

УДК 597.08.591.133.2

РОСТ И ЭНЕРГОбЮДЖЕТ МОЛОДИ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ
ONCORHYNCHUS MYKISS (WALBAUM) ПРИ ПОСТОЯННЫХ
И ПЕРЕМЕННЫХ ТЕРМОРЕЖИМАХ

В.В. ЗДАНОВИЧ*, В.Я. ПУШКАРЬ*, В.П. ПАНОВ, М.З. КЕЛЕХСАЕВ

(Кафедра анатомии, гистологии и эмбриологии животных)

Кратковременные периодические колебания температуры в пределах зоны температурной толерантности благоприятны для молоди радужной форели *Onchorynchus mikyss* Walbaum. В переменном терморежиме у форели наблюдается повышение скорости роста, улучшение продукционных и энергетических показателей по сравнению с оптимальной для роста постоянной температурой. Повышается эффективность использования пищи на рост, снижается расход кислорода на прирост единицы массы тела. Применение переменных терморежимов в форелеводстве позволит оптимизировать условия выращивания и реализовать потенции роста форели, получать крупную молодь в более короткие сроки.

Ключевые слова: молодь радужной форели, переменные и постоянные терморежимы, скорость роста, интенсивность дыхания.

Среди лососевых рыб радужная форель *Onchorynchus mikyss* Walbaum — один из наиболее популярных и широко распространенных объектов полноциклического культивирования в аквакультуре. Как наиболее эвритермный представитель лососевых радужная форель имеет максимальное широтное распространение и в результате широкомасштабного расселения была завезена на все континенты. В пределах зоны температурной толерантности, при условии наличия достаточного количества пищи и нормального содержания кислорода в воде, форель хорошо растет при 16–20°C. Повышение температуры воды до 22–23°C вызывает некоторое снижение темпа ее роста, а при 24–25°C — уменьшение интенсивности питания и резкое снижение скорости роста. В зависимости от температуры акклимации предпочитаемые темпе-

ратуры для радужной форели варьируют от 9,8 до 22,2°C [5, 18, 19].

Одним из путей интенсификации индустриального выращивания радужной форели признается зарыбление водоемов крупным посадочным материалом, позволяющим в дальнейшем получать товарную рыбу за один сезон. В связи с этим одной из актуальных проблем форелеводства является получение достаточного количества крупной молоди в короткие сроки. Как правило, оптимальные температурные условия для роста рыб при выращивании молоди в открытых водоемах наблюдаются на протяжении небольшого летнего периода, поэтому потенциальные возможности роста особей не реализуются. Одним из путей решения этой проблемы является использование терморегулируемых установок с замкнутым циклом водообеспечения, где создаются такие

Кафедра ихтиологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

температурные условия, при которых у молоди радужной форели максимально реализуются потенции роста и наиболее эффективно используется пища на рост [6, 9, 15].

Вопрос оптимизации температурных условий при подращивании молоди рыб, в т.ч. и радужной форели, остается далеко не ясным. В индустриальных условиях, как правило, используются постоянные температурные режимы, прогнозируемые в качестве оптимальных. Однако в естественных условиях реальны переменные. В естественных и искусственных водоемах наблюдаются суточные и сезонные флуктуации температуры, при этом амплитуда суточных колебаний температуры в умеренных широтах в летнее время может достигать от 3 до 12°C. Со значительными перепадами температуры сталкиваются рыбы при вертикальных миграциях в температурно-стратифицированных водоемах, в т.ч. и при их выращивании в садках [14, 15, 17, 19]. В работах ряда авторов показано, что в условиях переменных температур отмечается оптимизация роста и энергетики разных видов рыб, в т.ч. и радужной форели [2, 3, 12, 17]. Наибольший метаболический эффект у рыб наблюдается в переменных терморегимах при более частых колебаниях температуры с амплитудой 1—3°C [8].

Цель настоящего исследования — выяснение особенностей роста и энергобюджета молоди радужной форели при постоянных и переменных терморегимах.

