

Л. П. РЫЖКОВ

ДЫХАТЕЛЬНЫЙ ОБМЕН У ЛИЧИНОК И МАЛЬКОВ СЕВАНСКОЙ ФОРЕЛИ

Эффективность искусственного воспроизводства запасов севанской форели, как и других видов рыб, зависит, главным образом, от качества посадочного материала и условий выращивания мальков. Получение качественного посадочного материала и создание для развития молоди оптимальных условий можно обеспечить лишь путем глубокого изучения особенностей обмена веществ у личинок и мальков форели, выращиваемых в различных условиях. В связи с этим изучение дыхательного обмена, как одного из внешних проявлений и важнейших показателей обмена веществ, имеет большое значение для практики рыбного, в частности форелевого, хозяйства.

О скорости и специфике процессов газообмена у севанской форели известно очень мало. Можно указать лишь на одну работу И. В. Шаронова [29], в которой для определения норм подачи воды в инкубационные аппараты и цементные бассейны он приводит некоторые данные о скорости потребления кислорода у икры и мальков форели. Исходя из этого мы провели работы в направлении изучения особенностей дыхательного обмена у личинок и мальков севанской форели в процессе их развития.

Материал и методика

Объектами исследования служили личинки и мальки гегаркуни (*Salmo ischchan gegarkuni* Kessler) и личинки летнего бахтака (*Salmo ischchan aestivalis* Fortunatov). В опыты для измерения скорости газообмена личинки форели поступали непосредственно из цементных бассейнов, где они содержались с момента выклева до начала смешанного питания, при температуре воды 7—12,5°; мальки для опытов брались как из цементных бассейнов (1°—8—13°), так и из прудов (1°—12—19°). При бассейновом выращивании в качестве корма для мальков использовались олигохеты, дафнии, отходы храмули и размельченные гаммарусы. Молодь форели в прудах выращивалась на естественных кормах, представленных в основном тендипедидами и кладоцерами.

Ниже приводятся краткие сведения о постэмбриональном развитии молоди форели на рыбноводных заводах. Наблюдения за развитием молоди форели были проведены как на живых, так и на фиксированных 4% раствором формалина личинках и мальках.

I этап. У выклюнувшихся личинок летнего бахтака и гегаркуни рот передне-нижний, полуоткрытый, слабоподвижный. Обонятельное отверстие впереди глаз, перегородкой не разделено. В слуховом пузырьке видны полукружные каналы. Желточный мешок яйцевидной формы с хорошо развитой кровеносной системой. Подвижные лопасти грудных плавников хорошо развиты. Продолжается образование плавников. Кроме того, у летнего бахтака (общая длина $L=12,7-13,2$ мм) образован печеночный вырост. Жаберные крышки закрывают четыре жаберных дужки. Все плавники, за исключением жирового, дифференцированы. У гегаркуни ($L=14-14,3$ мм) жаберная крышка закрывает лишь три жаберные дужки, непарные плавники не дифференцированы. Личинки в полусогнутом положении лежат на дне бассейна.

II этап. Летний бахтак — $L=13,2-14,4$ мм, возраст — 1—3 суток. При переходе на второй этап в спинном и анальном плавниках дифференцируются скелет и мускулатура, а в хвостовом образуются гипуралии и лепидотрихии. Заканчивается формирование нижней челюсти. Гегаркуни — $L=15,1-16,3$ мм, возраст — 2—6 суток. Образуются спинной и анальный плавники, а через 3—4 ч. в них начинается дифференцировка опорных элементов и мускулатуры. Жаберная крышка закрывает четыре жаберных дужки. Образован печеночный вырост.

III этап. Летний бахтак — $L=13,8-14,8$ мм, возраст — 3—5 суток. В непарных плавниках образуются лучи. Гегаркуни — $L=15,9-16,6$ мм, возраст — 6—8 суток. Заканчивается формирование нижней* челюсти. В спинном и анальном плавниках образуются лучи, а в хвостовом дифференцируются гипуралии и лепидотрихии. У обеих рас начинается активное жаберное дыхание. Личинки изредка всплывают в толщу воды.

IV этап. Летний бахтак — $L=14,5-15,3$ мм, возраст — 5—7 суток. Дифференцируются жировой плавник и перничная почка. Гегаркуни — $L=16,1-17,8$ мм, возраст — 8—12 суток. Образуется первичная почка. У обеих рас обонятельное отверстие разделяется перегородкой.

V этап. Летний бахтак — $L=14,9-16,0$ мм, возраст — 7—9 суток; гегаркуни — $L=17,3-19,0$ мм, возраст — 12—14 суток. Начинается образование первой петли кишечника. Формируется желудок. Кроме того, у гегаркуни образуется жировой плавник. Личинки ориентируются головой против течения течения воды.

VI этап. Летний бахтак — $L=15,7-18,1$ мм, возраст — 9—16 суток, гегаркуни — $L=18,4-22,3$ мм, возраст — 14—22 суток. Дифференцируются пилорические придатки и продолжается формирование желудка. Плавательный пузырь заполняется воздухом.

VII этап. Летний бахтак — $L=17,5-25,3$ мм, возраст — 16—33 суток; гегаркуни — $L=21,6-31,2$ мм, возраст — 22—47 суток. Заканчивается формирование челюстного аппарата. Пищеварительный тракт становится проходным для пищи. Наблюдаются перистальтические движения кишечника. Личинки переходят на смешанное питание и держатся в толще воды.

VIII этап. Летний бахтак — $L=26-36$ мм, возраст — 33—54 суток; гегаркуни — $L=32-36$ мм, возраст — 47—70 суток. Желточный мешок полностью резорбировался. Начинается активное питание донными животными, молодь держится небольшими стайками.

IX этап. $L=36-42$ мм. Формируются каналы боковой линии на голове и туловище.

X этап. $L=43-48$ мм. Дифференцируются центральные пластинки чешуи.

XI этап. $L=50-85$ мм. Половая дифференцировка.

Таким образом, несмотря на большое сходство, в постэмбриональном развитии летнего бахтака и гегаркуни наблюдаются некоторые различия. Эти различия, в первую очередь касаются сроков прохождения отдельных этапов развития, а также некоторых деталей морфологии, что особенно ясно выражено на первых четырех этапах развития.

