

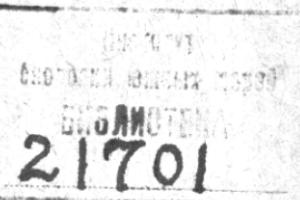
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

# БИОЛОГИЯ МОРЯ

Вып. 15

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ  
ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ  
ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ



КІЕВ 1968

## КИСЛОРОДНЫЙ ДОЛГ ПРИ ИНТЕНСИВНОЙ МЫШЕЧНОЙ РАБОТЕ У КЕФАЛИ

К. Д. АЛЕКСЕЕВА

Институт биологии южных морей АН УССР

Рыбы в естественных условиях находятся, как правило, в постоянном движении, связанном с обеспечением тех или иных функций организма (пищевых, защитных, нерестовых и др.). Поэтому определение затрат энергии при активном движении рыб представляет несомненный интерес.

Общий энергетический обмен во время интенсивного плавания рыб резко возрастает и может во много раз превышать обмен в состоянии покоя (Ивлев, 1962а; Алексеева, 1965; Spoer, 1946; Fry and Hart, 1948; Graham, 1949; Brett, 1964).

При уменьшении активности движения происходит снижение обмена и возврат его к первоначальному уровню. Однако обмен достигает исходного уровня не в момент прекращения интенсивной двигательной активности животного, а с некоторым запозданием. Эта задержка определяется временем восстановления образовавшегося в процессе интенсивной работы кислородного долга.

Целью настоящей работы было определение удельного веса кислородного долга в общем обмене рыб и длительности восстановительного периода.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основные исследования проведены на кефали (*Mugil auratus Risso*) и небольшая часть — на смариде (*Spicara smaris L.*).

Наиболее удачным объектом для проводимых опытов оказалась кефаль — относительно хороший пловец, прекрасно живущий в лабораторных условиях. Смариду использовали только для получения предварительных данных. Вес подопытных кефалей был 110—190 г.

Эксперименты проводили зимой 1961/62 г. и летом 1962 г.

при температуре воды 11 и 17,5—20,5° С. Температура воды в естественных условиях обитания рыб не отличалась от экспериментальной более чем на 2—3° С.

Основная часть измерений выполнена при температуре 17,5—20,5° С и лишь небольшая — при 11° С. Все результаты приведены к 20° С посредством температурных коэффициентов, рассчитанных Г. Г. Винбергом (1956) на основании «нормальной кривой» Крода.

Рыб отлавливали ставными орудиями лова в прибрежных водах и доставляли в лабораторию в бочках или брезентовых ваннах с морской водой. В лаборатории животных содержали в большой кафельной ванне или стеклянных аквариумах с постоянным протоком морской воды. Начиная со второго-третьего дня после вылова, рыбам давали в избытке мелко нарезанное мясо мидий. К концу каждого дня остатки корма выбирали. Кормление подопытных животных прекращали за 24 час до начала эксперимента.

Для измерений отбирали здоровых рыб, предварительно выдержаных в лабораторных условиях не менее недели. Определение обмена у кефали проводили на отдельных особях. В некоторых случаях в опытах использовали одних и тех же рыб. Интервал между повторными наблюдениями равнялся нескольким дням. Смариду помещали в респирометр по три—пять экземпляров. Средний вес этих рыб был около 30 г. Содержание кислорода в воде определяли по методу Винклера.

Респирометром служил гидродинамический лоток, изготовленный из органического стекла в виде кольцеобразной замкнутой трубы емкостью 25,35 л, представляющий собой модифицированный прибор Ковалевской (Ивлев, 1962б). Рабочая камера, в которую помещали рыбу, имеет вид цилиндра длиной 0,5 м и диаметром 0,12 м. В начале и конце рабочей камеры вставлены стабилизирующие решетки, обеспечивающие равномерность тока воды. Специальное устройство, состоящее из системы стабилизатор — автотрансформатор — вольтметр — редуктор — гребной винт позволяет регулировать скорость движения воды в респирометре.

Скорость движения, характеризующую мышечную нагрузку, измеряли с помощью специально сконструированной вертушки (Алексеева, 1964).

### ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

В процессе исследований проводили измерения стандартного обмена, общего обмена при интенсивном движении и обмена в восстановительный период после интенсивной мышечной нагрузки. За стандартный обмен принимали затраты энергии, измерен-

ные при минимальной скорости движения воды ( $10,5 \text{ см/сек}$ ), вызывающей у рыб реофильный рефлекс.

Максимальные скорости и время, в течение которого рыбы выдерживают их, подбирали эмпирически.