Материал и методы исследований

Молодь радужной форели была получена из лаборатории Всероссийского НИИ прудового рыбного хозяйства (пос. Рыбное, Московская обл.). До начала опытов рыб содержали в течение 12 сут в аквариальных условиях при температуре 15-16°C и полном насыщении воды кислородом. Рыб кормили живым мотылем. В опыте 1 с целью

выяснения оптимальной для роста и эффективности конвертирования пищи постоянной температуры исследовали скорость роста, эффективность конвертирования пищи и параметры энергобюджета молоди радужной форели при температурах 17, 19, 21 и 23°C. В дальнейшем в параллельных опытах аналогичные показатели определяли как при постоянных температурах, близких к оптимальным, так и в переменном 19±2°C (опыты 2 и 3). В переменном терморегиме синусоидальные колебания температуры с периодом 3 ч осуществляли в автоматическом режиме с помощью самопишущего потенциометра КСП-4, оснащенного регулятором температуры. В опытные аквариумы (объем 20 л) помещали по 5 экз. молоди форели. Рыб взвешивали индивидуально в начале и конце опытов с точностью 0,01 г. Продолжительность последних равнялась 13 сут (опыты 1 и 2) и 7 сут (опыт 3). Содержание кислорода в воде поддерживали на уровне 90~95% насыщения за счет принудительной аэрации. Ежедневно половину объема воды в каждом аквариуме заменяли на свежую с той же температурой. Рацион составлял 30% от массы их тела в сутки.

В конце каждого опыта оценивали среднесуточные приросты массы тела, удельную скорость роста по формуле: $C_w = (\ln W_2 - \ln W_1) / t \cdot 100\%$, где W_1 и W_2 — средняя масса (г) рыб в начале и конце опытов, t — длительность опыта (сут). Для оценки эффективности использования пищи на рост определяли затраты корма как отношение массы потребленного за опыт корма к приросту массы рыб. Оценивали значения трофических коэффициентов первого (K_1) и второго (K_2) порядков. Первый из них находили по уравнению $K_x = Q_x : Q$, где Q_1 — энергия прироста, Q — энергия потребленной пищи. Второй вычисляли по уравнению $K_2 = Q_1 / (Q - Q_2)$, где Q_2 — энергия неусвоенной части

пищи [1, 2]. Интенсивность дыхания молоди радужной форели измеряли методом прерванного потока [11] с электрометрическим определением концентрации кислорода. Оценивали также величину расхода кислорода на прирост 1 г массы рыб.

При расчете параметров уравнений энергобюджета молоди радужной форели при постоянных и переменных терморегимах принимали, что содержание сухого вещества в теле молоди радужной форели и хирономид составляет соответственно 26,0 и 13,5%, а энергоёмкость соответственно 20,94 и 17,17 кДж/г сухого вещества. Энерготраты определяли, принимая оксикалорийный коэффициент равным 14,2 кДж/г • O_а[1, 2]. Статистическую обработку данных осуществляли с помощью программы «Статистика 5» с использованием критерия Стьюдента.

Результаты исследований и их обсуждение

В таблице 1 приведены экспериментальные данные о скорости роста и интенсивности обмена молоди

радужной форели при постоянных температурах. Установлено, что наибольшие среднесуточные приросты и скорость роста по сырой массе у молоди радужной форели наблюдаются при 17°C. Повышение температуры до 19 и 21°C приводит к снижению среднесуточных приростов массы и скорости роста по сравнению с 17°C соответственно на 21-25 и 17-22%. Дальнейшее повышение температуры до 23°C вызвало более выраженное снижение среднесуточного прироста массы тела и удельной скорости роста (соответственно на 37,5 и 33,4%). С повышением температуры от 17 до 19, 21 и 23°C закономерно возрастала интенсивность дыхания молоди радужной форели соответственно в 1,22 (P<0,05), 1,39 (P<0,01) и 1,47 (P<0,01) раза. Одновременно возрастал расход кислорода на прирост единицы массы тела по сравнению с температурой 17°C соответственно в 1,46, 1,77 и 2,19 раза. Полученные данные указывают, что при насыщающем рационе наиболее оптимальной постоянной температурой для роста и энергетики иссле-

Т а б л и ц а 1

Рост и энергетика молоди радужной форели при постоянных температурах (опыт 1)

Показатель	Терморегим, °С			
	17	19	21	23
Начальная масса рыб, г	6,62±0,51	6,54±0,50	6,52±0,48	6,56±0,62
Конечная масса рыб, г	9,77±0,63	9,04±0,69	8,84±0,66	8,50±0,83
Прирост массы рыб, г/сут	0,24	0,19	0,18	0,15
Скорость роста рыб, % в сут	2,99	2,49	2,34	1,99
Суммарный прирост, г:				
сырой массы рыб	15,6	12,35	11,7	9,75
сухой массы рыб	4,06	3,21	3,04	2,53
Рацион за время опыта, г:				
по сырой массе	131,0	129,0	129,5	130,0
по сухой массе	17,68	17,41	17,48	17,55
Интенсивность дыхания рыб, мг O ₂ /г · ч	0,496±0,024	0,605±0,104*	0,690±0,04**	0,728±0,017**
Потреблено кислорода рыбами за опыт, г	6,340	7,350	8,265	8,550
Расход кислорода на прирост 1 г массы рыб, г	0,402	0,588	0,712	0,881

* — разность по сравнению с терморегимом 17°C достоверна при P<0,05, ** — при P<0,01

дованной молодежи радужной форели является 17°C. Диапазон постоянных температур 19~21°C следует признать верхней субоптимальной для роста форели температурной зоной.

