

Л. П. РЫЖКОВ

СУТОЧНЫЙ РИТМ ИНТЕНСИВНОСТИ ПОТРЕБЛЕНИЯ КИСЛОРОДА У ЛИЧИНОК И МАЛЬКОВ СЕВАНСКИХ ФОРЕЛЕЙ

Изучению суточного ритма обмена у водных животных в последние годы стало уделяться больше внимание. Однако суточная ритмика интенсивности обмена у рыб изучена крайне слабо. В связи с этим мы поставили целью нашей работы выяснить, существует ли суточный ритм в потреблении кислорода у личинок и мальков севанских форелей и если существует, то каким образом он изменяется с возрастом рыб.

Знание суточного ритма в дыхании молоди севанских форелей приобретает особенно большое значение в севанском рыбоводстве, так как в результате понижения урания озера Севан одним из основных путей сохранения промысловых запасов форелей является их искусственное разведение на рыбоводных заводах.

Материал и методика. Объектами исследования являлись личинки и мальки летнего бахтака и гегаркуни.

Личинки летнего бахтака и гегаркуни на рыбоводных заводах выдерживаются в цементных бассейнах с проточной водой. В период исследования интенсивности дыхания у личинок летнего бахтака (июль) температура воды в цементных бассейнах колебалась от 10,3 до 12,1°. Интенсивность потребления кислорода у личинок гегаркуни исследовалась в марте, когда температура воды в бассейнах была 7—9°.

Мальки летнего бахтака и гегаркуни выращивались в земляных прудах. Температура воды в прудах была 15—19°. Пищей молоди форелей служили естественные корма, которые в основном были представлены кладоцерами и личинками тендипедид. Все опыты с мальками поставлены в июне-августе.

Для изучения интенсивности потребления кислорода у молоди севанских форелей была использована проточная респираторная установка, которая состоит из следующих трех основных частей: смесителя, респираторов и приемников, соединенных между собой посредством резиновых и стеклянных трубок (рис. 1). В качестве смесителя была использована 30-литровая бутылка с нижним тубусом. Респираторы изготовлялись из стеклянных трубок с суженными концами (объем 20—50 мл). Для приемников были применены делительные воронки с точно известными объемами.

Для проведения опытов смеситель до отметки наполнялся водой. Вода на этом уровне сохранялась в течение всех опытов. Только что выловленные рыбы помещались в респираторы, на 2/3 наполненные

водой. В наших опытах с личинками форелей в каждый респиратор помещалось по 10, а с мальками по одной особи. После того как рыбы были посажены в респираторы, последние герметически присоединялись к проточной установке и помещались в места вылова рыб (бассейны, пруды). Во всей системе устанавливался постоянный ток воды (0,5—0,7 л/час), который сохранялся неизменным в течение всех

