

ПОТРЕБЛЕНИЕ И УСВОЕНИЕ КОРМА ВОБЛОЙ

Е. Н. Бокова

CONSUMPTION AND ASSIMILATION OF FOOD BY THE VOBLA (*RUTILUS RUTILUS CASPICUS* JAK.)

By E. N. Bokova

В 1936—1937 гг. на Сев. Каспии одновременно с изучением содержания кишечника воблы были поставлены эксперименты по ее питанию. Для этого на пловучем рыбном заводе № 12 Волго-Каспийского госрыбтреста была организована полевая лаборатория, оборудованная 20 аквариумами, вместимостью по 3—5 ведер. Морская вода подавалась в них непрерывно с глубины 2—3 м.

В задачу нашего исследования входило:

- 1) определение суточного потребления корма воблой по сезонам,
- 2) скорость переваривания пищи при разных температурах,
- 3) пищевая ценность корма и его усвоение.

Характер питания рыб тесно связан с морфологией кишечного тракта, о чем имеются указания в работах Карпевич [6, 7, 8 и 9].

Вобла — безжелудочная рыба и является типичным бентофагом. Моллюски в ее питании, по данным Желтенковой [4], составляют 83 % всей пищи. Как и все карповые, она принимает пищу часто, но маленькими порциями.

Для опытов служили взрослые половозрелые рыбы длиной 15—19 см.

Случаев гибели рыб в аквариуме не было, поэтому можно считать, что вобла чувствовала себя хорошо. Все же иногда у подопытных рыб наблюдались заболевания плавников и ранки на губах, которые со временем заживали. Заболевания обнаруживались преимущественно зимой.

После того, как воблу помещали в аквариум, она не сразу принимала пищу, но через 2—3 дня привыкала к новым условиям и охотно кормилась.

После продолжительного голодания наблюдалось увеличение потребления корма (дрейссен), доходившее весной до 70% веса рыбы в сутки. В дальнейшем процент потребления корма снижался до обычных 35%.

Опыты проводились автором и А. Ф. Карпевич.

СУТОЧНОЕ ПОТРЕБЛЕНИЕ ПИЩИ ВОБЛОЙ

Методика определения суточного потребления корма воблой была следующая. Пойманную рыбу взвешивали, измеряли и брали с каждого экземпляра чешую. В аквариум сажали одну рыбу и ежемесячно взвешивали ее в марле, вес которой вычитался из общего веса.

Рыбы получали ежедневно живой корм, просчитанный и взвешенный; через сутки же вынимали из аквариума, просчитывали и взвешивали остатки корма и каловые массы. По остаткам корма учитывали съеденную пищу, а по каловым массам определяли усвоение потребленного корма. Перед взвешиванием живой корм просушивался на фильтровальной бумаге. Пищей воблам служили моллюски (*Dreissensia polymorpha*) и ракообразные: мизиды и гаммариды (*Mysidae* sp., *Pandorites platycheir*), которые у подопытных вобл всегда имелись в избытке.

В естественных условиях дрейссены составляют 43% всей пищи воблы, мизиды 0,5%, гаммариды 1,4% [4].

Мы поставили себе целью проследить потребление пищи в условиях, по возможности близких к естественным. Благодаря постоянному

