

## ЭЛЕМЕНТЫ ГАЗОВОГО ОБМЕНА МОЛОДИ ЛЕЩА В НЕРЕСТОВО-ВЫРАСТНЫХ ХОЗЯЙСТВАХ ДЕЛЬТЫ ВОЛГИ

Канд. биол. наук И. И. КУЗНЕЦОВА

### ВВЕДЕНИЕ

Искусственное разведение полупроходных рыб (сазана, леща, судака) на Волге приобретает особенно большое народнохозяйственное значение после завершения гидростроительства на этой реке. Воспроизводство полупроходных рыб в значительной части будет обеспечиваться искусственным разведением.

Для создания искусственных нерестилищ, удовлетворяющих условиям икротетания, инкубации икры, развития эмбриона и роста молоди, потребуется знание ряда факторов, обуславливающих успешное выживание и рост молоди. Наряду с заботой о субстрате для икры, о пище для растущей молоди потребуется регулирование газового режима водоема, в первую очередь регулирование содержания в воде кислорода.

Влияние кислородного режима воды на рост, развитие и размножение рыб хорошо известно [15, 17, 21, 24 и др.]. Особенно тщательно изучено дыхание рыб в эмбриональный период [1, 4, 15, 17, 24], слабее — взрослых рыб и почти не исследовано дыхание рыб, находящихся в раннем постэмбриональном периоде, за исключением исследований Привольнева [17].

Необходимость изучения потребности молоди леща и сазана в кислороде возникла в процессе работы на нерестово-вырастных хозяйствах. Интенсификация этих хозяйств посредством удобрения приводит к увеличению продукции кормовых животных, но наряду с этим наблюдается резкое уменьшение кислорода в воде. Поэтому необходимо было определить границы содержания кислорода в воде, в пределах которых дыхание молоди леща и сазана, выращиваемой в нерестово-вырастных хозяйствах, не нарушается.

В статье обобщены результаты опытов по определению кислородного оптимума для леща на разных этапах его развития в нерестово-вырастных хозяйствах и во время миграции по реке в море. Первые опыты по изучению дыхания леща проводились нами в 1950 г. (в рыбхозе «Бирючок»). Они позволили определить особенности изучаемого объекта и разработать методику исследования. В 1951 г. в рыбхозе «Танатарка» изучали потребление кислорода лещом на разных этапах его развития, определяли критическое содержание кислорода в воде, устанавливали влияние температуры и накормленности леща на потребление кислорода и дыхательный коэффициент. Несколько опытов было поставлено для выяснения изменений в потреблении кислорода лещом при переходе его с нерестилищ в речную воду, а затем в морскую и влияния содержания кислорода в воде на белковый обмен.

Перечисленные вопросы получили далеко не полное и равноценное разрешение.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом изучения является лещ на ранних этапах<sup>1</sup> развития — от эмбриона<sup>2</sup>, только что вышедшего из икры и имеющего длину 5—6 мм, до сеголетка, мигрирующего с нерестилиц в реку и имеющего длину 32—45 мм. В 1950 г. опыты по дыханию леща были поставлены на этапах D, E, F и G. Была проведена 21 серия опытов с 695 экз. леща. В 1951 г. опыты по изучению дыхания леща велись не только от этапа А до этапа G, но и по несколько раз повторялись для одного и того же этапа. В 42 сериях опытов изучено 2211 экз. леща.

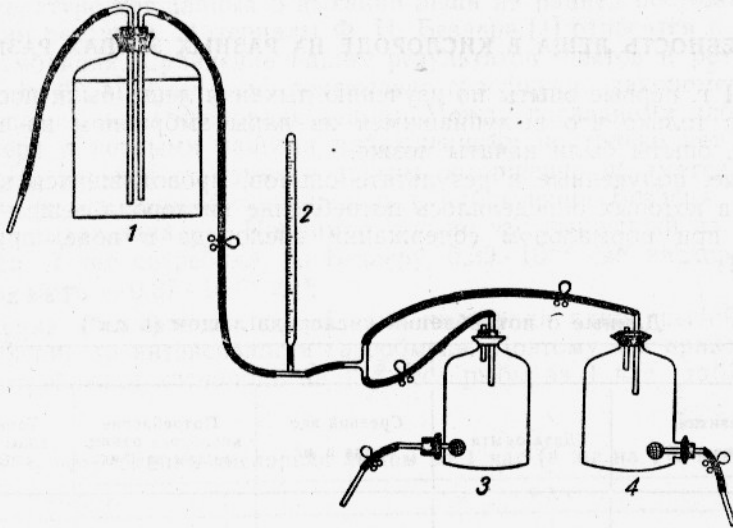


Рис. 1. Схема аппарата для изучения дыхания рыб:  
1—контрольный сосуд; 2—бюретка; 3 и 4—опытные банки.

В 1950 г. опыты ставились по методике Винклера, в дальнейшем, в связи с расширением поставленных задач, была применена аппаратура (рис. 1), представляющая собой модификацию аппарата Е. А. Веселова [3].

При определении количества рыб, необходимого для опыта, мы руководствовались ранее проведенными определениями потребления кислорода и задачей опыта. Леща, выловленного сачком или волокушей, осторожно, вместе с водой, помещали в ведро или ванну, находившуюся в лодке, и через 30—40 минут использовали в опыте. Затем его пересаживали из ведра в кристаллизатор с фильтровальной водой, а затем в опытные банки также весьма осторожно, вместе с водой: на ранних этапах — пипеткой, позже — ложкой. После посадки леща банки доливали водой из контрольного сосуда и герметически закрывали. В качестве термостата для контрольного сосуда и двух опытных банок использовали ванну емкостью шесть-семь ведер.

Перед взятием пробы контрольный сосуд и одну опытную банку вынимали. Банку с рыбами несколько раз опрокидывали, чтобы выравнить распределение кислорода в воде. Пробы на кислород, углекислоту и азот брали через трубку, пропущенную в нижний тубус, открывая при этом второе отверстие в пробке. Банку с рыбами доливали из контрольного сосуда, а объем доливаемой воды определяли по бюретке 2. В то же время брали все пробы из контрольного сосуда.

<sup>1</sup> Этапы развития приняты по В. В. Васнецову [19].

