

ЭКОЛОГИЯ

УДК 597.0/5—11

В. А. Рекубратский, Б. Я. Виленкин

Формирование рациона у молоди севанской форели
при разных температурах

(Представлено академиком АН Армянской ССР В. О. Гулканяном 10/VIII 1967)

Ранее (⁴) были описаны характеристики процесса выедания скопленений кормовых организмов рыбами различных экологических групп. Настоящее сообщение имеет целью охарактеризовать формирование разового рациона в условиях постоянной и высокой плотности жертв. Разовым рационом, как и прежде, мы называем количество потребленной пищи за период времени, малый по сравнению со скоростью ее переваривания, но достаточный для заметного снижения скорости питания.

Эксперименты проведены при разных температурах, что дало возможность сравнить температурные зависимости рационов рыб с широко известными температурными зависимостями энергетических характеристик или обмена. Материалом послужили 5 особей молоди севанской форели (*Salmo ischchan typicus* Kessler) длиной 2,5—3,0 см. Получены данные по формированию разовых рационов голодных рыб при температурах 1, 5, 10, 15, 20 и 25°C. При измерении рационов при 15, 20 и 25°C подопытные рыбы выдерживались в лаборатории при температуре 18—20°C, перед измерением рационов при температуре 1, 5, 10°C они предварительно выдерживались в холодильнике при 4—6°C. Перед началом эксперимента подопытная рыба проходила акклимацию в течение 1,5—3 часов при температуре опыта. Длительность акклимации определялась в зависимости от температуры воды, в которой находилась до этого рыба, и температуры, принятой в опыте. В качестве корма использовали копепод (*Diaptomus*). Корм давался в таких количествах, что концентрация его в течение опыта, длительностью в один час, практически оставалась неизменной и достаточно высокой. С каждой рыбой при каждой из перечисленных выше температур было поставлено по 2 опыта. Каждое схватывание корма рыбами регистрировалось на ленте автоматического самопишущего потенциометра ПСР1-02. Температура воды в подопытном сосуде поддерживалась при помощи ультратермостата с точностью $\pm 0,1^\circ\text{C}$, в редких случаях $\pm 0,5^\circ\text{C}$.

Таким образом, были получены данные по динамике формирования разовых рационов у молоди севанских форелей при разных температурах, приведенные в табл. 1. При ее составлении количества схватываний корма за каждые 3 мин. опыта были суммированы методом накопленных частот. Поведение подопытных рыб можно охарактеризовать следующим образом: в опытах при 1°С двигательная активность их была довольно низкая, в других опытах, по мере повышения температуры, она возрастала. Характерны также изменения поведения рыб в течение опыта: в начале опыта, когда рыба голодная, она схватывает корм часто, причем двигается очень мало, ее движения направлены только на ориентацию и схватывание кормовых объектов. По мере насыщения, двигательная активность рыбы возрастает, она быстро плавает по экспериментальному сосуду, не питаясь, затем снова начинает питаться.

При рассмотрении графиков на рис. 1 волнообразный характер питания довольно хорошо заметен. По всей вероятности, периоды увеличения двигательной активности рыбы по мере насыщения связаны с необходимостью продвижения и уплотнения пищи в желудке.

Следует также заметить, что по мере насыщения точность схватывания корма падает, свидетельством чему может служить увеличение количества промахов при броске на пищевой объект, в то время как в начале опыта схватывания рыбами рачков очень точны.

Данные, представленные в табл. 1 и на графике (рис. 1), характеризуют зависимость рациона рыб от времени питания при разных температурах. Вид зависимости между этими переменными определяли следующим образом: строили вспомогательный график, на абсциссе которого откладывалось время с начала опыта, а на ординате — логарифм интенсивности питания в каждый данный момент, т. е. логарифм разницы между каждой последующей и предыдущей величиной из соответствующего столбца табл. 1, деленной на соответствующий интервал времени (3 мин.). Таким образом, в качестве зависимой переменной вводился логарифм среднего для каждого трехминутного интервала числа схватываний рачков в минуту. Полученная на вспомогательном графике (здесь не приводится) зависимость оказалась близкой к линейной, что позволило применить для описания процесса уравнение

$$\frac{d \lg r}{dt} = \lg A - k \lg t. \quad (1)$$

Здесь r — рацион к моменту времени t , $\frac{dr}{dt}$ — мгновенная скорость питания, A — мера пищевой активности голодной рыбы и k — скорость снижения пищевой активности рыбы.