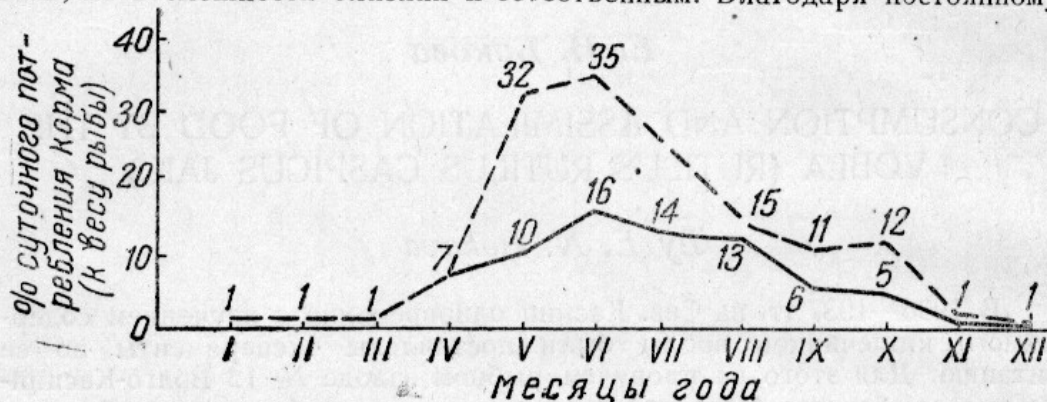


Рис. 1. Суточное потребление дрейссены воблой: — — — потребление в аквариуме при избытке корма; — — — потребление в естественных условиях (с поправками)

току воды температуры воды в аквариумах и в море почти совпадали. Только зимой, когда пловучий завод был переведен в Аграханский залив, в морозные дни температура воды в аквариумах была выше, чем в море, на 3—5°.

На рис. 1 показан на основании длительных опытов с шестью экземплярами годовой ход питания воблы дрейссенами в аквариуме. Кривая показывает отношение веса пищи, съеденной за сутки, к весу тела рыбы. Зимой (в декабре, январе и феврале) вобла питается очень слабо. В это время ей свойственны большая вялость, медленное движение плавников и жаберной крышки. При 5—10° вобла еще движется, но при температуре ниже 5°, особенно при 1—3°, она становится малоподвижной и может часами стоять на одном месте.

Те же подопытные рыбы весной и летом находятся в непрерывном движении. С конца марта и в апреле вобла начинает интенсивно питаться; максимум суточного потребления корма приходится на июнь (35%), затем питание постепенно ослабевает, несколько усиливаясь в октябре (12%); в следующие месяцы оно опять идет на убыль и зимой падает ниже 1%.

Просмотр кишечника воблы зимой 1937 г. (январь, февраль) во время стоянки пловучего рыбного завода в Аграханском заливе показал, что в кишечнике воблы имеется пища, но в очень незначительном количестве (наблюдения А. Карпевич).

Среднее суточное потребление корма (дрейссен) по сезонам, при наличии его в избытке, показано в табл. 1.

Среднее суточное потребление дрейссен по сезонам
(в процентах к весу рыбы)

Сезон	Средняя температура °C		Среднее суточное потребление корма ‰
	поверхности моря	аквариума	
Весна	~ 15	16	24 (апрель, май)
Лето	~ 24	23,5	35 (июнь)
Осень	~ 15	15,4	12 (сентябрь, октябрь)
Зима	—	7,5	1,5 (ноябрь, декабрь, январь, февраль)

С повышением температуры увеличивается потребление корма (см. табл. 2, рис. 2). Однако при одной и той же температуре, но в разные сезоны потребление его не одинаково.

