

Л. П. РЫЖКОВ

ЗАВИСИМОСТЬ ГАЗООБМЕНА У МОЛОДИ СЕВАНСКИХ
ФОРЕЛЕЙ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ

Изучению одного из важных вопросов биологии, о влиянии температуры среды на интенсивность газообмена рыб, в прошедший полувековой период уделялось значительное внимание. Исследованиями А. Крога [5], Гарднера [13], А. Кейса [14], Н. Уэлса [10], Г. Г. Винберга, [4], Л. И. Харченко [10], Д. Кларка [11], Ф. Фрэй [12] и др. доказано, что с повышением температуры среды интенсивность газообмена у рыб увеличивается. Были предложены различные способы вычисления коэффициентов, выражающих количественную зависимость интенсивности дыхания от температуры. Отдельные исследователи количественной зависимости обмена от температуры среды придавали характер экспоненциальной кривой.

Обобщая материалы исследований этого периода, выполненные с различными систематическими группами водных животных, Г. Г. Винберг [4] приходит к выводу, что «нормальная кривая Крога» достаточно хорошо передает общую зависимость количественной стороны обмена у животных от температуры среды. Однако она должна рассматриваться «как эмпирически полученная закономерность», которая в отдельных случаях может «перекрываться более частными зависимостями, отражающими особенности объектов и условий». Между согласиться с Г. Г. Винбергом, что для некоторых практических целей точность эмпирически полученных результатов зависимости количественной стороны обмена от температуры, выражаемая «нормальной кривой», является достаточной.

Изучение лишь количественной зависимости газообмена от температуры среды привело к тому, что другая наиболее важная, качественная сторона реакции рыб на изменения температуры совершенно выпала из поля зрения естествоиспытателей. Опыты Н. Уэлса [10], Н. С. Строганова [7, 8, 9] и др. показали, что физиологический механизм воздействия температуры среды на интенсивность газообмена рыб много сложнее, чем это считалось раньше. В температурном интервале, в котором рыбы длительное время выдерживались перед опытом, они в какой-то степени обладают способностью регулировать процессы обмена. В этой зоне («температурная зона адаптации», Строганов [7, 8]) процессы обмена протекают наиболее устойчиво и экономно как в количественном, так и в качественном отношении. Дыхательный коэффициент имеет наименьшие величины. Кислород используется наиболее эффективно.

Однако незначительное количество исследований, выполненных с отдельными представителями рыб, не дает полной уверенности, что по-

лученные закономерности влияния температуры среды на качественную сторону газообмена в одинаковой степени свойственны другим видам рыб из различных условий обитания и на разных стадиях их развития. Поэтому, используя методы физиологического анализа, нами было принято исследование зависимости количественной и качественной стороны обмена у молоди севанских форелей от температуры среды. Подобное исследование с севанскими форелями проводится впервые.

Материал и методика. Для исследования использовались мальки гегаркуни (*Salmo ischchan gegarkuni* Kessler), летнего бахтака (*Salmo ischchan aestivalis* Fortunatov) и зимнего бахтака (*Salmo ischchan typicus* Kessler).

До опытов мальки летнего бахтака и часть молоди гегаркуни выращивались в прудах при высоких температурах воды. Другая часть молоди гегаркуни и мальки зимнего бахтака содержались в цементных бассейнах при низких температурах воды. Все исследования проводились на Карчахпюрском рыболовном заводе треста «Армрыба». Более подробная характеристика подопытного материала будет дана при описании результатов исследования.

Опыты по изучению интенсивности газообмена у молоди севанских форелей проводились в проточной респираторной системе типа установок Крюга, сконструированной нами специально для этих исследований. Используемая нами проточная система позволяла в течение длительного времени (3—4 суток) в респираторах с рыбами сохранять постоянные условия и поддерживать необходимую для опыта температуру. В установке специально было сконструировано приспособление для дачи корма исследуемым рыбам в любое время, не нарушая условий опыта.

Все исследуемые мальки в течение 3 суток выдерживались в респираторах при температуре среды, влияние которой на интенсивность газообмена требовалось определить. Перед опытом, в течение 18—20 ч., мальки не кормились. Продолжительность опыта составляла 19—25 ч. Определения интенсивности газообмена проводились ежедневно. Всего поставлено 1028 опытов.

