

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ
им. А. Н. Северцова

РГБ ОА

На правах рукописи

ЧИНЯКОВ Игорь Константинович

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ФОРМИРОВАНИЯ
РАЦИОНОВ РЫБ

Специальность 03.00.10 - ихтиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва - 1994

Работа выполнена в институте эволюционной морфологии и экологии животных имени А.Н. Северцова РАН.

Научный руководитель: академик РАН Д.С. Павлов

Научный консультант:

кандидат биологических наук

Б.Я. Виленкин

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук, профессор Ю.С. Решетников

Кандидат биологических наук

В.С. Малютин

Ведущая организация - Институт океанологии Российской Академии Наук

Защита диссертации состоится "27" декабря 1994 г. в 10 час. на заседании специализированного Совета Д. 002.48.01 при Институте эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 117071, Москва, В - 71, Ленинский проспект, 33.

Отзывы в 2-х экземплярах, заверенные печатью, просим направлять по адресу: 117071, Москва, В-71, Ленинский проспект, 33, ИЗМЭЛ РАН, Учёному секретарю специализированного совета.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии РАН. Москва, Ленинский проспект, 33.

Автореферат разослан "25" ноября 1994 г.

Учённый секретарь

Специализированного Совета,
кандидат биологических наук

Л.Т. Капралова

Актуальность темы. Одним из основных подходов в исследовании питания животных является количественный. Изучение количественных аспектов питания рыб - это традиционное направление ихтиологии, которое и сейчас остаётся актуальным. Работы в этой области имеют большое практическое значение, в том числе, и для рыбоводства.

Мерой количества потребляемой пищи является рацион, под которым обычно понимают количество пищи, съеденное за определённый интервал времени /Ивлев, 1955/. Для изучения рационов применяются как полевые /Желтенкова, 1955; 1961; Fortunatova, 1955; 1961; Бокова, Карпевич, 1961; Fortunatova, Попова, 1973/, так и экспериментальные методы /Ивлев, 1944; 1955/. Выбор методов определяется при этом кругом задач, поставленных исследователем. Экспериментальные методы, по нашему мнению, более подходят для изучения рационов насыщения, которые являются элементарной единицей рационов более высокого порядка /суточных, месячных и пр./.

Разные авторы имеют различные подходы к определению достижения рациона насыщения. В одних случаях рацион насыщения считается достигнутым после окончания периода интенсивного питания /Brett, 1971; Nagata, 1989/, в других - критерием окончания питания служит некоторый отрезок времени /5-10 мин/, в течение которого питание не возобновляется /Elliott, 1975/. Поэтому при экспериментальном изучении рационов насыщения возникает необходимость исследования формирования рациона в течение интервалов времени, сопоставимых с образованием одного рациона насыщения или до достижения следующего за ним рациона насыщения.

При изучении питания большое внимание уделяется не только величине рациона и времени его формирования, но и степени влияния на рацион количества доступного корма. Из теоретических моделей питания, предложенных разными авторами, следует, что концентрация корма оказывает влияние не только на величину рациона, но и на способ его формирования /Тен, 1967; Rashevsky, 1959/. Способ формирования подразумевает возможность возникновения и последовательность характерных изменений интенсивности потребления пищи в течение опыта. Таким образом, при рассмотрении формирования рациона необходимо принимать во внимание скорость потребления пищи, время её потребления и частоту встречи рыбы с пищевыми объектами. Раскрывая связь между этими понятиями, можно подойти к

решению вопросов стационарности питания. Стационарным в данном случае можно считать такой процесс, скорость которого остаётся постоянной на достаточно длинных интервалах времени, сравнимых с временем насыщения. Из теоретических работ известно, по крайней мере, два режима стационарности питания /Тен, 1967; Rashevsky, 1959/ Практические работы в данной области немногочисленны /Виленкин, Берёзкина, 1989; 1992/.

Вполне вероятно, что формирование рациона может зависеть не только от концентрации корма, но и от способа питания рыбы /Андрияшев, 1944; 1955; Андрияшев, Арнольди, 1945; Боруцкий, 1960; Бокова, Карпевич, 1961; Фортунатова, 1951/. Можно ожидать, что динамика потребления пищи у хищной рыбы будет отличаться от таковой у бентофага или у рыбы с иным способом потребления корма. Поэтому представляет интерес сравнение процессов формирования рационов рыб, различающихся по способу питания.

Изучение времени и величины рационов насыщения позволило бы приблизиться к вопросу периодичности в питании рыб, неоднократно обсуждавшемуся рядом авторов /Фортунатова, 1955; 1962; Решетников с соавт., 1972/.

При исследовании зависимостей питания от концентрации пищи многие авторы находят различия в потреблении пищи животными при относительно высоких и низких её концентрациях /Ивлев, 1944; Рекубратский, 1967; Заика, 1973/. Некоторые авторы при этом упоминают о возможности существования так называемой минимальной непотребляемой биомассы, т.е. такой концентрации пищи, при которой питание не происходит вовсе /Винберг, Анисимов, 1969/. Экспериментальные работы в этой области крайне малочисленны и приводят к противоположным результатам /Mullin, 1963; 1975; Parsons et al., 1967; Frost, 1975/.

Для изучения рационов различных временных порядков применяются соответствующие методы исследований. Если на малых интервалах времени преобладает экспериментальный подход /Ивлев, 1955, Ishiwata, 1968/, то для длительных интервалов времени, сопоставимых с продолжительностью жизни хищника, применяются теоретические методы. При этом на основе данных, полученных в непродолжительных опытах /большая часть это рационы насыщения одиночных особей или их небольших групп/, моделируется пищевое поведение на интервалах времени порядка нескольких месяцев или лет /Пианка, 1981; Holling, 1959/.