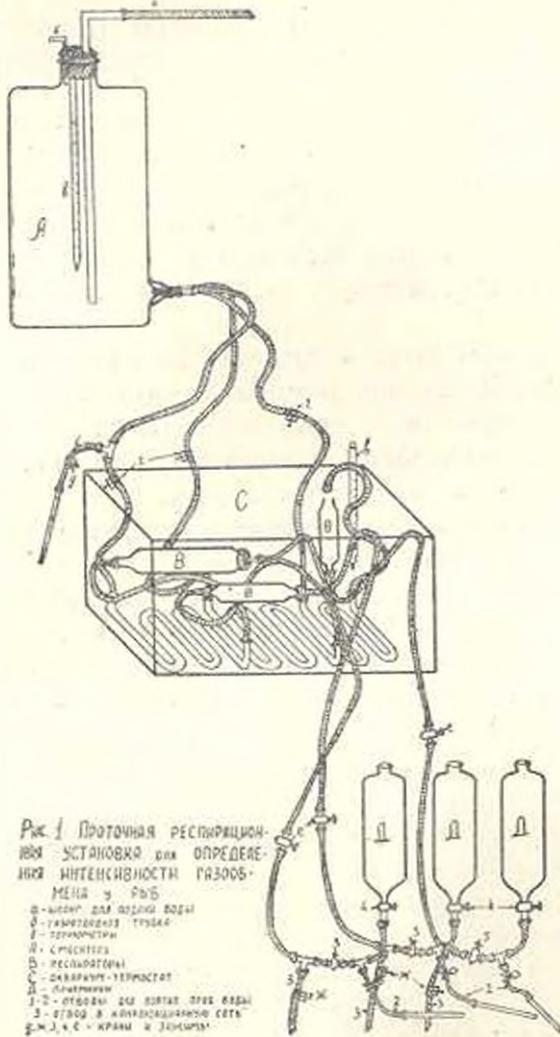


Рис. 1. Проточная респираторная установка для определения интенсивности газообмена у рыб.

опытов. С целью адаптации, рыбы в течение 18—20 ч. выдерживались в респираторах. Затем, через отвод из смесителя бралась проба воды на содержание в ней растворенного кислорода. Вода, протекающая через респираторы с рыбами, собиралась в приемники. Строго регистрировалось время наполнения водой каждого из приемников. Сразу же после наполнения приемников из них брались пробы воды для определения содержания растворенного в ней кислорода. Зная раз-

ность в содержании кислорода до и после прохождения воды через респираторы, а также объем воды, время ее прохождения через респираторы и вес рыб, можно рассчитать интенсивность потребления кислорода подопытными животными. Для этого использовалась следующая формула:

$$Q = \frac{60(p_1 - p_2) \cdot 1000}{m \cdot t}, \text{ где}$$

Q—интенсивность потребления кислорода в мг/г-час,

p_1 —содержание кислорода в воде в мг/л до прохождения ее через респираторы,

p_2 —содержание кислорода в воде в мг/л после прохождения ее через респираторы.

m—вес рыб в г,

t—время наполнения приемника в минутах.

При проведении опытов мы стремились условия эксперимента по возможности приблизить к условиям выращивания молоди форелей на рыбноводных заводах. Это нам удавалось сделать путем помещения респираторов в места вылова рыб. С другой стороны, для опытов подбирался максимально однородный материал как по возрасту, так и по размерам. Однако, несмотря на идентичность условий и однородность материала, как правило, индивидуальные особенности исследуемых рыб давали, хотя и небольшие, но вполне ощутимые расхождения в результатах. Для большей достоверности полученных данных каждая серия опытов (3—4 опыта) с рыбами такого же возраста и веса повторялась через трие суток. Совпадение результатов в двух повторных сериях опытов служило критерием их достоверности. В случае не совпадения полученных результатов опыты повторялись снова. Всего поставлено 80 суточных опытов. Из них с личинками каждой исследованной расы форелей 16 и с мальками 24 опыта.

Результаты экспериментальных исследований. Исследование интенсивности потребления кислорода было проведено у личинок летнего бахтяка в возрасте 10 и 20 суток и у личинок гегаркуни в возрасте 10 и 26 суток с момента выклева. Температура воды в опытах колебалась в пределах 8,5—12,1°. Средние результаты выполненных исследований приведены на рис. 2 и 3.

У личинок летнего бахтяка (рис. 2) в возрасте 10 суток ясно выражена суточная ритмичность потребления кислорода с двумя максимумами и двумя минимумами. Первый, утренний, максимум приходится на 3—5 ч. Потребление кислорода личинками в это время достигает 2,725 мг/г-ч., превышая минимальное потребление почти в 2 раза. По сравнению со среднесуточной интенсивностью дыхания личинок во время утреннего максимума оно возрастает в 1,5 раза. Второй, вечерний, максимум выражен слабее чем утренний. Однако он более растянут во времени (от 17 до 22 ч.). Днем и ночью у личинок этого возраста наблюдалась минимальная интенсивность потребления кислорода.

У личинок летнего бахтака в возрасте 20 суток в целом сохранилась сходная с младшими возрастными группами ритмичность в потреблении кислорода. Пик утреннего максимума приходится на 5 ч. (2,140 мг/г-ч.). Вечернее увеличение интенсивности потребления кислорода у личинок этого возраста сильно растянуто во времени. Оно почти в два раза превышает минимумы и в 1,5 раза выше среднесуточной интенсивности дыхания.