Величины A и k рассчитывались обычным способом как параметры линейного уравнения регрессии (5). Смысл величин A и k становится более очевидным после потенцирования уравнения (1)

$$\frac{dr}{dt} = A \cdot 10^{-kt}. \quad (2)$$

Динамика формирования рационов молоди севанской форели при разных температурах

t	1°C			5°C			10°C			15°C			20°C			25°C		
	\bar{x}	$\pm S\bar{x}$	n															
3	8,0	1,215	10	18,1	2,081	9	15,6	2,290	9	24,9	2,698	8	21,3	3,090	7	16,7	3,610	6
6	11,7	2,073	10	30,2	3,508	9	26,6	3,950	9	46,5	4,109	8	34,3	6,769	7	30,3	4,098	6
9	17,4	2,352	10	37,5	4,714	9	38,6	3,935	9	62,5	11,473	8	50,0	4,812	7	37,5	5,468	6
12	22,1	2,780	10	43,4	5,170	9	48,8	4,740	9	73,4	18,816	8	59,6	5,275	7	41,3	6,198	6
15	24,0	3,253	10	49,9	5,697	9	56,5	6,007	9	82,9	7,380	8	66,6	5,322	7	45,2	7,106	6
18	26,5	3,607	10	55,3	7,067	9	66,4	7,576	8	92,3	8,371	8	74,4	5,098	7	48,5	8,095	6
21	29,0	4,120	10	60,4	7,717	9	73,1	8,831	8	99,7	2,866	8	80,7	5,103	7	54,7	8,010	6
24	31,3	4,405	10	66,1	8,180	9	80,1	9,715	8	105,4	9,582	8	84,7	4,933	7	57,3	8,583	6
27	33,1	4,672	10	70,5	9,166	9	84,7	10,437	8	110,0	9,944	8	89,1	4,774	7	59,8	9,387	6
30	34,9	4,707	10	73,8	9,234	9	89,1	11,107	8	115,6	10,207	8	93,3	5,163	7	62,3	9,355	6
33	36,7	4,765	10	77,1	10,012	9	91,5	11,318	8	118,6	10,971	8	98,0	5,430	7	65,0	9,114	6
36	37,5	4,902	10	80,3	10,665	9	95,9	12,490	8	125,2	11,254	8	101,9	5,802	7	68,3	8,108	6
39	37,8	5,675	9	83,0	11,395	9	98,9	12,995	8	129,4	11,788	8	106,3	6,109	7	70,2	8,120	6
42	38,9	5,881	9	85,3	12,034	9	101,6	12,604	8	131,5	12,138	8	111,3	5,848	7	72,3	8,640	6
45	39,9	5,881	9	88,3	12,492	9	105,1	13,482	8	134,3	11,722	8	115,3	5,917	7	74,5	8,776	6
48	40,5	6,140	9	91,7	12,542	9	108,0	14,003	8	135,4	12,094	8	117,8	6,492	7	77,5	8,944	6
51	41,1	6,210	9	93,7	12,837	9	112,6	14,894	8	144,1	11,937	8	121,7	6,467	7	81,3	9,554	6
54	41,7	6,240	9	95,0	12,739	9	115,2	15,037	8	146,3	13,229	8	125,3	6,376	7	83,0	9,708	6
57	42,1	5,859	9	96,7	12,837	9	117,4	15,366	8	148,1	12,748	8	129,1	6,645	7	84,0	9,626	6
60	42,7	4,989	9	97,3	12,934	9	119,8	15,552	8	149,3	12,596	8	—	—	—	84,3	9,517	6

Условные обозначения:

 t — время в минутах; \bar{x} — оценка среднего значения; $S\bar{x}$ — оценка стандартной
ошибки среднего значения; n — объем выборки.

