

И. П. ШАМАРДИНА

ИЗМЕНЕНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ РЫБ В ТЕЧЕНИЕ ИХ РАЗВИТИЯ

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 3 VI 1954)

По сравнению с дыханием наземных позвоночных дыхание рыб, особенно на ранних этапах развития, изучено еще недостаточно. Изучая этапы развития щуки в течение первого лета ее жизни после вылупления из икры, мы систематически определяли интенсивность дыхания. Полученные данные вместе с имеющимися в литературе сведениями об интенсивности дыхания развивающейся икры (⁶, ⁷) и взрослых особей щуки разных размеров (³, ⁶) позволяют составить довольно полное представление об изменении интенсивности дыхания щуки в течение всей ее жизни.

Изучение интенсивности дыхания производилось у щук длиной от 8 до 70 мм склянчным методом, в склянках различного объема с притертыми пробками (232 опыта), а у щук длиной от 30 до 70 мм — и в проточной воде, в аппарате Крога (77 опытов) со скоростью тока воды 1,5—2 м/час. Содержание кислорода в воде определялось методом Винклера, причем специальными опытами было выяснено, что поправкой на «иодопотребление» (⁴) в условиях наших опытов можно было пренебречь, так как количество редуцирующих веществ в воде к концу опыта оказывалось ничтожно малым. Поскольку интенсивность потребления кислорода щуками одинаковой длины и в непроточной и в проточной воде оказалась одинаковой, результаты определений, полученные обоими способами, в дальнейшем рассматриваются вместе.

Опыты ставились в профильтрованной через частый мельничный газ воде, взятой непосредственно из водоема, и при тех же температурах (10—18°), при которых шло развитие щук. Длительность опытов варьировала от 18 час. на ранних этапах развития щук до 2—3 час. на более поздних. При этом конечное содержание кислорода в опытных склянках падало обычно не более, чем на 40% от первоначального. Одновременно ставились 3—4 параллельных опыта на рыбах одинакового размера, и вычислялась средняя величина потребления кислорода по всем параллельным определениям.

Перед опытом рыбы не кормились в течение 8—12 час. После опыта они измерялись и взвешивались на торсионных весах. Сухой вес определялся на материале, фиксированном в 10% растворе формалина. Данные, полученные при разных температурах, были приведены к 15°, принимая $Q_{10} = 2,5$. Данные Линдрота (⁶, ⁷) и Т. И. Привольнева (³) по интенсивности дыхания икры и взрослых щук для сравнимости с нашими данными были пересчитаны и выражены в миллиграммах кислорода на 1 г сухого веса в час из расчета, что в икре, так же как и у только что вылупившихся эмбрионов, сухое вещество составляет 20—25% от сырого веса, а у взрослых особей оно составляет 14%, т. е. столько же, как и у сеголетков щуки размером 60—70 мм. Так как для взрослых щук был известен лишь вес, то их длина была вычислена на основании данных

о соотношении веса и длины у щук из р. Печоры (5) и Глубокого озера (наши материалы).

На рис. 1 сведены данные по интенсивности дыхания щуки в течение всего ее развития. В начале развития интенсивность дыхания очень бы-

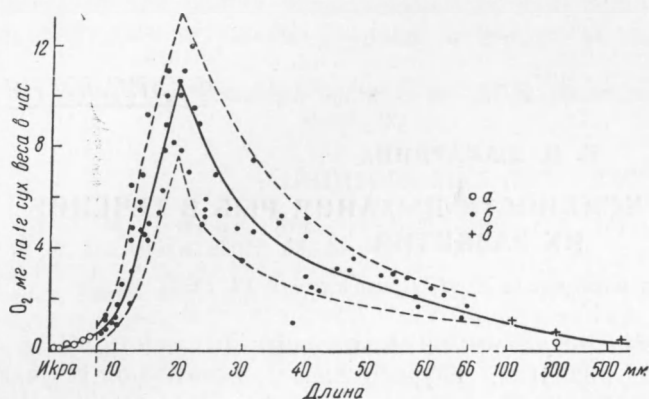


Рис. 1. Интенсивность потребления кислорода щукой в течение развития при температуре 15° . а — по Линдроту; б — наши данные; в — по Привольневу

стро растет. Она достигает максимума у щук длиной 18—22 мм, превосходя в 10 раз интенсивность дыхания только что выклюнувшегося эмбриона и в 100 раз интенсивность дыхания икры в начале дробления. Затем начинается снижение интенсивности дыхания — вначале быстрое, а затем более медленное. Чтобы от данных по интенсивности дыхания, отнесенных на единицу

сухого веса, перейти к величинам дыхания на единицу сырого веса или на один организм определенных размеров, на рис. 2 приводится график, на котором показано соотношение линейных размеров и сырого и сухого веса у щук в течение их развития.