<sup>2</sup> Период эмбрионального развития определяется по Крыжановскому [11].

При определении кислорода мы пользовались 0,01*N* раствором гипосульфита, который подливали из микробюретки. Расчеты для первой пробы производили по разнице кислорода, углекислоты и азота в контроле и в опытной банке, для второй пробы (и каждой следующей) — по разнице между вторым и третьим определениями кислорода, углекислоты и азота в опытной банке. Во второй и последующих пробах в расчеты вносили поправку на содержание перечисленных элементов в воде, добавляемой в банку с рыбами после взятия проб. Первые пробы брали через 3 часа после посадки леща в опытную посуду, последующие — через 2 часа.

### ПОТРЕБНОСТЬ ЛЕЩА В КИСЛОРОДЕ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ

В 1951 г. первые опыты по изучению дыхания леща были поставлены 13 мая с только что вылупившимся из икры эмбрионом на этапе А. В 1950 г. опыты были начаты позже.

Данные, полученные в результате опытов, проводившихся в 1950 и 1951 гг., в которых определялось потребление кислорода лещом разного возраста при нормальном содержании кислорода в воде, приводятся в табл. 1.

Таблица 1  
Данные о потреблении кислорода лещом (в см<sup>3</sup>)

1 9 5 0 г.				
Этап развития (по Васнецову)	Дата опыта	Средний вес леща в мг	Потребление кислорода одним лещом за 1 час	Температура воды во время опыта в °С
A	—	—	—	—
B	22/V	1,3	$0,84 \times 10^{-3}$	21,3—23,7
C	22/V	3,56	$3,39 \times 10^{-3}$	21,3—23,7
D	28/V—29/V	11,60	$11,48 \times 10^{-3}$	22,4—23,5
E	3/VI	34,02	$21,33 \times 10^{-3}$	20,3—21,2
F	4/VI—18/VI	112,78	$57,14 \times 10^{-3}$	17,2—21,6
G	19/VI—3/VII	377,32	$188,14 \times 10^{-3}$	18,2—24,2

Продолжение

1 9 5 1 г.				
Этап развития (по Васнецову)	Дата опыта	Средний вес леща в мг	Потребление кислорода одним лещом за 1 час	Температура воды во время опыта в °С
A	13/V—16/V	0,990	$0,37 \times 10^{-3}$	16,8—20,8
B	17/V—19/V	1,421	$1,40 \times 10^{-3}$	18—22
C	20/V—21/V	3,933	$2,90 \times 10^{-3}$	15,4—16,2
D	22/V—30/V	10,838	$8,37 \times 10^{-3}$	16—19
E	31/V—10/VI	34,855	$18,92 \times 10^{-3}$	18,1—21,2
F	10/VI—16/VI	86,506	$30,33 \times 10^{-3}$	19,7—24
L	17/VI—10/VII	189,0	$72,96 \times 10^{-3}$	20,5—23,5



Количества потребленного кислорода, полученные за 2 года наблюдений, довольно близки между собой, если учитывать различия в весе леща одного и того же этапа развития и в температуре, при которой проводились опыты; например, на этапе F в 1951 г. лещ имел вес 86,5 мг, а в 1950 г. — 112,8 мг, что при одной и той же интенсивности потребления кислорода естественно обуславливает разную величину потребления его одним мальком. Почти вдвое разнится потребление кислорода на этапе G, но такая разница отмечается в весе (189 мг в 1951 г. и 377 мг в 1950 г.).

В литературе нет данных о дыхании леща на ранней постэмбриональной стадии развития. Материалы Ф. И. Безлера [1] относятся к дыханию икры и эмбриона. Сравнение наших результатов опытов и результатов, полученных Ф. И. Безлером, показывает совершенно закономерное увеличение потребления кислорода лещом. Между последними наблюдениями Безлера и первыми нашими наблюдениями не только нет разрыва, а наоборот, переход от одних к другим совершенно незаметен, так как стадия леща, на которой заканчивались наблюдения Безлера, являлась в наших опытах началом. Например, только что вышедший из икры эмбрион за 1 час потреблял, по Безлеру,  $0,39 \cdot 10^{-3}$  см<sup>3</sup> кислорода, а по нашим данным —  $0,37 \cdot 10^{-3}$  см<sup>3</sup>.

Величина абсолютного потребления кислорода одной рыбой не дает представления об интенсивности газообмена. Поэтому мы приводим данные о потреблении кислорода на 1 г веса рыбы за 1 час (табл. 2).

Таблица 2

Данные о потреблении кислорода лещом за 1 час (в мг на 1 г веса рыбы)

Этап развития	1950 г.			1951 г.			
	Дата опытов	Средний вес леща в мг	Потребление кислорода лещом	Дата опытов	Длина леща в мм	Средний вес леща в мг	Потребление кислорода лещом
A	—	—	—	13—16/V	5,7—6,1	0,990 (0,857—1,200)	0,655
B	22/V	1,3	0,94	17—19/V	6,0	1,421	1,395
C	22/V	3,56	1,44	20—21/V	9,5	3,933 (2,938—4,654)	1,114
D	28/V—29/V	11,60	1,53	22—30/V	9,8—12,0	10,838 (5,579—16,680)	1,177
E	3/VI	34,02	0,99	31/V—10/VI	13,6—16,1	34,855 (19,780—44,540)	0,736
F	4—18/VI	112,78	0,72	10—16/VI	15,6—18,5	86,506 (45,000—107,500)	0,473
G	19/VI—3/VII	377,32	0,80	17/VI—10/VII	18,5—24,1	189,0 (95,9—216,0)	0,639

Примечание. В скобках даются колебания от минимального веса до максимального.

Наблюдения за дыханием леща проводились в начале развития ежедневно, а затем, когда развитие леща шло не так интенсивно, через 2—3 дня. После каждого опыта леща схематично зарисовывали, чтобы сопоставить морфологические изменения с изменениями в дыхании. Мы исходили из предположения, что путем изучения функциональных изменений можно более точно различить этапы развития. В течение наблюдений (59 дней) обнаружилось весьма резкие колебания в потреблении кислорода, что послужило основанием для группировки полученных данных. Сравнение групп, выделанных по признаку дыхания, с группами, выделенными по морфологическим признакам [19], показало полное совпадение группировок.