Судя по теоретическим моделям, при определённом соотношении концентрации корма, скорости его потребления и способа питания рыбы, может наступить режим стационарного потребления пищи. Отсюда возникает вопрос, насколько применимы результаты непродолжительных, произвольных по времени опытов, питание в которых не всегда могло быть стационарным, к популяционным моделям, скорости питания в которых подразумеваются постоянными. Также остаётся неясным, имеет ли большое значение продолжительность эксперимента при изучении вопросов питания. Данные по этой проблеме можно было бы получить, отслеживая формирование рационов насыщения и рационов на отрезках времени, заведомо превышающих время насыщения. Такие данные нужны для выяснения механизмов, регулирующих скорости питания и для оценки возможности экстраполяции результатов кратковременных опытов на длительные отрезки времени.

Цель и задачи работы. Целью работы было экспериментальное изучение закономерностей динамики питания некоторых видов рыб при разном количестве доступного корма. В ходе исследований решали задачи:

- 1/ Получить данные по динамике потребления пищи и величине рационов рыб с различными способами питания за периоды, в два-три раза превышающие время насыщения, при разном количестве корма.
- 2/ Изучить степень влияния количества корма на интенсивность его потребления в разные периоды формирования рациона насыщения.
- 3/ Выяснить условия существования стационарных режимов питания в пределах указанных интервалов времени.
- 4/ Исследовать питание рыб при малых количествах корма и получить экспериментальные данные по вопросу существования минимальной непотребляемой биомассы.

Необходимо подчеркнуть, что в цели работы не входило моделирование в лабораторных опытах закономерностей питания рыб в природе. Изучали лишь один вариант из природного многообразия отношений "хищник-жертва": питание неподвижным кормом при заданном, постоянном в течение каждого отдельного опыта, его количестве.

При выборе объектов исследований внимание было уделено в основном видам, представляющим интерес для рыбоводства, с тем, чтобы полученные данные могли найти последующее применение на практике.

Научная новизна. Впервые на единой методической основе получены данные по формированию рациона рыб с разными способами питания. Выявлены и изучены периоды различной интенсивности потребления пищи за время опыта, заведомо превышающее время формирования рациона насыщения, при различных концентрациях корма. Установлена связь между наличием /длительностью/ этих периодов и количеством предъявляемого корма.

Экспериментально показано наличие двух стационарных режимов потребления пищи, обсуждены причины их возникновения и связь с некоторыми физиологическими особенностями рыб. Доказано существование переходного периода перед сменой режима пищедобывательной активности. Найден критерий для оценки окончания периода формирования рациона насыщения при относительно высоких концентрациях пищи, которое подтверждается поведенческими особенностями рыб.

Исследовано питание в широком диапазоне концентраций пищи. Проведено сравнение динамики питания рыб при относительно высоких и низких концентрациях корма. Выявлены принципиальные различия процессов формирования рационов рыб в этих условиях. Экспериментально показана возможность относительно быстрого потребления суточной нормы корма /применяемой в рыбоводстве/ у рыб, использовавшихся в опытах.

Практическое значение работы. Данные, полученные в ходе работы, предлагают ещё один путь поиска возможностей для повышения эффективности использования кормов. Он состоит в подборе определённой концентрации корма / частоты его подачи/ применительно к способу питания данного вида рыб. Кормление рыбы "по потребности" позволит также добиться более рационального использования кормовых ресурсов, так как становится возможным подобрать минимальную продолжительность периода питания, за который рыба потребляет суточную норму корма.

Многие аспекты работы имеют методическое значение для постановки опытов и создания моделей в области трофологии.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на Всесоюзном совещании "Поведение рыб" /Москва, 1989 г./. Результаты неоднократно докладывались на коллоквиумах лаборатории поведения низших позвоночных ИЗМЭЖ РАН и лаборатории биотехники культивирования гидробионтов в замкнутых системах ВНИРО.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 5 работ.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения и выводов. Работа изложена на 150 страницах машинописного текста и содержит 21 рисунок, 8 таблиц. Список цитируемой литературы включает 130 наименований, в том числе 48 на иностранных языках.

Во ВВЕДЕНИИ даётся обоснование актуальности проблемы и практической значимости работы, поставлены цели и задачи исследования.

Глава I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Большинство авторов, изучающих вопросы питания, близкие к рассмотренным в нашей работе, использовали один-два вида рыб, преимущественно лососевых /Brett, 1971; Elliott, 1975; Grove, 1978/. Необходимо было выяснить, какие из интересующих аспектов пищевого поведения являются общими для рыб с разными способами питания, а какие характерны для немногих видов рыб.

В связи с этим в ходе работы использовали рыб с разными способами питания: карпа, радужную форель, черноморскую ставриду, ленского осетра и севрюгу. Выбор объекта определял модификацию постановки опыта. В ходе экспериментов использовали два основных её варианта, в которые, в зависимости от конкретных задач, вводились некоторые изменения.