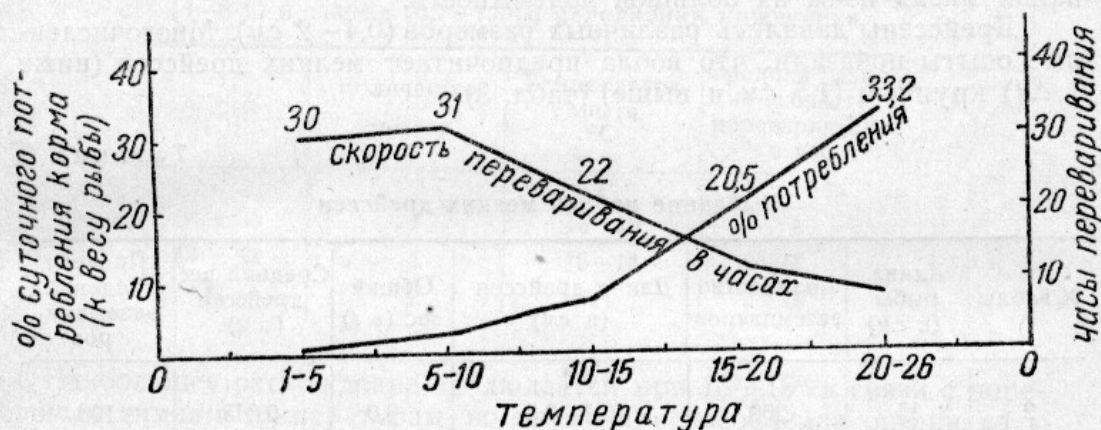


Рис. 2. Суточное потребление и скорость переваривания дрейссены воблой при разных температурах

Весной 1936 и 1937 гг. при 15—20° суточное потребление дрейссен (28,7‰) значительно больше потребления их при той же температуре осенью (17,2). Очевидно температура, оказывая сильное влияние на потребление корма, иногда играет второстепенную роль и уступает место другим факторам, а именно физиологическому состоянию.

Степень влияния температуры на потребление корма корректируется физиологическим состоянием рыбы, ее ростом, нерестом и проч. Определенное же физиологическое состояние отдельных видов рыб приурочено к определенным сезонам года.

Чтобы проверить, не влияет ли на потребление пищи одиночное содержание вобл, в июне был поставлен опыт с 5 рыбами в одном большом аквариуме. Потребление составило 35‰ в сутки, что совпадает с предыдущими данными (табл. 1).

По питанию воблы мизидами было поставлено девять опытов. При одинаковых условиях суточное потребление мизид оказалось ниже потребления дрейссен (табл. 2).

Суточное потребление дрейссен и мизид
(в ‰ к весу рыбы)

№ рыб	Температура °C	Суточное потребление		Время наблюдений			
		дрейссен	мизид	сезон	год	месяц	декада
1,4,6	15—20	17,2	11	Осень	1936	Сентябрь	II, III
1,4,6	15—20	22,6	17	Весна	1937	Октябрь	I
2a,5a	15—20	34,8	—	"	1936	Май	I, II, III
2a,5a	26	33,21	30	"	1936	Июнь	I
						Июнь	III
						Июнь	I, II
						"	I

Кроме того было поставлено несколько опытов на избирательную способность воблы: ей давались дрейссены, мизиды, гаммариды. Во всех комбинациях вобла предпочитала мизид, если же давались гаммарусы и дрейссены, то она поедала гаммарусов, оставляя дрейссен. По Желтенковой [4] в природе потребление воблой мизид очень невелико (0,5‰), что связано, по всей вероятности, с трудностью добычания мизид из-за их большой подвижности.

Дрейссены давались различных размеров (0,4—2 см). Многочисленные опыты показали, что вобла предпочитает мелких дрейссен (ниже 1 см) крупным (1,5 см и выше) (табл. 3).

Таблица 3

Выедание воблой мелких дрейссен

№ воблы	Длина рыбы (в см)	Количество экземпляров	Длина дрейссен (в см)	Общий вес (в г)	Средний вес дрейссен (в г)	Процент съеденных экземпляров
2	15	200	0,4—0,8	9,0	0,045	100
2	15	100	1—1,5	28,0	0,28	0

Крупная вобла (17-19 см) не употребляла в пищу дрейссен крупнее 1,5 см, даже при отсутствии другой пищи.

СКОРОСТЬ ПЕРЕВАРИВАНИЯ ПИЩИ¹⁾

Методика определения скорости переваривания была принята следующая. Рыба перед опытом выдерживалась голодной около суток, затем ей давалась пища, и по выходе последних порций кала определялось время окончательной эвакуации кишечного тракта.

Все подопытные объекты были половозрелы. Опыты кормления дрейссенами, мизидами и гаммарусами ставились при различных температурах и разных наполнениях кишечника. В табл. 4 показаны результаты их с максимальным (8—10‰) и со средним (2—5‰) наполнением кишечника. Под последним понимается процентное отношение веса пищи к весу рыбы [9].