Результаты опытов. Предыдущие наши исследования [5] показали, что молоди севанских форелей свойственно проявление «группового эффекта», т. е. с увеличением количества рыб в респираторе интенсивность газообмена у них уменьшается. Учитывая это обстоятельство, во всех опытах помещалось в респираторы лишь по одному мальку. Это давало нам уверенность, что при сохранении всех условий опыта неизменными (количество рыб в респираторе, размеры рыб, освещение, гидрохимический режим, прозрачность воды, одно и то же время проведения опытов в течение суток и т. д.) мы изучали только влияние изменений температуры среды на интенсивность газообмена у молоди севанских форелей.

Опыты с молодью гегаркуни. Для изучения влияния температуры воды на интенсивность газообмена были использованы две группы мальков гегаркуни.

Первая группа молоди с момента выклева, в течение четырех меся-

цев, выращивались в цементных бассейнах рыбоводного завода. Температура воды в бассейнах в это время колебалась в пределах 9—12°. Как показали наши наблюдения, молодь гегаркуни в естественных условиях развивается почти при такой же температуре среды. Иначе говоря, мальки гегаркуни, выращиваемые в цементных бассейнах, находились в температурных условиях, сходных с естественными. В качестве пищи использовались олигохеты, дафнии, отходы храмули и размолотые гаммарусы. Корм вносился два раза в течение суток (в 7 и 15 ч.). Во время выращивания молодь гегаркуни охотно поедала вносимую пищу. Мальки были очень активны. Однако темп роста был невысокий.

Вторая группа молоди гегаркуни в течение 30 дней после выклева выдерживалась в цементных бассейнах (t° = 9—12°). Затем мальки были пересажены в земляные пруды. Температура воды в прудах во время выращивания мальков равнялась 15—18°. Пищей молоди гегаркуни в прудах служили естественные корма, которые в основном были представлены тендицидами и кладоцерами. Мальки в прудах были очень активны. Их темп роста в 3—5 раз превышал темп роста молоди из цементных бассейнов. Последнее обстоятельство свидетельствует о вполне благоприятных условиях для развития мальков гегаркуни в прудах.

Результаты измерений интенсивности газообмена у обеих групп молоди гегаркуни показали, что с повышением температуры среды интенсивность обмена у них усиливается (табл. 1 и 2). Однако в различных температурных интервалах интенсивность газообмена у молоди гегаркуни изменяется неодинаково.

Таблица 1

Влияние температуры воды на газообмен у мальков гегаркуни из цементных бассейнов

Средний вес каждого малька—0,486 г.

Содержание кислорода в воде до опыта—10,1—11,8 мг/л

Возраст—4 мес.

(каждый результат—среднее из 12 опытов)

Температура воды в опыте	Потребление O ₂ в мг/г—час ¹	Выделение CO ₂ в мг/г—час	Дыхательный коэффициент (ДК)
6,0	0,323	0,434	0,95
7,0	0,336	0,444	0,96
8,1	0,429	0,477	0,81
8,6	0,470	0,497	0,77
9,3	0,532	0,548	0,75
10,1	0,533	0,556	0,76
11,0	0,536	0,560	0,76
12,1	0,563	0,603	0,78
13,6	0,731	0,894	0,69
16,0	0,916	1,211	0,96
18,2	0,962	1,266	0,96
20,1	0,992	1,281	0,94
21,8	0,861	1,017	0,86

¹ Потребление кислорода и выделение углекислоты в мг на 1 г живого веса в 1 час—мг/г—час.

У мальков, выращенных в цементных бассейнах, при низких температурах воды (до 7°) интенсивность газообмена изменяется очень незначительно. При повышении температуры среды на один градус потребление кислорода увеличивается на 4,0% и выделение углекислоты на 2,3. С качественной стороны процессы обмена в этой зоне температур практически остаются постоянными (ДК—0,96—0,98). Высокая величина ДК указывает на преобладание в обмене веществ процессов гликолиза.

Резкое увеличение интенсивности газообмена наблюдается при повышении температуры от 7,0 до 9,3°. В этой зоне потребление кислорода, при изменении температуры на каждый градус, увеличивается на 26%, а выделение углекислоты на 10,1. Последнее свидетельствует о том, что колебания температуры, в первую очередь, отражаются на потреблении кислорода и в меньшей степени на выделении углекислоты, то есть при увеличении температуры среды в этой зоне роль окислительных процессов усиливается. Подтверждением этому является резкое сокращение величины дыхательного коэффициента, которая в данном температурном диапазоне от 0,96 уменьшается до 0,75.

