 6, 729-39.

P a s z o r V.M. and K l e e r k o p p e r H. The role of gill filament musculature in teleosts. Can. J. Zool., 1962, v. 40, No 5, 785-802.

P i e r c e R.L. and T.E. W i s s i n g. Energy cost of food utilization in the bluegill (*Lepomis macrochirus*). Trans. Amer. Fish. Soc., 1974, vol. 103, No 1, 38-45.

P r i e d e I.G., T y t l e r P. Heart rate as a measure of metabolic rate in teleost fishes; *Salmo gairdneri*, *Salmo trutta* and *Gadus morhua*. J. Fish. Biol., 1977, v. 10, No 3, 231-242.

P r i c e J.W. Growth and gill development in the smallmouth black bass *Micropterus dolomei*. Contr. Franz. Theodore Stone Lab., 1931, v. 4, 1-46.

P ü t t e r A. Die Erhöhung der Wassertiere. Jena, 1909.

R a h n H. Aquatic gas exchange: theory. Respiration Physiol., 1966, v. 1, No 1, 1-12.

R a n d a l l D.J. and S t e v e n s E.D. The role of adrenergic receptors in cardiovascular changes associated with exercise in salmon. Comp. Biochem. Physiol., 1967, v. 21, 415-24.

Randall D.J., Huletton G.F. and Stevens E.D. The exchange of oxygen and CO₂ across the gills of rainbow trout. *J. Exp. Biol.*, 1967, v. 46, 339-48.

Randall D.J., Huletton C.F., Stevens E.D. The exchange of oxygen and carbon dioxide across the gills of rainbow trout. *J. Exp. Biol.*, 1967, v. 46, 339-348.

Randall D.J. Gas exchange in fish. In book *Fish Physiol.* (ed. by Hoar W. and Randall D.), Acad. Press, 1970, v. IV, 153-291.

Randolph K.N., Clemens H.P. Some factors influencing the feeding behaviour channel catfish in culture pond. *Trans. of Amer. Fisheries Soc.*, 1976, v. 105, No 6, 718-724.

Reiss J.A. Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen. *Archiv für Naturgesch.* 1881, v. 47, 518-550.

Roberts J.L. Gill ventilation in swimming fishes. *Amer. Zool.* 1970, v. 10, 526-52.

Roberts J.L. Active branchial and ram gill ventilation in fishes. *Biol. Bull.* 1975, v. 148, 85-105.

Root R.W. The respiratory function of the blood of marine fishes. *Biol. Bull.*, 1931, v. 61, No 4, 427-456.

Saunders R.L. The irrigation of the gills in fishes. I. Studies of the mechanism of branchial irrigation. *Can. J. Zool.*, 1961, v. 39, No 5, 637-655.

Saunders R.L. The irrigation of the gills in fishes. II. Efficiency of oxygen uptake. *Canad. J. Zool.* 1962, v. 40, No 5, 817-862.

Saunders R.L. and Sutterlin A.M. Cardiac and respiratory responses to hypoxia in the sea raven (*Hemitripterus americanus*) and an investigation of possible control mechanisms. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 1971, v. 28, No 3, 491-503.

Sheld P. and Piper J. Theoretical analysis of respiratory gas equilibration in water passing through fish gills. *Resp. Physiol.*, 1971, v. 13, 305-318.

Shelton G. The regulation of breathing in book: *Fish Physiology*. Acad. Press. New York-London, 1970, v. IV, p. 293-352.

Schumann D., Piper J. Der Sauerstoffbedarf der Atmung bei Fishen nach Messungen an der narcotisieren Shleie (*Tinca tinca*). *Pflügers Arch. ges. Physiol.*, 1966, v. 288, 15-26.

Shumway D.L., Warren C.E., Doudoroff P. Influence of oxygen concentration and water movement on the growth of steelhead trout and coho salmon embryos. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1964, v. 93, No 4, 342-356.

Siefert R.E., Carlsson A.R., Herman L.J. Effects of reduced oxygen concentrations on the early life stages of mountain whitefish, smallmouth bass and white bass. *Progr. Fish-Cult.* 1974, v. 36, No 4, 186-190.

Siefert K., Herman L. Spawning success of the black crappie (*Pomoxis nigromaculatus*) at reduced dissolved oxygen concentrations. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1977, v. 106, No 4, 376-380.

Silver S.J., Warren Ch. E., Doudoroff P. Dissolved oxy-

gen requirements of developing steelhead trout and chinook salmon embryos at different water velocities. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1963, v. 92, No 4, 327-355.

Smith H. Some experiments on oxygen consumption of gold fish in relation to swimming speed. *Canad. J. Zool.*, 1965, v. 43, No 4, 623-633.

Spoor W.A. Oxygen requirements of embryos and larvae of the largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *J. Fish. Biol.*, 1977, v. 11, No 2, 77-86.

Steen J.B. and Kruyse E. The respiratory function of teleostean gills. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1964, v. 12, 127-142.