¹⁾ Под скоростью переваривания мы понимаем количество времени, необходимое для эвакуации кишечника.

Таблица 4

Скорость переваривания естественных кормов при различной температуре

Температура °C	Скорость переварива- ния дрейс- сен в час	Число опытов	Скорость переварива- ния мизид в час	Число опытов	Скорость переварива- ния гамма- русов в час	Число опытов
2—5	30	2	—	—	—	—
5—7	31	3	—	—	—	—
9—11	22	7	—	—	—	—
13—15	22	6	—	—	—	—
16—18	12	7	17,5	7	—	—
20	9	3	14	2	—	—
26	8	8	9	2	7,5	2

Разница в скорости переваривания при максимальном и среднем наполнении кишечника дрейсенами невелика и не превышает в среднем 2 час. (табл. 5).

Таблица 5

Разница в скорости переваривания при максимальном (4—8%) и слабом (0,7—1,5%) наполнении кишечника

№ рыб	Количество опытов	Температура опыта °C	Средняя разни- ца скорости переваривания в час
54 и 53	4	13—15	4
54 и 53	4	16—18	2
11	2	21	0

Наибольшее расхождение наблюдается при 13—15° в связи с переходом к зимним температурам во время приспособления организма к зимнему существованию. При 21° разницы в скорости переваривания не наблюдалось.

Полученные результаты подтверждают мнение по этому вопросу Scheuring [11] и Mann [10], которые установили, что количество пищи может оказывать влияние на скорость переваривания только в узких пределах.

У Манна при кормлении плотвы тубифицидами и дафниями разница не превышала 2 час.

Особое место в этом вопросе занимают опыты Карзинкина [5] с зеркальным карпом, которые показали, что „при малом количестве корма средняя продолжительность переваривания была около 30 час., при обильном кормлении средняя продолжительность примерно была равна 10 час.“ (стр. 26, табл. IV).

В этих опытах с зеркальным карпом при малом количестве корма каждой рыбе в течение 52 час. давалось 10 хирономусов, вес которых был равен 0,08 г. Это количество является не только недостаточным кормом, но и голодным пайком, особенно если рыба уже голодала до этого. По выражению же Карзинкина, „карпята представляли по экстерьеру довольно захудалый материал“.

У безжелудочных рыб после продолжительного голодания и малого наполнения пищей кишечника при отсутствии повторной порции

наблюдается задержка кала. По указаниям Манна [1] эта задержка иногда бывает очень значительная и достигает одной недели. В опытах с воблой задержка остатков пищи достигала 10—15 час.

Очевидно, что в опытах Карзинкина, благодаря предварительному голоданию подопытных рыб, одновременному приему незначительного количества корма и отсутствию повторных порций, происходит задержка этой пищи в кишечнике. Сам же автор в другом месте этой работы говорит:

„Если рыбы потребляют малое количество корма, как следствие первоначального насыщения их, то это малое количество корма не проходит через кишечник более медленно, чем съеденный до этого корм“ (стр. 3, вывод 5).

Если давать минимальное количество пищи при прочих равных условиях, то средние скорости переваривания ее (табл. 6) при минимальном и среднем наполнении кишечника (табл. 4) почти совпадают.

Таблица 6

Скорость переваривания дрейссен при минимальном наполнении кишечника пищей

$t = 9 - 11^{\circ}$		$t = 16 - 18^{\circ}$	
Процент наполнения	Скорость переваривания в часах	Процент наполнения	Скорость переваривания в часах
0,6	15	0,9	11
0,8	33	0,8	14
0,6	18	0,7	9
Среднее 0,7	22	0,8	11,3

Все опыты с мизидами при одинаковых условиях показали, что время, необходимое для эвакуации кишечника, при кормлении мизидами больше, чем при кормлении дрейссенами (табл. 4).

Влияние качества пищи на скорость переваривания наблюдалось автором и Карпевич и на других морских рыбах [6, 8], а также Карзинкиным [5] на пресноводных рыбах.