Принтегрировав это выражение, получаем уравнение кривой, описывающей процесс питания рыб при постоянной концентрации пищи:

$$r = R - \frac{A}{k \ln 10} \cdot 10^{-kt}, \quad (3)$$

Здесь R —предельный рацион, доступный рыбе при данных условиях. Эта величина вычислялась путем подстановки в уравнении (3) любых эмпирических значений r и соответствующего t . В каждом случае

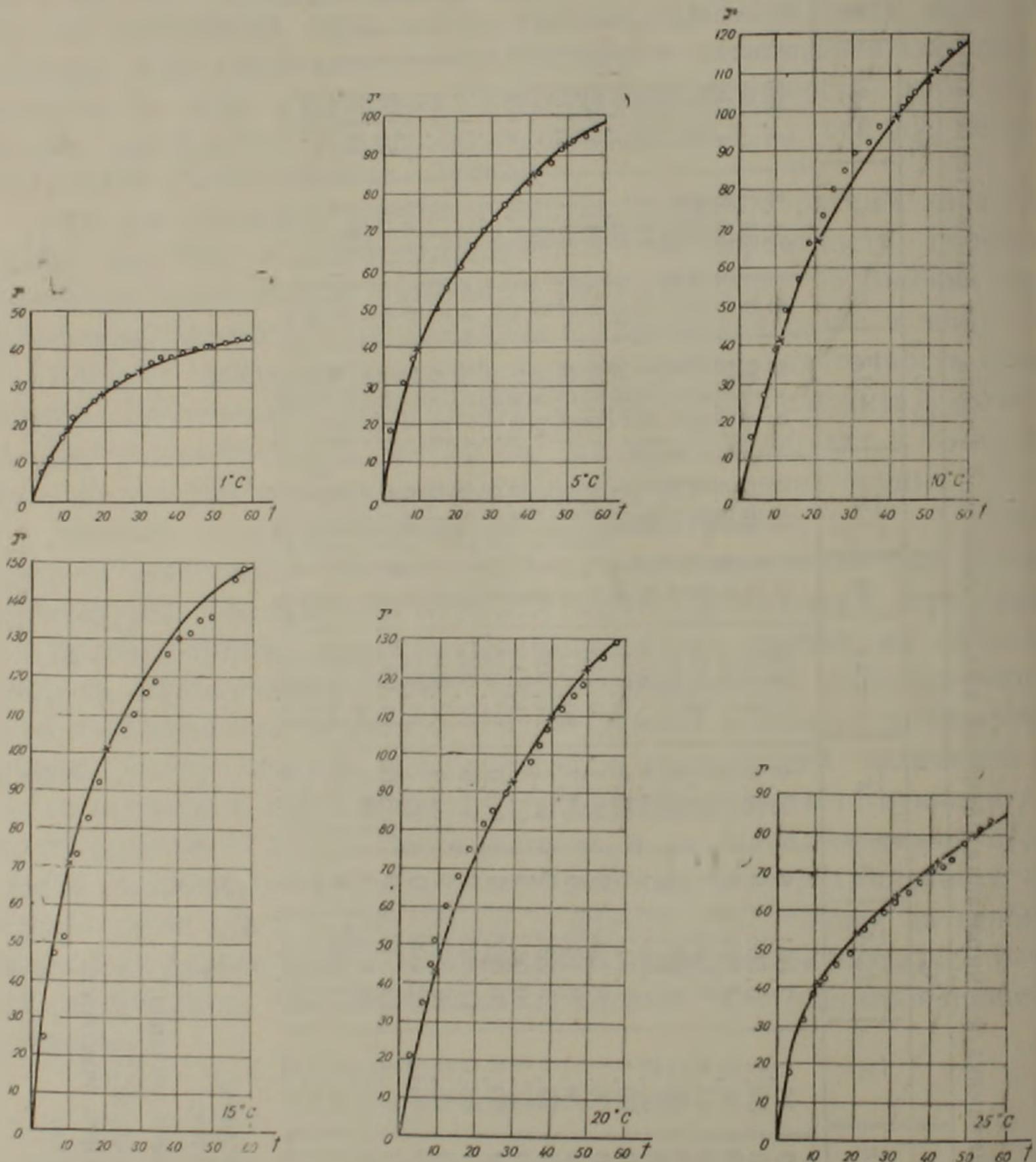


Рис. 1. Потребление корма молодью севанской форели при разных температурах. (ось абсцисс—время в минутах, ось ординат — рацион (в штуках), — эмпирические точки; x—x теоретические точки.

вычисления проводились по трем произвольно выбранным из табл. парам значений r и t . Различия между результатами расчетов очень незначительны, что свидетельствует о хорошем соответствии уравнения (3) эмпирической закономерности. В этом можно убедиться

также, рассмотрев графики (рис. 1), на которых показаны эмпирические точки и соответствующие им кривые вида (3). Из уравнений (2) (3) путем элементарных преобразований находим:

$$\frac{dr}{dt} = k \ln 10 (R - r).$$

Это в точности та зависимость, которая была продемонстрирована В. С. Ивлевым (3) при описании связи интенсивности питания с различными характеристиками популяций пищевых объектов. Смысл ее таков, что интенсивность питания в каждый момент времени пропорциональна разнице между максимально возможным при данных условиях рационом и количеством уже съеденной пищи. Рашевский (9) справедливо заметил, что в этом случае лимитирующим фактором является насыщение. Однако в предложенной им для выражения насыщения формуле

$$S(r) = 1 - \frac{r}{M}$$