Из табл. 2 видно, что интенсивность газообмена на разных этапах развития различна. У эмбриона леща, только что вышедшего из икры, потребление кислорода невелико и мало чем отличается от потребления его эмбрионом, находящимся в оболочке [1]. Переход на активное питание (этап В) характеризуется резким усилением газообмена. Потребность в кислороде увеличивается вдвое (на этапе А — 0,655, а на этапе В — 1,395 мг за 1 час на 1 г веса рыбы) и достигает самой большой величины за весь период развития от икры до малька, мигрирующего в реку. Этапы С, D, E и F характерны последовательным уменьшением потребления кислорода; только на этапе G интенсивность газообмена вновь возрастает.

Этапы В, С и D характеризуются не только интенсивным газообменом, но, по наблюдениям 1950 г., и наиболее интенсивным ростом леща. В 1950 г. в рыбхозе «Бирючок» лещ продолжал интенсивно расти и на этапах F и G, тогда как в рыбхозе «Танатарка» (1951 г.) он на тех же этапах значительно отстал в росте. Сравнение навесок леща из рыбхозов «Бирючок» и «Танатарка» на этапах F и G показывает, что рост и нормальное развитие не идентичны [14].

Причиной отставания леща в росте в рыбхозе «Танатарка» было более раннее развитие кормовых животных. Так, в период развития с 13 по 15 мая *Moina rectirostris* по своим размерам была не доступна для личинок леща. Этот факт еще раз с убедительностью доказывает необходимость обеспечивать в рыбхозах посадку производителей леща одновременно с заливом водоемов, так как опоздание на 6—7 дней приводит к недоиспользованию кормов не потому, что их нет, а потому, что состав их становится не пригодным для потребления молодь. В годы, когда паводок наступает рано, целесообразно задержать залив до заготовки производителей.

#### ДЫХАНИЕ ЛЕЩА ПРИ РАЗНОМ СОДЕРЖАНИИ КИСЛОРОДА В ВОДЕ

Потребление лещом кислорода при нормальном содержании его в воде было установлено по первым наблюдениям в каждой серии опытов. Все опыты заканчивались летальным исходом, до которого удавалось сделать четыре-пять (редко больше) промежуточных наблюдений. Уменьшение кислорода в опытных банках было обусловлено дыханием находящихся в них лещей. Температура во всех опытах поддерживалась равной температуре водоема в это время на участке вылова леща.

Опыты по изучению дыхания леща при разном содержании кислорода в воде проводились на всех этапах, поэтому они дают представление также и об изменениях в характере газообмена леща в связи с возрастом. На рис. 2 показаны изменения в потреблении кислорода при колебании его содержания от 8 до 0,5 мг/л воды.

О характере изменений в дыхании леща можно сделать ряд определенных выводов.

Интенсивность потребления кислорода и характер изменений в дыхании леща при одних и тех же изменениях кислородного режима на разных этапах различны. Так, на этапе А, когда эмбрион только что вышел

из икры, газообмен устойчив при изменении содержания кислорода в воде от 6,7 — до 1,7 мг/л, т. е. до летальной границы. Однако потребность в кислороде на этапе А значительно ниже, чем на этапах В, С и D. На этапе В, когда открывается рот, заглатывается пузырек воздуха, начинается активное питание, газообмен увеличивается вдвое. Если на этапе А потребление кислорода сохранялось на одном уровне до летальной границы, то на этапе В потребление кислорода удерживалось на одном уровне, пока содержание его в воде не достигало 2 мг/л, а затем резко снижалось. На этапах С и D дыхание изменяется в соответствии с изменением содержания кислорода в воде, что, повидимому, связано с перестройкой органов дыхания: спинной и анальный плавники перестают быть органами дыхания [11].

Зависимость дыхания от содержания кислорода в воде отмечена Привольновым [17] для плотвы в возрасте 10—15 дней. Эта зависимость прямая. У леща она наблюдалась только на этапах С и D и сохранялась в определенных границах потребления кислорода: на этапе С от 0,8 до 1,6, на этапе D от 1 до 1,4 мг кислорода на 1 г веса леща за 1 час. При меньших величинах потребления кислорода лещ не выживает. Дыхание, не зависящее в определенном интервале насыщения от содержания кислорода в воде, отмечено у плотвы в возрасте 10 месяцев [17].

Лещ приобретает способность регулировать потребление кислорода на этапах Е и F в интервале от 7,5 до 0,8 мг O<sub>2</sub>/л. Однако уровень потребления кислорода на этапах Е и F значительно ниже, чем на предыдущих и последующем этапе G. На этапе Е потребление кислорода колеблется в пределах 0,6—0,8 мг на 1 г веса рыбы за 1 час, на этапе F — ниже 0,5—0,7 мг. На этапе G, когда малек хорошо сформирован и обычно мигрирует в реку, потребление кислорода значительно выше и еще в меньшей степени зависит от содержания кислорода в окружающей воде. На этапе G потребление кислорода лещом остается на одном уровне при изменениях содержания кислорода в воде от 7 до 2 мг/л; при содержании кислорода в воде 2—1 мг/л потребление его резко уменьшается; при 0,7 мг/л кислорода мальки гибнут.

Таким образом, лещ приобретает способность регулировать потребление кислорода на этапах развития Е и F намного раньше, чем это наблюдается у плотвы и карася [17].

### КИСЛОРОДНЫЙ ПОРОГ МОЛОДИ ЛЕЩА

Результаты опытов 1950 и 1951 гг., в которых определялся кислородный порог молоди леща, приведен в табл. 3.