Первый вариант методики предполагал работу с частотой подачи корма, изменением которой в опытной ёмкости имитировали различные его концентрации. Известно, что в широком диапазоне концентраций пищи скорость плавания питающейся рыбы остаётся постоянной /Ивлев, 1944/. При этом изменения концентрации корма однозначно определяют частоту встречи рыб с пищевыми объектами. Поэтому есть все основания полагать, что в наших опытах с этой методикой менялась именно концентрация доступного корма. Этот же принцип заложен и в модель питания рыбы, предложенную Н. Рашевским /Rashevsky, 1959/. Из практических работ, в которых концентрация корма имитировалась частотой его подачи, известны опыты В.А. Рекубрятского /1967/. Учитывая сомнения в правомочности приравнивания результатов подобных опытов к полученным при питании рыб в условиях истинных концентраций, мы провели опыты с одной и той же группой рыб /ставрида/ по обеим методикам. Были получены

практически одинаковые результаты. Данные, полученные в опытах с карпом, также показали правомочность равного использования этих методик. Частота подачи корма в наших опытах выражается в г.мин⁻¹.

Во время опыта имитировали одну концентрацию корма, которую задавали последовательным внесением пищевых частиц через определённое время после подачи предыдущей частицы. При отказе рыб от корма несъеденные частицы удалялись из опытной ёмкости сифоном. Регистрировали время между схватываниями пищевых частиц, их количество. По результатам опыта строили графики формирования рациона каждой особи /при работе с одиночными особями/ или осреднённый для группы рыб. Так как все опыты проводили в лабораторных условиях, то для работы брали рыб небольших размеров.

Во втором варианте методики работали с истинными концентрациями пищи. Определённое количество пищевых частиц, соответствующее выбранной концентрации, перед началом опыта равномерно распределяли на дне аквариума. По мере поедания корма количество частиц поддерживали постоянным. Подобная методика была использована Gershanovich, Taufik /1992/. Регистрировали количество частиц пищи, съеденных за стандартные промежутки времени опыта: 5 или 10 мин. По этой методике работали с карпом, ставридой, ленским осетром и севрюгой. Концентрация выражалась в г/м².

Опыты с севрюгой проводили по такой же методике с тем отличием, что использовали минимальное количество корма. По результатам всех опытов строили графики формирования рациона.

Таблица. Объём исследованного материала.

Исследуемые вопросы	Объекты	Продолжительность опыта / ч /	Корм, масса I пищевой частицы /г/	Кол-во исследований рационов насыщ-я
1. Влияние продолжительности эксперимента на оценку скорости питания.	радужная форель	3,5	мантия кальмара 0,07	15
2. Периодизация питания, энергетические оценки питания.	карп	2-3,5	к/смесь, 0,15	47
	ставрида	3-3,5	мясо ставр. 0,1	24
	ленский осётр	3,5	мантия кальмара 0,09	21
3. Питание при минимальном к-ве корма	севрюга	3,5	мантия кальмара 0,05	32

Глава 2. ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЭКСПЕРИМЕНТА НА ОЦЕНКУ СКОРОСТИ ПИТАНИЯ

Как уже упоминалось, в некоторых теоретических работах по питанию рыб высказывалось предположение о том, что продолжительность эксперимента может оказывать влияние на оценку скорости питания /Rashevsky, 1959/.

При изучении зависимости рациона от концентрации пищи чаще всего исследуется питание в течение кратковременных /1,5-2 ч/ опытов, как правило, с одиночными особями или их малыми группами. Наиболее известны в этом отношении опыты В.С.Ивлева /1955/. Для описания зависимости рациона рыб от плотности корма им была предложена формула:

$$r = R (1 - e^{-k P}) \quad /I/,$$

где r - реальный рацион; R - максимальный рацион; P - концентрация корма; k - постоянный коэффициент, характеризующий изменение интенсивности питания.

Как уже упоминалось, результаты опытов В.С.Ивлева широко используются при составлении моделей взаимодействия популяций хищников и жертв /Holling, 1959/. Система "хищник-жертва" рассматривается на протяжении длительных интервалов времени. При этом питание "хищника" принято считать стационарным, т.е. скорость потребления пищи при данной концентрации остаётся постоянной в течение любого /обычно большого/ исследуемого периода питания.

Анализируя биологический смысл уравнения, предложенного В.С.Ивлевым, Н.Рашевский справедливо отметил, что методика опытов В.С.Ивлева не приводит к установлению стационарного режима питания. Н.Рашевский предположил, что с увеличением продолжительности опыта коэффициент k , который В.С. Ивлев считал постоянной величиной для каждого вида рыб, должен изменяться. Об этом же говорит и В.С.Тен /1967/, указывая, что при малой продолжительности опыта коэффициент должен расти пропорционально времени опыта. Это свидетельствовало бы о нестационарности питания в опыте. Известными моделями Н.Рашевского и В.С.Тена предполагается существование двух стационарных режимов питания - режима, когда наполнением желудка ещё можно пренебречь и режима, когда освобождение желудка происходит с постоянной скоростью.

Результаты опытов Б.Я.Виленкина и Е.В.Берёзкиной /1989/ заставляют предположить, что у безжелудочных рыб такие режимы действительно имеют место, на таких же рыбах работал В.С. Ивлев,

поэтому мы провели серию опытов на радужной форели - рыбе с другим способом питания.

Из наших результатов следует, что время непрерывного питания форели уменьшается в гиперболической зависимости от частоты подачи пищи. Из аппроксимирующего уравнения динамики питания рыб в условиях опыта следует, что при малых частотах подачи корма пищедобывательное поведение меняется, в силу чего основные закономерности питания описываются не так, как при использованных частотах.