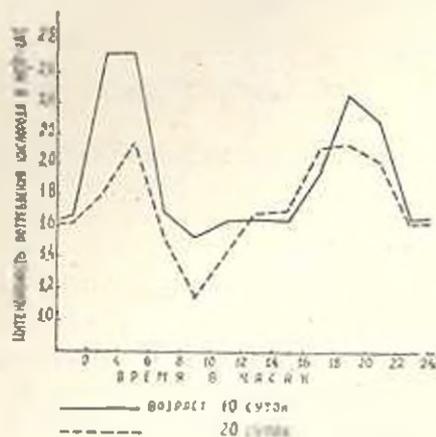


Рис. 2 Суточный ритм интенсивности потребления кислорода у личинок летнего бахтака.

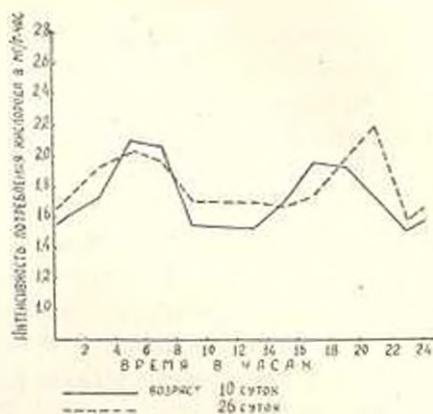


Рис. 3. Суточный ритм интенсивности потребления кислорода у личинок гегаркуни.

В возрасте 20 суток личинки летнего бахтака уже перешли к активному внешнему питанию. Однако в суточной ритмике интенсивности обмена это не находит почти никакого отражения: что, вероятно, связано с особенностями питания личинок летнего бахтака. Как показали наши наблюдения, личинки летнего бахтака в течение 10 дней после перехода на внешнее питание наполняют желудок в два приема: утром в 4—6 ч. и вечером в 16—21 ч. Эти данные полностью совпадают с результатами изучения суточной ритмики обмена у личинок летнего бахтака.

У личинок гегаркуни так же обнаруживается суточный ритм интенсивности потребления кислорода (рис. 3). Как у 10-дневных, так и у 26-дневных хорошо выражены два максимума. Первый, утренний, максимум у личинок обеих возрастных групп почти совпадает как по времени (4—8 ч.), так и по величине (2,056—2,114 мг/г-ч. O_2). Вечерний максимум у личинок разного возраста появляется в различное время. У 10-дневных личинок он сильно растянут (с 16 до 20 ч.), а у 16-дневных более узкий (19—22 ч.) и с ясно выраженным пиком в 21 ч. Изменение характера вечернего максимума у 26-дневных личинок, по нашему мнению, связано с переходом их на внешнее питание. Гегаркуни в этот период питались личинками тендипедид, а как показали наши наблюдения, подвижность личинок тендипедид увели-

живается в поздние-вечернее время (20—22 ч.), что делает их более доступными

Мальки. Исследование суточного ритма интенсивности потребления кислорода было выполнено с мальками летнего бахтака и гегаркуни четырех возрастных групп. Температура воды в опытах с мальками летнего бахтака колебалась в пределах 16,8—17,2°, с мальками гегаркуни от 15,5 до 16,8°.

У мальков летнего бахтака всех исследованных возрастов ясно выражен суточный ритм интенсивности потребления кислорода (рис. 4).

У 37-дневных мальков обнаруживается два максимума. Первый, утренний, очень узкий, но хорошо выраженный, с пиком в 5 ч. Он в 4 раза превышает минимальное потребление кислорода. Вечерний максимум сильно растянут (15—21 ч). По величине он незначительно уступает утреннему. Характерной особенностью вечернего максимума является его ступенчатый характер. Особенно интересным является уплощение кривой перед 15 ч. Как показали наши дальнейшие наблюдения, это уплощение является как бы фундаментом для образования третьего, дневного, максимума.