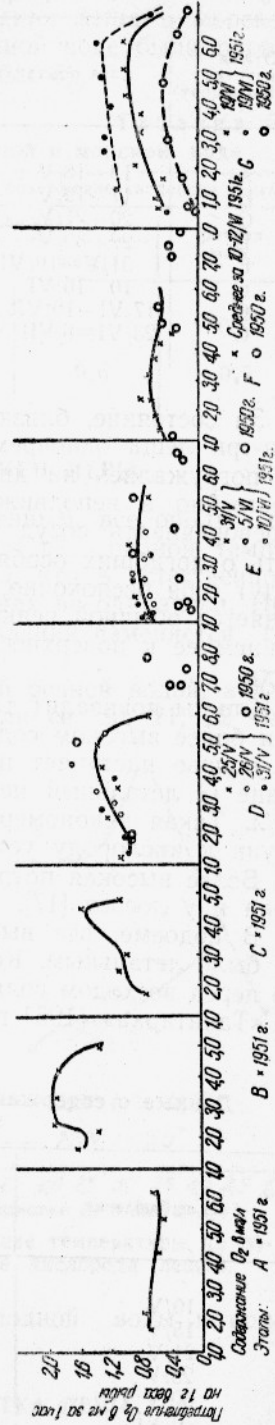


Рис. 2. Потребление кислорода лещом на разных этапах развития и при различном содержании кислорода в воде.



Кислородный порог молоди леща на разных этапах развития  
(по материалам 1950 и 1951 гг.)

Этапы развития (по Васнецову)	Дата опыта	Длина леща в мм	Температура воды в °С	Пороговая концентрация кислорода в мг/л	Примечание
A	13-16/V	5,7-6,1	18,2	1,9	Лещ из рыбхоза
B	17-19/V	6,0	18,0-22,0	1,8	То же
C	20-21/V	9,5	15,0-16,2	1,8	"
D	22-30/V	9,8-12,0	16,0-25,4	1,6	"
E	31/V-10/VI	13,6-16,1	18,1-21,2	1,1	"
F	10 16/VI	15,6-18,5	19,7-21,3	1,1	"
G	17/VI-10/VII	18,5-24,1	20,5-23,5	0,7	"
G	23/VI-6/VII	18,8-30,5	22,5-23,5	1,0	Лещ, мигрирующий по реке

За состояние, близкое к летальному, был принят момент, когда два-три леща одновременно поворачивались брюхом кверху и пассивно погружались на дно. На этапе А, когда лещи находятся преимущественно в неподвижном состоянии, приходилось время от времени переворачивать сосуд и по поведению встревоженных эмбрионов судить о погибших особях. Активно двигающиеся лещи перед гибелью ведут себя беспокойно, сосредотачиваясь около пробки банки. Это объясняется обычной реакцией молоди на дефицит кислорода, т. е. стремлением ее к поверхности воды, где можно использовать кислород воздуха.

Опыты показали (табл. 3), что в раннем возрасте удушье наступает при более высоком содержании кислорода. Так, если на этапах А, В и С удушье наступает при содержании кислорода 1,8—1,9 мг/л, то на этапе G летальный период наступает при содержании кислорода 0,7 мг/л. Такая закономерность в отношении молоди старших возрастных групп к кислороду установлена для плотвы [17].

Более высокая потребность кислорода в раннем возрасте была отмечена и у лосося [17].

В водоеме, где выращивался лещ, содержание кислорода никогда не было летальным. Количество его в воде бывает минимальным обычно перед восходом солнца, поэтому наблюдения за кислородом в рыбхозе «Танатарка» (1951 г.) проводились в утренние часы (табл. 4).

Таблица 4

Данные о содержании кислорода в водоемах рыбхоза «Танатарка» в 1951 г. (суточный минимум)

Дата наблюдения	Температура воды в °С	Содержание кислорода		Насыщение в %
		в см <sup>3</sup> /л	в мг/л	
10/V	17,2	4,77	6,82	70
15/V	14,9	3,80	5,43	53
21/V	16,6	3,91	5,60	56
25/V	16,2	4,61	6,60	66
30/V	17,2	4,61	6,60	68
6/VI	18,6	4,24	6,06	64
10/VI	18,7	3,47	4,97	53
15/VI	22,8	3,38	4,84	55
20/VI	23,2	3,31	4,74	54
27/VI	19,4	4,26	6,09	65
1/VII	19,1	3,74	5,35	57
11/VII	22,9	3,28	4,70	54

Работы велись на неудобренном участке. На удобренных участках содержание кислорода снижалось до нуля.

На этапе G молодь леща мигрирует по реке и переходит в морскую воду. В связи с этим опыты по изучению дыхания леща в морской воде соленостью 7,2 и 3,6‰ и параллельно в речной воде были проведены 17—18 июня и повторены 9—11 июля (табл. 5).

Таблица 5

Пороговое содержание кислорода для леща в речной и морской воде

Дата опыта	Этап развития	Длина рыбы в мм	Пороговое содержание кислорода в мг/л		
			морская вода		речная вода
			7,2‰	3,6‰	
17/VI—18/VI	G	23,0—23,8	0,7	—	0,7
9/VII—11/VII	G	28,0—36,0	0,6	0,6	0,7

### ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ГАЗООБМЕН ЛЕЩА

Чтобы приблизить условия дыхания к естественным, все опыты по изучению дыхания леща проводили при температуре, равной температуре воды в водоеме. Однако хорошо известно, что в естественном водоеме температура на разных участках и глубинах не одинакова. Поэтому необходимо было выяснить, в каком направлении изменяется газообмен под влиянием температуры.

В полевых условиях мы пользовались холодной речной водой, а для получения более высокой температуры подогревали ее. 20, 21, 22 мая

были поставлены четыре серии опытов: первая серия при температуре 15,2°, вторая, третья и четвертая—при 24,6—25,4°. В первой серии опытов было 253 личинки на этапе С, во второй — 240, в третьей — 253, а в четвертой — 90 личинок. Опыты в сериях второй и третьей были неудачны, так как потребление кислорода при температуре 25° настолько увеличилось, что через 3 часа личинки погибли. Сравнение дыхания леща при температуре 15—16° и 24,6—25,4° показывает, что потребление кислорода при 25° увеличивается почти вдвое (рис. 3).

На более поздних этапах аналогичные опыты не проводились, так как температура воды в реке и в нерестово-вырастном водоеме почти сравнилась, а возможности для получения холодной воды в полевых условиях не было.

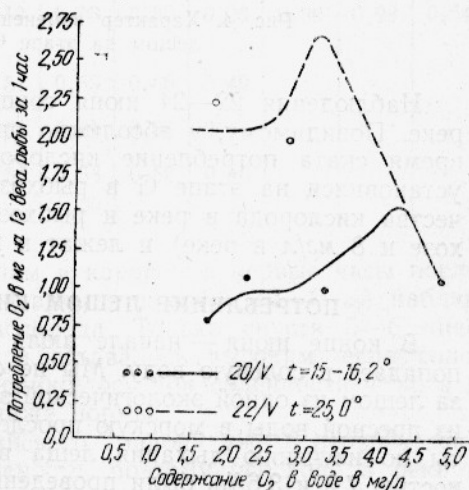


Рис. 3. Влияние температуры на потребление кислорода лещом.