На рис. 1 по опытным данным построены кривые, характеризующие зависимость рациона от частоты подачи пищи, найденные при разной продолжительности опыта. Кривые проведены по точкам, соответствующим длительности опыта в 5, 10, 15, 30, 45 и 60 минут. Получается, что каждой продолжительности опыта соответствует своя кривая, причём линия, полученная для 5- минутного отрезка, очень близка к прямой. На всём протяжении линейных участков кривых в области малых частот в каждом случае величина dr/dp остаётся постоянной. Её численное значение находим как коэффициент регрессии " β " рациона по частоте. Из уравнения /1/ следует, что $dr/dp = \mathcal{E}(R - r)$; если $r \ll R$, как в начальных участках кривых, то $dr/dp = \mathcal{E}R$. Таким образом, $\beta = \mathcal{E}R$.

Поскольку R - конституционный показатель рыбы и величина постоянная, по крайней мере, в условиях опыта, то изменения β зависят только от изменений параметра \mathcal{E} . На рис. 2 показаны величины β при разных частотах подачи корма. С учётом всего сказанного можно утверждать, что величина \mathcal{E} из уравнения В.С.Ивлева действительно возрастает пропорционально увеличению продолжительности опыта, что может быть свидетельством нестационарности всего процесса питания.

Аналогичные расчёты провели по результатам опытов на ленском осетре и севрюге - рыбах с иным типом пищедобывательного поведения. Используя кривые формирования рационов во времени, строили графики зависимости рациона от концентрации пищи для разной продолжительности опыта. Для каждой продолжительности получена своя кривая, что свидетельствует об изменении величины оценки скорости питания. Похожие данные получены нами в ходе опытов со ставридой. Gershonovich, Taufik /1992/ получили аналогичные результаты в опытах с молодьё бестера.

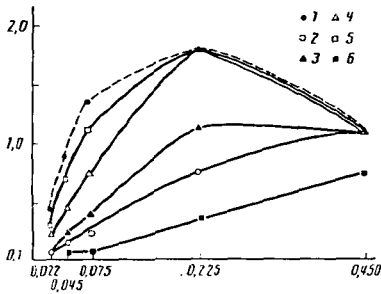


Рис. 1. Изменение рациона в зависимости от частоты подачи корма при разной продолжительности опыта. Продолжительность опыта / мин /: 1 - 60; 2 - 45; 3 - 30; 4 - 15; 5 - 10; 6 - 5. По оси абсцисс - частота подачи корма, г.мин⁻¹; по оси ординат - рацион, г.

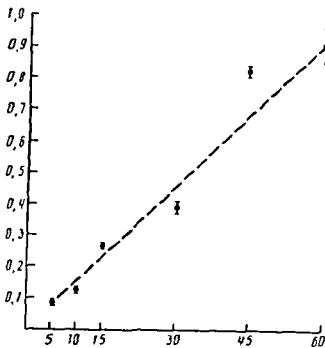


Рис. 2. Зависимость величины $dr/dp = \beta$ от продолжительности опыта. По оси абсцисс - время, мин; по оси ординат - величина β .

Результаты наших опытов показывают, что питание всех рыб во всех вариантах, кроме самых малых концентраций у севрюги и форели, было нестационарным на протяжении большей части опыта, исключая его начальный период. Тем не менее, ясно, что вопрос о возможности экстраполяции данных, полученных в стандартных кратковременных опытах, на длительные периоды состоятелен, однако, решение его требует значительных экспериментальных усилий. Имеются основания предполагать связь наличия стационарного режима с концентрацией пищи и с некоторыми особенностями конкретного вида рыб.

Глава 3. РЕЖИМЫ И ПЕРИОДЫ РАЗЛИЧНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ ПИТАНИЯ

Колебания пищедобывательной активности в ходе питания рыб описаны многими авторами /Beukema, 1968; Magnuson, 1969; Grove et al., 1978; 1985/. Теоретически колебания содержания метаболитов в крови рыбы, способные вызвать колебания интенсивности питания, предсказывались в модели В.С.Тена /1967/. В связи с этим определённый интерес вызывает сравнение возможных периодов различной пищедобывательной активности у рыб с разными способами питания, а также выяснение существования зависимости между колебаниями интенсивности потребления пищи и её концентрацией /частотой подачи/.

Результаты наших опытов на пяти видах рыб позволяют сделать некоторые обобщения относительно формирования рациона рыб в ходе каждого эксперимента. Прежде всего, за исключением вариантов с наименьшим количеством корма в работах с форелью и севрюгой, можно выделить два периода с разной степенью пищедобывательной активности, которые характеризуются определёнными чертами поведения рыб. Сразу после начала опыта питание у всех рыб происходило с максимальной для каждого варианта интенсивностью, и скорость его была относительно постоянна. При этом желудочные рыбы, как правило, в течение первого периода питания набирали большую часть своего рациона за время данного опыта.

Продолжительность периода наиболее интенсивного питания у всех исследованных рыб сравнительно невелика и занимает менее половины всего опыта. У карпа, ставриды и форели можно выявить тенденцию к гиперболической зависимости продолжительности непрерывного питания от концентрации пищи. У осетровых подобной зависимо-

сти не наблюдается.

Поведение всех рыб в первом периоде опыта почти одинаково: вначале проявлялась повышенная активность, при достаточно больших концентрациях заглатывалось по несколько пищевых частиц сразу, при групповом кормлении форель и ставрида хватали корм, опережая друг друга, осетры в аналогичной ситуации оттесняли конкурентов от пищи. К концу этого периода интерес к корму ещё имел место, однако, потребление его постепенно прекращалось.