В температурном интервале 9,3—11,0°, несмотря на увеличение температуры среды, интенсивность обмена практически не изменяется. Это так называемая «температурная зона адаптации». По Н. С. Строганову [9] «температурная зона адаптации» совпадает с температурами среды, к которым рыбы адаптировались. В наших опытах использовалась молоддь гегаркуни, которая в течение 4 месяцев выращивалась в цементных бассейнах при температуре воды 9—12°. Наличие температурной зоны адаптации у мальков гегаркуни указывает на то, что в температурном интервале, к которому мальки приспособились, у них в какой-то степени выражена способность регулировать процессы обмена веществ. Об этом же свидетельствует наиболее устойчивый в качественном отношении дыхательный обмен мальков в зоне адаптации. Дыхательный коэффициент почти не изменяется (0,75—0,76). С физиологической точки зрения в «температурной зоне адаптации» процессы обмена веществ в организме рыбы наиболее устойчивы. Использование кислорода происходит эффективно; свободная углекислота выделяется наиболее полно. Поглощающая способность крови высокая.

При увеличении температуры воды от 11 до 16° наиболее интенсивно изменяется выделение углекислоты. Кислородное потребление в этом интервале температур возрастает почти в два раза медленнее по сравнению с выделением углекислоты. Об этом также свидетельствуют значительные изменения дыхательного коэффициента, который от 0,76 увеличивается до 0,96. Повышение ДК связано со значительным выделением углекислоты, которая, вероятно, образуется при гликолитическом распаде органических веществ.

При высоких температурах среды (16—20°) дыхательный обмен как с количественной, так и с качественной стороны почти не изменяется. Дыхательный коэффициент продолжает оставаться высоким (0,97).

Увеличение температуры свыше $20,0^{\circ}$ приводит к замедлению процессов газообмена. Мальки начинают сильно беспокоиться. Дыхательный ритм учащается. В специфике обмена преобладают окислительные процессы. ДК уменьшается.

В отличие от мальков, адаптированных к пониженным температурам, у молоди гегаркуни, выращенной в условиях высоких температур, наблюдаются некоторые особенности в реакции организма, выражаемые путем изменений обмена веществ (табл. 2).

Замедленная интенсивность обмена у «теплых» (выращенных при повышенных температурах воды) рыб наблюдается до 8° . В качественном отношении дыхательный обмен у «теплых» и «холодных» (рыбы, выращенные при пониженных температурах воды) рыб сходен. Дыхательный коэффициент имеет высокие значения (0,91—0,96). Уменьшение ДК с понижением температуры у «холодных» мальков, вероятно, начинает проявляться при более низких температурах, чем у «теплых» рыб.

Таблица 2

Влияние температуры среды на газообмен мальков гегаркуни из выростных прудов

Средний вес каждого малька—1,232 г.

Содержание кислорода в воде до опыта—9,8—11,6 мг/л

Возраст—4,5 мес.

(каждый результат среднее на 11 опытов)

Температура воды в опыте	Потребление O_2 в мг/г—час	Выделение CO_2 в мг/г—час	ДК
6,2	0,183	0,228	0,91
8,0	0,213	0,281	0,96
9,5	0,321	0,426	0,97
9,9	0,369	0,391	0,77
11,0	0,417	0,481	0,84
11,3	0,427	0,517	0,88
13,2	0,533	0,703	0,96
14,0	0,628	0,699	0,81
16,1	0,796	0,831	0,76
16,7	0,801	0,846	0,77
17,2	0,800	0,858	0,78
19,2	0,866	0,955	0,80
19,8	0,918	1,023	0,81
21,0	0,948	1,096	0,84
23,2	0,844	0,941	0,81

По сравнению с «холодными» рыбами у «теплых» резкое увеличение интенсивности газообмена наблюдается в более длинном интервале температур ($8—16^{\circ}$). При увеличении температуры воды на каждый градус в этой зоне кислородное потребление возрастает на 34,7%, выделение углекислоты на 24,5. Специфика обмена претерпевает сложные изменения. Особенно интересен факт уменьшения ДК при $9—11^{\circ}$. Вероятно, это изменение в специфике обмена в какой-то степени связано с видовой адаптацией гегаркуни к этой зоне температур. При адаптации к высоким температурам воды изменения в первую очередь касаются интенсивности об-

мена. Качественная же сторона газообмена, как более сложный процесс в организме, является более консервативной и в меньшей степени подвержена изменениям.

