

УДК 597.0/5

ВЛИЯНИЕ ДОЗИРОВАННЫХ МЫШЕЧНЫХ НАГРУЗОК НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБМЕНА БАЙКАЛЬСКОГО ХАРИУСА *THYMALLUS ARCTICUS BAICALENSIS* DYB.

А. Я. Столбов

(Институт физиологии Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск)

С помощью специально изготовленного прибора (респирометра) исследован газообмен у байкальского хариуса в состоянии покоя и при мышечных нагрузках в условиях изменения температуры воды. Установлено, что потребление кислорода у изученного вида зависит в определенной степени от температуры воды и скорости плавания. Показано, что крейсерский режим движения рыб характерен для миграционных перемещений и сопровождается устойчивым уровнем обмена. При интенсивных кратковременных нагрузках наблюдается повышенное потребление кислорода и кислородный долг, лимитирующий возможность длительного плавания.

В настоящее время получен обширный материал, характеризующий величины обмена у рыб, находящихся в состоянии относительного покоя. Это позволило установить для пресноводных и морских видов рыб определенные закономерности, связанные с весом, температурой, кислородным насыщением и рядом других факторов (Винберг, 1956; Ивлев, 1959, 1962; Строганов, 1962, и др.). Однако величины потребления кислорода и энергетические возможности рыб при различных скоростях и продолжительности плавания в условиях изменения температур адаптации изучены недостаточно (Ивлев, 1962, Brett, 1964). Это обусловлено целым рядом методических трудностей, связанных с необходимостью создания для исследования газообмена рыб устройств, обладающих определенными гидродинамическими характеристиками, позволяющими дозировать скорость плавания, регулировать температурные условия эксперимента и регистрировать физиологические показатели рыб в динамике.

Материал и методика

С помощью установки, созданной в лаборатории биоэнергетики Института физиологии Сибирского отделения АН СССР (Матюхин и др., 1970) изучали у байкальского хариуса обмен в покое и при мышечных нагрузках (активный обмен). Опыты проводили при ступенчатом, продолжительном (многочасовом) и кратковременном интенсивном плавании рыб. Эксперименты происходили в полевых условиях на оз. Байкал в истоке р. Ангары в 1969—1973 гг. Объектом исследования служил байкальский хариус *Thymallus arcticus baicalensis* Dyb.—подвид сибирского хариуса, характеризующийся приспособленностью к низким температурам, оксифильностью, способностью к скоростному плаванию и быстротой смены режимов движения. В опытах использовали рыб весом 292 ± 18 г и длиной 30 см. Величины обмена покоя у рыб использовали в качестве контроля для сравнения с таковыми при мышечных нагрузках и определяли при

минимальной скорости плавания (порядка 8—10 см/сек) после 12—14-часовой выдержки рыб в рабочей камере. За этот период рыба привыкла к условиям камеры, что приводило к устранению возбуждения.

При исследовании активного обмена применяли метод ступенчатых нагрузок, при котором скорость плавания увеличивалась в течение 3—5 мин. на 10 см/сек относительно предыдущей. Эта скорость выдерживалась в течение часа, после чего была снижена скорость до минимальной и через рабочую камеру респирометра осуществлялся 20-минутный проток воды (порядка 3,5 л/сек при объеме установки 50,3 л). Дальнейшее ступенчатое повышение скорости осуществлялось до того момента, когда рыба не могла более противостоять потоку и ее сносило на заградительную решетку.