У всех исследованных рыб питание в начале каждого опыта происходит практически непрерывно. Коэффициент линейной регрессии рациона по времени, вычисленный до перелома кривой динамики питания, возрастает с увеличением концентрации /частоты подачи/ пищи, что может говорить о влиянии количества корма на интенсивность питания в первом периоде опыта. Количество корма, которое рыбы могут проглотить за небольшой отрезок времени, ограничивается объёмом желудка у форели, ставриды и осетра, хотя это не единственная причина /Рекубратский и Виленкин, 1968/, вероятно, поэтому у названных рыб при разных концентрациях пищи достигаются близкие значения рациона. У карпа рацион первого периода опыта определяется объёмом передней части кишечника. Вместе с тем, поступление пищи ограничено её концентрацией /частотой подачи/. Именно поэтому мы наблюдали увеличение продолжительности первого периода при снижении концентрации. Сопоставив эти данные с моделью питания рыбы, предложенной Н.Рашевским и В.С.Теном, можно утверждать, что первый период питания рыб в наших опытах /за исключением осетровых/ соответствует описанному авторами стационарному процессу, при котором потребление пищи определяется свободным объёмом желудка.

После окончания непрерывного питания во всех вариантах опытов /кроме проводившихся при минимальном количестве корма/ отмечали переходный период, выражавшийся в полном отказе от корма. Различия в формировании рационов желудочных и безжелудочных рыб начинают наиболее ярко проявляться с этого момента. Переходный период гораздо короче у второй группы рыб. Этот период, вероятно, соответствует такому состоянию рыбы, когда опорожнение желудка только начинается, а потребление не может возобновиться по ряду причин, в частности, из-за наполненности желудка.

Второй период питания представляет собой неритмичное чередование потребления пищи с отказами от неё, которые более харак-

терны для желудочных рыб. Все виды рыб при этом могли показывать часть набора поведенческих реакций, сопровождающих явление насыщения, однако падение скорости питания до нуля во втором периоде, которое в ряде случаев имело место у форели, ставриды и осетра, у карпа не наступало. Эти наблюдения, прежде всего относящиеся к желудочным рыбам, подтверждают теоретические результаты В.С.Тена /1967/, математическая модель которого допускает возникновение колебаний интенсивности питания. Снижение "лабильного запаса" и возобновление в связи с этим пищевой активности рыб приводят к тому, что рыбы стремятся удовлетворить потребности в пище и, видимо, как можно быстрее.

Северюга во второй части опытов показала все три варианта пищевого поведения, отмеченные нами ранее /рис. 3/: в зависимости от концентрации корма питание могло не возобновляться вообще или проходить с малой интенсивностью. В одном варианте /рис. 3а/ она лишь немного понизилась по сравнению с начальной.

Таким образом, концентрация равномерно распределённого корма может влиять на режим его потребления. Смена режима пищедобывательной активности определяется концентрацией пищи, где время смены - величина переменная, а рацион при смене - величина сравнительно постоянная при прочих равных внешних условиях, по крайней мере, для желудочных рыб и определяется при этом объёмом их желудка.

Глава 4. БЮДЖЕТ ВРЕМЕНИ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ОЦЕНКИ ПИТАНИЯ

Нами были получены данные о распределении времени, затраченного на формирование суточного рациона. Благодаря проводившемуся в течение каждого опыта наблюдению за формированием рациона, стало возможным вычислить время, затраченное на потребление различных количеств пищи относительно веса рыбы.

Известно, что величина рациона во многом определяется калорийностью пищи /Хоар, Рендолл, Бретт, 1983; Elliott, 1975/. Судя по данным литературы, для рыб, использовавшихся в наших опытах, суточные нормы потребления корма составляют от 3% /Rozin, Meyer, 1964/ до 16% /Сирак с сотр., 1976/, при использовании кормов промышленного производства. Поэтому мы сочли возможным применить для оценки временных характеристик рационов их промежуточные величины: 5 и 10% от веса рыбы. При этом мы учитывали, проводя необходимые расчёты, что по калорийности используемые