Суточный ритм интенсивности обмена у 47-дневных мальков летнего бахтака во многом сходен с таковым у 37-дневной молодежи. Ясно выражены те же пики (утренний в 5 ч. и вечерний от 17 до 19 ч.). Наблюдавшееся уплощение кривой у 37-дневных мальков в данном случае уже имеет характер одновершинной кривой. Однако вершина еще так низка, что ее можно рассматривать как часть вечернего максимума.

В отличие от мальков младшего возраста следующие старшие возрастные группы имеют ясно выраженную суточную ритмичность обмена с тремя максимумами и тремя минимумами. Если утренний и вечерний максимумы у 61, 73-дневных мальков в основном повторяются почти в то же время, что и у молодежи меньшего возраста, то появление третьего максимума является уже характерной особенностью старшевозрастных групп. У 61-дневных мальков дневной максимум очень узкий, но высокий с пиком в 13 ч. По величине он превосходит утренний подъем интенсивности дыхания и приближается к вечернему. У 73-дневных мальков дневной максимум обнаруживается также около 13 ч. Он в два раза превосходит минимумы и в 1,5 раза выше вечернего максимума.

Для большей наглядности образования третьего, дневного, максимума мы на рис. 5 привели данные по интенсивности потребления кислорода всеми исследованными возрастными группами летнего бахтака, выраженные в процентах к среднесуточной интенсивности дыхания. Кривые наглядно показывают постепенное проявление третьего пика интенсивности дыхания у мальков летнего бахтака. Первые признаки образования третьего, дневного, максимума проявляются у личинок в возрасте 20 суток (13—14 ч). У 37-дневных мальков он выступает еще более отчетливо, а у 47-дневных уже начинается об-

разование третьего пика дыхания, который особенно хорошо выражен у более старших групп мальков (рис. 4). На подобное образование третьего максимума у личинок севрюги, осетра, щуки, сига и сазана указывала В. И. Олифан [7]. По мнению Олифан, образование третьего максимума в какой-то степени связано с питанием. Еще Кучин [5] указывал, что рыбам с самого раннего возраста свойственно наполнять желудок пищей за два приема. Чтобы проследить природу образования третьего максимума, мы провели экспериментальные исследо-

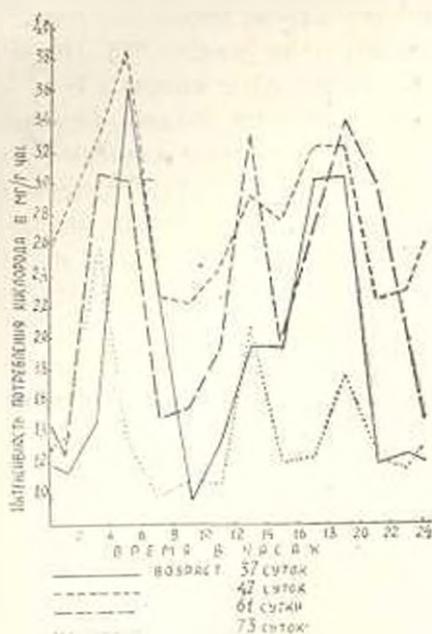


Рис. 4. Суточный ритм интенсивности потребления кислорода у мальков летнего бахтака.

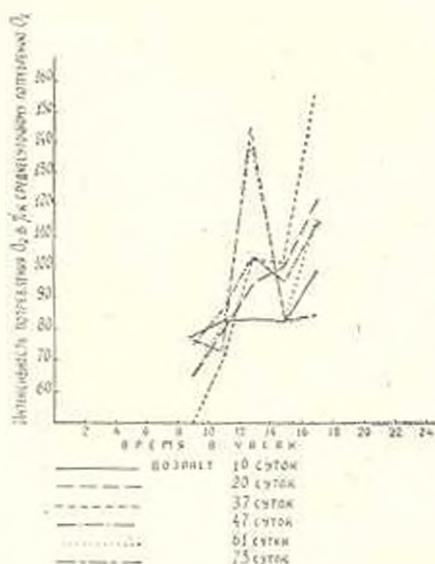


Рис. 5. Суточный ритм интенсивности потребления кислорода у личинок и мальков севанских форелей.