С увеличением температуры необходимое для эвакуации кишечника время сокращается, а суточное потребление пищи увеличивается (рис. 2). Аналогичное явление наблюдалось также Арнольди и Фортунатовой [1] у черноморских рыб.

Повторное кормление воблы дрейссенами ускоряет переваривание пищи; например, при 26° вместо обычной скорости 7,5—8 час. мы имеем скорость 5,5 час. при повторном кормлении мушками (Diptera).

Выплевывание, обычное у карповых (карась и др.), наблюдалось и у воблы. Однако, если вобла была голодна и ей давались единичные организмы, выплевывание наблюдалось редко, в случае же обилия пищи вобла подбирала и нередко вновь выбрасывала ее.

ГОДОВОЕ ПОТРЕБЛЕНИЕ КОРМА

В табл. 7 приведены данные о потреблении дрейссен в аквариуме шестью экземплярами воблы.

Таблица 7

Суточное потребление дрейссен воблой (при условии избытка пищи в аквариуме)

Средний вес рыбы г	Месяцы	Средняя температура воды в аквариуме °С	Среднее потребление пищи в сутки (в ‰ к весу рыб)	Средний вес пищи, потребляемой в сутки г	Колич. пищи, съеденной в 1 мес. по отнош. к весу тела воблы
87	I	2—5	0,96	0,83	0,27
	II	2—5	1,3	1,13	0,83
	III	5—9	1,5	0,87	0,30
	IV	10	7,0	6,09	2,1
	V	18	32,0	27,8	9,6
	VI	22	25—38	30,78	10,6
	VII	25	25,0	21,75	7,5
	VIII	24	15,0	13,05	4,4
	IX	18	11,3	9,83	3,3
	X	— 13	12,43	10,81	3,7
	XI	8	2,67	2,32	0,8
	XII	2—5	1,1	0,95	0,3
За год	—	—	—	—	43,7

Отсюда видно, что при максимальном кормлении воблы дрейссенами в аквариуме годовое потребление составит 43 веса рыбы. Однако эта цифра не дает ответа на вопрос о годовом потреблении корма в естественных условиях.

Ежемесячное взвешивание подопытных вобл показало, что они в аквариальных условиях весной и осенью прибавляли в весе, зимой же теряли (табл. 8).

Таблица 8

Результаты взвешивания подопытных вобл, получавших корм (дрейссен) в избытке

№ воблы	Длина до и после опыта (в см)	Вес п ред опытом (г)	Результаты взвешивания				Результаты взвешивания			
			За период	Прибыль веса	За период	Прибыль веса	Дата	Вес (г)	За период	Прибыль веса
			Осень		Зима		Весна			
1	17—17	98	8/IX-13/XII 1936 г.	7	13/XII—16/II 1937 г.	—4	28/IV-1937 г.	77,5	28/IV—7/VI 1937 г.	+15,7
4	15—16	71	То же	0	То же	—6	То же	42,2	То же	+10
6	17—17	83	13 17/IX — /XII 1936 г	+14	То же	—7	То же	76,3	То же	+11,2
5	18—18,8	136		+20	То же	—15	—	—	—	
5а	17—17	74	—	—	—	—	16/V 1936 г.	74	16/V—20/VI 1937 г.	+8,5
2	15—16	56	—	—	—	—	То же	56	—	—

За время с 16/II по 20/IV 1937 г. подопытные рыбы сидели без корма. Прибыль веса у рыб № 1, 4 и 6 весной учитывалась, причем за исходный принимался вес от 28/IV 1937 г.

Как видно из табл. 8, осенью (IX-X-XI) две подопытных воблы (№ 6 и 5) ежемесячно прибавляли в весе, рыба № 4 все время сохраняла постоянный вес и лишь вобла № 1 убавляла в весе. Убыль веса рыбы № 1 объясняется ее болезненным состоянием, так как у нее были раны на губах, которые поджили только весной 1937 г.

Кривая роста воблы [12], пойманной в море в разные сезоны, полностью совпадает с кривой питания (рис. 1).

