

КРИТИЧЕСКИЕ И ПОРОГОВЫЕ КОНЦЕНТРАЦИИ КИСЛОРОДА ДЛЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ (КРАТКАЯ СПРАВКА)

Парфенова И.А.¹, Солдатов А.А.^{1,2}

¹ ФГАОУ ВО «Севастопольский государственный университет»

ул. Университетская 33, г. Севастополь, 299053, РФ

² ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН»

просп. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, РФ, e-mail: alekssoldatov@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.08.2023. DOI: 10.29039/rusjbpс.2023.0653

Аннотация. Обобщена информация о критических и пороговых концентрациях кислорода для ряда представителей ихтиофауны Черного моря. Показано, что черноморские виды рыб по отношению устойчивости к дефициту кислорода можно условно разделить на две группы. Группа 1 с высокой чувствительностью и низкой устойчивостью к гипоксии, которая представлена преимущественно пелагическими и некоторыми придонными видами рыб (ставрида, смарида, мерланг). Группа 2 с низкой чувствительностью и высокой устойчивостью к гипоксии, представителями которой являются преимущественно донные и ряд придонных видов рыб (скорпена, султанка, звездочет). Среди донных видов наиболее устойчивыми и наименее чувствительными к гипоксии видами является скорпена и бычок-кругляк, которые широко представлены по побережью Черного моря. Для них получены наиболее низкие значения критических и пороговых напряжений кислорода: 33-36 и 4-11 гПа соответственно. Диапазон зависимого дыхания при этом составляет 22-31 гПа.

Ключевые слова: критические и пороговые концентрации кислорода, рыбы, Черное море.

Введение. Кислород наряду с температурой и соленостью является одним из важнейших факторов, влияющих на распространение организмов в водной среде [1]. Ограничение водообмена, эвтрофикация, связанная с антропогенной нагрузкой на водоемы, являются основными причинами, приводящими к возникновению зон устойчивого дефицита кислорода [1,2]. В последнее время это явление все чаще захватывает высоко продуктивные шельфовые зоны Мирового океана, приводя к качественной трансформации существующих экосистем [3-7]. Черное море в этой связи не является исключением. Зоны устойчивой придонной гипоксии были обнаружены на его северо-западном шельфе [8-12]. Случаи перманентной гипоксии описаны также для различных черноморских прибрежных акваторий и могут быть связаны, прежде всего, с локальным ограничением водообмена [13].

Оценку устойчивости гидробионтов к дефициту кислорода обычно проводят путем измерения критических (*critical level oxygen*) и пороговых (*lethal level oxygen*) концентраций кислорода. Критические концентрации отражают момент перехода организма на зависимый тип дыхания. С ними связывают понятие чувствительности вида к внешней гипоксии. Пороговые концентрации – гибель особей. Количественно она оценивается при помощи показателей CL_{50} или CL_{100} (смертность 50 или 100 %). По пороговым концентрациям кислорода судят об устойчивости вида к внешней гипоксии. Сведения для представителей черноморской ихтиофауны весьма ограничены. В настоящей работе предпринята попытка обобщить имеющуюся информацию.

Виды с различным уровнем естественной подвижности. Наиболее полная сводка по критическим и пороговым концентрациям кислорода для морских и пресноводных рыб приведена в работе Л.Б. Кляшторина [14]. Она содержит также информацию и о представителях черноморской ихтиофауны. В таблице 1 выбраны результаты по пороговым величинам исключительно для черноморских рыб. Известно, что пороговые концентрации кислорода зависят от температуры. По этим причинам в таблицу включены данные о температуре воды на момент измерений. Из таблицы видно, что для каждого из видов рыб характерен значительный индивидуальный разброс значений. Это может быть следствием не только вариабельности данного показателя, но и не однозначности температурных условий, при которых проводилось измерение. Л.Б. Кляшторин [14] указывает на то, что температурная чувствительность пороговых величин разных видов рыб существенно отличается, что в конечном итоге может повлиять на получаемые результаты.