вания возрастных изменений интенсивности питания мальков в течение суток. Опыты были поставлены в лабораторных условиях. Мальки различных возрастных групп помещались по 3 особи в 10-литровые аквариумы. После того как рыбы привыкали к аквариальным условиям, мы начинали опыт. Для этого в каждый аквариум по 20 личинок тендинеид. Более мелким рыбам были даны мелкие тендинеиды, а более крупным, наоборот, крупные. Затем через каждые два часа подсчитывалось количество съеденных личинок. После каждого подсчета количество личинок восстанавливалось. Результаты исследований приведены на рис. 6.

Из графиков, приведенных на рис. 4—6, видна полная параллельность ритмов питания и дыхания. Уже в возрасте 20 суток личинки летнего бахтака начинают потреблять пищу в дневное время; в дальнейшем с возрастом рыб количество съеденной днем пищи увеличивается и к 80 суткам дневной максимум питания по величине стано-

вится равным утреннему и вечернему. Одновременно в дневное время возрастает скорость потребления кислорода.

Проявление утреннего и вечернего максимумов питания и дыхания у молоди летнего бахтака разного возраста и большинстве случаев совпадает.

Результаты исследования суточной интенсивности потребления кислорода у мальков гегаркуни представлены на рис. 7, который по-

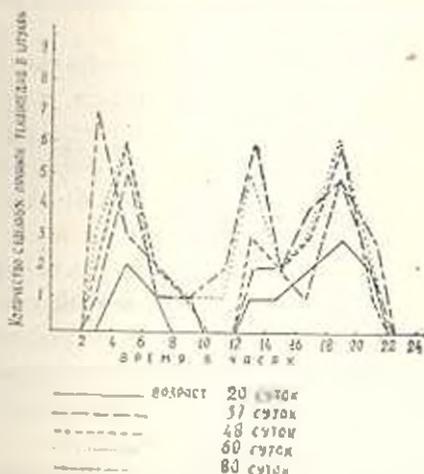


Рис. 6. Суточный ритм интенсивности потребления кислорода у личинок и мальков севанских форелей.

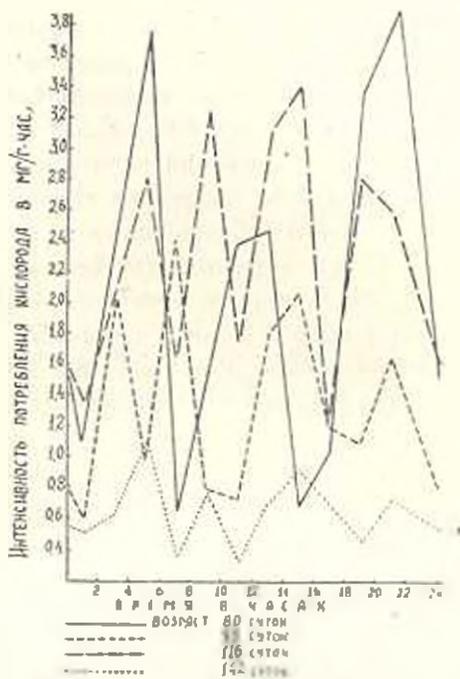


Рис. 7. Суточный ритм интенсивности потребления кислорода у мальков гегаркуни.

казывает, что малькам гегаркуни, как и другим исследованным рыбам, свойственна суточная ритмика интенсивности дыхания. С возрастом мальков эта ритмика претерпевает некоторые изменения. Так, у 80-дневных мальков установлено три пика в суточной интенсивности потребления кислорода. Причем, утренний (3—6 ч.) и вечерний максимумы (18—22 ч.) очень высокие и в 5—6 раз превосходят минимумы. Дневной максимум (10—14 ч.), хотя и выражен несколько слабее утреннего и вечернего, однако он в 4 раза превосходит минимальное потребление кислорода. По времени проявления наибольшей протяженностью отличаются дневной и вечерний максимумы.