Интенсивность газообмена у молоди севанской форели определялась в проточной респирационной установке (Л. П. Рыжков [22]). В

опытах с личинками в каждый респиратор объемом 20—100 мл помещалось по 5, а в опытах с мальками по одной особи. Перед началом опытов молодь форели в течение 18—20 ч. выдерживалась в респираторах без пищи. Все опыты поставлены непосредственно в условиях обитания рыб. Для этого респираторы с подопытными мальками помещались в цементные бассейны или пруды.

Содержание кислорода в воде определялось иодометрическим титрованием по методу Винклера, а содержание углекислоты методом Тильманса.

Результаты исследований

Опыты с личинками летнего бахтака. Интенсивность газообмена у личинок летнего бахтака измерялась в период от момента выклева до начала смешанного питания при температуре воды 10—14° (рис. 1). Как видно из рис. 1, интенсивность дыхания у личинок резко, но кратковременно, возрастает в конце первых суток, на 3, 5, 7, 9 и 16 сутки с момента выклева, т. е. во время перехода личинок от одного этапа развития к другому. Одновременно с изменениями интенсивности дыхания у личинок наблюдаются колебания величины ДК и среднесуточного прироста размеров и веса тела. Во время увеличения скорости газообмена величина ДК и среднесуточный прирост размеров и веса у личинок уменьшаются и, наоборот, при понижении интенсивности дыхания эти величины повышаются. Результаты измерения среднесуточной скорости прироста размеров и веса тела у личинок приведены на рис. 1 в процентах к соответствующим величинам в момент их выклева. Вертикальные тонкие линии обозначают время перехода от одного этапа развития к другому (дифференцировка).

Опыты с личинками гегаркуни. У личинок гегаркуни в ходе их развития определялась лишь интенсивность потребления кислорода (рис. 2). Все опыты поставлены при температуре воды 8—12°.

Из рис. 2 видно, что интенсивность потребления кислорода у личинок гегаркуни в процессе их развития значительно изменяется. В момент выклева из икры скорость потребления кислорода у них составляет 2,2 мг/г-час и на таком уровне сохраняется в течение 30 ч. после вылупления. В середине вторых суток интенсивность потребления кислорода у личинок увеличивается в 1,5 раза. Однако это увеличение очень кратковременное (5—6 час.). В ходе дальнейшего развития личинок интенсивность обмена у них резко повышается в возрасте 6, 8, 12, 14 и 22 суток. Приведенные на рис. 2 данные по среднесуточному приросту размеров и веса тела у личинок показывают, что скорость прироста у них во время перехода от одного этапа развития к другому (при высокой интенсивности обмена) замедляется, а на протяжении каждого этапа развития увеличивается.

Опыты с мальками гегаркуни. Мальки гегаркуни, использованные для опытов, в возрасте 30—60 суток выращивались в цементных бассейнах. В это время их среднесуточный прирост был очень низким, хотя они

и кормились в избытке. После помещения мальков в пруды величина их среднесуточного прироста значительно увеличилась и достигла 30 мг.

Результаты измерения дыхательного обмена и величины суточного прироста веса и размеров у мальков приведены на рис. 3. Как видно из рисунка, изменения интенсивности газообмена, величины ДК и скорости прироста веса и размеров у гегаркуни тесным образом связаны с этапностью их развития.

Обсуждение результатов исследований

Сопоставляя данные по дыхательному обмену у личинок и мальков форели с особенностями их морфологического развития (рис. 1, 2, 3),