предполагается, что M (равен нашему R) соответствует максимальной вместимости кишечника. Как будет показано ниже, это предположение неверно, так как величина R существенно зависит от температуры. Вернее, R —это то количество пищи, которое необходимо рыбе для полного насыщения в данных условиях. При этом интенсивность потребления корма становится равной нулю.

Результаты обработки исходных данных представлены в табл. 2.

Таблица 2
Значения характеристик питания форели
при разной температуре

№	$t^{\circ}\text{C}$	A	k	R
1	1	1,79	-0,0193	45
2	5	3,48	-0,0150	110
8	10	4,10	-0,0128	143
4	15	5,54	-0,0175	162
5	20	4,00	-0,0104	172
6	25	1,69	-0,0085	112

Из данных табл. 2 видно, что поведение показателей A и R в общем довольно сходно, хотя их максимальные значения наблюдаются при разных температурах. Попытка количественно охарактеризовать зависимость A и R от температуры привела к таким результатам: данные, приведенные на рис. 2, представлены в полулогарифмической системе координат. Видно, что в интервале $1-15^{\circ}$ и $1-20^{\circ}$ величины соответственно A и R линейно зависят от логарифма температуры. Соответствующие уравнения регрессии имеют вид:

$$A = 1,73 + 2,81 \lg t^\circ \quad (4)$$

и

$$R = 44,8 + 97,8 \lg t^\circ, \quad (5)$$

Прежде всего хочется отметить, что полученные экспериментально при 1° значения A и R (1,79 и 45,0) очень близки к найденным из уравнений величинам (1,73 и 44,8). Далее представляет интерес выяснить, при каких температурах форель перестает хотеть есть ($A = 0$) и не может есть ($R = 0$); приравнивая правые части уравнений (4) и (5) нулю, находим, что $\lg t^\circ A_0 = -0,615$ и $\lg t^\circ R_0 = -0,458$, откуда $t^\circ \min A_0 = +0,243^\circ\text{C}$ и $t^\circ \min R_0 = +0,348^\circ\text{C}$. Обращает на себя внимание практическая тождественность обоих результатов и вполне реалистичная их величина.