В таблице 2 представлены данные о темпе роста и энергетике молодежи радужной форели при постоянных терморегимах 17, 19, 21°C и переменном 19±2°C, когда температура периодически колеблется между оптимальным статическим температурным оптимумом (17°C) и верхней границей субоптимальной для роста температурной зоны (21°C). Результаты опытов 2 и 3 показывают, что наилучшие регистрируемые показатели при контрольных постоянных температурах у молодежи форели отмечаются при 17°C, как и в опыте 1. Повышение температуры до 19 и 21°C приводит к снижению среднесуточного прироста в среднем соответственно на 5,8 и 20%,

скорости роста — на 8,3 и 25,6%. При этом интенсивность дыхания возрастала в среднем соответственно в 1,07 и 1,25 (P<0,05) раза, а расход кислорода на прирост единицы массы тела — соответственно в 1,17 и 1,77 раза.

Сравнение полученных результатов в переменном и постоянных терморегимах указывает на несомненное превосходство всех регистрируемых показателей молодежи радужной форели в условиях осцилляции температуры. В переменном терморегиме 19±2°C среднесуточные приросты и скорость роста форели оказались в среднем в 1,08 и 1,21 раза выше, чем при температуре 17°C, соответствующей стационарному температурному оптимуму роста рыб. Интенсивность дыхания молодежи форели в переменном терморегиме в опыте 2 была на 11,7% ниже (P<0,05), чем при 17°C, а в опыте 3 — практически одинаковой с регистрируемой в

Таблица 2

Рост и энергетика молодежи радужной форели при постоянных и переменных терморегимах

Показатель	Терморегим, °C							
	опыт 2				опыт 3			
	17	19	21	19±2	17	19	21	19±2
Начальная масса рыб, г	9,35±0,48	9,45±0,84	10,0±0,56	8,53±0,70	9,67±0,50	10,13±0,58	11,03±0,62	8,05±0,66
Конечная масса рыб, г	12,8±0,80	12,57±0,96	13,28±1,0	12,33±1,08	12,0±0,82	12,37±0,88	12,50±0,90	10,53±0,84
Прирост массы рыб, г/сут	0,26	0,24	0,25	0,29	0,33	0,32	0,21	0,35
Скорость роста рыб, %/сут	2,41	2,19	2,18	2,83	3,08	2,85	1,79	3,84
Суммарный прирост за опыт, г:								
сырой массы	16,9	15,6	16,25	18,85	11,55	11,2	7,35	12,25
сухой массы	4,39	4,06	4,22	4,90	3,00	2,91	1,91	3,18
Рацион за время опыта, г:								
по сырой массе	182,0	182,0	182,0	182,0	110,0	112,0	116,5	101,5
по сухой массе	24,57	24,57	24,57	24,57	14,85	15,12	15,73	13,70
Интенсивность дыхания рыб, мг O ₂ /г·ч	0,502±0,018	0,546±0,012*	0,642±0,018*	0,443±0,021	0,513±0,15	0,551±0,22*	0,634±0,24*	0,522±0,25
Потреблено кислорода рыбами за опыт, г	8,675	9,375	11,655	7,205	4,665	5,205	6,265	4,070
Расход кислорода на прирост 1 г массы рыб, г	0,503	0,601	0,711	0,379	0,400	0,464	0,852	0,328

* Разность по сравнению с терморегимом 19±2°C достоверна при P<0,05.

постоянном терморегиме. Расход кислорода на прирост единицы массы тела при $19\pm 2^\circ\text{C}$ по сравнению с 17°C уменьшился в среднем в 1,27 раза.

В переменном терморегиме заметно улучшаются показатели использования пищи на рост молодью радужной форели. Как видно из таблицы 3, величина затрат при постоянных тем-

пературах (17, 19, 21 и 23°C) закономерно возрастает с ее повышением, составляя в среднем соответственно 9,5, 10,7, 12,7 и 13,3. В терморегиме $19\pm 2^\circ\text{C}$ величина кормового коэффициента в среднем составляла 8,9, что в 1,07 раза ниже, чем при оптимальной для роста постоянной температуре 17°C .