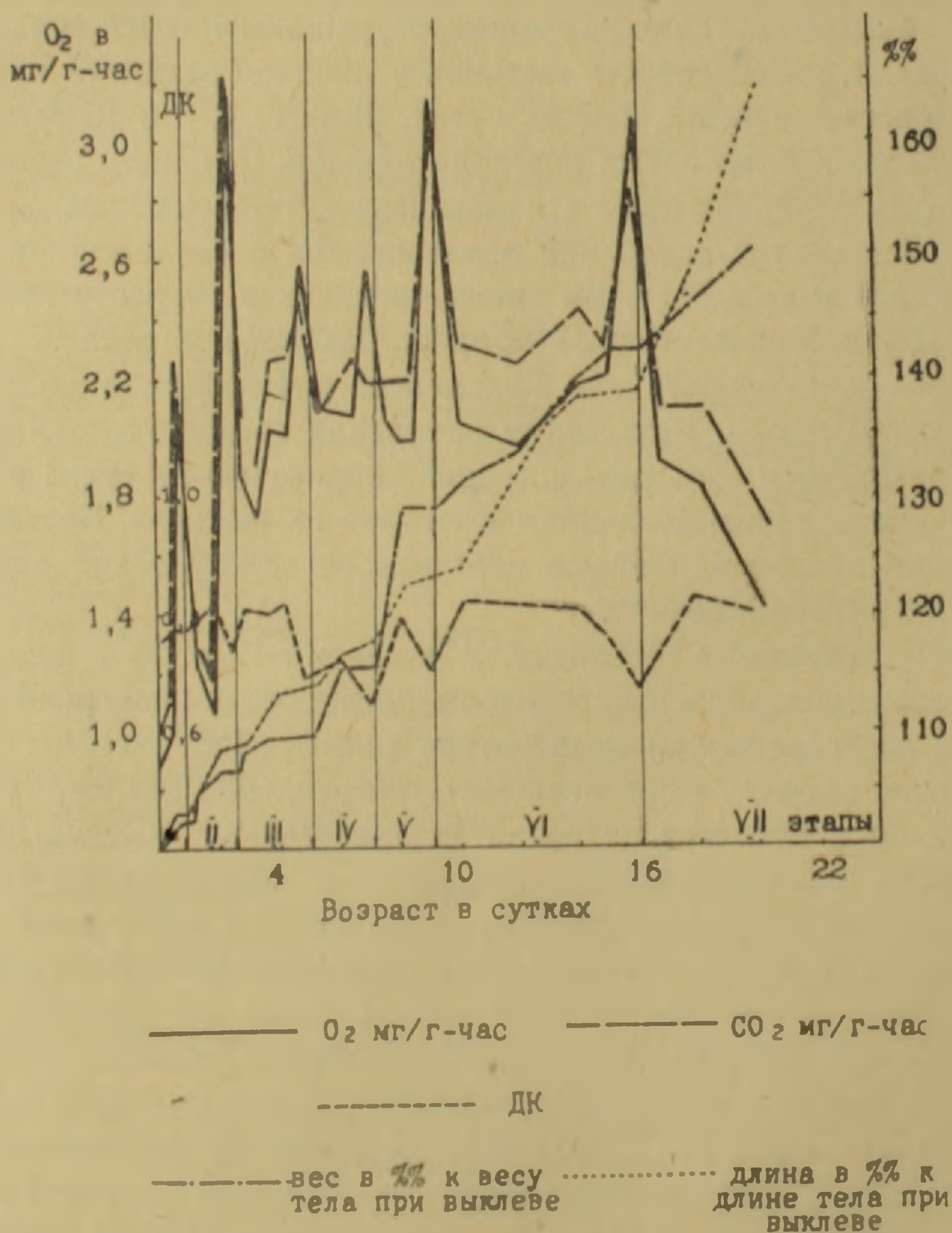


Рис. 1. Изменения дыхательного обмена и скорости роста в процессе развития личинок летнего бахтака.

можно отметить, что во время перехода от одного этапа развития к другому (качественные изменения, В. В. Васнецов [4]) интенсивность газообмена у них резко увеличивается. В большинстве случаев это увеличе-

ние по времени очень непродолжительное (у личинок 3—8 ч., у мальков 3—7 суток). Одновременно понижается величина дыхательного коэффициента (до 0,63), что указывает на преобладание в процессе газообмена потребления кислорода. Рост личинок в это время практически прекращается, а процессы морфогенеза усиливаются.

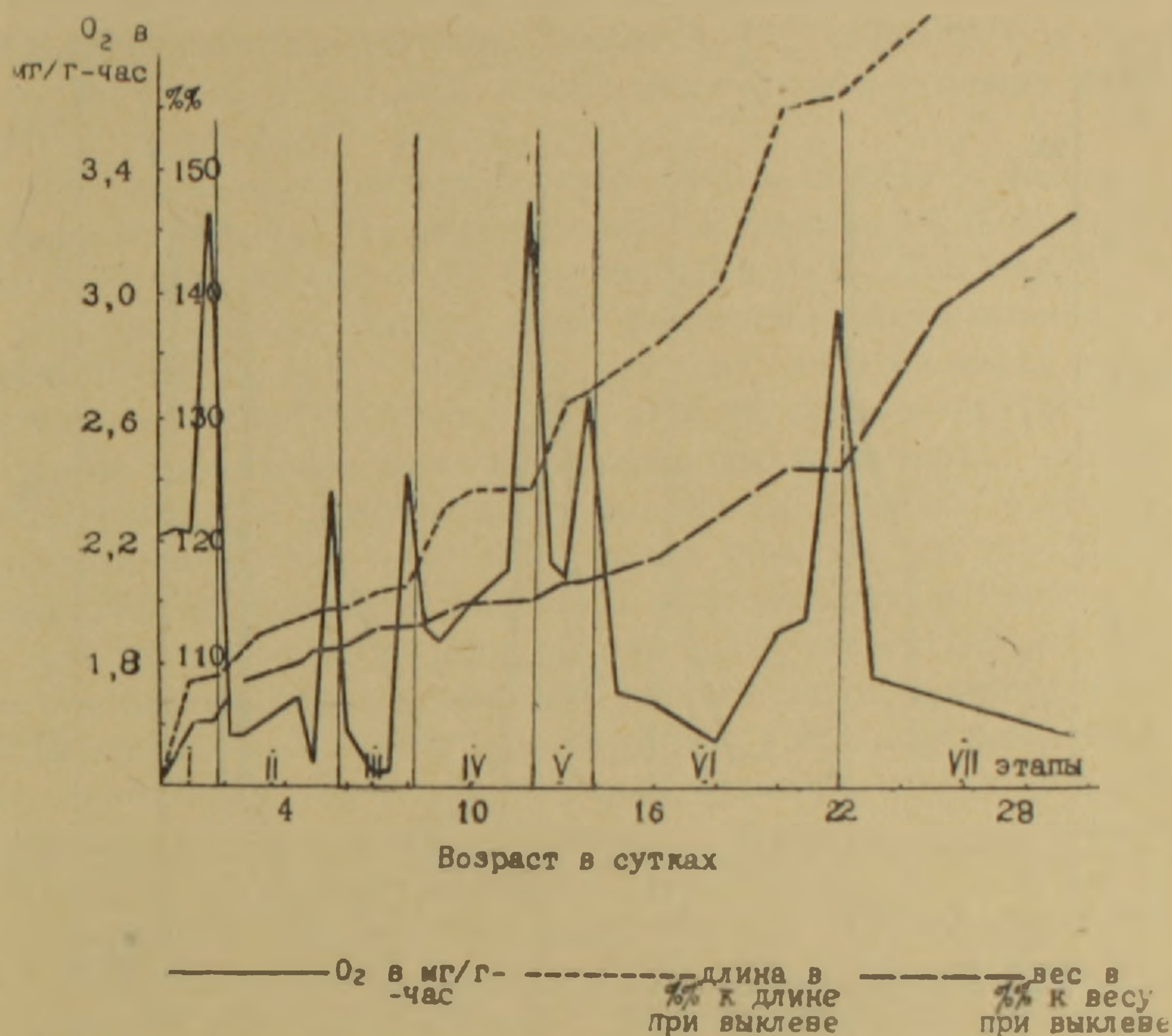


Рис. 2. Изменения интенсивности потребления кислорода и скорости роста в процессе развития личинок гегаркуни.