Использование 5-часового непрерывного плавания со скоростью 77 см/сек (крейсерская скорость) с 20-минутным протоком воды через каждый час работы дало возможность оценить уровень обмена у рыб на режимах, соответствующих миграционным перемещениям. Выход на указанную скорость осуществлялся в течение 3—5 мин. Для оценки восстановительного периода после прекращения плавания в течение 2 час. определяли потребление кислорода. Изучали также потребление кислорода при кратковременном (20 мин.) интенсивном плавании рыб со скоростью 97 см/сек. При этом особое внимание уделяли изучению кислородного долга в восстановительном периоде при кратности измерений потребления кислорода через каждые 30 мин. в течение 2 час. Определение концентрации кислорода в воде производили 2 способами: 1) с помощью кислородного электрода типа «Кларка» с выходом на самописец полирографа; 2) по методу Винклера в пробах воды через каждые 30 мин. Исходная и конечная концентрации кислорода в процессе опыта не отличались более, чем на 30%, что соответствует существующим представлениям о допустимости изменения содержания кислорода в воде на протяжении эксперимента. Все опыты проводили при температурах: 4, 8, 10 и 12°, соответствующих естественной среде обитания.

Результаты исследований

Потребление кислорода хариусом в покое при различных температурах. У хариуса в покое при экспериментальных температурах 4—14° наблюдается зависимость интенсивности обмена от температуры. Об этом свидетельствует величина температурного коэффициента Q_{10} , который в диапазоне температур 4—14° составил $1,92 \pm \pm 0,12$, а также абсолютные значения потребления кислорода. Так, при изменении температуры в вышеуказанных пределах интенсивность обмена у хариуса возрастала от $62 \pm 8,1$ до $139 \pm 10,6$ мг O_2 /кг·час.

Наблюдаемая зависимость выражается кривой, которая по своей форме приближается к «нормальной» кривой Крога (рис. 1). Однако на рассматриваемой реальной кривой потребления кислорода в определенных температурных пределах (4—8° и 10—12°) отмечаются «уплощенные» участки, которые характеризуются относительно постоянным уровнем обмена, т. е. не отмечается достоверных различий в уровнях обмена при указанных температурах.

Существование участков независимого от температур обмена на кривой потребления кислорода отмечалось в ряде работ (Строганов, 1934, 1940; Schmeing-Engberding, 1953). Подобные участки связывались с температурами адаптации, при которых рыбы находились длительное время, и сопровождалась стабилизацией не только обменных процессов, но и температуры тела, частоты дыхания, сердечных сокращений (Пегель, Реморов, 1959, 1960; Mewis, Heuts, 1957).

Отмеченная в наших экспериментах независимость обмена совпадает с температурами обитания данного вида летом и соответствует предпочитаемым температурам для этих видов рыб (Кожов, 1962; Тугарина, Ры-

жова, 1969). Можно полагать, что в этих зонах у рыб с помощью регуляторных механизмов осуществляется постоянство энергетического режима вопреки изменениям температуры.

Потребление кислорода хариусом при различных режимах плавания. Методом ступенчатых нагрузок опереждали потребление кислорода у рыб при плавании со скоростями от 37 до 97 см/сек («шаг» — 10 см/сек) и температурах воды 4, 8, 10 и 12°. Результаты экспериментов показывают, что с увеличением скорости плавания потребление кислорода у хариуса возрастает и достигает наибольших величин при максимальных скоростях движения и всех значениях температур.

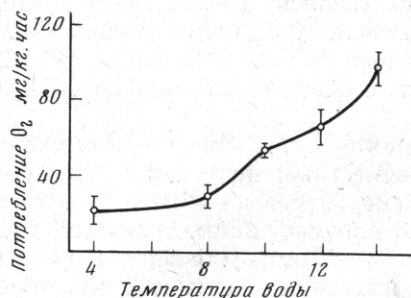


Рис. 1. Изменение потребления кислорода байкальским хариусом в состоянии покоя при различных температурах

температуре 8°) и практически одинаково (5,2 и 5,4 раза) при 10° и 12° С. Такая неравномерность относительного потребления кислорода объясняется особенностями обмена покоя, связанными с температурными условиями.

Между величиной мышечной нагрузки (скорость плавания) и уровнем потребления кислорода существует экспоненциальная зависимость, которая выражается уравнением показательной функции:

$$y = ae^{bx},$$

где y — потребление O₂ мг/кг·час; x — скорость плавания, см/сек; a — коэффициент изменения потребления кислорода при скорости, равной единице; b — коэффициент пропорциональности изменения потребления кислорода при изменении скорости плавания.