Таблица 3

Эффективность использования пищи на рост молодью радужной форели при постоянных и переменных терморегимах

Показатель	Терморегим, °C											
	опыт 1				опыт 2				опыт 3			
	17	19	21	23	17	19	21	19±2	17	19	21	19±2
Рацион, кДж	303,6	298,9	300,1	301,3	421,9	421,9	421,9	421,9	255,0	259,6	270,1	235,2
Прирост, кДж	85,0	67,2	63,6	53,0	91,9	85,0	88,4	102,6	62,8	60,9	40,0	66,6
Энерготраты, кДж	90,0	104,4	117,4	121,4	123,2	133,1	165,5	102,3	66,2	73,9	88,9	57,8
Неиспользованная энергия, кДж	128,6	127,3	119,1	126,9	206,8	203,8	168,0	217,0	126,0	124,8	141,2	110,8
Затраты корма, г/г	8,4	10,4	11,1	13,3	10,7	11,7	11,2	9,6	9,5	10,0	15,8	8,3
K_1 , %	28,0	22,5	21,2	17,6	21,8	20,1	20,9	24,3	24,6	23,4	14,8	28,3
K_2 , %	48,6	39,2	35,1	30,4	42,7	39,0	34,8	50,1	48,7	45,2	31,0	53,5

Трофический коэффициент первого порядка K_1 у молоди форели в переменном терморегиме $19\pm 2^\circ\text{C}$ оказался в среднем соответственно в 1,06, 1,19 и 1,38 раза выше, а трофический коэффициент второго порядка K_2 — соответственно в 1,11, 1,26 и 1,54 раза выше, чем при постоянных терморегимах 17, 19 и 21°C .

Улучшение эффективности использования пищи на рост, повышение скорости роста, уменьшение расхода кислорода на прирост единицы массы тела форели в переменном терморегиме в конечном итоге привели к заметным изменениям в параметрах уравнения энергобюджета молоди форели по сравнению с параметрами аналогичных уравнений в постоянных терморегимах (табл. 4). В переменном терморегиме $19\pm 2^\circ\text{C}$ по сравнению с постоянными температурами 17, 19 и 21°C доля энергии корма, идущая

на прирост, оказалась в среднем соответственно в 1,06, 1,19 и 1,38 раза больше, тогда как энерготраты рыб снижались с средним на 13,7, 22,8 и 34,2%. Относительно высокие показатели неиспользованной энергии в наших опытах могут быть объяснены значительной величиной суточного рациона, при которой может возрастать доля неиспользованной рыбами энергии корма [2].

Таким образом, полученные результаты убедительно показывают, что в условиях переменного терморегима, когда температура колеблется в пределах зоны температурной толерантности, все параметры роста и энергетики молоди радужной форели оптимизируются по сравнению с наблюдаемыми в благоприятных стационарных температурных условиях. Достоверно возрастают среднесуточные приросты и скорость роста рыб,

Уравнения энергобюджета молоди радужной форели при постоянных и переменных терморежимах

Терморегим, °С	Параметры уравнения энергобюджета
<i>Опыт 1</i>	
17	100Р = 28,0П + 29,6Т + 42,4Н
19	100Р = 22,5П + 34,9Т + 42,6Н
21	100Р = 21,2П + 39,1Т + 39,7Н
23	100Р = 17,6П + 40,3Т + 42,1Н
<i>Опыт 2</i>	
17	100Р = 21,8П + 29,2Т + 49,0Н
19	100Р = 20,1П + 31,5Т + 48,4Н
21	100Р = 20,9П + 39,2Т + 39,9Н
19 ± 2	100Р = 24,3П + 24,2Т + 51,5Н
<i>Опыт 3</i>	
17	100Р = 24,6П + 26,0Т + 49,4Н
19	100Р = 23,5П + 28,5Т + 48,0Н
21	100Р = 14,8П + 32,9Т + 52,3Н
19 ± 2	100Р = 28,3П + 24,6Т + 47,1Н
<i>Усредненные параметры уравнения энергобюджета</i>	
17	100Р = 24,8П + 28,3Т + 46,9Н
19	100Р = 22,0П + 31,6Т + 46,4Н
21	100Р = 19,0П + 37,1Т + 43,9Н
19 ± 2	100Р = 26,3П + 24,4Т + 49,3Н

Примечание. Р — рацион, П — прирост, Т — энерготраты, Н — неиспользованная энергия.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 07-04-00581).