Представляет интерес установленная нами строгая последовательность в осуществлении всех этих процессов. Увеличение интенсивности газообмена и понижение величины ДК наступают несколько раньше (на 2—6 ч. у личинок и на 12—30 ч. у мальков) видимых морфологических изменений. Замедление скорости роста происходит почти одновременно с изменением дыхательного обмена. В качестве примера приведем данные, характеризующие переход личинок летнего бахтака от второго этапа к третьему. Максимальная интенсивность газообмена и минимальная величина ДК у личинок наблюдались в возрасте 50—56 ч. с момента выклева. Видимые морфологические преобразования в организме (дифференцировка лучей в непарных плавниках и т. д.) начались лишь через 2—3 ч. после изменений в дыхательном обмене. Во время всех предыдущих и последующих переходных периодов от одного этапа развития к другому у форели (рис. 1, 2, 3) наблюдалась такая же последовательность в осуществлении этих процессов. По-видимому, изменения физиологического состояния (в данном случае скорости и специфики газо-

обмена) как бы создают основу для быстрого осуществления усиленных процессов морфогенеза и перехода организма на качественно новый этап развития. Морфологические изменения, в свою очередь, могут воздействовать на физиологию (обмен веществ) развивающегося животного.

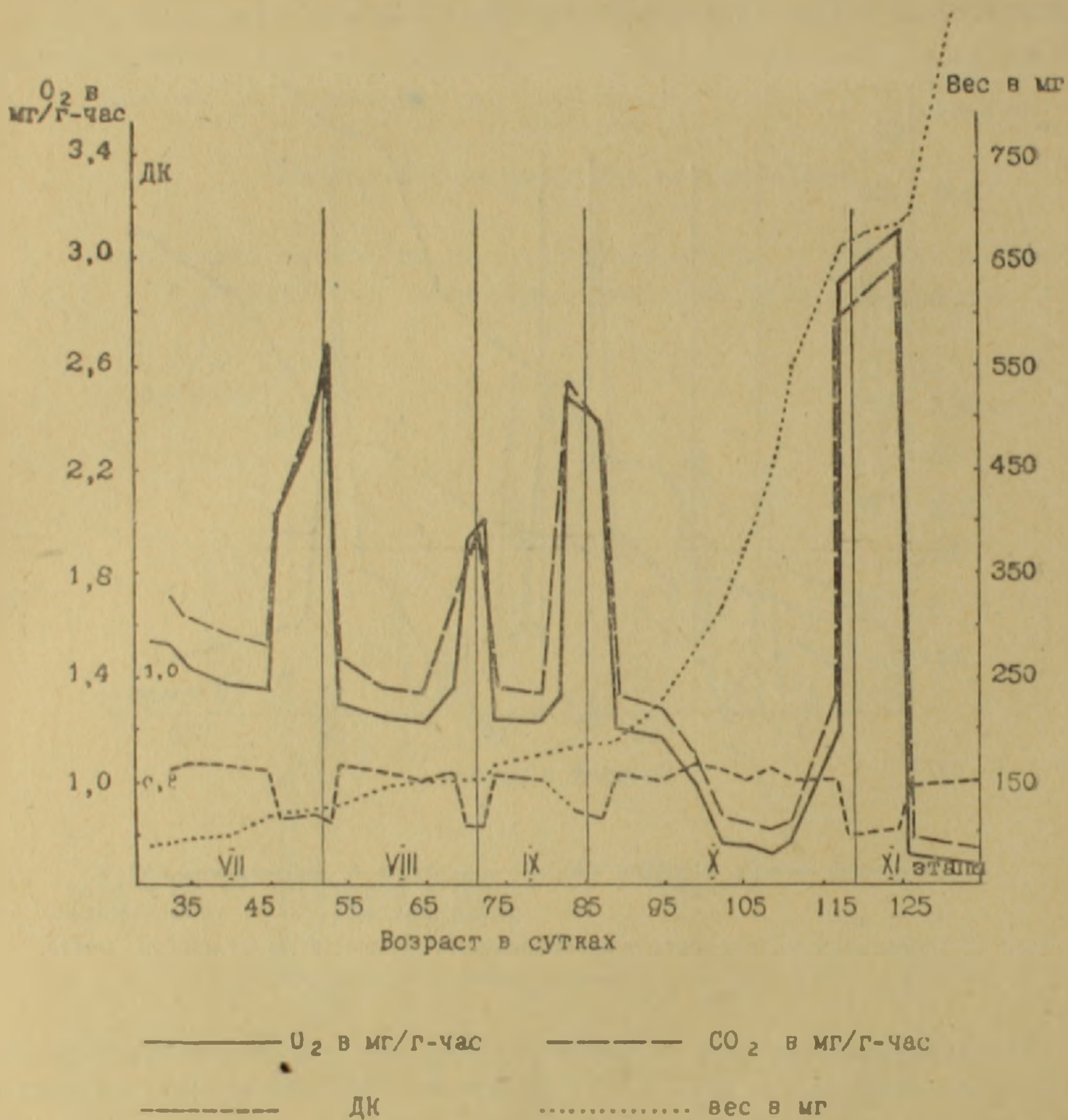


Рис. 3. Изменения дыхательного обмена и скорости роста в процессе развития мальков гегаркуни.

Резкое увеличение интенсивности потребления кислорода при переходе от одного этапа развития к другому наблюдали Ю. И. Чепракова [27] у личинок золотой рыбки и Л. П. Рыжков [21] у личинок и мальков леща. На значительное увеличение скорости газообмена у рыб во время усиленного морфогенеза («критические периоды») указывали в своих работах М. Ф. Вернидуб [5, 6, 7], М. Ф. Вернидуб и М. И. Гузева [8], Г. И. Привольнев [18, 20], А. Н. Трифонова [25] и другие. Согласно теории В. В. Васнецова [3, 4] об этапности развития рыб, имеются достаточные основания допустить, что в большинстве случаев «критические

периоды» соответствуют периодам перехода от одного этапа к другому. Подтверждением правильности этого допущения является характеристика «критических периодов», данная А. Н. Трифоновой. Она пишет, что «критические периоды» — это периоды «ослабленного роста и усиленной дифференцировки», а также «это периоды, когда ведущая роль принадлежит окислению, в связи с чем дыхание усилено». Характеристика «критических периодов», данная А. Н. Трифоновой, в основном совпадает с нашим описанием переходных периодов от одного этапа развития к другому.