Просмотр чешуи подопытных вобл показал, что в аквариуме на ней происходило образование колец.

Для решения вопроса о годовом потреблении корма в естественных условиях мы использовали данные Желтенковой [4] о годовом ходе питания воблы по сезонам. Результаты этих исследований все же не дают представления о том, когда и сколько пищи захватила рыба, так как процент наполнения кишечника по этим данным отражает наполнение только на данное время. Анализ содержимого кишечника показал, что в нем находятся, главным образом, остатки створок раковин — самое тело моллюска или остатки его почти не встречаются. Вобла, вооруженная глоточными зубами, разламывает пищу, и если в передней части кишечника еще встречаются остатки мускулов, то ни в среднем, ни в заднем разделах они почти не встречаются. Следовательно, во время учета пищи при вскрытиях кишечника тело моллюска не учитывается. По приблизительным подсчетам, раковина составляет 50% веса моллюска.

Отсюда вытекает, что процент наполнения кишечника, полученный методом вскрытий, необходимо увеличить примерно в два раза (первая поправка). Для проверки этого заключения были поставлены опыты с тремя экземплярами воблы. Максимальный процент наполнения кишечника по Желтенковой (а именно 3%) был увеличен согласно предыдущему в два раза. Результаты опытов сведены в табл. 9.

Таблица 9

Вес рыб, которым с 28/IV по 8/VI 1937 г. отпускали 6—7% суточного потребления корма (дрейссен)

№ воблы	Длина см	Вес до опыта г	Вес после опыта г	Потеря веса за 40 дней г
56	16,5	79,0	69,4	9,8
58	15,54	71,6	60,6	11,0
63	15,5	67,0	62,0	5,0

Все эти экземпляры при даче пищи приходили в большое возбуждение, съедали ее моментально, и было ясно, что этой пищи недостаточно, вследствие чего у рыб и наблюдалась значительная потеря веса. Отсюда возникла мысль о необходимости ввести вторую поправку на скорость переваривания.

Наблюдения в аквариуме показали, что повторный прием пищи у воблы совпадает с передвижением первых порций пищи во вторую половину кишечника. Здесь происходит всасывание, формирование каловых масс, т. е. заканчивается эффективное переваривание и начинается выход первых порций кала. Например, при 25° полная эвакуация кишечника происходит в 8 час., первая порция кала выходит через 2 часа. Следовательно, примерно через 4 часа после начала кормления вобла обязательно возьмет вторую порцию пищи, которая, как известно, несколько ускоряет выход каловых масс. Четыре

часа составляют половину всего времени, необходимого для эвакуации кишечника при 26°. Следовательно, при любой температуре по прошествии половины времени, необходимого для эвакуации пищи из кишечника при данной температуре, вобла непременно возьмет повторную порцию пищи. Bajsov [16] в своей работе об оценке суточного потребления пищи рыбами в естественных условиях предложил формулу:

$$D = A \frac{24}{n},$$

где: D — суточное потребление,

A — среднее количество пищи в желудке,

n — скорость переваривания.

Если в эту формулу внести поправки, которые мы применяли при учете суточного потребления пищи воблой, то она несколько изменится. При питании воблы моллюсками она примет следующий вид:

$$D = 4A \frac{24}{n},$$

а при питании ракообразными, когда отпадает поправка на вес тела моллюска:

$$D = 2A \frac{24}{n}.$$

Если теперь, пользуясь формулой, высчитать максимальное суточное потребление пищи (моллюсков) воблой летом (из расчета максимального наполнения кишечника ‰), то получится, что оно равно 36‰.

В аквариуме вобла при избытке пищи летом в среднем потребляет в сутки количество пищи, соответствующее 35‰ ее веса, т. е. данные почти совпадают. Это совпадение для нас важно, поскольку мы эксперимент в аквариуме проверяем наблюдениями в природе, хотя и с некоторыми коррективами, а получив совпадающие данные, можем считать, что они в основном отражают истинное положение.