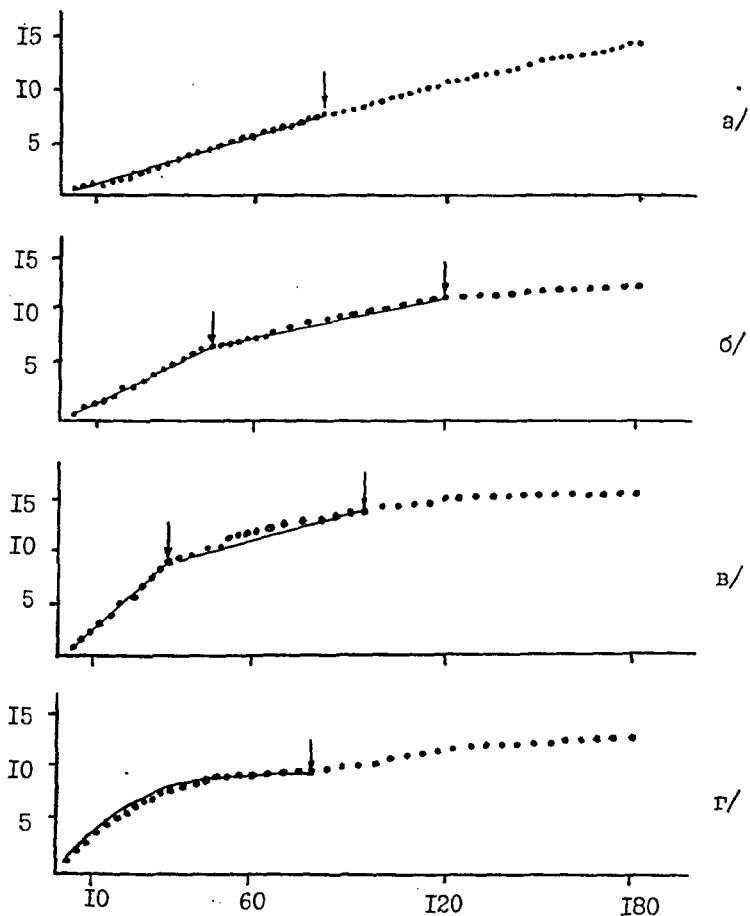


Рис. 3. Формирование рациона севрюги за стандартное время опыта при разных концентрациях пищи / г/м²/: а/ 0,0235; б/ 0,0515; в/ 0,1413; г/ 0, 2569. Стрелками отмечено окончание периодов непрерывного питания. По оси абсцисс - время опыта Т /мин/, по оси ординат - рацион R / % /.

нами корма не уступают промышленным.

Рацион карпа при использовании частот подачи корма составлял к окончанию времени эксперимента 5% от веса рыбы или немного больше. За первый период наиболее активного питания рыбы поедали корм в количестве около 3% от своего веса. Длительность этого периода при различных частотах подачи пищи колебалась от 30 до 60 минут. В опытах с рыбами меньших размеров, при использовании истинных концентраций, за первый период опыта количество потреблённой пищи составляло около 5-10% от веса, к концу опыта доходя до величины 20%.

Ставрида за время опыта также потребляла достаточное для неё количество корма. Его долю, составляющую 5% от веса рыбы /0,85 г/, ставрида набирала за сравнительно небольшой /5-35 мин/ период времени, за исключением частоты 0,11 г.мин⁻¹. Так как в качестве корма использовали мясо ставриды, то по калорийности опытные рационы, очевидно, ненамного отличались от естественных.

Форель за 210 минут опыта, в зависимости от варианта, потребляла от 12 до 22% корма относительно своего веса. Большая часть этого рациона, как уже упоминалось, набиралась за начальный довольно короткий период опыта /9-60 мин/, кроме варианта с частотой 0,022 г.мин⁻¹. Соответственно, количество пищи, равное 5% от своего веса /0,5 г/ рыбы потребляли за ещё меньший промежуток времени.

Доля рациона, набранная за первый период питания ленского осетра, составляла 8-15% от веса рыб. За первые полчаса в трёх вариантах опыта рыбы потребляли 10% пищи от своего веса, а за период времени около полутора часов рацион увеличивался до 15%; при этом наступало насыщение, и рыбы почти не питались в оставшееся до конца опыта время. Гершанович и Тауфик /Gershanovich, Taufik, 1992/ также сообщают, что молодь бестера сходных размеров за сопоставимое время потребляла в лабораторных условиях кальмара в количестве от 6,5 до 9% от собственного веса.

Северюги затратили несколько больше времени, чем осетры, на достижение долей рационов, соответствующих 10% от своего веса: от 45 до 160 минут. Рационы к концу опыта составили от 10 до 15% от веса рыб, однако, в трёх вариантах из шести питание могло бы ещё продолжаться, судя по экстраполяции кривой формирования рациона.

Рыбы пяти видов, представляющие несколько типов пищедобыва-

тельного поведения, в ходе наших опытов обнаружили сходные тенденции в формировании рационов. Почти во всех случаях за относительно короткое время рыбы потребляли количество пищи, необходимое для удовлетворения своих энергетических потребностей. Следовательно, всё остальное время суток рыбы могли без ущерба для себя не питаться, при условии, что эффективность ассимиляции одинакова для всех вариантов среди каждой серии опытов.

Наши данные позволяют поставить вопрос о влиянии концентрации корма /через характер формирования рациона/ на эффективность ассимиляции, а, следовательно, и на темп роста рыб. Результаты проведенных опытов позволяют по-новому взглянуть на бюджет времени рыбы в естественных условиях. В том случае, если природные концентрации доступного корма соответствуют опытным максимальным, тогда рыба /по крайней мере, с желудком/ в естественных условиях имеет гораздо больше времени, свободного от питания, чем это предполагалось до сих пор /Тарвердиева, 1967, 1968; Загора, 1971; Полянинова, 1979/, при условии постоянства значения эффективности ассимиляции.

Глава 5. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ПРИ САМЫХ НИЗКИХ И ОТНОСИТЕЛЬНО ВЫСОКИХ КОНЦЕНТРАЦИЯХ ПИЩИ

Имеющиеся в литературе данные позволяют предположить существование различий в потреблении пищи при её низких и достаточно высоких концентрациях /Ивлев, 1944; Заика, 1973; Holling, 1966/. Данные в поддержку этого предположения получены и в наших работах.

При обработке результатов опытов с радужной форелью, как уже упоминалось, найдено формальное обоснование наличия иных закономерностей питания при малых концентрациях пищи по сравнению с относительно большими. График формирования рациона в варианте с частотой $0,022 \text{ г} \cdot \text{мин}^{-1}$ описывается прямой линией, это свидетельствует о том, что за 3,5 часа опыта насыщение так и не наступило. При этом набранный рацион превышал соответствующие величины при трёх более высоких концентрациях пищи. Аналогичным образом питались в условиях малой концентрации корма барбус /Виленкин, Берёзкина, 1989/ и молодь бестера /при меньшей продолжительности опыта/ /Gershanovich, Taufik, 1992/.