Изменение интенсивности потребления кислорода у молоди рыб в процессе их развития также отмечали В. Н. Беляева [2], И. И. Кузнецова [14], В. И. Олифан [16], З. И. Петрова [17] и И. П. Шамардина [28].

На протяжении каждого этапа развития (количественные изменения, В. В. Васнецов [4]) интенсивность газообмена у молоди форели относительно стабилизируется. При этом ее величина в 1,5—3,0 раза уменьшается по сравнению со скоростью дыхания форели во время перехода от одного этапа развития к другому. Конечно, относительную стабилизацию уровня газообмена нельзя понимать как строго постоянную величину; на протяжении этапа интенсивность дыхания у форели в какой-то степени колеблется, но эти колебания остаются в пределах приспособлений, характерных для данного этапа развития. Величина ДК на протяжении любого этапа развития в большинстве случаев превышает величину 0,80. В течение каждого этапа развития молодь интенсивно растет (рис. 1, 2, 3), а процессы морфогенеза и дифференцировки в это время сводятся к минимуму.

Сходные результаты были получены Ю. И. Чепраковой [27]. Она показала, что в течение каждого этапа развития количество кислорода, потребленное одной личинкой золотой рыбки, остается строго постоянным. Менее четкая зависимость наблюдалась ею между величиной потребления кислорода на 1 мг сырого веса и этапами развития. Результаты измерения интенсивности дыхания у севанской форели также близки к данным М. Ф. Вернидуб, Т. И. Привольнева и А. Н. Трифоновой. Характеризуя «стойкие периоды», А. Н. Трифонова [25] отмечает, что это периоды, когда «рост весьма интенсивен, дифференцировка ослаблена и в диссимиляционном обмене ведущая роль принадлежит анаэробным процессам», в связи с чем дыхание ослаблено. Помимо указанных изменений, наблюдается общая тенденция увеличения скорости дыхания у личинок летнего бахтака до седьмого и у гегаркуни от третьего до шестого этапа развития (рис. 1 и 2). По данным Т. И. Привольнева [19, 20], повышение интенсивности газообмена происходит за счет увеличения поверхности кровеносной системы желточного мешка, а также в связи с переходом личинок на жаберный тип дыхания. Увеличение скорости потребления кислорода у осетровых П. А. Коржуев [12] связывает с переходом их на жаберное дыхание, а В. Н. Беляева [2] еще и с увеличением потребности организма в кислороде. По Линдроту [30], интенсивность обмена у рыб зависит от типа питания. Во время эндо-

енного питания интенсивность дыхания увеличивается, а при переходе на экзогенное—уменьшается. И. П. Шамардина [28] повышение скорости потребления O_2 у щуки на первых этапах постэмбрионального развития объясняет увеличением активности. Кроме того, она делает попытку сопоставить изменения интенсивности дыхания у щуки с особенностями ее морфогенеза и качественным составом пищи.

Итак, большинство исследователей ограничиваются лишь односторонним объяснением причин нарастания интенсивности дыхания на первых этапах развития рыб. Однако, если сопоставить между собой приведенные литературные данные, то окажется, что увеличение интенсивности дыхания у личинок может быть связано как с особенностями их морфогенеза, так и с особенностями поведения, питания и т. д.

Этот вывод подтверждается также тем, что изменения скорости дыхания наблюдаются не только в момент действия какого-нибудь определенного фактора (смена типов дыхания, питания и т. д.). Исходя из изложенного, целесообразно проследить особенности нарастания интенсивности дыхания у личинок форели и по возможности выяснить причины этих изменений.

Так, на втором этапе развития интенсивность газообмена у личинок летнего бахтака на 19,3% выше, чем уровень дыхания у них на первом этапе. Наряду с увеличением интенсивности газообмена у личинок повышается скорость среднесуточного прироста от 3,1 до 3,6%. В это время у них наблюдаются некоторые изменения в поведении, значительно расширяется сеть кровеносных сосудов на голове и в некоторых плавниках, заканчивается формирование нижней челюсти, а в непарных плавниках дифференцируются опорные элементы. У личинок гегаркуни на втором этапе интенсивность потребления O_2 по сравнению с первым уменьшается на 28,8%. Снижение уровня газообмена у гегаркуни, вероятно, связано с сокращением дыхательной поверхности желточного мешка и недостаточным развитием других органов, выполняющих дыхательную функцию. Весьма интересно, что наряду с понижением уровня дыхания у гегаркуни замедляется скорость среднесуточного прироста размеров (от 4,5 до 1,5%). По-видимому, изменение скорости прироста размеров у личинок севанской форели находится в тесной связи с интенсивностью их дыхания. Это хорошо подтверждается данными, приведенными на рис. 1 и 2.

На третьем этапе развития у личинок форели начинается жаберное дыхание. Как известно из работ Ф. Н. Безлер [1], П. А. Коржуева [12], И. П. Шамардиной [28], Л. П. Рыжкова [21] и др., переход личинок на жаберное дыхание сопровождается увеличением его интенсивности. Аналогичные результаты получены нами для молоди летнего бахтака, у которой при переходе на жаберное дыхание потребление кислорода возросло на 68,2% по сравнению с предыдущим этапом. Интенсивность дыхания у гегаркуни в это время продолжала уменьшаться (на 9,4% по сравнению со вторым этапом). Уменьшилась и скорость среднесуточного прироста размеров у нее до 1,3%. По-видимому, понижение

уровня дыхания у гегаркуни связано с неблагоприятными условиями их развития.

На четвертом этапе интенсивность газообмена у личинок обеих рас форели по сравнению с предыдущим этапом увеличивается (летний бахтак на 9%, гегаркуни на 35,3%). Соответственно возрастает среднесуточная скорость прироста их размеров. Это совпадает с увеличением активности личинок; они часто всплывают в толщу воды, а иногда даже достигают ее поверхности.