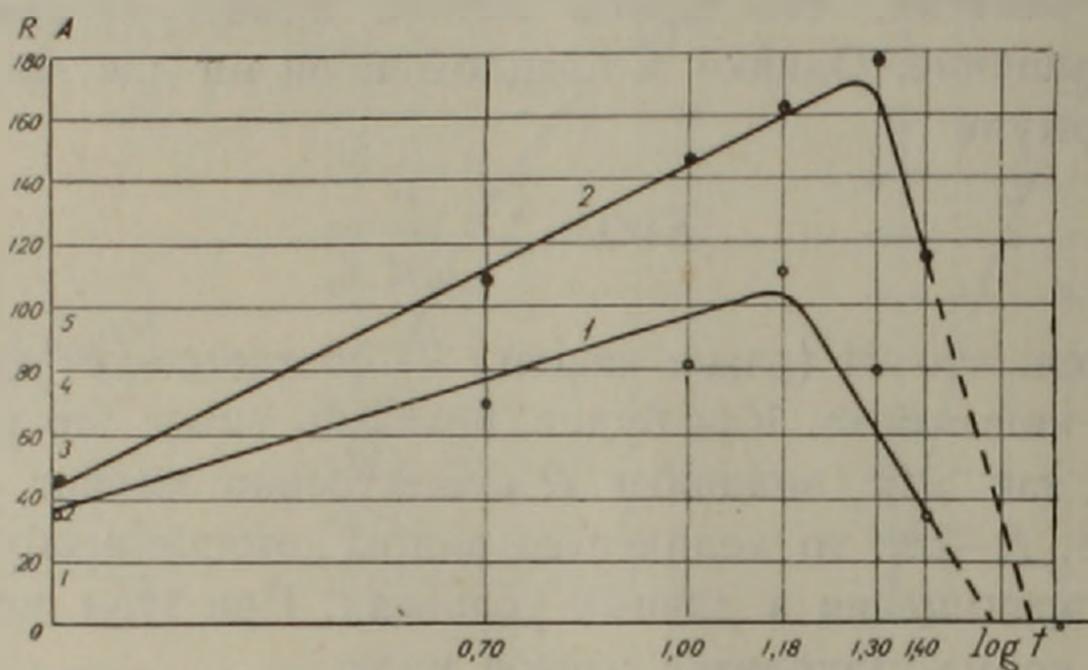


Рис. 2. Зависимость максимального рациона (R) и меры пищевой активности (A) от температуры. 1 — мера пищевой активности (A); 2 — максимальный рацион (R). (Ось абсцисс — логарифм температуры, ось ординат A и R).

Проведя, на глаз, прямые на графике рис. 2 через последние три точки кривой 1 и две точки кривой 2, попытаемся весьма приблизительно определить верхний температурный предел питания форели. В первом случае прямая пересечет ось абсцисс в точке $\lg t^\circ = 1,57$, откуда $t^\circ \max R_0 = 37,2^\circ$, во втором случае, $\lg t^\circ = 1,51$ и $t^\circ \max A_0 = 32,4^\circ$. Учитывая, что прямые проводились на глаз и что точки перегиба истинных функций в зависимости от температуры величины R и A неизвестны, следует принять совпадение результатов и здесь весьма хорошим. Эти величины, вероятно, выше летальных температур для лососевых рыб (⁷), но они такого порядка, при котором быстро происходит потеря возбудимости тканей пойкилотермных животных (⁸). Так как температурные зависимости A и R скорее всего связаны с регуляцией системы добычи и переваривания пищи, то не будет невероятным такое предположение, что при температуре $32-37^\circ$ имеются необратимые изменения в этой системе.

