

ВЛИЯНИЕ УГЛЕКИСЛОТЫ НА РОСТ ЛИЧИНОК ОСЕТРА И ПОТРЕБЛЕНИЕ ИМИ КИСЛОРОДА

И. П. ЧИСТЯКОВА

Интенсивность обмена веществ у водных животных зависит от физико-химических факторов внешней среды: температуры, содержания кислорода и свободной углекислоты, концентрации водородных ионов и т. д.

В настоящей работе рассматривается влияние свободной углекислоты на интенсивность обмена веществ у личинок осетра¹.

В естественных условиях содержание свободной углекислоты тесно связано с кислотностью среды. Поэтому факторы, изменяющие содержание углекислоты, влияют на концентрацию водородных ионов. Так, в результате процессов диссимилиации, сопровождающихся выделением углекислого газа, водная среда подкисляется, а поглощение углекислого газа в процессе ассимиляции сопровождается подщелачиванием среды.

В настоящее время установлено, что концентрация водородных ионов влияет на водные организмы. Жизнедеятельность каждого вида рыб протекает нормально лишь в определенных пределах рН, и разные рыбы обладают различной чувствительностью к изменению этого физико-химического фактора внешней среды.

В связи с регулированием стока Волги искусственное разведение стало основным мероприятием для поддержания стада осетровых рыб. В водоемах рыбоводных хозяйств повышенные концентрации углекислоты могут создаваться под влиянием ряда факторов: при высокой плотности посадки, обильном кормлении в бассейнах, удобрении прудов (и в связи с этим массовом развитии зоопланктона и водорослей), временной неисправности водоподводящей системы в прудах и т. п.

Влияние углекислоты на интенсивность обмена веществ у личинок осетра, на их рост и потребление корма изучали при кратковременном и длительном действии углекислоты. Наша задача заключалась в том, чтобы проследить, возможно ли постепенное приспособление личинок осетра к различному содержанию углекислоты в воде, и если такое приспособление будет наблюдаться, то выяснить, как оно отражается на общем физиологическом состоянии рыб, на интенсивности их обмена. С этой целью были поставлены опыты по длительному выращиванию молоди осетра при различной концентрации углекислоты и относительно постоянном кислородном режиме.

Опыты проводили с 12 июня по 28 июля 1956 г. с личинками осетра на V—VIII этапах развития [1]. Двух-трехдневных личинок, доставленных с Куринского экспериментального завода, до начала активного

¹ По Л. А. Алявдиной [1], личинками считаются осетры от начала активного питания до конца формирования.

питания содержали в аквариумах с проточной водой, дехлорированной путем пропускания через слой активированного угля. Питались личинки вначале олигохетами, а затем хирономидами.

Влияние свободной углекислоты на личинок осетра изучали в цилиндрических банках емкостью 5 л с притертой крышкой. Для создания проточности в отверстие в крышке вставляли резиновую пробку с двумя трубками, работающими по принципу сифона. По одной трубке вода поступала в банку из бутылки емкостью 45 л, установленной на 0,5 м выше банок, а по другой трубке вода свободно вытекала. В бутылку наливали отстоявшуюся воду, принявшую температуру воздуха аквариальной.

Для создания нужной концентрации углекислый газ в течение определенного времени пропускали через бутылку с водой из баллона под давлением 150 атм. Так, для повышения концентрации свободной углекислоты до 60 мг/л ее нужно пропускать в течение 25—30 сек.

Содержание кислорода в воде при пропускании углекислоты практически не менялось.

Чтобы избежать потери углекислоты за счет диффузии, бутылку плотно закупоривали резиновой пробкой с трубкой, соединенной со склянкой Тищенко. Таким образом в банке, где помещалась рыба, поддерживали определенную концентрацию углекислоты в пределах допустимых колебаний.

Содержание углекислоты и кислорода в банках с подопытной рыбой определяли 2—3 раза в сутки: углекислоту — титрованием 0,01 N NaOH в присутствии фенолфталеина, а кислород — по Винклеру.