В температурном интервале 16,0—17,2 изменения температуры воды не оказывают влияния на интенсивность и специфику процессов газообмена (температурная зона адаптации). Вероятно, температурные границы зоны адаптации у исследованных мальков несколько шире (15—18°), но, к сожалению, мы не имеем материалов по изменениям газообмена при крайних величинах этих температур.

При повышении температуры окружающей среды с 17,2 до 19,8° интенсивность газообмена значительно увеличивается. При этом наиболее активно идут процессы выделения углекислоты. В целом специфика метаболизма изменяется незначительно.

Небольшие различия в интенсивности газообмена наблюдаются в диапазоне температур от 19,8 до 21,0°. Некоторое увеличение ДК свидетельствует о незначительных изменениях в специфике обмена.

При более высоких температурах воды (свыше 21°) интенсивность газообмена резко снижается. Дыхательный коэффициент уменьшается.

Опыты с мальками летнего бахтака. Для опытов использовались мальки летнего бахтака, которые в течение 1,5 мес. выращивались в прудах. Температура воды в этот период колебалась от 12 до 15°. Кормом молоди летнего бахтака служили развивающиеся в прудах кладощеры и тендипедицы.

Результаты исследования показали, что в разных температурных интервалах у молоди летнего бахтака специфика и интенсивность процессов газообмена изменяются неодинаково (табл. 3).

Таблица 3
Влияние температуры воды на газообмен мальков летнего бахтака

Средний вес каждого малька—0,171 г.

Содержание кислорода в воде до опыта—9,1—11,2 мг/л

Возраст—2,5 мес.

(каждый результат среднее из 12 опытов)

Температура воды в опыте	Потребление O_2 в мг/г—час	Выделение CO_2 в мг/г—час	ДК
9,1	0,631	0,685	0,79
10,1	0,736	0,780	0,77
12,0	1,013	0,996	0,72
13,2	1,011	0,976	0,70
14,6	1,052	1,027	0,71
15,4	1,462	1,569	0,78
16,8	1,638	1,801	0,80
18,0	1,828	2,183	0,87
19,6	1,862	2,221	0,87
21,2	1,211	1,332	0,80

При изменении температуры воды от 9 до 12° процессы газообмена резко усиливаются. Потребление кислорода, при увеличении температуры на каждый градус, возрастает на 20,1%, выделение углекислоты на 15,2. Изменение ДК от 0,79 до 0,72 указывает на то, что качественная сторона процессов обмена в этих условиях не остается неизменной.

В температурном интервале 12,0—14,6°, несмотря на повышение температуры воды, интенсивность метаболизма практически не изменяется. ДК в этой зоне постоянен (температурная зона адаптации).

При увеличении температуры окружающей среды выше зоны адаптации до 18° наблюдаются значительные изменения как в интенсивности, так и в специфике процессов газообмена. При этом выделение углекислоты, по сравнению с потреблением кислорода, изменяется более интенсивно. В температурном интервале 18—20° процессы газообмена изменяются очень незначительно. При более высоких температурах воды интенсивность газообмена и величина ДК начинают уменьшаться.

Опыты с мальками зимнего бахтака. Мальки зимнего бахтака в течение трех месяцев выращивались в цементных бассейнах при низких температурах воды (9—12°).

Результаты опытов с молодью зимнего бахтака обобщены в табл. 4.

Таблица 4

Влияние температуры воды на газообмен мальков
зимнего бахтака

Средний вес каждого малька—0,301 г.

Содержание кислорода в воде до опыта—10,8—12,1 мг/л

Возраст—3 мес.

(каждый результат среднее из 10 опытов)

Температура воды в опыте	Потребление O ₂ в мг/г—час	Выделение CO ₂ в мг/г—час	ДК
7,2	0,389	0,469	0,88
8,1	0,481	0,522	0,79
9,6	0,564	0,558	0,72
10,0	0,566	0,552	0,71
11,8	0,576	0,570	0,72
14,1	0,884	0,923	0,76
15,1	1,173	1,275	0,79
16,0	1,197	1,316	0,80
16,7	1,232	1,398	0,83
18,0	1,266	1,357	0,79

Интенсивность газообмена у мальков зимнего бахтака наиболее значительно увеличивается в температурных интервалах 7,2—9,6° и 11,8—16,7°, а между этими интервалами температуры окружающей среды (9,6—11,8°), несмотря на ее повышение, интенсивность газообмена и его специфика остаются почти постоянными (температурная зона адаптации). При увеличении температуры воды выше 18° наблюдается изменение в качественном составе метаболизма: дыхательный коэффициент уменьшается от 0,83 до 0,78.