Выше было отмечено, что показатель R является оценкой предельного разового рациона рыбы. Как видно из наших данных, вели-

чины R не намного превосходят реальные часовые рационы, и поэтому их использование имеет определенный смысл. Зависимость R от температуры имеет такой же характер, как установленная Грэхэмом (8) зависимость активного обмена американской палии (*Salvelinus fontinalis*), (довольно близкого к форели, по температурным условиям обитания. вида) от температуры. Грэхэм связывает результаты своих измерений с изменением двигательной активности рыб при разных температурах, точно так же как и у нас изменения R происходят в общем согласованно с изменениями пищевой активности A при разных температурах. Соответствие наших данных данным Грэхэма еще не может служить подтверждением того, что температура совершенно одинаково влияет на основные слагаемые энергетического баланса рыб. В той же работе Грэхэма показано, что зависимость стандартного обмена неподвижной палии от температуры соответствует кривой Крога, имеющей совершенно иной характер. Кривую Крога было предложено использовать в качестве универсальной температурной функции дыхания (1) и, по мнению автора, питания рыб. Не имея возможности экспериментально измерить интенсивность питания неподвижных рыб при разной температуре, мы можем лишь заметить, что в природной ситуации питание и обмен рыб скорее всего занимают промежуточное положение между данными Грэхэма и нашими, с одной стороны, и кривой Крога—с другой. Следует также заметить, что практикуемое иногда умножение величины стандартного обмена на некоторый постоянный коэффициент (2) не может привести к оценке реальных трат на обмен с учетом активности, так как из данных Грэхэма и других авторов следует, что разница между активным и стандартным обменом сама зависит от температуры, и этот коэффициент не может быть постоянным. Разрешению этих вопросов могут способствовать наблюдения за двигательной и пищевой активностью и, одновременно, эффективностью добывания пищи у рыб за длительные (порядка суток) периоды времени.

Севанская гидробиологическая станция
Академии наук Армянской ССР

Վ. Ա. ՌԵԿՈՒՐՐԱՏՍՅԻ, Բ. ՅԱ. ՎԻԼԵՆԿԻՆ

Սևանի իշխանի մատղաշի ուսցիոնի ձևավորումը տարբեր ջերմաստիճաններում

Ուսումնասիրվել և որոշվել է Սևանի իշխանի (*Salmo ischchan typicus* Kessler) 2,5—3 սմ երկարության մատղաշի մի անդամվա ուսցիոնի ձևավորումը 1, 5, 10, 15, 20 և 25 աստիճան ջերմության պայմաններում:

Որպես կեր ծառայել են դիապտոմոնները, որոնք տրվում էին այնպիսի քանակությամբ, որպեսզի փորձի ընթացքում նրանց խտությունը կական փոփոխությունների չենթարկվի:

Փորձերի տվյալների հիման վրա ստացվել են կերի կաշուն պայմաններում մատղաշի սնվելու ընթացքը բնորոշող հավասարումներ, որոշված են մատղաշի սնման ջերմային սահմանները, եկարագրված է մի անդամվա ուսցիոնի (R) և քաղցած ձկան կերային ակտիվության չափի (A) կախվածությունը ջերմաստիճանից:

Л И Т Е Р А Т У Р А — Ц И Ц И Ь П Р И З П Р Ь

¹ Г. Г. Винберг, Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб, Минск, 1956, стр. 254. ² Г. Г. Винберг, Успехи современной биологии, т. 61, вып. 2, 274—293, 1966. ³ В. С. Ивлев, Экспериментальная экология питания рыб, М., 1955, стр. 252. ⁴ В. А. Рекубратский, В. С. Тен, Вопросы морской биологии, Тезисы симпозиума молодых ученых, 110—112, Киев, 1966. ⁵ В. Ю. Урбах, Биометрические методы, М., 1964, стр. 416. ⁶ Б. П. Ушаков, Зоологический журнал, т. 33, ⁹, 1292—1303 (1959). ⁷ I. R. Brett, Journal of the fisheries research board of Canada, V. IX, № 6, 265—323 (1952). ⁸ G. M. Graham, Canad. J. Resh., Sect. D, 27, 270—288 (1949). ⁹ N. Rashevsky, Some remarks on the mathematical theory of nutrition of fishes, Committee on Mathematical biology, The University of Chicago, 1959 (ротопринт).