В банках с рыбой в первые дни опытов расход воды составлял 1,8 л/час. По мере роста рыбы он увеличивался и в последние четыре дня достиг 5,6 л/час. Корм подопытным рыбам задавали в избытке, количество съеденного корма ежедневно учитывали. Температура воды в период наблюдений постепенно повышалась (с 16,5 до 19,5°).

Было поставлено три серии опытов. Количество углекислоты в воде за время выращивания колебалось в следующих пределах (в мг/л): в первой серии опытов от 60 до 80, во второй серии от 35 до 45, в третьей серии от 15 до 20.

Контролем служили рыбы из аквариума с проточной водой, в котором углекислоты содержалось 3—6 мг/л.

В опытах каждой серии исследовали по 20 личинок осетра средним весом 99 мг. Весовой рост определяли путем периодического взвешивания всех подопытных рыб.

Определение интенсивности потребления кислорода личинками, выращиваемыми в воде с различным содержанием углекислоты, проводили параллельно в двух банках. В каждую из них в начале опыта помещали по 10 личинок. В конце опыта в связи с ростом рыбы это количество сократили до 2 личинок. Подопытную рыбу помещали в банки на 1,5—2 часа.

Содержание кислорода в опытных банках до 20—23 июля было удовлетворительным — не ниже 5 мг/л. В последнюю неделю по утрам оно снижалось до 3 мг/л, в связи с чем расход воды был увеличен до 5,6 л/час.

Содержание кислорода в контроле в течение всего времени составляло 6,0—7,5 мг/л.

В каждой серии опытов определяли интенсивность дыхания в воде с различным содержанием углекислоты. Так, в первой серии, кроме определений, проведенных в воде с нормальным для этой рыбы содержанием углекислоты (60—80 мг/л), определяли интенсивность дыхания при концентрации 3—6, 15—20 и 35—45 мг/л углекислоты.

Из воды с низким содержанием углекислоты в воду с высоким ее содержанием рыбу переводили постепенно.

По техническим причинам наблюдения за влиянием свободной углекислоты на интенсивность дыхания и рост рыб проводили в два периода: с 12 по 20 июня (8 дней) и с 26 июня по 28 июля (32 дня).

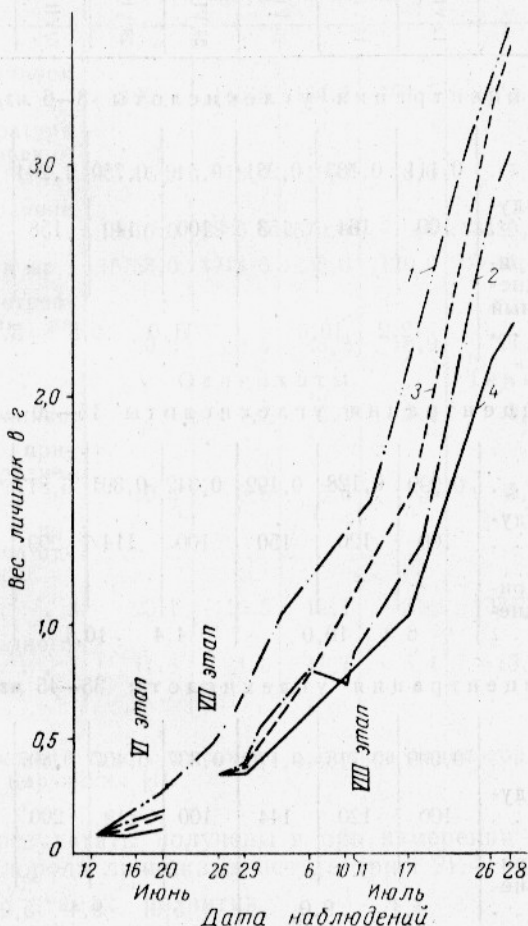


Рис. 1. Вес личинок осетра, выращенных при различной концентрации углекислоты в воде: 1—3—6 мг/л; 2—15—20 мг/л; 3—35—45 мг/л; 4—60—80 мг/л.

В первый период личинки находились на V—VI этапах развития, а во второй — на VII—VIII этапах.