Остановимся несколько подробнее на изменении некоторых сторон строения и поведения щуки в период подъема интенсивности дыхания. После выклева у молоди щуки длиной 7—8 мм интенсивность дыхания равна в среднем 0,8 мг O_2 на 1 г сухого веса в час. Газообмен на этом 1-м этапе развития осуществляется главным образом через сеть сосудов подкишечной вены, расположенной на поверхности желточного мешка. Молодь в это время мало активна и находится на дне водоема в мало благоприятных кислородных условиях. По достижении 10 мм длины (а у некоторых особей несколько раньше), при переходе на 2-й этап развития, немного увеличивается активность щук (они подвешиваются к растениям и иногда переплывают с места на место) и возрастает интенсивность дыхания в среднем до 1,9 мг O_2 на 1 г сухого веса в час. В это вре-

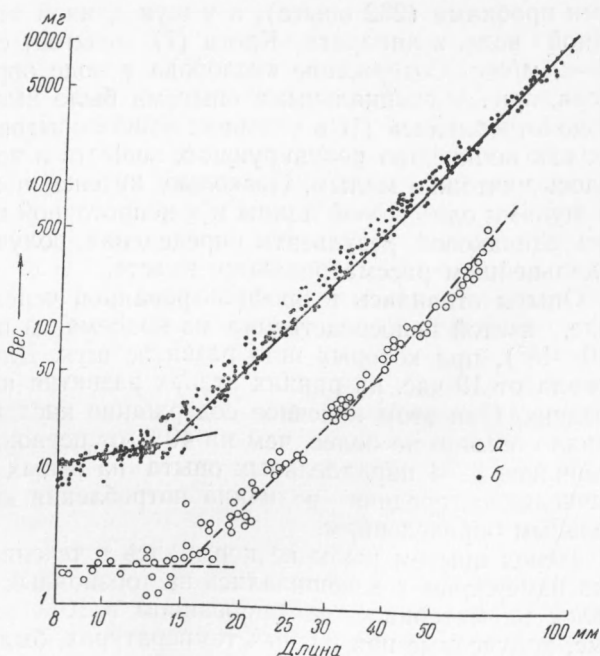


Рис. 2. Соотношение длины и сырого и сухого веса у щук в течение развития. а — сухой вес; б — сырой вес

мя газообмен осуществляется не только поверхностью уменьшившегося желточного мешка, но и образовавшимися жаберными лепестками; у щук прорываются рот и жаберные щели, образуется функционирующая жаберная крышка и появляется гемоглобин. Постоянно трепещущие грудные плавники обеспечивают смену воды около дыхательной поверхности организма. У щук длиной 12 мм, перешедших на 3-й этап развития, переставших приклеиваться и начавших свободно плавать, интенсивность дыхания возрастает в среднем до 5 мг O_2 на 1 г сухого веса в час. Сосудистая сеть на желточном мешке в это время редуцируется, а число и длина жаберных лепестков сильно увеличиваются. Далее, следует отметить, что при переходе на этап смешанного (4-й) и чисто внешнего питания (5-й) низшими ракообразными и личинками хирономид, при размерах щуки 13—17 мм, интенсивность дыхания существенно не меняется и равна в среднем 5,5 мг O_2 на 1 г сухого веса в час. По достижении же длины 17—18 мм при переходе на этап частичного питания рыбой интенсивность дыхания у щуки сильно возрастает, в среднем до 10 мг O_2 на 1 г сухого веса в час. В это же время начинается скат молоди щуки из придаточных водоемов в основной, если нерест происходил в придаточных водоемах. В дальнейшем начинается снижение интенсивности дыхания, и у щук длиной 60—70 мм интенсивность дыхания падает в среднем до 2 мг O_2 на 1 г сухого веса в час, а у щук длиной 300—600 мм она равна 0,4—0,8 мг O_2 на 1 г сухого веса в час.

П. А. Коржуевым ⁽²⁾ были получены данные по интенсивности дыхания осетра и севрюги в период эмбрионального и раннего

постэмбрионального развития. Из этих данных видно, что изменения интенсивности дыхания в течение развития осетровых в общем сходны с таковыми у щуки. Коржуев указывает, что увеличение интенсивности дыхания в течение развития осетровых неравномерно; интенсивность дыхания сильно увеличивается после оплодотворения, перед выклевом и в начале жаберного дыхания; увеличения интенсивности дыхания при переходе на внешнее питание не наблюдается. Падение интенсивности дыхания, которое сам автор не подчеркивает, начинается через некоторое время после перехода на внешнее питание.