Библиографический список

1. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. JL: Гидрометеиздат, 1989.
2. Бретт Д-Р-, Гроувс Д.Д. Физиологическая энергетика // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1983. С. 203-275.
3. Бугров Л.Ю., Михельсон С.В., Петренко Л.А. Результаты и перспективы использования переменного термального режима в форелеводстве. Тез. докл. Всес. семинара по интенсификации форелеводства. М., 1987. С. 10-12.
4. Вербицкий В.Б. Понятие экологического оптимума и его определение у пресноводных пойкилотермных животных // Журнал общей биологии, 2008. Т. 69. №1. С. 44-56.
5. Голованов В.К., Валтонен Т. Изменчивость термоадаптационных свойств радужной форели *Onchorynchus tikuys* Walbaum в онтогенезе // Биология внутренних вод, 2000. №2. С. 106-115.
6. Жигин А.В. Пути и методы интенсификации выращивания объектов аквакультуры в установках с замкнутым водоиспользованием (УЗВ): Автореф. док. дисс. с.-х. н. М., 2002.
7. Зданович В.В., Пушкарь В.Я. Новый подход к пониманию температурного оптимума для пойкилотермных гидробионтов // Современная экология — наука XXI века / Мат-лы международной научно-практической конференции. Рязань: РТУ, 2008. С. 391-396.

8. Зданович В.В., Пушкарь В.Я. Влияние частых периодических колебаний температуры на метаболизм рыб // Вопр. ихтиологии, 2001. Т. 41. №3. С. 429-432.
9. Ивойлов А.А., Чмилевский Д.А., Стадник М.А. Выращивание сибирского осетра и радужной форели в установке с замкнутым циклом водообеспечения, оснащенной погружным фильтром с постоянной регенирующей загрузкой // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. С.-Пб., 2007. Вып. 13. С. 16-29.
10. Канидьев А.Н. Биологические основы искусственного разведения лососевых рыб. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1984.
11. Кляшторин А.Б., Саликзянов Р.Ф. Установка для автоматического измерения дыхания рыб и других гидробионтов при заданных температурных и кислородных условиях // Вопр. ихтиологии, 1979. Т. 19. № 3. С. 558-561.
12. Константинов А.С., Зданович В.В., Пушкарь В.Я. Энергобюджет карпа *Cyprinus carpio* и золотой рыбки *Carassius auratus* в оптимальных стационарных и переменных терморегимах // Вестн. Моск. ун-та. Сер.16. Биология, 2005. № 1. С. 39-44.
13. Лейзерович Х.А. Повышение эффективности разведения атлантического лосося путем регулирования температурного режима при выращивании молоди // Лососевидные рыбы. Сб. науч. тр. Л.: Наука, 1980. С. 241-251.
14. Павлов Д.А. Лососевые (биология развития и воспроизводство). М.: Изд-во МГУ, 1989.
15. Стеффене В. Индустриальные методы выращивания рыбы. М.: Агропромиздат, 1985.
16. Яржомбек А.А., Лиманекий В.В., Щербина Т.В. и др. Справочник по физиологии рыб. М.: Агропромиздат, 1986.
17. Hokanson K.E.F., Kleiner C.F., Thorslund T.W. Effects of constant temperatures and diel temperature fluctuations on specific growth and mortality rates and yield of juvenile rainbow trout, *Salmo gairdneri* // J.Fish.Res.Board Can, 1977. V. 34. № 5. P. 639-648.
18. Myrick C.A., Cech J.J. Temperature influences on California rainbow trout physiological performance // Fish Physiology and Biochemistry, 2000. V. 22. № 3. P. 245-254.
19. Spina A.P. Thermal ecology of juvenile steelhead in a warm-water environment // Environ. Biol. Fish. 2007. V. 80. №1. P. 23-34.

Рецензент — д. с.-х. н. Г.И. Блохин

SUMMARY

Short-term periodic fluctuations of temperature within the limits of a zone of temperature tolerance are favorable for juvenile rainbow trout *Onchorhynchus mykiss* Walbaum. At variable thermoregimes in rainbow trout, increase of growth, improvement of productional and energetic parameters in comparison with optimum for growth in constant temperature is observed. Efficiency of feed on growth raises, consumption of oxygen on gain of mass unit of a body decreases. Application of variable thermoregimes in aquaculture will allow to optimize conditions of breeding and to realize potentials of rainbow trout growth, to get large young fishes in shorter time.

Key words: rainbow trout young fishes, nonconstant and constant temperature conditions, growth rate, intensity of respiration (breathing).

Зданович Владимир Владимирович — к. б. н., Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова. Тел. 939-25-38. Эл почта: zdanovich@mail.ru

Пушкарь Василий Яковлевич — к. б. н., Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова. Тел. 939-40-92. Эл. почта: vpushkar@mail.ru

Панов Валерий Петрович — д. б. н., РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева. Тел. 976-12-73.

Келехсаев Мурат Заурович — РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева. Эл. почта: kelex70@inbox.ru