Черноморские виды, характеристики которых приведены в таблице 1, можно условно разбить на две группы. Одна из них включает ставриду, смариду, султанку и мерланга. Пороговое насыщение кислорода для них составляет 12-15 % насыщения. Другая группа – морской ерш (скорпена) и звездочет характеризуются пороговым насыщением 8-9 %. Анализ особенностей биологии рассмотренных рыб показал, что два последних вида, пороговое напряжение у которых менее 10 %, узко специализированы к донному образу жизни [15]. Следует также отметить, что для скорпены характерна и высокая степень специализации к обеспечению энергетических потребностей за счет углеводов [16,17].

Особенности биологии рыб первой группы несколько иные. Пороговое напряжение ведущей придонный образ жизни султанки составляет 12 %. Пелагические виды – ставрида, смарида и мерланг погибают при более высоком насыщении воды кислородом – 14-15 %. Следует отметить, что энергетический метаболизм у султанки больше ориентирован на утилизацию липидов [18,19]. В какой-то степени этими особенностями метаболизма можно объяснить различия в пороговых величинах между двумя группами рыб. Известно, что катаболизм углеводов может проходить и без участия кислорода, в то время как для окисления липидов он необходим.

Таблица 1. Пороговое насыщение воды кислородом для некоторых видов черноморских рыб при температуре 13-17°C (в среднем 15°C) [14]

Виды рыб	Насыщение воды кислородом, %	
	Размах колебаний	Среднее
Ставрида	9-25	15,2
Смарида	9-23	14,2
Султанка	12-18	12,0
Морской ерш	8-15	8,0
Звездочет	7-24	9,2
Мерланг	13-22	14,2

Таблица 2. Критическое насыщение воды кислородом для некоторых видов черноморских рыб при разных температурах [14]

Виды рыб	Вес рыб	Насыщение воды кислородом, %				
		10°C	15°C	20°C	25°C	28°C
Ставрида	9-16	16,0	22,0	32,5	40,0	-
Смарида	10-14,5	14,6	22,5	30,0	37,0	-
Ласкирь	16-22	16,0	18,6	22,0	34,0	-
Султанка	8-17	17,3	22,5	30,0	31,5	-
Скорпена	22-47	16,0	19,3	21,3	30,0	40,5
Дракончик	12-18	14,0	17,3	17,3	28,0	35,2
Звездочет	27-42	13,3	19,4	26,5	28,7	32,5
Мерланг	9-22	18,6	19,3	21,2	32,0	-

Способность донных и придонных видов рыб выживать при сравнительно низких концентрациях кислорода в среде очень важна, так как именно на этих горизонтах чаще всего образуются гипоксические зоны. Ценность приведенной таблицы несколько снижена вследствие того, что в ней не указаны размеры рыб и их физиологическое состояние. На это указывает и сам автор [14].

Следует добавить, что между двумя группами рассматриваемых выше видов рыб имеются существенные различия в потреблении кислорода в состоянии покоя. Так, при оптимальных условиях скорпена поглощает всего 0,055 мг O_2 г⁻¹ веса тела, а султанка около 0,30 мг O_2 г⁻¹ веса тела [20]. Этот же автор отмечал, что потребление кислорода существенно увеличивается после приема пищи. Так, для султанки увеличение значений данного показателя составляло 1,4- 2,1 раз, а для скорпены от 2,2-6,2 раз. Отсюда следует, что физиологическое состояние рыб может существенно повлиять на величины пороговых концентраций кислорода. В этом также можно усматривать причину существующей вариабельности полученных значений.

Пороговые величины определяют границы толерантности биологического вида. Чувствительность же к дефициту кислорода отражают критические концентрации, когда организм переходит на зависимый тип дыхания. Эти значения более естественны, так как определяют фактические потребности вида в кислороде. Поэтому многие исследователи уделяют внимание именно этому показателю.