### ГАЗООБМЕН МИГРИРУЮЩЕГО СЕГОЛЕТКА ЛЕЩА

На этапе G лещ мигрирует по реке в море. Массовый скат был отмечен в двадцатых числах июня, поэтому опыты по определению газообмена леща во время миграции по реке были проведены 20—23 июня и 5—6 июля. Опыты проводились на Кировском банке рыбхоза «Тана-



тарка», расположенного примерно на 20 км выше выхода этого банка в море.

На рис. 4 показан характер изменений в потреблении кислорода лещом на этапе G в рыбхозе и реке. 22—24 июня в реке и рыбхозе потребность леща в кислороде была одинаковой и почти одинаковыми были изменения в потреблении кислорода при уменьшении его содержания в воде. Резко отличались результаты опытов с лещом, который мигрировал в по реке несколько позже (5—6 июля). В этом случае потребление кислорода было вдвое меньше. Причина изменения дыхания не ясна, тем более, что ни в питании, ни в химическом составе тела леща, мигрирующего 22—24 июня и 5—6 июля, не отмечено никаких существенных изменений.

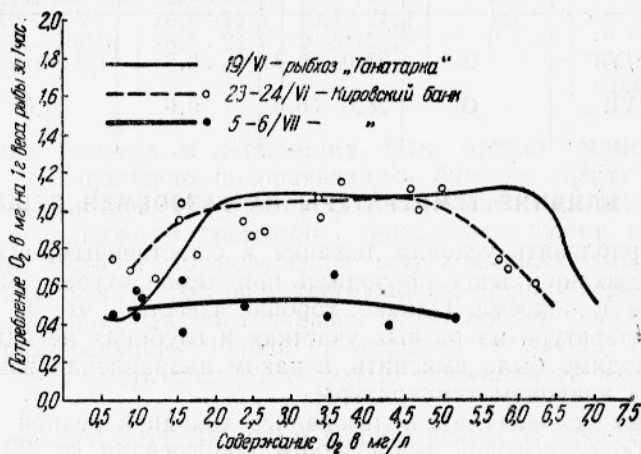


Рис. 4. Характер изменений в потреблении кислорода лещом на этапе G в рыбхозе и реке.

Наблюдения 22—24 июня совпали с массовой миграцией леща по реке. Повидимому, у абсолютно преобладающей части молоди леща во время ската потребление кислорода сохраняется на уровне, который установился на этапе G в рыбхозе. В это время максимальные количества кислорода в реке и рыбхозе различаются мало (6 мг/л в рыбхозе и 8 мг/л в реке) и лежат в пределах адаптивной зоны леща.

#### ПОТРЕБЛЕНИЕ ЛЕЩОМ КИСЛОРОДА В МОРСКОЙ ВОДЕ

В конце июня — начале июля молодь леща достигает моря [22] и попадает в соленую воду. Мы не смогли ставить опыты в море, следуя за лещом из одной экологической зоны в другую. Поэтому переход леща из пресной воды в морскую проследили в лабораторных условиях. Опыты по изучению дыхания леща в естественной морской воде<sup>1</sup> соленостью 7,2 и 3,6‰ были проведены 16—19 июня.

До того, как приступить к этим опытам, проверяли выживаемость молоди леща в зависимости от солености воды разной концентрации. Была подготовлена морская вода соленостью 2, 3, 4, 5, 6 и 7‰ путем разбавления ее речной водой. Лещей на этапе F из пресной воды отсаживали сперва в воду соленостью 2‰, а затем через каждый час в воду большей солености. В воде соленостью 7‰ их выдерживали 14 часов 30 минут, после чего вновь пересаживали в пресную воду.

Проверка показала высокую приспособляемость леща к морской воде: выживаемость составила 100%. Таким устойчивым оказался не

<sup>1</sup> Опыты в морской воде проведены по инициативе В. С. Танасийчк, ею же была организована доставка морской воды.

только лещ, но и малек сазана, с которым был проведен аналогичный опыт. Мальки воблы, отсаженные из пресной воды непосредственно в морскую воду соленостью 2‰ (10 экз.) и 6‰ (6 экз.), пробы в этих условиях 30 часов, также полностью выжили и не проявляли никаких признаков угнетения. У мальков жереха (10 экз.), отсаженных на 28 часов из пресной воды в морскую соленостью 5‰, также не было замечено каких-либо отклонений.

В июне после проверки выживаемости леща в морской воде разной солености были проведены две серии опытов по изучению дыхания леща в морской воде соленостью 7,2‰. Эти опыты были еще раз повторены 9—11 июля. Контролем для них служили опыты, проведенные 6 июля с лещом, мигрирующим по реке в море (табл. 6).

Для того, чтобы проследить изменения в дыхании при переходе леща в воду разной солености, опыты проводили в воде соленостью 7,2 и 3,6‰. Результаты получились совершенно неожиданные, так как потребление кислорода в морской воде соленостью 7,2 и 3,6‰ и в речной воде оказалось одинаковым.

Таблица 6

Данные о дыхании леща в морской воде

Дата опыта	Число рыб в опыте	Средний вес в кг	Соленость в ‰	Потребление кислорода в мг за 1 час на 1 г веса рыбы при содержании его в воде в мг/л								
				0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	
17/VI	10	180	7,2	0,62	0,66	0,74	0,52	0,45				
18/VI	10	177	7,2	0,53	0,53	0,67	0,96	0,72				
19/VI	10	216	Речная вода	0,55	0,59	0,83	0,80	0,96	0,99	0,98	0,54	
9/VII	7	551	7,2	0,25	0,51	0,53	0,66	0,49				
11/VII	6	498	3,6	0,35	0,57	0,61	0,88	0,41				
6/VII	10	381	Речная вода	0,37	0,54	0,53	0,68	0,46				

В опытах Брюхатовой [2] с карпом и карасем в первые часы после пересадки карпа и карася из пресной воды в соленую (2—6‰) наблюдалось уменьшение потребления кислорода. Только спустя 5—6 дней потребление его сильно возрастало и оставалось высоким, если соленость не превышала 2‰, но вновь снижалось при солености 4‰, а в воде соленостью 6‰ понижалось ниже нормы.