Значения коэффициентов изменяются в связи с температурой и скоростью плавания. Так, при температурах 4° и 12° коэффициент a увеличивается от 1,66 до 1,91, а b — уменьшается от 0,30 до 0,26. Эти коэффициенты согласуются с таковыми для морских (Tytler, 1968) и пресноводных (Brett, 1964) видов рыб, а полученная зависимость является типичной для рыб, выполняющих дозированную по скорости, увеличивающуюся по интенсивности работу.

Следует подчеркнуть, что влияние температуры на обмен рыб при движении (рис. 2) достаточно четко проявляется при контрастных температурах (4—12°). Однако на более высоких скоростях плавания, превышающих крейсерские (77 см/сек), и температурах 8—12° в наших экспериментах это влияние уменьшено, вследствие чего обеспечивается известная независимость энерготрат от внешней среды; рыбы по своей термальной независимости уподобляются гомойотермным. В частности, по данным ряда авторов (Brett, 1964; Blaxter, Dickson, 1959) увеличение скорости плавания рыб связано с уменьшением температурного воздействия и соответственно стабилизацией температурного коэффициента Q_{10} .

По нашему мнению, подобное явление может свидетельствовать о том, что пойкилотермные животные обладают в определенной степени механизмами терморегуляции, которые наиболее четко проявляются при мы-

печных нагрузках. Возможно, что при таких ситуациях происходит мышечный нагрев и часть энергии расходуется на образование тепла. Однако это явление требует тщательного экспериментального изучения.

Потребление кислорода хариусом при продолжительном многочасовом плавании. Продолжительное плавание с постоянной скоростью характерно для длительных миграционных перемещений и сопровождается устойчивым на протяжении всего времени плавания рыб уровнем обмена, зависящим от температуры. Так, интенсивность обмена у хариуса при продолжительном плавании при температуре 10° колебалась от 351 ± 11 в начале работы до 339 ± 20 мг O_2 /кг·час на 5-м часу непрерывного плавания и была примерно в 3,5 раза выше обмена покоя ($95 \pm 3,5$ мг O_2 /кг·час). Эти данные согласуются с материалами, полученными для лососевых (Idler, Clemens, 1959), и несколько ниже величин, полученных рядом авторов (Пентегов и др., 1928) для мигрирующей на нерест кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.). Вполне возможно, что энергетический оптимум, при котором затраты энергии на единицу работы наименьшие, а производительность наибольшая, может проявляться при условии устойчивого продолжительного плавания. Период восстановления при таком режиме плавания характеризуется незначительными

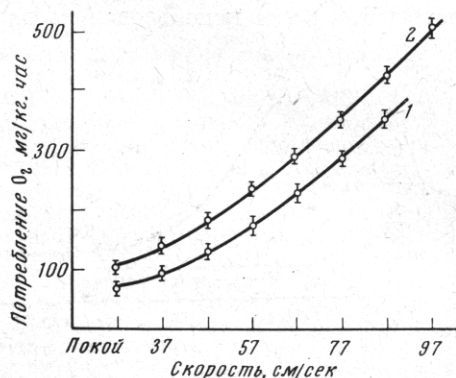


Рис. 2. Потребление кислорода хариусом в зависимости от скорости плавания и температуры. 1 — температура 4° ; 2 — 12°

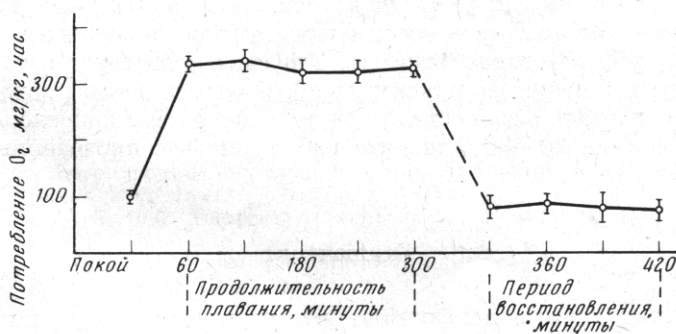


Рис. 3. Динамика потребления кислорода хариусом в покое, в период непрерывного 5-часового плавания и в восстановительном периоде (температура 12°)

колебаниями обмена с некоторой тенденцией к уменьшению в конце 2-го часа восстановления. Динамика изменения показателей обмена у хариуса при различных состояниях показана на рис. 3.