Т. И. Привольнев ⁽³⁾ и Линдрот ⁽⁶⁾ отметили изменения интенсивно-

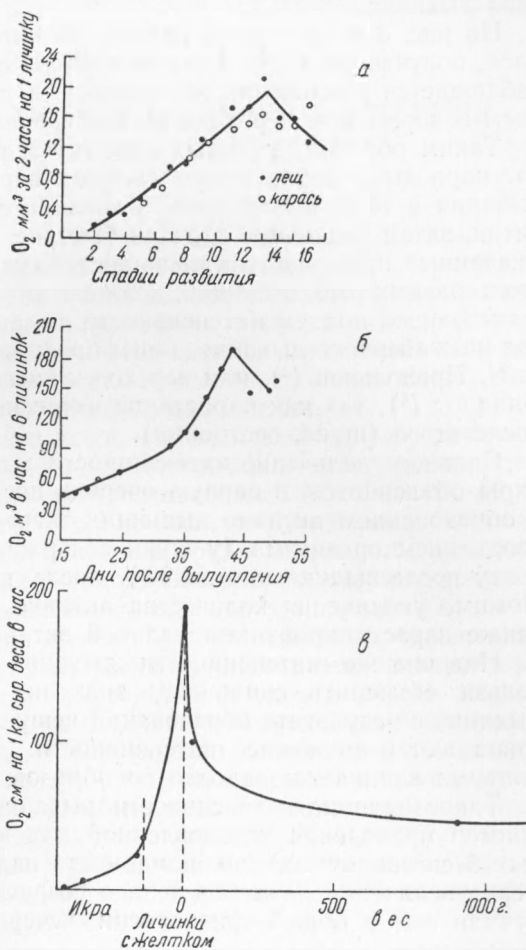


Рис. 3. Интенсивность потребления кислорода в течение развития. а — карасем и лещем при 20°, по Безлеру; б — лососем при 15°, по Привольневу; в — лососем и форелью при 19°, по Линдроту

сти дыхания в течение развития лососевых (рис. 3 б, в), сходные с уже описанными изменениями интенсивности дыхания у щуки и осетровых. Линдрот указывает, что сильное увеличение интенсивности дыхания у лосося в начале развития происходит в период эндогенного питания, а снижение интенсивности дыхания начинается при переходе на экзогенное. Привольнев связывает увеличение интенсивности дыхания у лосося с началом функционирования жабер, а снижение — с появлением чешуи и падением в связи с этим до минимума значения поверхностно-сосудистого типа дыхания.

На рис. 3 а приведены данные по интенсивности дыхания леща и карася, полученные Ф. И. Безлером ⁽¹⁾. И в этом случае в начале развития наблюдается увеличение интенсивности дыхания с последующим снижением вскоре после перехода на жаберное дыхание и внешнее питание.

Таким образом, у самых различных рыб (осетровые, лососевые, щука, карповые) наблюдается сходная картина изменений интенсивности дыхания в течение развития, а именно: сильный подъем в начале развития, затем снижение, сначала быстрое, а потом все более медленное. Указанные изменения интенсивности дыхания в силу своего сходства у столь разных рыб, очевидно, должны иметь и общие причины. Причиной, вызывающей подъем интенсивности дыхания, не может быть только переход на жаберное дыхание, как предполагали П. А. Коржуев ⁽²⁾ и Т. И. Привольнев ⁽³⁾, или переход к внешнему питанию, на что указывал Линдрот ⁽⁶⁾, так как нарастание интенсивности дыхания продолжается и после этого (щука, осетровые).

Сильное увеличение интенсивности дыхания рыб после вылупления из икры объясняется, в первую очередь постепенным потреблением желтка и образованием активно дышащих тканей, что сопровождается сильным оводнением организма (у щуки содержание воды увеличивается с 75 % сразу после вылупления до 90 % после перехода на внешнее питание). Помимо увеличения количества активно дышащих тканей, имеет место также нарастание функциональной активности этих тканей.

Падение же интенсивности дыхания после достижения максимума нельзя объяснить снижением значения поверхностно-сосудистого типа дыхания в результате образования чешуи, ибо у ряда рыб эти явления не совпадают и снижение интенсивности дыхания после максимального подъема начинается задолго до образования чешуи (щука, карповые).

Такое падение интенсивности дыхания представляет собой еще один пример проявления установленной для высших позвоночных (и некоторых беспозвоночных) закономерности падения интенсивности дыхания по мере увеличения размеров тела с возрастом. Эта закономерность не получила еще в общей физиологии исчерпывающего и общепризнанного объяснения.

Институт морфологии животных
им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Поступило
18 V 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Ф. И. Безлер, Тр. лимнолог. ст. в Косине, в. 15, 125 (1932). ² П. А. Коржуев, Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 291 (1941). ³ Т. И. Привольнев, Изв. Всесоюзн. научно-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 25, в. 1 (1947). ⁴ Б. А. Скопинцев, О. В. Митягина, ЖПХ, 12, № 8, 1250 (1939). ⁵ Е. Н. Теплова, В. П. Теплов, Вopr. ихтиол., в. 1, 94 (1953). ⁶ A. Lindroth, Zs. f. vergl. Physiol., 29, No. 4 (1942). ⁷ A. Lindroth, Zur Biologie der Befruchtung und Entwicklung beim Hecht, Stockholm, 1946.