Личинки, выращиваемые при содержании в воде 15—20 мг/л углекислоты, 7 июля были неудачно помечены, что привело к травмированию их и замедлению роста. 10 июля метку сняли, и молодь снова стала прибавлять в весе. Это временное прекращение роста привело к искажению результатов последующих опытов с этими рыбами, поэтому будем считать, что опыты данной серии проводили лишь до 6 июля.

При прохождении V—VI этапов развития (первый период наблюдений) личинки осетра более чувствительны к повышенному содержанию свободной углекислоты, чем на VII—VIII этапах, о чем свидетельствует замедленный темп роста личинок на V—VI этапах при содержании в воде 60—80 мг/л углекислоты (табл. 1, рис. 1). В то же время концентрация 35—45 мг/л не оказывала отрицательного влияния на рост.

Таблица 1

Показатели	V—VI этапы развития личинок			VII—VIII этапы развития личинок					
	12/VI	16/VI	20/VI	26/VI	29/VI	6/VII	17/VII	26/VII	28/VII

Концентрация углекислоты 3—6 мг/л

Вес личинок									
в г	0,111	0,183	0,281	0,540	0,750	1,204	2,153	3,395	3,655
в % от предыдущего веса . . .	100	164	153	100	140	158	178	157	107
Среднесуточный прирост в % от среднего веса за данный период	12,2	10,6		11,0	6,5	5,1	4,9	3,7	

Концентрация углекислоты 15—20 мг/л

Вес личинок									
в г	0,099	0,128	0,192	0,342	0,391	0,817	—	—	—
в % от предыдущего веса . . .	100	120	150	100	114	209	—	—	—
Среднесуточный прирост в % от среднего веса	6,3	10,0		4,4	10,1				

Концентрация углекислоты 35—45 мг/л

Вес личинок									
в г	0,099	0,118	0,170	0,337	0,407	0,807	1,591	3,271	3,521
в % от предыдущего веса . . .	100	120	144	100	119	200	195	205	107
Среднесуточный прирост в % от среднего веса	4,4	9,0		5,9	9,4	5,9	7,6	3,7	

Концентрация углекислоты 60—80 мг/л

Вес личинок									
в г	0,099	0,095	0,110	0,341	0,351	0,622	1,046	2,160	2,320
в % от предыдущего веса . . .	100	96	115	100	101	177	168	206	107
Среднесуточный прирост в % от среднего веса	0	3,6		0,4	7,8	4,5	7,7	3,6	

Эти наблюдения подтверждаются также данными по использованию потребленного корма на рост и кормовыми коэффициентами (табл. 2).

Во второй период наблюдений (с 26 июня по 28 июля) высокая концентрация углекислоты слабее влияет на рост рыбы, хотя тенденция к замедлению роста сохраняется (см. рис. 1).

При тех же условиях, что и в первом периоде наблюдений, различия в величинах среднесуточных приростов, кормовых коэффициентов и среднесуточного потребления корма были выражены слабо (табл. 2).

Таблица 2

Показатели	Концентрация углекислоты в мг/л при выращивании						
	3-6	15-20	35-45	60-80	3-6	35-45	60-80
	V-VI этапы развития личинок				VII-VIII этапы развития личинок		
Средний вес личинок в мг	196	145,5	134,5	104,5	2073,5	1929,0	1334,0
Средняя температура при выращивании в °C	17,2	18,0	18,0	18,0	17,8	18,5	18,5
Общее потребление корма в мг	18610,0	2880,0	2570,0	710,0	733480,0	69940,0	45220,0
Общий прирост в мг	16753,0	1714,0	1238,0	120,0	206681,0	25492,0	15659,0
Использование потребленного корма на прирост в %	90,0*	59,5	48,2	16,9	28,2	36,4	34,67
Состав корма	Олигохеты				Личинки хирономид		
Кормовой коэффициент	1,1	1,7	2,1	5,9	3,5	2,7	2,9
Среднесуточный прирост в % от среднего веса	10,8	8,0	6,6	1,3	5,1	5,5	5,7
Среднесуточное потребление корма одной особью							
в мг	23,1	16,5	15,1	5,4	334,5	321,4	204,7
в % от среднего веса	11,8	11,6	11,7	5,4	15,1	17,7	16,5

* О возможности такого высокого процента использования пищи на рост сообщает Г. С. Карзинкин [4].