На основании предварительных наблюдений было установлено, что наиболее эффективной оказалась скорость движения, равная  $88 \text{ см/сек}$  при длительности нагрузки  $30 \text{ мин}$ . Такая величина нагрузки была взята как стандартная при определении образующегося кислородного долга.

Кислородный долг вычисляли по разности потребления кислорода в восстановительный период и период, предшествующий интенсивному движению рыб, т. е. по разности между общим обменом в восстановительный период и стандартным обменом рыб. Величину активного обмена получали вычитанием стандартного обмена из общего при интенсивном движении. Кислородный долг, образующийся в процессе интенсивного движения, относим к затратам энергии на активный обмен.

Порядок проведения опытов. Предварительно отобранные рыбку осторожно пересаживали в респирометр и выдерживали не менее  $2 \text{ час}$  до начала опыта в проточной морской воде, равномерно перемешиваемой слабым вращением гребного винта. В редких случаях рыбку накануне опыта оставляли в респирометре на ночь.

В течение последующих  $2 \text{ час}$  измеряли стандартный обмен при очень слабой скорости движения воды. Затем давали нагрузку  $88 \text{ см/сек}$  в течение  $30 \text{ мин}$ , после чего снижали скорость движения воды до исходной —  $10,5 \text{ см/сек}$ . При скорости  $10,5 \text{ см/сек}$  продолжали измерять обмен в течение всего восстановительного периода. Общая продолжительность опыта  $5—7,5 \text{ час}$ . Пробы исследуемой воды отбирали через каждые  $30 \text{ мин}$  после пересадки рыбы в респирометр, за исключением тех случаев, когда длительность интенсивных плавательных нагрузок была меньше  $30 \text{ мин}$ .

При отборе проб мотор, приводящий в движение гребной винт, отключали, чтобы исключить попадание в пробы смеси из исследуемой и вновь добавленной (при взятии проб) воды.

Во избежание чрезмерного снижения содержания кислорода в респирометре периодически производили частичную смену воды в нем. Последнюю обычно приурочивали ко времени взятия проб.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительные наблюдения показали, что величина нагрузки и время, в течение которого рыба ее выдерживает, связаны обратной зависимостью: чем больше нагрузка, тем меньшее время животное способно выдержать ее. Так, кефаль весом около  $150 \text{ г}$

(148—153) свободно плыла в потоке со скоростью 88 см/сек не менее 30 мин, а при скорости 105 см/сек ее прибивало к распределительной решетке камеры уже через 10 мин (табл. 1).

Таблица 1

**Соотношение времени и величины нагрузки у кефали весом 150 г при 18° С**

Стандартный обмен, мл О <sub>2</sub> /час	Максимальная скорость движения, см/сек	Время интенсивного плавания, мин	Общий обмен при интенсивном плавании, мл О <sub>2</sub> /час	Активный обмен, мл О <sub>2</sub> /час	Кислородный долг, мл О <sub>2</sub> /час	Время ликвидации кислородного долга, мин
9,34	105	10	54,82	50,62	5,14	60
12,30	103	12	76,90	70,85	6,25	60
10,60	98	15	63,92	57,30	3,98	60
10,26	95	25	51,34	48,50	7,42	30
12,16	88	30	65,48	58,88	5,56	30
11,94	66	30	47,74	35,80	—	—

Смартида выдерживала скорость движения 66 см/сек не более 10—15 мин (табл. 2).

Таблица 2

**Обмен и кислородный долг у смариды при скорости движения 66 см/сек и температуре 12° С**

Вес рыбы, г	Стандартный обмен, мл О <sub>2</sub> /час	Время интенсивного плавания, мин	Общий обмен, мл О <sub>2</sub> /час	Активный обмен, мл О <sub>2</sub> /час	Кислородный долг, мл О <sub>2</sub> /час	Время ликвидации кислородного долга, мин
83	12,60	9	37,87	29,87	4,60	30
163	20,68	12	53,15	41,34	8,87	60
156	17,20	15	60,12	49,84	6,92	60

Основные результаты определений стандартного, активного, общего обмена и возникающего кислородного долга представлены в табл. 3.

Величины обмена и кислородного долга даны в мл О<sub>2</sub>/час на одно животное.

Наибольшая абсолютная величина кислородного долга, полученная в условиях данного эксперимента, равна 9,70 мл кислорода (90 мг О<sub>2</sub>/кг). Время ликвидации кислородного долга составляет 30—60 мин.