В табл. 10 помещены температуры моря, проценты наполнения кишечника по Желтенковой [4], скорость переваривания и суточное потребление корма воблой в процентах к весу рыбы после введения поправок к данным Желтенковой.

Таблица 10

Суточное потребление корма воблой по месяцам

Месяц	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Покказатели												
Температура, °C . . .	2	2	2	11,7	16,9	21,8	24,9	25,3	20,6	17	7,7	2
Процент наполнения кишечника по Желтенковой	—	—	—	1,77	1,32	1,44	1,24	1,13	0,64	0,74	—	—
Скорость переваривания дрейссен, час.	30	30	30	22	12	8,5	8	8	9	12	22	30
Суточное потребление корма после внесения поправки (в ‰ веса рыбы)	1	1	1	7,71	10,56	16,04	14,88	13,56	6,82	5,92	1	1
Ежемесячное потребление корма, г	26,1	26,1	26,1	201	275,4	418,5	388,2	354,0	177,9	154,3	26,1	26,1

Если подсчитать за год потребление корма воблой (весом 87 г) по Желтенковой [4] с введением поправок, то получим, что среднее годовое потребление пищи (моллюсков) в 24 раза превосходит вес рыбы. Кривая питания воблы в естественных условиях сходна по характеру с кривой питания воблы в аквариуме при избытке пищи, но располагается значительно ниже (рис. 1).

Конечно, средняя величина годового потребления корма не является абсолютно точной. При расчете, во-первых, не было учтено влияние нереста, во-вторых, было принято, что вобла питается только моллюсками, хотя фактически 17% всей пищи падает и на другие организмы, в частности на долю ракообразных приходится 6,8% (табл. 7). Суточное же потребление ракообразных, как наиболее ценной пищи, меньше, чем потребление моллюсков (табл. 2).

Имея для некоторых температур скорость переваривания мизид (табл. 4), мы нашли ее для остальных температур по скоростям переваривания дрейссен, вводя к ним соответствующую поправку на уменьшение скорости переваривания мизид (табл. 11). Эта поправка равна 33% и найдена путем сравнения скоростей переваривания мизид и дрейссен при 18 и 20°.

Таблица 11

Суточное потребление корма воблой по месяцам

Показатели \ Месяц	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Температура, °С	2	2	2	11,7	16,9	21,8	24,9	25,3	20,6	17	7,7	2
Процент наполнения кишечника по Желтенковой	—	—	—	1,77	1,32	1,44	1,24	1,13	0,64	0,74	—	—
Скорость переваривания мизид, час.	—	—	—	29	17,5	11,5	9,0	9,0	14	17,5	29	—
Среднесуточное потребление корма после введения поправок в % к весу рыбы, г	0,5	0,5	0,5	2,81	3,56	6,46	6,97	5,98	2,18	1,99	0,5	0,5

Тогда количество пищи, соответствующее годовому потреблению ракообразных, будет в 9 раз превышать вес воблы, т. е. будет в 2,6 раз меньше, чем при питании дрейссенами. Общее же усвоение мизид (83,8%), как наиболее ценной пищи в кормовом отношении, в 3 раза больше усвоения дрейссен (28,3%) (см. табл. 22).

Отсюда и кормовой коэффициент при питании моллюсками (дрейсены) очень велик: весной он равен в среднем для 4-х рыб 29%, осенью 31%. Кормового коэффициента для ракообразных, к сожалению, нет, но можно предполагать, что он будет значительно ниже, чем для моллюсков.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПИЩИ ВОБЛОЙ

Если мы знаем только качественный состав и количество потребляемого рыбами корма, то этого еще недостаточно для определения истинной пищевой ценности этого корма (Кнауэр, Карзинкин, Манн). К полученным величинам потребления корма мы можем подойти критически лишь на основании химического состава и калорийности его компонентов.

Для настоящей работы были произведены анализы пищи, употреблявшейся в опытах с воблой. Определялось содержание воды, азота,

жира, золы в пробах дрейссен, мизид и гаммарусов (анализы произведены ст. научн. сотр. ВНИРО З. П. Успенской).