Понижение интенсивности дыхания (на 4,4%) и величины среднесуточного прироста (до 3%) у личинок летнего бахтака на пятом этапе, по-видимому, связано с наблюдающимся в это время понижением температуры воды. Интенсивность газообмена и величина среднесуточного прироста у гегаркуни на пятом этапе продолжали увеличиваться. В это время личинки ориентируются головой против течения.

На шестом этапе личинки большую часть времени проводят в толще воды. В это время интенсивность обмена у летнего бахтака повышается на 5,4%. У личинок гегаркуни, начиная с шестого этапа, интенсивность дыхания и среднесуточная скорость прироста понижаются. Это же явление для личинок летнего бахтака наблюдается на 7 этапе развития. Личинки обеих рас форели переходят на смешанное питание. Из литературных данных (П. А. Коржуев [12], Н. Д. Никифоров [15], Т. И. Привольнев [20] и др.) известно, что переход мальков на внешнее питание сопровождается замедлением интенсивности дыхания.

На всех последующих этапах развития интенсивность газообмена у личинок форели продолжает уменьшаться. Это совпадает с изменением качественного состава пищи, условий обитания и строения организма личинок.

Обобщая изложенное, можно отметить, что для большинства видов рыб нарастание интенсивности газообмена на первых этапах развития, тесным образом связанное с особенностями их морфогенеза, поведения и с условиями окружающей среды, является закономерным. Также интересно отметить наличие прямой зависимости между скоростью роста и интенсивностью дыхания у личинок форели. На прямую зависимость между скоростью роста рыб и интенсивностью их обмена указывали Г. Г. Винберг [9], В. Н. Беяева [2] и др. В пользу высказанных соображений говорят также материалы, приведенные в работах М. Н. Кривобок [13], Н. Д. Никифорова [15] и др. Противоположного мнения придерживается З. И. Петрова [17]. На основании сопоставления данных о потреблении кислорода и приростах длины и веса личинок карпа она пришла к выводу, что «периоды повышения уровня дыхания совпадают с периодами снижения роста длины и веса». К сожалению, рассмотрев материалы, приведенные З. И. Петровой на рис. 1, можно убедиться, что для такого вывода у нее нет достаточных оснований. Так, у карпа в возрасте 3 суток нарастание потребления кислорода совпадает с высокой скоростью прироста веса тела. У личинок в возрасте 6, 8 и 23

суток одновременно наблюдались повышение интенсивности дыхания и высокая скорость роста.

Для постэмбрионального развития большинства видов рыб установлена обратная зависимость между изменением веса тела и интенсивностью газообмена. При увеличении веса рыб интенсивность газообмена у них понижается (Г. Г. Винберг [9]). У личинок севанской форели с эндогенным питанием такая зависимость не установлена. Доказательством этому служит вычисленный коэффициент корреляции (r) между весом и интенсивностью потребления кислорода у личинок форели, который для гегаркуни равняется $r = -0,19 \pm 0,20$, а для летнего бахтака $r = +0,22 \pm 0,19$.

У мальков форели (после перехода их на смешанное питание), по мере увеличения веса тела, интенсивность газообмена на протяжении

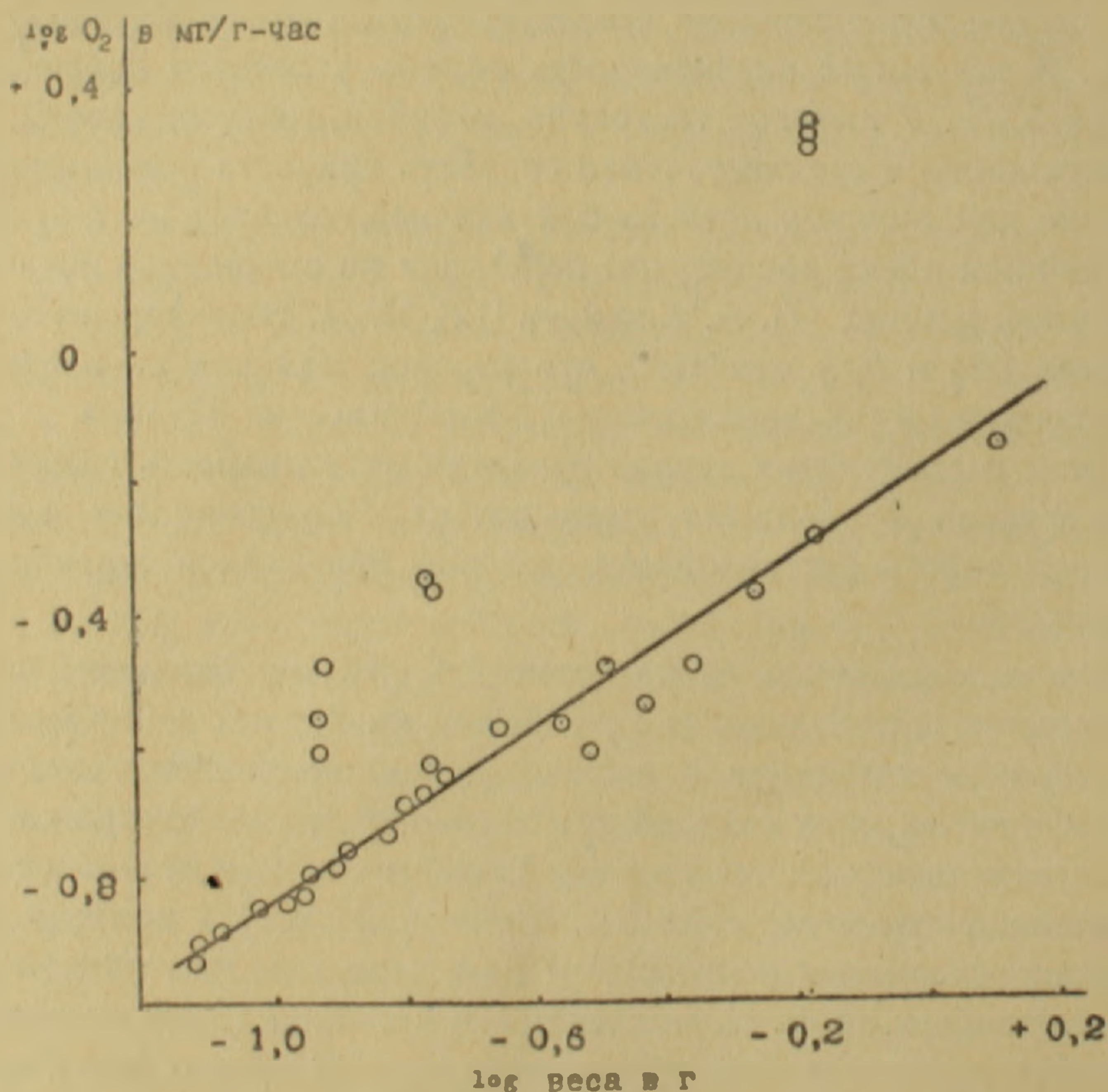


Рис. 4. Зависимость между интенсивностью потребления кислорода и весом тела у мальков гегаркуни.