Некоторые исследователи (Fry, 1947, 1957; Graham, 1949; Brett, 1958) в своих работах отмечают, что зависимость активного обмена от температуры в ряде случаев отличается от таковой для стандартного обмена. Эти отличия четко проявляются в об-

Таблица 3

## Обмен и кислородный долг у кефали при скорости движения 88 см/сек

Вес рыбы, г	Темпе- ратура воды, °C	Стандарт- ный обмен, мл О <sub>2</sub> /час	Общий об- мен, мл О <sub>2</sub> /час	Активный обмен, мл О <sub>2</sub> /час	Кислород- ный долг, мл О <sub>2</sub> /час	Время ликви- дации кисло- родного долга, мин	Кислородный долг	
							% от стан- дартно- го об- мена	% от акти- вного об- мена
110	11,0	7,16	46,78	45,10	5,48	60	76,5	12,1
130	11,0	22,84	48,14	31,18	6,08	30	26,6	19,5
140	11,0	24,46	70,12	56,92	11,26	30	46,0	19,8
150	11,0	9,56	62,14	56,42	3,84	60	40,2	6,8
170	11,0	20,28	68,18	61,20	13,30	30	65,6	21,8
125	18,0	13,30	57,84	53,87	8,33	60	67,7	15,5
125	19,5	11,96	58,20	51,41	5,17	60	43,2	10,6
125	19,5	14,46	61,04	51,62	5,04	30	34,8	9,8
125	20,5	12,92	56,24	47,70	4,38	30	33,9	9,2
135	17,5	11,78	58,12	53,60	7,26	30	61,6	13,6
135	18,5	15,44	52,10	43,10	6,44	30	41,7	14,9
140	19,0	10,98	54,18	49,65	6,45	60	58,7	12,9
150	18,0	12,16	65,48	58,88	5,56	30	45,7	9,4
155	19,0	11,36	61,54	59,88	9,70	60	85,4	16,2
160	18,0	14,24	79,44	70,96	5,76	30	40,4	8,4
160	20,5	13,00	76,06	68,94	5,88	60	45,2	8,4
160	20,0	12,76	70,04	64,10	6,82	60	53,4	10,6
185	18,5	16,18	76,78	73,52	12,92	30	79,8	17,6*
190	18,0	10,68	73,96	68,82	5,54	30	51,9	8,0
190	19,5	15,20	55,14	44,16	4,22	60	27,8	9,6

ласти экстремальных температур и зависят от экологических особенностей видов. В области средних температур кривая изменения активного обмена идет параллельно стандартному обмену.

За неимением данных, показывающих зависимость активного обмена от температуры для исследуемого вида, мы сочли возможным использовать температурные коэффициенты кривой Крода. Мы допустили, что в области оптимальной температуры (при небольших ее колебаниях) эти коэффициенты для активного обмена не должны существенно отличаться.

Приведение экспериментальных данных, полученных для кефали при 17,5—20,5°C, к температуре 20°C оправдано тем, что данный вид является теплолюбивым и область предпочтаемых им температур находится в пределах 16—26°C. Что касается температуры 11°C, то приведение данных к 20°C в этом случае сделано несколько условно, в целях удобства сопоставления результатов измерений.

Как видно из табл. 3, величина стандартного обмена при 11°C значительно колебалась и в некоторых опытах, видимо, была завышена. По всей вероятности, это объясняется тем, что указанная температура (11°C) не является для кефали оптимальной.

Из результатов наблюдений следует, что кислородный долг представляет собой довольно значительную величину, составляющую в среднем 12% от активного обмена и свыше 50% от стандартного обмена животных. Максимальные величины активного обмена, с учетом поправки на величину кислородного долга, достигали более 70 мл О<sub>2</sub>/час на одно животное (или свыше 625 мг О<sub>2</sub>/час на 1 кг веса рыбы).

Как уже отмечалось выше, при определении энергетических затрат на движение у кефали исходным уровнем, или «фоном», служил стандартный обмен. Как известно, основной обмен определяется затратами энергии на «внутреннюю работу» — на работу органов и тканей, поддерживающих жизнедеятельность организма (сердца, легких, органов пищеварения и т. д.).

Естественно, что при интенсивном плавании затраты энергии на работу внутренних органов, способствующих выполнению мышечной нагрузки, должны соответственно возрастать. Следовательно, уровень основного обмена при активном движении будет значительно выше, чем в состоянии покоя. На этом основании мы сочли возможным за величину стандартного обмена принять затраты энергии при очень слабом движении, практически равные затратам на неучитываемые спонтанные движения рыбы.