Продолжительное плавание с крейсерской скоростью характеризуется обычно отсутствием кислородного долга, об этом могут свидетельствовать уровень потребления кислорода в восстановительном периоде и некоторые биохимические показатели — молочная кислота в крови, уровень гликогена в мышцах (Black, 1960; Connor, Barret, 1964). По данным Вебба (Webb, 1971), крейсерское плавание сопровождается незначительной долей анаэробного окисления и составляет около 5% общих энергетических затрат.

В связи с этим оценку энергетических затрат рыб при движении желательно осуществлять на крейсерских режимах движения, что даст возможность стандартизировать нагрузки и получить сравнимые данные для различных видов рыб.

Потребление кислорода хариусом при кратковременном плавании. Кратковременное (20 мин.) плавание со скоростью 97 см/сек использовалось для установления величин потребления

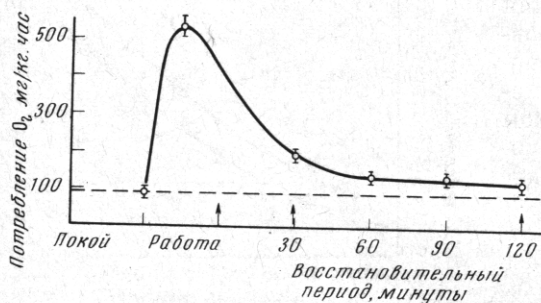


Рис. 4. Потребление кислорода хариусом в покое, при кратковременном интенсивном плавании и в восстановительном периоде после нагрузки

кислорода как в процессе нагрузки, так и в период 2-часового восстановления. Интенсивное плавание на указанной скорости сопровождается высоким уровнем обмена, который достигает 532 ± 25 мг O_2 /кг·час и превышает обмен покоя в 5,3 раза ($94 \pm 8,2$ мг O_2 /кг·час).

Литературные данные (Алексеева, 1967; Graham, 1949; Brett, 1964) свидетельствуют о разнообразных величинах активного обмена. Возможно, что это разнообразие связано в основном с

методическими особенностями проведения экспериментов, а также с видовыми особенностями исследуемых рыб. Однако, несмотря на различие применяемых методов, все авторы отмечают наличие кислородного долга при интенсивных нагрузках (Beamish, 1966), а также повышение уровня гликолитических процессов (Black, 1960). У хариуса в первые 30 мин. восстановительного периода потребление кислорода было $189 \pm 16,4$ мг/кг·час, а на 120-й мин. — $128 \pm 10,7$ мг/кг·час и за 2 часа восстановительного периода не возвращалось к исходному уровню покоя (рис. 4). Это свидетельствует о том, что указанная нагрузка является максимальной и возможность продолжительного плавания на такой скорости вследствие накопления кислородного долга ограничивается 20—30 мин., что наблюдалось в проведенных экспериментах.

Заключение

Полученные данные показывают, что величины обмена покоя, являющиеся исходным фоном для сравнения с активным, имеет некоторые особенности, связанные с изменением температуры. Так, у байкальского хариуса отмечено повышение уровня обмена с увеличением температуры и выявлено существование температурных зон адаптации, связанных с предпочитаемыми температурами.

Исследования активного обмена у байкальского хариуса показали, что при плавании со ступенчатыми нагрузками, крейсерском многочасовом и кратковременном интенсивном движении уровень обмена возрастает со скоростью плавания и зависит в определенной степени от температур. Соотношение между потреблением кислорода и скоростью плавания выражается уравнением показательной функции.