Наиболее полная сводка по критическим концентрациям кислорода для рыб Черного моря также приведена в монографии Л.Б. Кляшторина [14] (таблица 2). В отличие от предыдущей таблицы здесь достаточно подробно представлена информация о температурной зависимости критических концентраций кислорода вплоть до температурных границ толерантности вида. Кроме того, указан вес тела исследуемых видов рыб. Единственным недостатком таблицы является то, что она не учитывает функционального состояния организма. Так, если мерланг и ставрида со средним весом тела 20 г могут быть половозрелыми особями, то о скорпене и ласкире этого сказать нельзя. Они скорее являются ювенальными особями.

Из таблицы видно, что чем ниже температура, тем ниже и критическое напряжение кислорода. Следует отметить, что с ростом температуры падает и растворимость кислорода в воде. Поэтому, если перевести процентную зависимость в абсолютную шкалу, то при сохранении данной закономерности роста критического напряжения при увеличении температуры крутизна функции будет менее выражена. Для анализа остановимся на температуре воды 15°C. Это сделано из следующих соображений. В таблице 1 приведены значения пороговых напряжений при 15°C. Данная температура является наиболее комфортной для большинства видов черноморского региона.

При 15°C для ставриды, смариды и султанки критическое напряжение составляет не менее 22,0 % насыщения, а для ласкиря, скорпены, дракончика, звездочета и мерланга не выше 19,4 % насыщения. Если по поводу донных и придонных видов это не вызывает удивления, то с мерлангом ситуация неоднозначна. Пороговое насыщение кислородом для этого вида, такое же, как и для смариды и несколько выше, чем у султанки. Возможно, что это связано с биологическими особенностями вида, в частности способностью его существовать в условиях определенного дефицита кислорода. Ранее отмечалось, что ограниченные скопления мерланга встречаются в гипоксических акваториях северо-западного шельфа Черного моря.

Таблица 3. Отношение критических и пороговых напряжений кислорода для ряда видов черноморских рыб [14]

Виды рыб	Отношение (критическое/пороговое)
Ставрида	1,45
Смарида	1,58
Султанка	1,88
Скорпена	2,41
Звездочет	2,11
Мерланг	1,40

Таблица 4. Критические ($P_{кр.}$) и пороговые ($P_{пор.}$) значения напряжения кислорода в воде для некоторых видов донных рыб (температура воды 15-17°C) [21]; n – число особей

Виды рыб	n	$P_{кр.}$ гПа	$P_{пор.}$ гПа	$P_{кр.-пор.}$ гПа
Кругляк	10	35,6±2,2	4,9±1,1	30,8±2,4
Мартовик	9	41,2±1,8	10,5±0,8	30,7±1,4
Травяник	7	54,3±1,7	14,6±0,8	39,8±1,5
Глосса	8	49,9±1,6	14,7±0,9	35,2±1,6
Скорпена	10	33,1±0,9	10,6±0,7	22,5±1,1

Наряду с определением критических и пороговых концентраций кислорода важно также соотнести эти показатели, определив диапазон от начала зависимого дыхания до гибели организма. Это также было сделано в монографии Л.Б. Кляшторина [14]. Автор определил отношение «критическое/пороговое» для ряда видов черноморских рыб (таблица 3).

Из таблицы 3 видно, что отношение критического к пороговому насыщению кислорода является видоспецифичной величиной и увеличивается в ряду:

мерланг → ставрида → смарида → султанка → звездочет → скорпена. Данный коэффициент, по-видимому, является хорошим критерием, отражающим функциональные резервы устойчивости организма по отношению к внешней гипоксии, и может быть использован в экофизиологических исследованиях.

Донные виды. Сравнительная оценка чувствительности и устойчивости к гипоксии была выполнена на 5-ти видах донных рыб: бычке-кругляке, бычке-мартовике, бычке-травянике, камбале-глоссе и скорпене. Выбор данной группы был обусловлен различиями в их толерантности к дефициту кислорода. Так, мартовик и глосса активны при низких температурах, когда концентрация кислорода в среде достаточно высока [15]. Они вместе с травяником составили группу требовательных к содержанию кислорода в воде видов. Скорпена и кругляк, напротив, встречаются практически по всему побережью Черного моря. Эти виды активны в достаточно широком диапазоне температур и концентраций кислорода [15] и могут длительно находиться вне воды. Результаты определения критических и пороговых напряжений кислорода в воде для данных видов рыб представлены в таблице 4 [21].