При наблюдении за питанием севрюги в области сравнительно малых концентраций пищи получены кривые формирования рационов ра-

зличного вида /рис. 3/. В варианте с наименьшей концентрацией пищи $0,0235 \text{ г/м}^2$ питание продолжалось на протяжении 3,5 ч практически без остановки.

Результаты опытов с форелью, севрюгой, а также данные других авторов в работах с барбусом и бестером показывают, что с уменьшением концентрации пищи график динамики её потребления всё более приближается к прямой линии, что свидетельствует об установлении стационарного режима питания при относительно низких концентрациях /частотах подачи/ корма.

В опытах с карпом, ставридой и осетром подобных результатов получено не было, однако, есть все основания полагать, что и для этих видов рыб могут быть подобраны такие концентрации пищи, при которых питание будет проходить в одном постоянном режиме, по крайней мере, в течение 3,5 часов. Одним из таких оснований является анализ времени интенсивного питания рыб в течение опыта. Для карпа, форели и ставриды были построены графики зависимости этого времени от концентрации пищи. Полученные кривые имеют вид гиперболы, подобно описанной В.С. Ивлевым /1944/, что может свидетельствовать о наличии иных механизмов потребления пищи в узком диапазоне относительно малых её концентраций по сравнению с высокими.

Интересно, что, хотя карп и ставрида не показали непрерывного потребления пищи при наименьших концентрациях, рационы их в этих вариантах также не являются наименьшими в своём ряду. Для каждого вида рыб мы построили графики зависимости рациона от концентрации /частоты подачи/ пищи, использованной в каждой серии опытов. Кривые проходят по точкам, соответствующим рационам к окончанию периодов наиболее интенсивного питания / рис. 4/. В четырёх графиках обращает на себя внимание выпадающая из общей зависимости начальная точка рациона при наименьшем количестве корма. Как уже говорилось выше, потребление корма в этих условиях ограничивалось большей частью внешними факторами - концентрацией пищи и почти не было ограничено наполнением желудка.

Подобное увеличение рациона при снижении концентрации пищи обнаружено у четырёх столь разных видов рыб. Это может говорить об общности процессов потребления и эвакуации пищи у желудочных и безжелудочных рыб при относительно малых её концентрациях.

Для всех рыб, кроме севрюги, отмечено снижение рациона опыт при высоких концентрациях /частотах подачи/ корма. Одной из при-

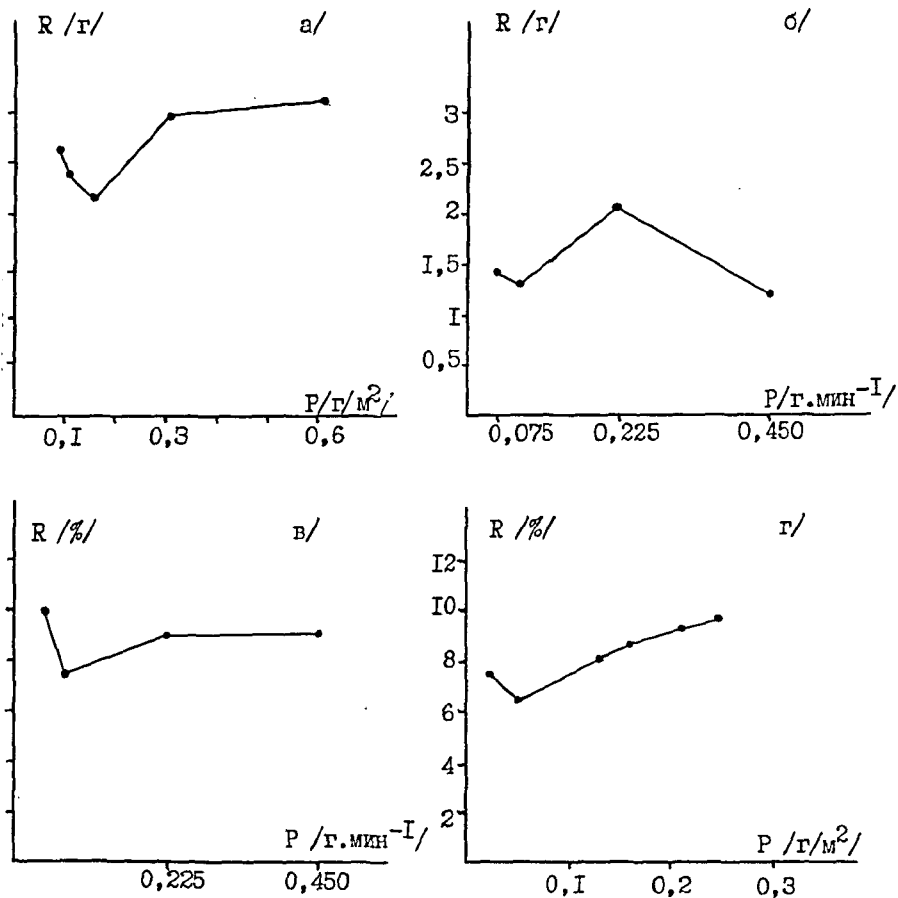


Рис. 4. Рационы периодов наиболее интенсивного питания: а/ карп; б/ радужная форель; в/ ставрида; г/ севрюга. По оси абсцисс - концентрация /частота подачи/ корма, по оси ординат - рацион.