Полупроходной лещ Волго-Каспийского района уже с первого года жизни приспособлен к морской солености, поэтому переход из реки в море не вызывает у него повышения газообмена.

#### ДЫХАТЕЛЬНЫЙ КОЭФФИЦИЕНТ (ДК) У МОЛОДИ ЛЕЩА

При определении ДК мы ставили перед собой задачу уловить различие в газообмене у леща, нагуливающегося в рыбхозе и мигрирующего по реке. Из-за глубокого экологического различия условий реки и пойменного водоема-нерестилища можно предполагать, что кратковременному переходу леща из одной среды в другую должны предшествовать сдвиги в газовом обмене.

Прежде чем перейти к рассмотрению полученных данных, укажем, что свободная углекислота — весьма неустойчивый компонент в газовом

режиме. Поэтому из всех серий опытов, в которых определяли углекислоту, нами взяты только определения, проводившиеся через 3 часа после посадки леща в опытную посуду, но даже эти данные мы рассматриваем как относительные, характеризующие выделение углекислоты на разных этапах развития леща (табл. 7).

Таблица 7

**Дыхательный коэффициент леща и данные о выделении углекислоты**

Дата наблюдения	Этап развития	Выделено углекислоты в мг на 1 г веса рыбы за 1 час	ДК
17/V	B	1,82	0,9
21/V	C	2,02	1,6
22/V	D	1,41	0,9
25/V—5/VI	E	1,60	1,6
10—14/VI	F	0,80	1,3
19—24/VI	G	1,44	1,4
23—24/VI*	G	1,60	1,65

\* Лещ, мигрирующий по реке.

Если сопоставить изменения в величинах потребления кислорода (см. табл. 2) и выделения углекислоты (см. табл. 9) по этапам, то обнаружим, что изменения эти происходили почти одинаково за исключением изменений на этапе E. Максимальное потребление кислорода наблюдалось на этапах B, C и D; на этих же этапах выделялось максимальное количество углекислоты. На этапе F минимально как потребление кислорода, так и выделение углекислоты. Только на этапе E выделение углекислоты было несколько увеличенным. На этом этапе лещ вел себя необычно: после посадки в опытную посуду он стремительно плывал, делал высокие прыжки и выскакивал из аквариума, чего не наблюдалось ни на предыдущих, ни на последующих этапах. Следует указать, что этап E проходил в условиях резкого уменьшения зоопланктона—основной пищи леща. Голодание и подвижность могли быть причинами повышенного выделения углекислоты. Уровень газообмена (см. табл. 9), снизившийся к этапу F, вновь увеличивается на этапе G—этапе миграции леща по реке.

Известно, что уровень газообмена у форм, живущих в водоемах с разной скоростью течения, выше, когда они держатся в зонах больших скоростей. У молоди леща при переходе из нерестово-выростного хозяйства в реку потребление кислорода не изменялось. Причиной этого является малая разница в содержании кислорода в воде рыбхоза (6 мг/л) и реки (8 мг/л), не выходящем за пределы адаптивной зоны. Кроме того, при катадромной миграции молоди леща роль течения в дыхании, несомненно, меньше, чем при анадромной миграции.

#### **ВЛИЯНИЕ ПОТРЕБЛЕНИЯ КИСЛОРОДА МОЛОДЬЮ РЫБ НА КИСЛОРОДНЫЙ РЕЖИМ НЕРЕСТОВО-ВЫРАСТНОГО ВОДОЕМА**

На основании опытов по дыханию леща можно рассчитать количество кислорода, потребляемого всей молодью леща в водоеме за сутки, и определить влияние дыхания молоди на кислородный режим водоема. Поскольку в рыбоводных хозяйствах, как правило, выращивается не только лещ, но и сазан, расчет потребления кислорода производим и для са-



зана<sup>1</sup>. В табл. 8 приводятся результаты подсчета потребления кислорода в сопоставлении с содержанием кислорода в водоеме.

Таблица 8

Данные о потреблении кислорода молодь леща и сазана в водоеме за сутки

Этап развития	Потребление кислорода одной рыбой за сутки в мг		Число рыб в 1 м <sup>3</sup> воды		Поглощено кислорода в мг молодь за сутки из 1 м <sup>3</sup> воды	Содержание кислорода в воде в мг/м <sup>3</sup>	Насыщение кислородом в %
	лещом	сазаном	леща	сазана			
G	3,9048	22,2007	14,28	15,28	294,977	4700,0	54

Примечание. Содержание кислорода в водоеме дано по суточному минимуму.

Чтобы упростить определение количества потребляемого кислорода относительно его содержания в воде, мы ограничились сопоставлением величины, характеризующей минимальное содержание кислорода в 1 м<sup>3</sup> воды, и величины поглощения его в том же объеме наличной молодь. Это сопоставление показывает, что поглощение кислорода мальками составляет менее 1/10 части минимального содержания его в воде. Суточный максимум кислорода в водоеме бывает в два-три раза выше минимума. Следовательно, потребление кислорода молодь рыб составляет весьма небольшую величину по сравнению с количеством растворенного в воде кислорода и не оказывает существенного влияния на кислородный баланс водоема.

#### ОПЫТ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВЛИЯНИЯ КИСЛОРОДНОГО РЕЖИМА НА БЕЛКОВЫЙ ОБМЕН

Неодинаковое использование пищи может быть вызвано различными причинами: качеством и количеством принятой пищи, температурными условиями и т. д. Влияние кислородного режима на белковый обмен рыб изучено мало. В работе Строганова [21] есть указание на то, что снижение концентрации кислорода приводит к неэффективному использованию пищи мальками осетра. Пища используется в меньшей степени на прирост, больше на поддержание жизни.