Заключение. Изложенные результаты экспериментов, выполненных с молодью севанских форелей, можно резюмировать следующим образом. При изменении температуры окружающей среды в различных ее диапазонах как количественная, так и качественная стороны процессов газообмена изменяются в неодинаковой степени. В связи с этим можно выделить несколько температурных зон, в которых наблюдается некоторая специфичность влияния температуры воды на дыхательный метаболизм у рыб.

Первая зона включает интервал наиболее низких температур окружающей среды. Для исследованных мальков севанских форелей, приспособленных к определенным температурным условиям обитания, верхние границы этой зоны соответственно меняются. Установлено, что колебания температуры среды в данной зоне вызывают лишь незначительные изменения интенсивности дыхательного обмена и специфики его процессов. Это вероятно связано с тем, что низкие температуры воды действуют угнетающе как на центральную нервную систему, так и на весь организм в целом. Из данных Ц. В. Сербенюк и Ю. Б. Мантейфеля [6] известно, что влияние изменений температуры среды в первую очередь проявляется в изменении интенсивности обмена центральной нервной системы.

Вторая зона представлена диапазоном температур окружающей среды, который предшествует «температурной зоне адаптации». У всех исследованных рас форелей интенсивность газообмена изменяется очень значительно. При этом преобладают изменения в потреблении кислорода. Наблюдаются значительные изменения в специфике дыхательного метаболизма. Физиологический механизм изменения процессов обмена в этой зоне нам представляется следующим образом. Повышение температуры окружающей среды возбуждает центральную нервную систему, которая активацией процессов обмена веществ отвечает на влияние температурных раздражителей. Для увеличения общей температуры тела усиливаются процессы прямого окисления. Этот вывод подтверждается тем, что с повышением температуры среды в пределах данной зоны величина ДК уменьшается. Более интенсивное увеличение потребления кислорода, по сравнению с выделением углекислоты, может быть связано с образованием продуктов неполного распада.

Третья зона — «температурная зона адаптации». Несмотря на изменения температуры окружающей среды как количественная, так и качественная стороны газообмена практически остаются без изменения. Все процессы протекают наиболее экономно и эффективно. Кислород потребляется наиболее полно. Поглощательная способность крови очень высокая.

Четвертая зона представляет температурный интервал непосредственно следующий за зоной адаптации. Интенсивность газообмена изменяется очень значительно. Специфика процессов метаболизма, за исключением мальков летнего бахтака, не претерпевает серьезных изменений. ДК увеличивается незначительно. При повышении температуры окружающей среды за пределы зоны адаптации организм рыбы начинает активно сопротивляться нарушению ранее установившегося уровня физиоло-

гических процессов. Центральная нервная система для сохранения обмена веществ в организме на постоянном уровне, как наиболее лабильная ткань, первые воздействия изменений температурных условий принимает на себя, соответственно изменяя уровень и специфику процессов метаболизма. При длительном воздействии определенных температурных условий, благодаря регуляторным воздействиям центральной нервной системы, путем медленных изменений во всем организме устанавливается соответствующий уровень и специфика процессов дыхательного обмена (адаптация организма к новым условиям).

Увеличение ДК свидетельствует об усилении в обмене веществ процессов гликолиза, которые направлены на уменьшение тепла в теле животного и сохранение температуры тела на уровне зоны адаптации.

Пятая зона включает в себя интервал наиболее высоких температур окружающей среды, в котором интенсивность и качественная сторона процессов обмена изменяются в очень малой степени. Это, вероятно, связано с тем, что высокие температуры воды действуют на нервную систему угнетающе.

Шестая зона представлена интервалом температур неблагоприятных для развития рыб. В этой зоне интенсивность газообмена и дыхательный коэффициент значительно уменьшаются. Вероятно очень высокие температуры окружающей среды приводят к необратимым патологическим нарушениям не только центральной нервной системы, но и всего организма.