Аналогичные результаты получены и при измерении интенсивности потребления кислорода личинками осетра (рис. 2).

На V и VI этапах развития по мере увеличения количества углекислоты в воде интенсивность потребления кислорода снижается. Если интенсивность потребления кислорода при концентрации углекислоты 3-6 мг/л принять за 100% (табл. 3), то при 15-20 мг/л углекислоты интенсивность дыхания практически не изменяется, а при 35-45 и 60-80 мг/л снижается соответственно на 4,5 и 16%.

Как видно из табл. 3, на VII-VIII этапах развития интенсивность потребления кислорода при концентрации углекислоты 35-45 и 60-80 мг/л снижается всего на 1-1,5%. На ранних этапах развития личинки оказались более чувствительными к высокой концентрации углекислоты, чем на VII-VIII этапах.

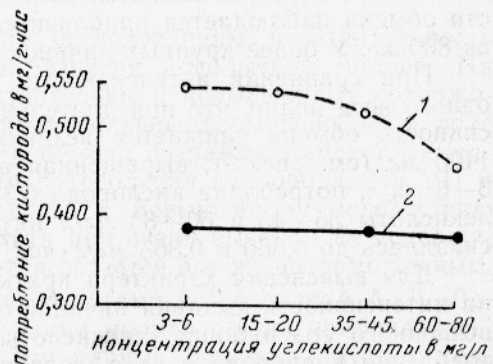


Рис. 2. Потребление кислорода личинками осетра при различной концентрации углекислоты в воде:

1-на V-VI этапах развития; 2-на VII-VIII этапах.

Таблица 3

Концентрация углекислоты в мг/л при выращивании	Потребление кислорода на этапах развития личинки			
	V—VI		VII—VIII	
	в мг/г·час	в %	в мг/г·час	в %
3—6	0,544	100	0,388	100
15—20	0,540	99,0	—	—
35—45	0,520	95,5	0,384	99,0
60—80	0,459	84,0	0,382	98,5

Интенсивность потребления кислорода в зависимости от веса личинок осетра, выращенных при различной концентрации углекислоты, характеризуется кривыми, изображенными на рис. 3. Первоначальное

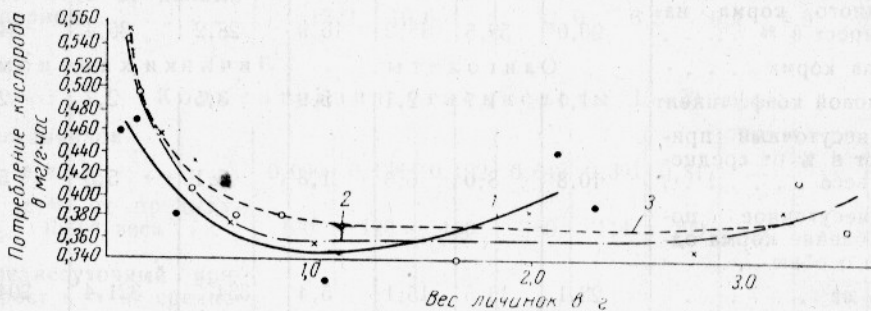


Рис. 3. Потребление кислорода личинками осетра разного веса, выращенными при концентрации углекислоты в воде:
1—60—80 мг/л; 2—35—45 мг/л; 3—3—6 мг/л.

снижение показателей связано, видимо, с уменьшением интенсивности потребления кислорода по мере увеличения веса личинок, так как кривая интенсивности обмена в контроле, где углекислота не оказывает влияния на дыхательную функцию, имеет тот же характер. Но, несмотря на общий характер кривых, потребление кислорода в воде, содержащей 60—80 мг/л углекислоты, самое низкое. Это угнетение интенсивности обмена наблюдается приблизительно до достижения личинками веса 800 мг. У более крупных личинок интенсивность дыхания возрастает.