Наименее чувствительными к изменению концентрации кислорода в среде оказались кругляк и скорпена. Переход на зависимый тип дыхания у них происходил при наиболее низких напряжениях кислорода в среде – 33-35 гПа. Высокой чувствительностью к дефициту кислорода обладал травяник. Величины критических напряжений у него были на 52,5 % ($p < 0,001$) выше. Мартовик и глосса занимали промежуточное положение. В сравнении со скорпеной различия у них составили соответственно 24,5% ($p < 0,01$) и 50,8 % ($p < 0,001$).

Анализ пороговых напряжений кислорода показал, что наиболее устойчивым к гипоксии видом является кругляк. Гибель его особей наблюдалась при наиболее низких значениях данного показателя – 4,9 гПа. При постановке эксперимента у двух особей кругляка отмечали способность переносить полную аноксию. У остальных рыб пороговые напряжения кислорода были в 2-3 раза выше ($p < 0,001$). Раньше всех погибали особи глоссы и травяника (14-15 гПа). Чуть позже – особи скорпены и мартовика (10-11 гПа).

При сопоставлении критических и пороговых напряжений кислорода Л.Б. Кляшторин [14] использовал их отношение – $P_{кр.}/P_{пор.}$. В таблице 4 вместо этого показателя применяется разница выше указанных значений – $P_{кр.} - P_{пор.}$. Фактически она отражает диапазон зависимого дыхания, свойственный тому или иному виду рыб.

Наиболее существенные различия между критическими и пороговыми величинами отмечены у травяника (около 40 гПа). У остальных видов (кругляка, мартовика и глоссы) диапазон зависимого дыхания находился в пределах 30-35 гПа. Минимальные значения были зарегистрированы для скорпены – 22,5 гПа. Различия между травяником и скорпеной составили 43,5 % ($p < 0,001$). В остальных случаях они были менее выражены: 22-23 % ($p < 0,05-0,01$) для кругляка и мартовика. В отношении глоссы разница не была статистически значима.

Закключение. Из представленной информации следует, что черноморские виды рыб по отношению устойчивости к дефициту кислорода можно условно разделить на две группы:

1. группа с высокой чувствительностью и низкой устойчивостью к гипоксии, которая представлена преимущественно пелагическими и некоторыми придонными видами рыб (ставрида, смарида, мерланг);

2. группа с низкой чувствительностью и высокой устойчивостью к гипоксии, представителями которой являются преимущественно донные и ряд придонных видов рыб (скорпена, султанка, звездочет).

Среди донных рыб наиболее устойчивыми и наименее чувствительными к гипоксии видами являются скорпена и бычок-кругляк, которые широко представлены по побережью Черного моря. Для них получены наиболее низкие значения критических и пороговых напряжений кислорода.

Работа выполнена в рамках госзадания (№ 121041400077-1)

Список литературы / References:

1. Романенко В.Д. *Основы гидроэкологии*. Киев: Генеза, 2004, 664 с. [Romanenko V.D. *Fundamentals of hydroecology*. Kiev: Geneza, 2004, 664 p. (In Russ.).]
2. Бордовский О.К., Иваненков В.Н. *Химия океана*. М.: Наука, 1979, т. 1, 354 с. [Bordovsky O.K., Ivanenkov V.N. *Ocean Chemistry*. Moscow: Nauka, 1979, vol. 1, 354 p. (In Russ.).]
3. Виноградов М.Е. *Вертикальное распределение океанического зоопланктона*. М.: Наука, 1968, 319 с. [Vinogradov M.E. *Vertical distribution of oceanic zooplankton*. M.: Nauka, 1968, 319 p. (In Russ.).]
4. Duncombe-Rae C.M., Bailey G.W., Neumann T., Plas A., Mouton D., Filipe V., Schuffenhauer I., Franz F., Nelson G. Low oxygen expression and the poleward undercurrent on the Angola-Namibia shelf, July 1999, 10th SAMSS, 2000: Wilderness (South Africa), 22-26 Nov 1999. *Abstracts*, 2000, p. 1.
5. Kuharev N. Extraordinary oxygen regime as a phenomenon of the Arabian upwelling: Life and concentrations of fish in the hypoxia zone - rule or exception? *Int. Conf. for the Paradi Assoc. The Fish. Soc. of Africa*, Grahamstown (South Africa), 1998, 1998, p. 299.
6. McEnroe M., Woodhead P., Crocker C. Life in the extreme environment of an upwelling system physiological attributes of fishes living in extreme hypoxia in the nutrient-rich Benguela system. *33 Europ. Mar. Biol. Symp.*, 1998, p. 51.
7. Shulman G.E., Chesalin M.V., Abolmasova G.I., Yuneva T.V., Kideys A. Metabolic strategy in pelagic squid of genus *Sthenoteuthis* (*Ommastrephidae*) as the basis of high abundance and productivity: an overview of the soviet investigations. *Bull. Mar. Sci.*, 2002, vol. 71, no. 2, pp. 815-836.
8. Берлинский Н.Н., Дыханов Ю.М. К вопросу о формировании придонной гипоксии в северо-западной части Черного моря. *Экология моря*, 1991, вып. 38б, с. 11-15 [Berlinskiy N.N., Dykhanov Yu.M. On the formation of bottom hypoxia in the northwestern part of the Black Sea. *Sea Ecology*, 1991, iss. 38b, pp. 11-15 (In Russ.).]
9. Виноградов М.Е., Сапожников В.В., Шушкина Е.А. *Экосистемы Черного моря*. М.: Наука, 1992, 112 с. [Vinogradov M.E., Sapozhnikov V.V., Shushkina E.A. *Ecosystems of the Black Sea*. Moscow: Nauka, 1992, 112 p. (In Russ.).]
10. Зуев Г.В. О структуре и динамике промыслового запаса шпрота в северо-западной части моря. *Экология моря*, 2000, вып. 53, с. 11-14 [Zuev G.V. On the structure and dynamics of the commercial stock of sprat in the northwestern part of the sea. *Sea Ecology*, 2000, iss. 53, pp. 11-14 (In Russ.).]
11. Фащук Д.Я., Самышев Э.З., Себах Л.К., Шляхов В.А. Формы антропогенного воздействия на экосистему Черного моря и ее состояние в современных условиях. *Экология моря*, 1991, вып. 38, с. 19-27 [Faschuk D.Ya., Samyshev E.Z., Sebach L.K., Shlyakhov V.A. Forms of anthropogenic impact on the ecosystem of the Black Sea and its state in modern conditions. *Sea Ecology*, 1991, iss. 38, pp. 19-27 (In Russ.).]
12. Фесюнов О.Е., Назаренко М.Ф. Геоморфологические и экологические особенности зоны гипоксии северо-западного шельфа Черного моря. *Экология моря*, 1991, вып. 37, с. 20-26 [Fesyunov O.E., Nazarenko M.F. Geomorphological and ecological features of the hypoxia zone of the northwestern shelf of the Black Sea. *Sea Ecology*, 1991, iss. 37, pp. 20-26 (In Russ.).]
13. Орехова Н.А., Коновалов С.К. Кислород и сульфиды в донных отложениях прибрежных районов севастопольского региона Крыма. *Океанология*, 2018, т. 58, № 5, с. 739-750 [Orekhova N.A., Konovalov S.K. Oxygen and sulfides in bottom sediments of coastal areas of the Sevastopol region of Crimea. *Oceanology*, 2018, vol. 58, no. 5, pp. 739-750 (In Russ.).]
14. Кляшторин Л.Б. *Водное дыхание и кислородные потребности рыб*. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1982, 68 с. [Klyashtorin L.B. *Water respiration and oxygen needs of fish*. M.: Leg. Pish. Prom., 1982, 68 p. (In Russ.).]
15. Световидов А.Н. *Рыбы Черного моря*. М.: Наука, 1964, 551 с. [Svetovidov A.N. *Fishes of the Black Sea*. Moscow: Nauka, 1964, 551 p. (In Russ.).]
16. Беляев В.И., Николаев В.М., Шульман Г.Е., Юнева Т.В. *Тканевый обмен у рыб*. Киев: Наук. думка, 1983, 144 с. [Belyaev V.I., Nikolaev V.M., Shulman G.E., Yuneva T.V. *Tissue metabolism in fish*. Kiev: Nauk. dumka, 1983, 144 p. (In Russ.).]
17. Яковлева К.К., Шульман Г.Е. Соотношение белкового роста и жиронакопления у черноморской скорпены. *Биология моря*, 1977, № 1, с. 78-81 [Yakovleva K.K., Shulman G.E. The ratio of protein growth and fat accumulation in the Black Sea scorpion. *Rus. J. Mar. Biol.*, 1977, no. 1, pp. 78-81 (In Russ.).]
18. Чепурнов А.В. Динамика жировых запасов, качественного состава липидов мышц и гонад у черноморской султанки во время созревания и порционного нереста. *Экология моря*, 1980, вып. 1, с. 80-88 [Chepurnov A.V. Dynamics of fat reserves, qualitative composition of muscle lipids and gonads in the Black Sea sultan during maturation and portion spawning. *Sea Ecology*, 1980, iss. 1, pp. 80-88 (In Russ.).]