Во время продолжительного непрерывного (крейсерского) плавания наблюдается устойчивый на протяжении всего времени плавания уровень потребления кислорода. При таком режиме движения не образуется кислородного долга, вследствие чего возможность плавания на такой скорости не ограничивается для данного вида 5 часами.

Интенсивное (97 см/сек) кратковременное плавание рыб сопровождается повышенным потреблением кислорода и кислородным долгом, лимитирующим возможность длительного плавания с подобной скоростью.

Поступила
26.VII.1973 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева К. Д. 1967. Влияние мышечной работы на энергетический обмен у рыб. В сб. «Обмен веществ и биохимия рыб». М., «Наука».
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск.
- Ислев В. С. 1959. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена. Ж. общей биологии, т. 20, № 2.— 1962. Активный энергетический обмен у мальков балтийского лосося (*Salmo salar*). Вopr. ихтиологии, т. 2, вып. 1 (12).
- Кожов М. М. 1962. Биология озера Байкал. М., Изд-во АН СССР.
- Матюхин В. А., Хаскин В. В., Столбов А. Я. 1970. Установка для комплексного изучения энергетики и физиологии плавания рыб. Вopr. ихтиологии, т. 10, вып. 5 (64).
- Пегель В. А., Реморов В. А. 1959. О физиологическом механизме адаптации рыб к температурным условиям среды. Научн. докл. Высш. школы. Сер. биол. науки, т. 3.— 1960. Температура тела, частота дыхания и сердцебиение у рыб в зоне температурной адаптации. Тр. Томск. гос. ун-та, т. 148.
- Пентегов В. П., Менгов Ю. П., Курнаев Е. Ф. 1928. Физико-химическая характеристика нерестово-миграционного голодания кеты. Изв. Тихоокеанск. н.-и. ст. т. 2, № 1.
- Строганов Н. С. 1934. Действие температуры на соотношение процессов газообмена у окуней. Физиол. ж., т. 26.— 1940. Физиологическая адаптация рыб. Докл. АН СССР, т. 28.— 1962. Экологическая физиология. Изд-во МГУ.
- Тугарина П. Я., Рыжова Л. Н. 1969. Эколого-физиологическая характеристика молоди черного байкальского хариуса. Гидробиол. ж., т. 5, № 5.
- Beamish F. W. 1966. Muscular fatigue and mortality in haddock, *Melanogrammus aeglefinus* caught by other trawl. J. Fish. Res. Board Canada, v. 23, № 10.
- Black E. C. 1960. Alterations in glycogen, glucose and lactate in rainbow and kumploors trout following muscular activity. J. Fish. Res. Board Canada, v. 17, 487—500.
- Blaxter J. H., Dickson W. 1959. Observations on the swimming of fish. J. Cons. Exptl, mer., № 24.
- Brett J. R., 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. J. Fish. Res. Board Canada, v. 21, № 57.
- Connor A. E., Barret 1964. Changes in glycogen and lactate levels in migratory salmonid fishes ascending experimental «endless» fishways. J. Fish. Res. Board Canada, v. 21, № 2.
- Graham M. 1949. Some effect of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of the speckled trout (*S. fontinalis*). Canad. J. Res. Sect., D. 27.
- Idler D. R., Clemens W. 1959. The energy expenditures of Fraser River sockeye salmon during the spawning migration to Chilko and Stuart lakes. Int. Pacific Salmon. Fish. Comm. Prog. Rept, № 80.
- Mewis A. E., Heuts R. 1957. Temperature dependence of breathing rate in carp. Biol. Bull., v. 112, № 1.
- Schmeing-Engberding F. 1953. The temperature preference of some bony fishes and its physiological importance. Z. Fischerei, v. 2.
- Tytler R. 1968. Relationship between oxygen consumption and swimming speed in the haddock. Nature, v. 221, № 5177.
- Webb P. W. 1971. The Swimming energetics of trout. J. Exptl Biol., v. 55, № 2.