При сравнении интенсивности потребления кислорода молодью одного веса видно, что при длительном воздействии углекислоты интенсивность обмена снижается незначительно. Так, молодь весом около 1400 мг (см. рис. 3), выращенная в воде с содержанием углекислоты 3—6 мг/л, потребляла кислорода 0,374 мг/г·час. При концентрации углекислоты 35—45 и 60—80 мг/л интенсивность потребления кислорода снизилась до 0,360 и 0,365 мг/г·час, т. е. всего на 3—4%.

Для выяснения характера кратковременного действия углекислоты на интенсивность дыхания личинок осетра, выращенных в условиях повышенного содержания углекислоты в воде, определяли скорость потребления кислорода в воде, содержащей 3—6, 15—20, 35—45 и 60—80 мг/л углекислоты, причем за 100% принимали скорость потребления кислорода в условиях выращивания.

Результаты опытов приведены в табл. 4, из которой видно, что в контроле и у рыб, выращенных при концентрации углекислоты 35—45 мг/л, при повышении и понижении ее содержания в воде скорость потребления кислорода либо не изменяется, либо изменяется незначительно (на 5—6%).

Таблица 4

Вес личинок в 2	Концентрация углекислоты при выращи- вании личинок в мг/л	Интенсивность потребления кислорода при помещении личинок в воду с концентрацией углекислоты в мг/л					
		3—6		35—45		60—80	
		в мг/г·час	в %	в мг/г·час	в %	в мг/г·час	в %
2,5—3,2	3—6	0,375	100	0,376	100	0,350	93,3
2,5—3,2	35—45	0,380	105,5	0,360	100	0,338	93,9
1,1—2,0	60—80	0,430	117,8	0,420	115,0	0,365	100

Интенсивность потребления кислорода личинками, выращенными в воде, содержащей 60—80 мг/л углекислоты, несколько увеличивается при перенесении их в воду с меньшим содержанием углекислоты.

Таким образом, кратковременное и быстрое изменение содержания углекислоты в воде не оказывает сильного действия на скорость потребления кислорода. Повышение концентрации углекислоты до 60—80 мг/л приводит к снижению интенсивности дыхания всего на 6%.

Наши данные, полученные при длительном влиянии различного содержания свободной углекислоты в воде (выращивание в течение 32 дней), нельзя сравнивать с исследованиями, регистрирующими влияние свободной углекислоты в момент опыта при кратковременном действии этого фактора.

Немногочисленные исследователи [8, 9, 10, 3, 7, 5], изучавшие действие свободной углекислоты на физиологические функции рыб, пришли к общему мнению о том, что повышенное содержание углекислоты отражается на способности крови связывать кислород, т. е. на интенсивности дыхания.

Данные по влиянию углекислоты на дыхание рыб обобщены Г. Е. Фру [6]. Автор не приводит своих исследований, но, рассматривая ряд работ, приходит к заключению, что рыбы довольно слабо реагируют на повышение количества свободной углекислоты в воде. Потребление кислорода сокращается только при высоком содержании углекислоты в воде — 100 мм рт. ст.,—за исключением наиболее чувствительных рыб (радужная форель, угорь), реакция у которых наступает уже при 10—40 мм рт. ст.

Таким образом, согласно нашим исследованиям, чувствительность личинок осетра зависит от этапов развития подопытной молоди. На V—VI этапах личинки весьма чувствительны к повышенному содержанию углекислоты в воде и даже на небольшое повышение ее в воде реагируют снижением интенсивности обмена, выражающимся в замедлении роста и уменьшении скорости потребления кислорода. На VII и VIII этапах развития чувствительность к повышенному содержанию углекислоты в воде уменьшается, хотя при очень высоком ее содержании (60—80 мг/л) рост личинок осетра остается все же заторможенным.

Наши данные согласуются с результатами исследований А. Б. Лозина [2], полученными им при изучении молоди осетра приблизительно того же возраста, что и у нас. Эти данные свидетельствуют о том, что небольшое повышение углекислоты в воде при нормальной температуре и нормальном кислородном режиме не оказывает влияния на интенсивность обмена, и только повышение содержания углекислоты свыше 35—40 мг/л ведет к сокращению скорости потребления кислорода на 10—15%.