В ы в о д ы

1. При повышении температуры окружающей среды, в физиологически допустимых пределах, у мальков севанских форелей наблюдается увеличение интенсивности и изменение специфики (качества) дыхательного обмена.

2. При изменении температуры окружающей среды в различных ее диапазонах как интенсивность, так и специфика процессов газообмена изменяются в неодинаковой степени. На основании этого можно выделить ряд температурных зон, в которых наблюдается некоторая специфичность влияния температуры воды на дыхательный метаболизм у рыб (зона низких температур, средние температуры, температурная зона адаптации и т. д.).

3. Полученные результаты свидетельствуют о важной роли центральной нервной системы в приспособительных реакциях организма, в регуляции процессов обмена веществ и температуры тела у рыб.

Լ Պ ՌԵՎԻՅՈՎ

ՈՐՏԱՎԱՅԻՆ ԶԵՐՄԱՍԻՉԱՆԻ ԿԱՆՈՒՄԸ ՍԵՎԱՆԻ ԻՆՏԵՆՍԻՎ
ԶԳՆՈՒՄՆԵՐԻ ԲԱԶՄԵՐՈՆԱՆԱԿՄԱՆ ՎԵՐԱ

Ա Մ Ր Ա Ր Ա Ր Ա Մ

Հետազոտման համար պատրաստվել են գեղարքունի, ամառային և ձմեռային բախտակների միջինները: Հետո պեկայիրացիան սարքավորման մեջ հետազոտվել է միջավայրի ջերմաստիճանի ազդեցությունը ձկնիկների շնչառության ինտենսիվության և ստանձնաճանապարհի վրա: Լնդամենը գրված է 1028 փորձ: Հետազոտությունները կապ են ափի հետերը:

1. Միջավայրի ջերմաստիճանի բարձրացումը, ֆիզիոլոգիական թուլությանը սահմաններում, ուժեղացնում է իշխանի ձկնիկների շնչառության և ստանձնաճանապարհները:

2. Միջավայրի ջերմաստիճանի փոփոխությունը շնչառության ինտենսիվության և ստանձնաճանապարհի վրա ազդում է տարբեր աստիճանի վերջին թուլ է ապիս սահմանելու ջերմաստիճանի մի բանի զոնա, որտեղ արտաճալիվում է միջավայրի ջերմաստիճանի ստանձնաճանապարհի ազդեցությունը ձկնիկների շնչառության մեծարդիվի վրա (ցածր, միջին և աղապատային ջերմաստիճանների զոնաները):

3. Ստացված արդյունքները զույգ են ապիս կենտրոնական ներվային սխեմայի մեծ դերը օրգանիզմի բնաեղացման սեռայիններում, նյութափոխանակման և մորմնի ջերմաստիճանի ռեգուլյացիայում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Вилберт Г. Г. Успехи современной биологии, т. 5, вып. 2, 1936.
2. Вилберт Г. Г. Успехи современной биологии, т. 5, вып. 3, 1936.
3. Вилберт Г. Г. Успехи современной биологии, т. 21, вып. 3, 1946.
4. Вилберт Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, изд. Белгосуниверситета, 1936.
5. Рыжков Л. П. Архив Севанской гидробиологической станции, 1958.
6. Сербенюк И. В., Мантейфель Ю. Б. Труды совещаний ихтиологической комиссии АН СССР, вып. 8, 1958.
7. Строганов Н. С. Физиологический журнал, т. 24, вып. 1, 1939.
8. Строганов Н. С. Доклады АН СССР, т. 28, 8, 1940.
9. Строганов Н. С. Физиологическая приспособляемость рыб к температуре среды. М., изд. АН СССР, 1956.
10. Харченко Л. Н. Ученые записки Уральского госуниверситета, вып. 10, 1949.
11. Clark D. P. The Biological Bulletin, v. 108, 3, 1955.
12. Fry F. E. J. The Physiology of Fishes, v. 1, New-York, Academic press Inc, 1957.
13. Cardner J. A. Fisher. Investig., Ser. 1, 3, 1926.
14. Keys A. B. Biologic bulletig, v. 59, 1-1930.
15. Krogh A. The respiratory exchange of animals and man. London, 1916.
16. Wells N. A. Physiol Zool, v. 8, N 3, Biol. Bull., v. 69, 3, 1935.