На нерестилищах полупроходных рыб (в дельте) кислородный режим неустойчив. Определение того, при каком кислородном режиме рыбы с максимальной эффективностью используют корма в водоеме, имеет практическое значение. В связи с этим в 1950 и 1951 гг. были поставлены острые опыты с большим количеством лещей на этапе развития G. Уменьшение кислорода наступало быстро (через 1—2 часа). Достигалось это путем различной плотности посадки лещей в банки.

Изменения в белковом обмене определялись по количеству выделенного азота. Поскольку опыты производились над лещами из одного улова, с одинаковой накормленностью, то разница в количестве выделенного азота определялась только различием в кислородном режиме.

Во всех четырех сериях опытов сохранялась одна и та же методика. В одну банку сажали такое количество лещей, при котором летальное содержание кислорода обнаруживалось уже через 1 час 22 минуты—1 час 47 минут. В другой банке количество лещей было подобрано с таким расчетом, чтобы за это же время было использовано не более 10% от первоначального содержания кислорода. Таким образом, была обусловлена разница условий переваривания пищи.

<sup>1</sup> Результаты опытов по потреблению кислорода молодь сазана сообщены нам А. А. Карасиковой.

Результаты (табл. 9) показали, что при нормальном содержании кислорода азота выделяется больше, чем при малом его содержании. Уменьшение количества выделяемого азота при уменьшении кислорода в окружающей среде, повидимому, есть результат резкого снижения уровня белкового обмена и его замедления. Предположить, что уменьшение азота вызвано использованием его на рост, а следовательно, уменьшением той части, которая выделяется, невозможно, так как это противоречит фактическим наблюдениям Строганова [21].

Наши работы позволяют дополнить картину влияния уменьшения кислорода в воде на белковый обмен, так как выяснилось, что не только пища плохо используется на прирост, но снижается темп белкового обмена.

Таблица 9

Данные о потреблении кислорода, выделении углекислоты и азота лещом при резком уменьшении кислорода в воде

Продолжительность опыта в часах и минутах	Число рыб в опыте	Средний вес одного леща в мг	Содержание к концу опыта в мг%		За 1 час на 1 г рыбы			ДК
					потреблено кислорода в мг	выделено в мг		
			кислорода	углекислоты		углекислоты	азота	
1950 г.								
1—22	22	600	0,9	11,5	4,404	0,638	0,0958	1,1
1—25	20	625	0,9	12,4	0,427	0,974	0,0924	1,6
1—25	5	748	6,5	2,8	0,296	0,511	0,2398	1,3
1—25	5	660	6,5	2,7	0,321	0,594	0,2372	1,4
1951 г.								
1—47	61	334	1,1	—	0,441	1,1375	0,1221	1,9
1—40	60	335	1,3	—	0,457	1,1448	0,0889	1,8
1—47	10	333	6,9	—	0,342	1,8434	0,2054	3,8
3—00	15	433	4,4	—	0,416	0,5092	0,2254	0,8

В 1953 г. были проведены 23 серии опытов, в которых мы пытались установить изменения белкового обмена при медленных изменениях содержания кислорода в воде. Выделенный азот определялся в жидких образцах, куда входил азот из экскрементов.

При подсчете количества азота мы обнаружили, что во время длительных опытов накопления его не происходит.

В первые 5—7 часов после посадки рыбы в опытную посуду наблюдается увеличение азота, а в последующие часы количество его колеблется в самом неопределенном порядке.

Уменьшение или, вернее, прекращение увеличения содержания азота в банках с рыбами могло происходить по двум причинам: вследствие перехода азота в нитратный азот, не улавливаемый с помощью метода Кьельдаля, или в связи с уменьшением выделения азота рыбами по мере усвоения пищи.

В 1952 г. были поставлены специальные опыты по определению азота нитратов<sup>1</sup>. Было установлено, что уменьшение общего количества азота вызвано уменьшением выделения его рыбами, так как количество

<sup>1</sup> Определение азота нитратов производилось Л. А. Барсуковой.

нитратного азота в воде контрольных сосудов и банок с рыбами оставалось почти одинаковым на протяжении всех опытов (табл. 10).

Таблица 10

Определение нитратного азота в опытах по определению баланса азота у леща

Дата опыта	Продолжительность опыта в часах	Число рыб в опыте	Средний вес одной рыбы в мг	Выделено азота в мг на 1 г веса рыбы за 3 часа	Содержание азота нитратов в 100 см <sup>3</sup> воды в мг
22/VII	3	29	309	0,2031	0,00344
22/VII	—	Контроль	—	—	0,00332
23/VII	3	14	211	0,3961	0,00308
23/VII	2	14	211	0,6573	0,00400
23/VII	2	14	211	0,0832	0,00362
23/VII	3	Контроль	—	—	0,00358

Очевидно, что изменения в содержании азота, наблюдаемые через 5—7 часов после начала опыта, явились результатом того, что молодь леща резко снижала белковый обмен, так как не получала пищи. Косвенным подтверждением этого является резкое увеличение потребления кислорода на 7—9-м часу, что наблюдается у голодных лещей.

У теплокровных животных при голодании повышается основной обмен, который вызывает даже повышение температуры тела и ряд других явлений, возникающих под влиянием образования в организме продуктов белкового обмена, дошедших до сравнительно глубокой стадии расщепления [25].

Изучение влияния кислородного режима воды на усвоение пищи и характер белкового обмена позволяет утверждать, что последний у рыб при разной накормленности не остается постоянным. Кратковременные острые опыты указывают на резкое уменьшение темпа белкового обмена при неблагоприятном кислородном режиме.

### ВЫВОДЫ

1. У леща во время выращивания в нерестово-вырастном хозяйстве потребность в кислороде меняется. Изменения в величине потребляемого кислорода происходят не постепенно, а резко и совпадают с этапами, установленными по морфологическим признакам [19].

2. Наибольшая потребность в кислороде наблюдается на этапе В, когда лещ, при наличии желточного мешка, переходит на активное питание. На каждом следующем этапе (С, D, E и F) потребление кислорода уменьшается. На этапе G потребность в кислороде увеличивается; на этом этапе лещ мигрирует с нерестилиц в реку и по реке в море.