У 98-дневных мальков ясно обнаруживаются уже четыре максимума. Два из них проявляются рано утром (в 3 и в 7 ч.), один днем (13—16 ч.) и один вечером, с пиком в 21 ч.

Наконец, у 116 и 142-дневных мальков также обнаружены 4 максимума (2 утром, 1 днем и 1 вечером).

Образование четырехвершинной кривой интенсивности дыхания в течение суток представляет несомненный интерес (рис. 7). По-видимому, четвертая, поздне-утренняя, вершина дыхания обусловлена большим расходом энергии на переваривание пищи. Вполне возможно также, что она может быть обусловлена другими эндогенными или экзогенными факторами. Исследуя питание мальков гегаркуни, мы обнаружили лишь три пика в течение суток (рано утром, днем и вечером). Причем вечерний максимум питания незначительно предшествовал максимальной интенсивности дыхания.

В работах В. И. Луферова [6], Ю. Д. Полякова [8], Л. П. Рыжкова [9, 10] и др. указывается на существование почных максимумов дыхания у рыб. У молоди севанских форелей увеличение интенсивности дыхания в ночное время не наблюдалось. Как известно из литературы, форель в темноте не питается. Это же подтверждается нашими наблюдениями.

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о том, что и молоди севанских форелей свойственна ритмичность в суточном потреблении кислорода. Однако резких и труднообъяснимых скачков в суточном ритме интенсивности дыхания у мальков форелей, как это описано у Полякова в опытах с мальками линя и у В. И. Олифан [7] с молодью омуля и других рыб, не наблюдалось. Наши исследования показали, что наибольшие колебания интенсивности дыхания у мальков форелей не превышали 5—6 раз. Эти колебания вполне могут быть связаны с увеличением активности рыб. В своей обзорной работе Г. Г. Винберг [4] приводит ряд данных об активном обмене у рыб и указывает, что он может превысить обмен покоя в 7 и даже 8 раз.

В заключение следует отметить, что у исследованных мальков севанских форелей, как и других видов рыб (Винберг), с увеличением возраста и размеров интенсивность газообмена замедляется. Исключения составляют: у летнего бахтака мальки в возрасте 57 дней, и у гегаркуни в возрасте 116 суток. Это исключение может быть связано с наблюдающимися в это время процессами дифференциации. Как показали наши наблюдения, а также исследования А. Н. Трифионовой [11, 12, 13] и М. Ф. Вернидуб [1, 2, 3] у рыб в периоды дифференциации интенсивность обмена увеличивается.

В ы в о ы

1. Личинкам и малькам севанских форелей свойственна суточная ритмичность интенсивности дыхания.

2. В ходе развития молоди севанских форелей обнаруживаются изменения в суточной ритмичности дыхания.

У личинок летнего бахтака и гегаркуни отмечены два максимума интенсивности потребления кислорода: утренний в 3—8 и вечерний в 16—22 ч.

У мальков летнего бахтака в возрасте 37 суток существует два

максимума: утренний с пиком в 5 ч. и вечерний в 17—19 ч. У мальков более старшего возраста ясно выражены три максимума: утренний, дневной и вечерний.

Малькам тегаркуни в возрасте 80 суток свойственно три максимума: утренний с пиком в 5 ч. дневной в 11—13 ч. и вечерний в 21 ч. У более старших мальков тегаркуни хорошо выражены четыре максимума: ранне-утренний—3—6 ч., поздне-утренний—7—10 ч. дневной—2—16 ч. и вечерний—17—22 ч.

3. У всех исследованных групп молоди севанских форелей отсутствует ночное увеличение интенсивности потребления кислорода.

4. Ход кривых суточной интенсивности дыхания в основном параллелен ходу кривых суточной интенсивности питания.