В литературе приводятся большие цифры для кислородной задолженности и времени ее ликвидации, чем полученные нами. Так, в работе Бретта (Brett, 1964), выполненной на молоди нерки (*Oncorhynchus nerka*), указываются размеры кислородного долга  $504 \pm 6$  мг О<sub>2</sub>/кг, а наибольшей длительности восстановления, измеряемой по возобновлению спонтанной активности рыб —  $191 \pm 3,8$  мин.

Хёз и Причард (Heath a. Pritchard, 1961) установили, что обмен у ушастого окуня (*Lepomis macrochirus* Ra f.) остается повышенным более 10 час после окончания интенсивной мышечной работы.

Кислородный долг, образующийся у мальков балтийского лосося (*Salmo salar*, L.) в процессе плавания во врачающейся камере, достигал 87% от стандартного обмена при наибольшей скорости и 48% — от активного (Ивлев, 1962а). В ряде работ (Black и др., 1957, 1959, 1960) указывается, что для полного восстановления кислородного долга требуется не менее 6—8 час.

Значительные расхождения полученных нами результатов с данными вышеуказанных авторов объясняются рядом причин, и в первую очередь экологическими и физиологическими особенностями исследуемых объектов. Нельзя ожидать тождественности реакций (даже при воздействии одинаковыми раздражителями) у рыб разных экологических групп. Способность животных так или иначе реагировать на действие факторов внешней среды (температуры, парциального давления кислорода и т. п.), опреде-

ляемая их адаптивными свойствами, неизбежно оказывает влияние на результаты измерений обмена.

Кроме того, одной из существенных причин расхождения наших и литературных данных, являются условия проведения опытов.

Основная задача настоящих исследований состояла в том, чтобы выяснить, происходит ли накопление кислородного долга у рыб при достаточно высоких скоростях плавания (не выходящих за рамки наблюдаемых в природе, т. е. без применения специальных раздражителей).

В наших экспериментах единственным раздражителем, побуждающим рыбу плыть с той или иной скоростью, было влияние потока воды, вызывающего у рыб естественную реореакцию. Подобранная нами скорость плавания вызывала у кефалей утомление функционального характера, не отражающееся, по всей вероятности, отрицательно на состоянии рыб в восстановительный период. После окончания интенсивной мышечной работы рыбы не теряли способность плавать и при повторном воздействии интенсивной нагрузки могли снова двигаться с заданной скоростью в течение определенного времени. Дыхание в этот период становилось уже затрудненным, но ни одно животное при этом не погибало, за исключением тех случаев, когда в опыт попадали рыбы, испытавшие перед этим кислородное голодание (результаты подобных измерений исключены из приводимых данных).

Почти во всех исследованиях других авторов применялись предельные нагрузки, вызывающие у рыб глубокое утомление, за которым следовала полная неподвижность животного в восстановительный период, нередко рыбы гибли.

Наиболее существенным отличием в условиях проведения опытов, можно считать отсутствие в наших экспериментах электрических раздражителей, побуждающих рыб плыть с предельной, подчас чрезмерной нагрузкой. Как бы ни были слабы электрические раздражители, применяемые для «подстегивания» рыб, действуя на фоне предельных нагрузок, эти стимулы вызывали в ряде случаев коллапс или гибель рыб.

Причиной гибели, естественно, были не сами электрические раздражители, а глубокое кислородное голодание клеток и тканей животного в этих условиях. Быстро возрастающие потребности животных в кислороде вступают при этом в противоречие с разрешающими возможностями систем, обеспечивающих потребление и транспорт кислорода в организме.

Интересно отметить, что способность организма переносить предельные нагрузки повышается при тренировке. Животные приобретают способность нормально переносить возрастание величины кислородного долга.

Так, было показано, что «тренированная» радужная форель (*Salmo gairdneri*) могла переносить кислородный долг на 50%

превышающий его величину у «нётренированных» рыб (Hochachka, 1961).

К сожалению, пока еще нет данных об активном обмене у водных млекопитающих; последние интересны тем, что некоторые из видов могут длительно находиться под водой при высоких скоростях движения.

Способность накапливать кислородный долг при очень высоких нагрузках и затем ликвидировать его в условиях более спокойного движения является одним из приспособительных свойств организма, позволяющих животным успешно развивать большие скорости при погоне за быстро движущейся добычей, защите от нападения другого хищника и т. п.

Кислородный долг образуется у рыб не только при предельных нагрузках, но и при более низких крейсерских скоростях. Величины кислородного долга в последнем случае значительно меньше, чем при предельных скоростях движения, но и здесь они являются существенным дополнением к общему уровню активного обмена животных.