19. Шульман Г.Е. *Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб*. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1972, 368 с. [Shulman G.E. *Physiological and biochemical features of annual cycles of fish*. М.: Leg. Pish. Prom., 1972, 368 p. (In Russ.)].

20. Карпевич А.Ф. Потребление кислорода морскими рыбами при различном их физиологическом состоянии. *Вопр. ихтиол.*, 1958, вып. 10, с. 131-138 [Karpevich A. F. Oxygen consumption by marine fish in various physiological conditions. *J. Ichthyol.*, 1958, iss. 10, pp. 131-138 (In Russ.)].

21. Парфенова И.А. Критические и пороговые напряжения кислорода у морских рыб различной толерантности к внешней гипоксии. *VII Міжн. науково-практ. конф. студентів, аспірантів та молодих вчених «Екологія. Людина. Суспільство»*, Київ, 13-15 трав, Тез. доп., Київ, 2004, с. 53 [Parfyonova I. A. Critical and threshold oxygen stresses in marine fish of different tolerance to external hypoxia. *VII Int. Scientific and Practical Work. Conf. students, postgraduates and young scientists "Ecology. A man. Society"*, Kiev, May 13-15, 2004: Tez. add., Kiev, 2004, p. 53 (In Russ.)].

CRITICAL AND LETHAL OXYGEN CONCENTRATIONS FOR SOME BLACK SEA FISH (SHORT REVIEW)

Parfyonova I.A.¹, Soldatov A.A.^{1,2}

¹ Sevastopol State University

Universitetskaya str., 33, Sevastopol, 299053, Russia

² A.O. Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas, RAS

Nakhimov Ave., Sevastopol, 299011, Russia, e-mail: alekssoldatov@yandex.ru

Received 14.08.2023. DOI: 10.29039/rusjbpс.2023.0653

Abstract. Information on critical and lethal oxygen concentrations for some Black Sea fish is summarized. It is shown that the Black Sea fish species can be conditionally divided into two groups with respect to resistance to oxygen deficiency. Group 1 with high sensitivity and low resistance to hypoxia, which is represented mainly by pelagic and some bottom-dwelling fish species (*Trachurus mediterraneus*, *Spicara smaris*, *Merlangius merlangus*). Group 2 with low sensitivity and high resistance to hypoxia, representatives of which are mainly bottom and a number of bottom fish species (*Scorpaena porcus*, *Mullus barbatus barbatus*, *Uranoscopus scaber*). Among these species, the most resistant and least sensitive to hypoxia species are the *S. porcus* and the *Neogobius melanostomus*, which are widely represented along the Black Sea coast. The lowest values of critical and lethal oxygen tensions were obtained for them: 33-36 and 4-11 kPa, respectively. The range of dependent respiration is 22-31 kPa.

Key words: critical and lethal level oxygen, fish, Black Sea.