Steen J.B., Berg T. The gills of two species of haemoglobinfree fishes compared to those of other teleosts, with a note on severe anemia in the egg. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1966, v. 18, 517-526.

Stevens E.D. Some aspects of gas exchange in tune. *J. Exp. Biol.*, 1972, v. 56, 809-823.

Stewart N.E., Shumway D.L., and Doudoroff P. Influence of oxygen concentration on the growth of juvenile largemouth bass. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 1967, v. 24, No 3, 474-475.

Swift D.R. The effect of temperature and oxygen on the growth rate of the Windermere char (*Salvelinus alpinus*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 1964, v. 12, 179-183.

Sylvester J.R., Hash C.E., Emberson C.R. Salinity and oxygen tolerances of eggs and larvae of Hawaiian striped mullet, *Mugil cephalus* L. *J. Fish. Biol.*, 1975, v. 7, No 5, 621-629.

Tyler P. Relationship between oxygen consumption and swimming speed in haddock. *Nature*, 1969, v. 211, No 5177, 274-275.

Ursin E. A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration and mortality. *J. Fish. Board. Can.*, 1967, v. 24, 2355-2453.

Wardle C.S., Kanwisher J.W. The significance of heart rate in free swimming cod, (*Gadus morhua*): Some observations with ultrasonic tags. *Mar. Behav. and Physiol.*, 1974, v. 2, No 4, 311-324.

Watters K.W., Smith L.S. Respiratory dynamics of the starry flounder (*Platichthys stellatus*) in response to low oxygen and high temperature. *Marine Ecol.*, 1973, v. 19, No 2, p. 133-149.

Webb P.W. The swimming energetic of trout. *J. Exp. Biol.*, 1971, v. 55, No 2. Oxygen consumption and swimming efficiency, p. 489-540.

Webb P.W. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 1975, No 190, p. 160.

Webb P.W. Effects of partial caudal fin amputation on the kinematics and metabolic rate of underyearling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at steady swimming speeds. *J. Exp. - Biol.*, 1973, v. 59, 565-581.

Weber Roy E., Lykkeboe Gunnar, Johansen Kjell. Biochemical aspects of the adaptation of haemoglobin - oxygen affinity of eels to hypoxia. *Life Sci.*, 1975, v. 17, No 8, 1345-1350.

Weber Roy E., Lykkeboe Cunnar, Johansen Kjell. Physiological properties of eel haemoglobin: Hypoxic acclimation, phosphate effects and multiplicity. *J. Exp. Biol.*, 1976, v. 64, No 1, 75-88.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Физические основы водного дыхания	5
Единицы измерения	5
Вода и воздух как среда для дыхания.	7
Особенности газообмена у воздушно- и воднодышащих животных	10
Механика водного дыхания	13
Работа жаберного насоса	13
Строение и функция жабр	16
Площадь жабр у рыб разных экологических типов	20
Зависимость площади жабр от массы рыбы	21
Толщина дыхательной мембраны	24
Энергетическая "стоимость" дыхания	26
Дыхание рыб при напорной вентиляции	29
Кожное дыхание	30
Физиология водного дыхания	33
Характеристики эффективности газообмена	33
Эффективность газообмена у рыб разных экологических типов	37
Газообмен при нормальных кислородных условиях	42
Газообмен при гипоксии	45
Газообмен при двигательной нагрузке	49
Газообмен при гипоксии и активном плавании.	55
Регуляция газообмена	56
Физиологические механизмы регуляции дыхания	56
Перенос кислорода вблизи границы вода – кровь	61
Регуляция переноса кислорода в жабрах	64
Газообмен при активном плавании и повышении температуры	66
Механизм изменения поверхности газообмена в жабрах	67
Дыхательный гомеостаз у рыб	69
Концепция зависимого и независимого дыхания	69
Регуляция дыхания рыб в онтогенезе	72
Перенос кислорода кровью	75
Изменение дыхательной функции крови под действием некоторых факторов	79
Связь характеристик гемоглобина и показателей внешнего дыхания	81
Перенос углекислоты кровью	83
Чувствительность и устойчивость рыб к недостатку кислорода	84
Термины "чувствительность" и "устойчивость"	84
Соотношение критических и пороговых величин	97
Энергетические потребности рыб	98
Количественные подходы к оценке общего и активного обмена у рыб	99
Зависимость уровня активного обмена от температуры	105
Энергетика активного плавания разноразмерных рыб	111
Оценка энергозатрат у рыб в природной или близкой к природной обстановке	115
Специфическое динамическое действие пищи	122
Зависимость активного обмена от напряжения кислорода	123
Оценка потребностей рыб в растворенном кислороде	126
Уровень энергозатрат рыб в разных условиях	126
Эмбриональное развитие рыб в условиях дефицита кислорода	133
Рост молоди рыб при разных кислородных условиях	140
Сравнение оценок кислородных потребностей рыб	145
Современные представления о кислородных потребностях рыб	147
Список использованной литературы	153