## ВЫВОДЫ

1. Величина кислородного долга у кефалей весом 110—190 г при скорости движения 88 см/сек и длительности действия 30 мин составляет свыше 12 % активного и 50 % стандартного обмена.

2. Время ликвидации кислородного долга, возникающего у кефалей при указанных условиях, составляет 30—60 мин.

3. Определение величины кислородного долга, возникающего при интенсивной мышечной работе, является необходимым элементом при оценке уровней активного обмена у рыб.

## ЛИТЕРАТУРА

Алексеева К. Д. Интенсивность дыхания некоторых морских рыб при активном движении.—Тр. Севаст. биол. станции, 15, 1964.

Алексеева К. Д. Зависимость активного обмена от скорости движения кефали.—Тез. IV науч. совещ. по эволюц. физиол., посвящ. памяти Л. А. Орбели, 1965.

Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956.

Ивлев В. С. Активный энергетический обмен у мальков балтийского лосося.—Вопр. ихтиологии, 2, 1, 1962а.

Ивлев В. С. Техника измерений активного обмена.—В кн.: Руководство по методике исследований физиологии рыб. М., 1962б.

Black E. C. Alterations in the blood level of lactic acid in certain salmonoid fishes following muscular activity. I. Kamloops trout, *Salmo gairdneri*.—J. Fish. Res. Bd. Canada, 14, 2, 1957а.

Black E. C. Alterations in the blood level of lactic acid in certain salmonoid fishes following muscular activity. II. Lake trout, *Salvelinus namaycush*.—J. Fish. Res. Bd. Canada, 14, 4, 1957б.

Black E. C. Alterations in the blood level of lactic acid in certain salmon-

noid fishes following muscular activity. III. Sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*.—J. Fish. Res. Bd. Canada, 14, 6, 1957.

Black E. C., Chiu W.-G., Forbes F. D. a. Hanslip A. R. Changes in pH, carbonate and lactate, of the blood of yearling kamloops trout, *Salmo gairdneri*, during and following severe muscular activity.—J. Fish. Res. Bd. Canada, 16, 4, 1959.

Black E. C., Robertson A. C., Hanslip A. R. a. Chiu W.-G. Alternations in glycogen, glucose and lactate in rainbow and kamloops trout, *Salmo gairdneri*, following muscular activity.—J. Fish. Res. Bd. Canada, 17, 4, 1960.

Brett J. R., Hollands M. a. Alderdice D. F. The effect of temperature on the cruising speed of young sockeye and coho salmon.—J. Fish. Res. Bd. Canada, 15, 4, 1958.

Brett J. R. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon.—J. Fish. Res. Bd. Canada, 21, 5, 1964.

Fry F. E. J. Effect of the environment of animal activity.—Univ. Toronto Stud. Biol. Ser., 55, 1947.

Fry F. E. J. The aquatic respiration of fish.—The physiology of fishes, 1, Academic Press, New York, 1957.

Fry F. E. J. a. Hart J. S. The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish.—Biol. Bull. 94, 7, 1948.

Graham J. M. Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of the speckled trout, *Salvelinus fontinalis*.—Canad. J. Res. (D). 27, 5, 1949.

Heath A. G. a. Pritchard A. W. Changes in the metabolic rate and blood lactic acid of bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*, Raf. following severe muscular activity.—Physiol. Zool. 35, 4, 1962.

Hochachka P. W. The effect of physical training on oxygen debt and glycogen reserves in trout.—Canad. J. Zool., 39, 1961.

Spoor W. A. A quantitative study of the relationship between the activity and oxygen consumption of the goldfish, and its application to the measurements of respiratory metabolism in fishes.—Biol. Bull. 91, 3, 1946.

## OXYGEN DEBT DURING INTENSE MUSCULAR WORK IN LONGFINNED MULLET

K. D. ALEXEEVA

### Summary

Oxygen debt and duration of recovery period during intense muscular work in longfinned mullet (*Mugil auratus* Risso) were determined.

The measurements were carried out in the circular respirometer, hydrodynamic tunnel type, at movement velocity of 88 cm/sec and duration of performance—30 min.

It was shown that the value of oxygen debt in longfinned mullet with an average weight of 110–190 g, made up 12% from the active and 50% from the standard metabolism. Recovery of oxygen debt following fatigue required from 30 to 60 min.

Thus it was shown that determination of oxygen debt value taking place during intense muscular work was necessary in estimating the levels of active metabolism.