Влияние углекислоты на рост А. Б. Лозинов определял на сеголетках севрюги. На основании десятидневных наблюдений он также пришел к заключению, что небольшое количество углекислоты в воде

(17 мг/л) не влияет на рост, а при повышении ее содержания до 52 мг/л рост замедляется, сокращается суточное потребление корма и повышается кормовой коэффициент.

Результаты опытов по кратковременному влиянию углекислоты на интенсивность дыхания свидетельствуют о том, что резкое увеличение количества углекислоты в воде, снижая способность крови связывать кислород, приводит к сокращению скорости потребления его из воды. Наоборот, у личинок, приспособившихся к жизни в воде с высоким содержанием углекислоты (60—80 мг/л), при быстром снижении ее концентрации увеличивается скорость потребления кислорода. Надо полагать, что под влиянием высокого содержания растворенной в воде углекислоты в организме личинок осетра не происходит глубоких необратимых процессов. В данном случае углекислота действует как наркотик и после того, как действие ее снимается, личинки осетра вновь оказываются способными повысить скорость потребления кислорода.

ВЫВОДЫ

1. Результаты исследования показали, что влияние углекислоты на личинок осетра на разных этапах их развития неоднородно и по отношению к содержанию углекислоты личинок можно разделить на две группы: личинок на V—VI и VII—VIII этапах развития.

2. При длительном действии углекислоты на V—VI этапах развития личинок даже при небольшом повышении ее содержания в воде (до 15—20 мг/л) наблюдается замедление их роста, снижение потребления корма и интенсивности дыхания.

На VII—VIII этапах развития чувствительность личинок осетра к повышению содержания углекислоты в воде снижается. Их рост, потребление корма и интенсивность дыхания во всех рассмотренных случаях (при концентрации углекислоты 15—20; 35—45 и 60—80 мг/л) были идентичными.

3. При кратковременном действии углекислоты у личинок осетра, выращенных в воде, содержащей 3—6 мг/л углекислоты, в случае резкого повышения концентрации до 60—80 мг/л несколько снижается интенсивность потребления кислорода. Этот же вывод распространяется на рыб, выращенных в воде, содержащей 35—45 мг/л свободной углекислоты.

Интенсивность потребления кислорода личинками осетра, выращенными в воде с высоким содержанием углекислоты (60—80 мг/л), увеличивается при перенесении их в воду с более низким содержанием свободной углекислоты.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Алявдина Л. А., К биологии и систематике осетровых рыб на ранних стадиях развития, Труды Саратовского отделения Каспийского филиала ВНИРО, т. 1, 1951.
2. Лозинов А. Б., О кислородном оптимуме молоди осетровых, Автореферат диссертации, изд. МГУ, 1950.
3. Павлов В. А., Дыхательные свойства крови некоторых пресноводных рыб и их экологическое значение, Известия ВНИОРХа, т. 23, 1940.
4. Карзинкин Г. С., Основы биологической продуктивности водоемов, Пищепромиздат, 1952.
5. Black E. C., Fry F. E. I., Black V. S., The influence of carbon dioxide on the utilization of oxygen by some freshwater fish, *Canad. J. Zool.*, 1954, 32, 6.
6. Fry F. E., The aquatic respiration of Fish «The physiology of fishes», v. 1, Academic Press, Inc., New-York, 1957.
7. Fry F. E., Black V. S., Black E. C., Influence of temperature on the asphyxiation of various tensions of oxygen and carbon dioxide, *Biol. Bull.*, 1947, 92.
8. Krogh and Leicht, The respiratory function of the blood in fishes, *J. Physiol.*, LII, 1919.
9. Ledebur A., Beitrage zur Physiologie der Schwimmblase der Fische, *Z. vergleich. Physiol.*, 1937, 25, 2.
10. Leiner, Die Physiologie der Fischatmung, Leipzig, 1938.