3. На каждом этапе развития лещ по-разному реагирует на изменение содержания кислорода в воде:

на этапе А потребление кислорода сохраняется на одном уровне при уменьшении его содержания в воде до 1,9 мг/л. При содержании кислорода менее 1,9 мг/л лещ гибнет;

на этапе В лещ потребляет кислорода вдвое больше, чем на этапе А. При уменьшении содержания кислорода в воде до 2,5 мг/л потребление его остается без изменений; при содержании кислорода менее 2,5 мг/л дыхание у леща резко ослабевает, а при содержании его 1,8 мг/л лещ гибнет;



на этапах С и D потребление кислорода изменяется в зависимости от содержания его в воде. При содержании кислорода менее 1,8—1,6 мг/л лещ гибнет;

на этапах E и F лещ приобретает способность к регулированию потребления кислорода. Дыхание сохраняется на одном уровне при содержании кислорода в воде не менее 1,1 мг/л. При меньшем содержании кислорода лещ гибнет;

на этапе G у леща увеличивается потребность в кислороде, однако потребление его сохраняется без изменения до снижения содержания кислорода до 2 мг/л. При уменьшении содержания кислорода с 2 до 1 мг/л потребление его резко уменьшается. Гибель леща наступает при содержании кислорода 0,7 мг/л.

4. У леща способность к регулированию дыхания появляется раньше (на этапе E в возрасте 15—20 дней), чем у плотвы (в возрасте 10 месяцев) и у карася (в возрасте 3—3,5 месяца) [17].

5. Кислородный порог у леща, как у плотвы и лосося [17], с возрастом снижается с 1,9 мг/л на этапе A (вылупившийся эмбрион) до 0,7 мг/л на этапе G (сформировавшийся малек).

6. Лещ на этапе G:

а) потребляет одинаковое количество кислорода как во время роста в рыбхозе, так и во время миграции по реке;

б) выживает при последовательной пересадке из пресной воды в морскую, имеющую соленость 2, 3, 4, 5, 6 и 7,2‰, а также при непосредственной пересадке из пресной воды в морскую соленостью 7,2‰;

в) имеет одинаковый кислородный порог в речной и морской (соленость 7,2‰) воде.

7. Потребление кислорода лещом на этапе С с повышением температуры от 15 до 25° увеличивается вдвое.

8. При уменьшении содержания кислорода в воде замедляется темп белкового обмена.

9. Суточное потребление кислорода молодью леща и сазана (на этапе G) при норме выращивания 14 экз. леща и 15 экз. сазана на 1 м<sup>3</sup> воды составляет десятую долю от суточного минимума кислорода в водоеме нерестово-вырастного хозяйства. Поэтому кислородный режим в водоемах рыбхозов позволяет увеличить плотность населения выращиваемой молоди.

#### ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Безлер Ф. И., К вопросу о потреблении кислорода личинками леща и карася, «Труды Лимнологической станции в Косино», вып. 15, 1932.
2. Брюхатова А. Л., Влияние повышенной солености на рост карпа в аквариальных условиях, «Ученые записки МГУ», 33, 1933.
3. Веселов Е. А., Влияние солености внешней среды на интенсивность дыхания рыб, «Зоологический журнал», т. I, 1949.
4. Вернидуб М. Ф. и Гузева М. И., О морфологических этапах в развитии личинок рыб, ДАН СССР, т. XXI, вып. 3, 1950.
5. Викторов К. Р., Физиология домашних животных, 1948.
6. Винберг Г. Г., Интенсивность обмена и размер ракообразных, «Журнал общей биологии», т. XI, вып. 5, 1950.
7. Волохов А. А. и Образцова Г. Е., Влияние пониженного парциального давления кислорода на деятельность нервной системы в онтогенезе. Сообщение III. Изменение дыхательной функции при гипоксии, «Физиологический журнал СССР», т. XXXVI, вып. 5, 1950.
8. Иванова М. Т., Дыхание различных видов рыб Москвы-реки у Звенигорода, «Ученые записки МГУ», вып. 9, 1938.
9. Ивлев В. С., Влияние температуры на дыхание рыб, «Зоологический журнал», т. XVII, вып. 4, 1938.
10. Коштоянц Х. С., Зависимость дыхания водных организмов от скорости движения воды в окружающей среде, «Успехи современной биологии», т. V, 1936, № 4.

11. Крыжановский Г. С., Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб, «Труды Института морфологии животных», АН СССР, вып. 1, 1949.
12. Кузнецова И. И., Опыт разведения воблы, «Труды ВНИРО», т. XXIV, Пищепромиздат, 1953.
13. Кузнецова И. И., Экология размножения воблы, «Труды ВНИРО», т. XXIV, Пищепромиздат, 1953.
14. Лысенко Т. Д., Агробиология, 1948.
15. Олифан В. И., Периодический характер роста рыб на ранних этапах их пост-эмбрионального развития, ДАН СССР, т. XVI, вып. 6, 1949.
16. Поляков Г. Д., Новый прибор для измерения потребления кислорода мелкими водными животными, ДАН СССР, т. XIV вып. 5, 1937.
17. Привольнев Т. И., Изменение дыхания в онтогенезе рыб при различном парциальном давлении кислорода, «Известия ВНИОРХ», т. XXV, вып. 1, 1947.
18. Привольнев Т. И., Как составить прогноз распределения рыб в водоемах Обь-Иртышского бассейна, изд. Главсибрыбпрома, Новосибирск, 1949.
19. Васнецов В. В. и др., Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития, Сборник статей, изд. АН СССР, 1948.
20. Скадовский С. Н., Об изменении физиологических процессов у водных животных в зависимости от условий неорганической среды, «Ученые записки МГУ», вып. 9, 1933.
21. Строганов Н. С., Опыт выращивания осетров в прудах Московской области, в цементных бассейнах и аквариумах, «Зоологический журнал», т. XXX, вып. 5, 1950.
22. Танасийчук В. С., Скот молоди воблы, леща и сазана из водоемов дельты р. Волги, «Труды ВНИРО», т. XVI, Пищепромиздат, 1941.
23. Таусон В. О., Основные положения растительной биоэнергетики, изд. АН СССР, 1950.
24. Трифонова А. Н., Борисовская Е. Н. и Зазиян М. Х., Критические периоды в эмбриональном развитии осетровых рыб, ДАН СССР, т. XVI, вып. 5, 1949.
25. Чукичев И. П., Проблема белка в физиологии, Сельхозгиз, 1935.