каждого этапа развития постепенно уменьшается. Этот вывод подтверждается вычисленным коэффициентом корреляции между весом и скоростью потребления кислорода, который для гегаркуни равняется $r = -0,75 \pm 0,1$. Кроме того, данные по интенсивности дыхания и весу мальков, нанесенные на двойной логарифмический график, также подтверждают этот вывод (рис. 4). Несмотря на небольшое различие в весе мальков, расположение основных точек на прямой доказывает, что

зависимость интенсивности дыхания от веса на каждом этапе развития хорошо описывается уравнением параболы (В. С. Ивлев [11]).

Мы графическим путем определили показатель степени (k) при весе, который оказался равным 0,67. Соответствующая графическим данным величина « a » (коэффициент, численно равный общему обмену у животного, вес которого равен единице) была равна 0,660. Таким образом, параболическая зависимость дыхания от веса у мальков может быть выражена следующим уравнением:

$$Q = 0,660 w^{0,67}, \text{ где}$$

Q — потребление O_2 в мг-час,

w — вес рыбы в г.

Чтобы связать с весом не общий обмен, а его интенсивность, достаточно обе части равенства разделить на вес (w) рыбы. Полученное равенство очень близко к основному уравнению, выведенному Г. Г. Винбергом [9] для лососевых рыб. При этом следует учесть, что интенсивность обмена у рыб Г. Г. Винбергом дается в мл/г-час, а нами выражается в мг/г-час. Сравнительно низкая величина « k » может зависеть от условий развития мальков (пруды-бассейны).

Наши материалы не подтвердили высказанные различными исследователями (Л. Н. Харченко [26], С. В. Стрельцова [23, 24]; О. Л. Гордиенко, [10]) соображения о прямом влиянии возраста рыб на интенсивность дыхания.

Обобщая результаты исследования дыхательного обмена у молоди севанской форели в процессе ее развития, мы пришли к следующим выводам:

1. В процессе развития молоди форели наблюдаются как количественные, так и качественные изменения дыхательного обмена.

2. Во время перехода от одного этапа развития к другому интенсивность газообмена у личинок и мальков форели резко повышается. В большинстве случаев это увеличение по времени непродолжительное. Наряду с указанными изменениями понижаются величина ДК и среднесуточная скорость роста рыб.

3. Увеличение интенсивности дыхания и понижение величины ДК наступают раньше видимых морфологических изменений, т. е. первые как бы создают основу для быстрого прохождения вторых и перехода организма на качественно новый этап развития.

4. На протяжении каждого этапа развития интенсивность газообмена у молоди форели относительно постоянна, причем она в 1,5—3 раза ниже, чем во время перехода от одного этапа к другому. Об изменениях в соотношении звеньев, составляющих процесс газообмена, свидетельствует увеличение ДК на каждом этапе до 0,77—0,90. Скорость роста молоди форели на протяжении всех этапов развития была высокой.

Наблюдается общая тенденция увеличения интенсивности дыхания у летнего бахтака до седьмого и у гегаркуни от третьего до шестого эта-

пов развития. Это повышение уровня дыхания у личинок обусловливается особенностями их строения, скорости роста и поведения.

На каждом этапе развития интенсивность газообмена у личинок находится в прямой зависимости от среднесуточной скорости прироста размеров и веса тела. У мальков форели (после перехода их на смешанное питание), по мере увеличения веса тела, интенсивность дыхания уменьшается. Эта зависимость может быть выражена уравнением параболы.

5. Полученные результаты должны учитываться при выращивании молоди форели на рыбоводных заводах: при расчете водоснабжения бассейнов и прудов, составлении суточных рационов питания и при перевозках мальков в различные водоемы.

Севанская гидробиологическая
станция АН АрмССР

Поступило 6.IX 1961 г.

Լ. Պ. ՌԻԺԿՈՎ

ՍԵՎԱՆԻ ԻՇԽԱՆԻ ԶԱՐԳԱՅՈՂ ԶԿՆԻՆՆԵՐԻ ՇՆՀԱՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ո Վ մ

Գեղարքունու և ամառային բախտակի մատղաշի շնչափոխանակության ինտենսիվությունն ուսումնասիրվել է հոսանուտ ռեսպիրացիոն սարքավորման մեջ, որը մեր կողմից հարմարեցված էր աշխատանքի տվյալ պայմաններին (Լ. Պ. Ռիժկով, [22])։ Փորձերի ժամանակ յուրաքանչյուր ռեսպիրատորում տեղավորվում էր ձկնիկներ։ Բոլոր փորձերը կատարվել են հետազոտված ձրկների ապրելավայրում (ավազաններում և լճակներում)։

Ջրում աղատ լուծված թթվածնի պարունակությունը որոշվել է յոդաչափական տիտրացումով ըստ Վինկլերի մեթոդի, իսկ ածխաթթվի պարունակությունը՝ Թիլմանսի մեթոդով։