Севанская гидробиологическая станция
Академии наук АрмССР

Поступило 23. VIII 1960 г

1. Պ Թ Ի Կ Ե Կ

ՍԵՎԱՆԻ ԻՆՍՏԻՒՏԻ ԹՐԹՈՒՐՆԵՐԻ ԵՎ ՉԿԵՆԻԿՆԵՐԻ ԿՈՎՈՐԾ ԹԻՖՎԱՐՆԻ
ՍՊԱՌՄԱՆ ԻՆՏԵՆՍԻՎՈՒԹՅԱՆ ՈՐԱԿԱՆ ԹԻՖՄԵՐ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Սևանի իշխանի մատղաշի կողմից թթվածնի սպառման ինտենսիվությունն ուսումնասիրելու համար սպտադորձվել է հասանուտ ռեսպիրացիոն սարքավորում: Ընդամենը կատարված է 80 փորձ:

Փորձերի արդյունքները պարզել են հետևյալը:

1. Գեղարքունու և ամառային բախտակի թրթուրների և ձկնիկների համար ընտրող է թթվածնի սպառման ինտենսիվության օրական սիթմայնությունը:

2. Գեղարքունու և ամառային բախտակի մատղաշի դարձացման ընթացքում այդ սիթմայնությունը փոփոխվում է:

Գեղարքունու և ամառային բախտակի թրթուրների մոտ նշված է թրթվածնի սպառման ինտենսիվության 2 մաքսիմում՝ առաջուտյան՝ ժամի 3—8-ին և երեկոյան՝ ժամի 16—22-ին: Ամառային բախտակի 37 օրական ձկնիկների մոտ գոյություն ունի երկու մաքսիմում առաջուտյան՝ ժամի 5-ին և երեկոյան՝ ժամի 17—19-ին: Ավելի խոշոր ձկնիկների մոտ պարզ արտահայտված է երեք մաքսիմում՝ առաջուտյան, ցերեկային և երեկոյան:

80 օրական գեղարքունու ձկնիկների համար ընտրող է երեք մաքսիմում — առաջուտյան՝ ժամի 4—6-ին, ցերեկային՝ ժամի 11—13-ին և երեկոյան՝ ժամի 21-ին: Գեղարքունու ավելի խոշոր ձկնիկների մոտ գիտվում է չորս մաքսիմում — վաղ առաջուտյան՝ ժամի 3-ին, ոչ առաջուտյան՝ ժամի 7—10 ին, ցերեկային՝ ժամի 12—16-ին և երեկոյան՝ ժամի 17—22-ին:

3. Սևանի իշխանի մատղաշի հետազոտված բոլոր խմբերի կողմից թթվածնի սպառման ինտենսիվությունը դիշերները չի բարձրանում:

4. Թթվածնի սպառման ինտենսիվության կորագծի ընթացքը համընկնում է սնման ինտենսիվության կորագծին:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Вериндуб М. Ф. Доклады АН СССР, т. 32, 4, 1941.
2. Вериндуб М. Ф. Вестник Ленинградского Госуниверситета, 4, 1949.
3. Вериндуб М. Ф. Ученые записки Ленинградского Госуниверситета, 142, серия биологич., вып. 29, 1951.
4. Вяйберт Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд. Белорусского Госуниверситета, Минск, 1956.
5. Кучия, Вестник рыбопромышленности, 11, 1900.
6. Луферов В. И. Сб. работ СНО. Московский технич. институт рыбной пром-ти и хоз-ва им. А. И. Микояна, 1957.
7. Олифан В. И. Доклады АН СССР, т. 29, 8-8, 1940.
8. Поляков Ю. Д. Бюлл. МОИП, т. 49, 1, 1940.
9. Рыжков Л. П. Известия АН Арм ССР (серия биол. наук), т. 10, 12, 1957.
10. Рыжков Л. П. Ученые записки Петрозаводского Госуниверситета, биология, т. 8, вып. 3, 1957.
11. Трифонова А. Н. Архив биол. наук т. 37, вып. 3, 1935.
12. Трифонова А. Н. Биологич. журнал, т. 6, 2, 1937.
13. Трифонова А. Н. Доклады АН СССР, т. 86, 1, 1952.