чин этого может быть явления, называемое "эффектом смущения", достаточно широко описанное в литературе / Welty , 1934; Neil and Cullen , 1974; Milinsky , 1979; Marcotte, Browman , 1986/ и обусловленное различными причинами, которые также обсуждаются в нашей работе. Для севрюги это явление нами не было отмечено, так как в этой серии опытов были использованы заведомо более низкие концентрации пищи.

Результаты наших экспериментов позволяют продолжить решение проблемы стационарности питания. Показана возможность существования истинных стационарных режимов для форели и севрюги, т.е. рыб имеющих желудок. До сих пор были известны лишь данные, полученные на безжелудочных рыбах. Скорее всего, стационарность питания во многом определяется концентрацией предложенного корма. На организменном уровне влияние концентрации проявляется в соотношении скоростей поступления пищи и её переработки. При высоких концентрациях / превышение скорости поступления над скоростью переработки/ стационарное состояние на большей части опыта получить не удаётся. Наши результаты подтверждают теоретически разработанную модель питания рыбы по В.С.Тену /1967/, которая предусматривает устойчивый стационарный режим питания при недостатке пищи /при её малой концентрации/.

По всей вероятности, из-за морфо-физиологических различий рыб, имеющих и не имеющих желудок, возможности установления у них стационарного режима питания неодинаковы. Очевидно, такие режимы более характерны для видов, не имеющих желудка. Определённое значение имеет в этом отношении и способ питания. Идеальным вариантом для получения стационарного режима питания второго типа будет использование бентофага, не имеющего желудка и питающегося неподвижным кормом; противоположный вариант - пелагический хищник с активным поиском корма, имеющий желудок.

Данные наших опытов позволяют говорить об определяющем влиянии концентрации корма /частоты его подачи/ на пищевое поведение рыбы. При уменьшении концентрации пищи возрастает вероятность получения непрерывного /стационарного/ питания, а при её увеличении - появления длительных отказов от питания, по крайней мере для рыб, имеющих желудок.

ВЫВОДЫ

1. При достаточно высокой концентрации корма у рыб с разными способами питания /бентофаги и пелагические хищники/ выявлено два периода различной интенсивности потребления пищи. В течение первого периода, интенсивность питания в котором зависит от концентрации корма, потребляется большая часть необходимого суточного рациона. Во втором периоде интенсивность питания меньше по сравнению с первым, вплоть до полного отказа от питания.

2. Концентрация корма, предлагаемого рыбе, может оказывать влияние на его количество, потребляемое за время опыта. Наиболее чувствительна к изменениям концентрации пищи часть рациона, набранная за первый период опыта. При относительно высоких концентрациях пищи наблюдается некоторое снижение рациона опыта, что может быть связано с "эффектом смущения", описанным ранее в литературе.

3. Концентрация равномерно распределённого корма может оказывать влияние на режим его потребления рыбами. В условиях опыта экспериментально показаны два стационарных режима питания, теоретически предсказанные ранее в работах Н.Рашевского /Rashevsky, 1959/ и В.С.Тена /1967/. Первый - когда в начале опыта при достаточно высоких концентрациях пищи скорость питания определяется концентрацией предлагаемого корма. Второй режим стационарного потребления пищи определяется соотношением средней скорости поступления пищи и скоростью её обработки.

4. При работе с бентофагами не подтверждено существование минимальной непотребляемой биомассы, теоретически предсказанной рядом исследователей. При очень малых концентрациях пищи величина рациона определяется скоростью её поступления и при достаточной длительности опыта превышает рацион, полученные при более высоких концентрациях корма.

5. Для каждого вида рыб определённого размера, использованного в опытах, существует своя пороговая концентрация пищи, при которой рыбы в лабораторных условиях могут потреблять свою суточную норму пищи за 1 - 1,5 часа или меньшее время. При концентрациях, меньших пороговой величины, суточная норма пищи набирается за большее время.

ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ ОПУБЛИКОВАНЫ СЛЕДУЮЩИЕ РАБОТЫ:

1. Берёзкина Е.В., Чиняков И.К., 1989. Влияние концентрации корма на режим его потребления рыбами. // Тезисы Всесоюзной конференции по поведению рыб. Москва. ИЗМЭЖ им. А.Н. Северцова, с. 94.

2. Берёзкина Е.В., Чиняков И.К., 1991. Влияние концентрации корма на режим его потребления. // Труды Всесоюзного совещания по вопросам поведения рыб. Москва, ИЗМЭЖ АН СССР, с.204-213.

3. Виленкин Б.Я., Чиняков И.К., 1991. Экспериментальное изучение динамики потребления пищи молодью радужной форели *Salmo gairdneri Richardson*. // Зоологический журнал, 70, 3, с. 46 - 51.

4. Чиняков И.К., 1991. Экспериментальное изучение питания молоди севрюги *Acipenser stellatus Fall.*; Pisces, Acipenseridae/ при малых концентрациях пищи. // Зоологический журнал, 70, 8, с. 121- 126.

5. Чиняков И.К., 1991. Экспериментальное изучение формирования рациона молоди ленского осетра *Acipenser baeri* / при разной концентрации пищи. // Зоологический журнал, 70, 4, с.68-73.

ИИИ

Подписано к печати 22.11.1994 г. Формат 60 x 84 1/16 Заказ 198

Объём - 1,25 л.

Тираж 70

ВНИРО, 107140 Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17^а.