Սեանի իշխանի ձկնիկների օնտոգենեզի ընթացքում հայտնաբերվել են շնչափոխանակության ինչպես քանակական, այնպես և որակական փոփոխություններ, որոնք սկստորեն կապված են նրանց զարգացման փուլայնության հետ։ Զարգացման մեկ փուլից մյուսին անցնելիս՝ իշխանի մատղաշի շնչափոխանակության ինտենսիվությունը շեշտակի բարձրանում է։ Այդ բարձրացումը մեծ մասամբ կարճատև է լինում։ Շնչափոխանակության ինտենսիվության ավելանալուն զուգընթաց փոքրանում է շնչային գործակցի մեծությունը (մինչև 0,63)։ Դա ցույց է տալիս, որ փոխվում է զադափոխանակության պրոցեսը կազմող օղակների հարաբերակցությունը։ Ուսումնասիրությունների ընթացքում հայտնաբերված է իշխանի մատղաշի շնչափոխանակության փոփոխությունների սերտ կապը նրա զարգանալու փուլայնության (էտապայնության) հետ։

Գադափոխանակության ինտենսիվության ավելանալը և շնչառության գործակցի մեծության նվազելը տեղի են ունենում նկատելի մորֆոլոգիական փոփոխություններից քիչ առաջ, այսինքն նրանք որպես թե հիմք են ստեղծում մորֆոգենեզի պրոցեսների արագ իրականացման և օրգանիզմը՝ զարգացման

ևոր փուլին անցնելու համար: Իշխանի մատղաշի շնչառության մակարդակի փոփոխման հետ միաժամանակ դանդաղում է նրա աճման արագությունը:

Իշխանի մատղաշի զարգացման յուրաքանչյուր փուլի ընթացքում գազափոխանակության ինտենսիվությունը հարաբերականորեն կայուն է, ընդ որում նրա մեծությունը 2—3 անգամ ցածր է, քան զարգացման մեկ փուլից մյուսին անցնելու ժամանակ գոյություն ունեցող շնչառության մակարդակը: Գազափոխանակության սրտցեսը կազմող օղակների հարաբերակցության մեջ տեղի ունեցող փոփոխությունների մասին վկայում է զարգացման յուրաքանչյուր փուլում շնչառության գործակցի 0,77-ից մինչև 0,90 ավելանալը:

Հայտնաբերված է շնչառության ինտենսիվության բարձրանալու ընդհանուր տենդենց՝ սամառային բախտակի ձկնիկների մոտ մինչև զարգացման 7-րդ փուլը, իսկ զեղարքունու մոտ՝ 3-ից մինչև 6-րդ փուլը:

Յուրաքանչյուր փուլում շնչառության ինտենսիվությունը ուղղակի կախում ունի չափի և կշռի աճման արագությունից: Խառը կերերով սնվելուն անցնելուց հետո իշխանի մատղաշի կշռի ավելանալու հետ նվազում է գազափոխանակության ինտենսիվությունը, այդ կախումը կարելի է արտահայտել պարարության հավասարումով:

Տարբեր դիտնականների կողմից արժարժված այն կարծիքը, թե ձկների տարիքն ուղղակի ազդեցություն է գործում նրա շնչառության ինտենսիվության վրա, մեր նյութերը չեն հաստատում:

Մեր հետազոտության արդյունքները պետք է հաշվի առնվին ձկնարուծական գործարաններում՝ իշխանի մատղաշի աճեցման ժամանակ, քանի որ դրանք կարող են նպաստել ձկնարուծական միջոցառումների ավելի մանրամասնորեն մշակելուն՝ հաշվի առնելով բուծվող տեսակի առանձնահատկությունները:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Безлер Ф. Н. ДАН СССР, т. 23, 1, 1939.
2. Беляева В. Н. Зоол. ж., т. 39, вып. 2, 1960.
3. Васнецов В. В. Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. Сб. изд. АН СССР, 1948.
4. Васнецов В. В. Очерки по общим вопросам ихтиологии. Изд. АН СССР, 1953.
5. Вернидуб М. Ф. Архив анат. и эмбр. т. 22, 1, 1939.
6. Вернидуб М. Ф. Труды юбил. научн. сессии. ЛГУ, биология. 1947.
7. Вернидуб М. Ф. Вестник ЛГУ, 4, 1949.
8. Вернидуб М. Ф., Гузева М. И. ДАН СССР, т. 71, 3, 1950.
9. Внибсберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд. Бел-госуниверситета, 1956.
10. Гордиенко О. Л. Выращивание молоди белуги. Пищепромиздат, 1953.
11. Ивлев В. С. Физиолог. ж. СССР им. Сеченова, т. 40, 6, 1954.
12. Коржуев П. А. Изв. АН СССР, 2, биология, 1941.
13. Кривобок М. Н. Труды совещ. Ихтиолог. комис. АН СССР, вып. 8, 1958.
14. Кузнецова И. М. Труды совещ. Ихтиолог. комис. АН СССР, вып. 8, 1958.
15. Никифоров Н. Д. ДАН СССР, т. 100, 5, 1955.
16. Олифан В. И. Изв. АН СССР, биология, 1, 1945.
17. Петрова З. И. Труды совещ. Ихтиолог. комис. АН СССР, вып. 8, 1958.
18. Привольнев Т. И. Изв. ВНИОРХ, т. 24, 1911.
19. Привольнев Т. И. Изв. ВНИОРХ, т. 25, вып. 1, 1917.
20. Привольнев Т. И. Изв. ВНИОРХ, т. 29, 1919.

21. Рыжков Л. П. Тр. Петрозав. ун-та (биология), т. 8, 1958.
22. Рыжков Л. П. Изв. АН АрмССР, (биол. науки), т. 13, 2, 1960.
23. Стрельцова С. В. ДАН СССР, т. 76, 1, 1951.
24. Стрельцова С. В. Изв. ВНИОРХ, т. 33, 1953.
25. Трифонова А. Н. Усп. совр. биол., т. 28, вып. 1 (4), 1949.
26. Харченко Л. Н. Уч. зап. Уральск. ун-та, вып. 10, 1949.
27. Чепракова Ю. И. ДАН СССР, т. 98, 5, 1954.
28. Шамардина И. П. Тр. ин-та морфол. животных им. Северцова, вып. 16, 1957.
29. Шаронов И. В. Изв. АН СССР (биол. и сельхоз. науки), т. 10, 10, 1957.
30. Lindroft A. Z. vergleich. Physiol., 29, 1942.