Для определения влаги исследуемое вещество выдерживалось в сушильном шкафу при температуре не выше 60—70° до постоянного веса.

Зола определялась обычным способом. Навески (1—3 г) вначале осторожно обугливали в фарфоровом тигле при слабом нагревании, а затем слегка прокаливали. По охлаждении тигель с золой взвешивали и снова осторожно прокаливали (10—15 мин.) до получения постоянного веса.

Жир определяли, извлекая его серным эфиром в аппарате Сокслета.

Учитывая малое количество некоторых образцов опытного материала (экскременты) и стремясь сохранить единообразие метода, общий азот определяли следующим образом. Навеску измельченного вещества (около 0,050 г) обрабатывали концентрированной серной кислотой в колбе Кьельдаля при сильном кипячении до полного обесцвечивания жидкости. После этого жидкость из колбы Кьельдаля аккуратно переносили в мерную колбу (на 100 см³) и доливали водой до метки. Отсюда брали определенный объем жидкости в другую мерную колбочку и после соответственной, весьма тщательной обработки определяли азот в колориметре.

Параллельно было сделано несколько определений азота по общепринятому методу Кьельдаля. Результаты определений по обоим методам получились совпадающие.

Анализы дрейссен, как и следовало ожидать, благодаря большой раковине, обнаружили малое содержание азота и жира и большое количество золы (табл. 12).

Таблица 12

Состав дрейссены с раковиной

№ проб	Дата сбора	Сухой вес пробы (г)	Количество экземпляров	Длина (см)	Вода (‰)	Процент к сухому весу			
						общего азота	протеина	жира	золы
787	3/V 1937 г.	9,22	187	0,7—1,2	53,9	1,73	10,81	—	86,40
780	3/VI 1937 г.	1,95	50	0,6—1,0	51,33	1,79	11,18	—	87,15
250	22/X 1937 г.	7,45	144	0,2—1,2	—	1,52	9,50	0,781	88,23
188	14/X 1937 г.	10,75	50	0,4—0,8	53,7	1,55	9,68	—	—
249		22,53	255	0,2—2,0	56,2	1,24	7,75	0,585	86,20
Среднее		—	—	—	53,78	1,56	9,78	0,683	87,26

В опытах дрейссены давались живыми вместе с раковиной. Было проделано несколько отдельных анализов створок раковин и тела из одной и той же пробы (табл. 13).

Раковина дрейссены содержит незначительное количество азота (0,69‰). В основном азот содержится в теле моллюска (9,7‰). То же самое можно сказать и относительно жира, которого в раковине содержится 0,117‰, а в теле 6,84‰. Только для золы наблюдается обратное: в раковине имеется золы 94,62‰, а в теле 0,95‰.

Состав дрейссены (раковины и тела)

Таблица 13

Название пробы	Дата сбора	Количество экземпляров	Длина (см)	Вода (%)	Процент к сухому весу			
					общего азота	протеина	жира	зола
Раковина .	23/II 1937 г.	54	1,5—1,9	19,2	0,72	4,51	0,117	94,62
Тело . . .	23/II 1937 г.	54	1,5—1,9	90,3	9,54	59,62	7,46	10,25
Раковина .	22/II 1937 г.	174	1,2—1,3	15,5	0,79	4,93	—	—
Тело . . .	22/II 1937 г.	174	1,2—1,3	86,5	9,71	59,68	—	—
Раковина .	25/II 1937 г.	42	1,7—1,8	18,2	0,69	4,25	—	—
Тело . . .	25/II 1937 г.	42	1,7—1,8	85,5	10,75	67,18	—	8,34
Раковина .	26/II 1937 г.	146	0,5—1,6	17,6	0,56	3,5	—	—
Тело . . .	26/II 1937 г.	146	0,5—1,6	3,11	8,81	55,06	6,25	14,28
Среднее для раковины	—	—	—	17,6	0,69	4,29	0,117	94,62
Среднее для тела	—	—	—	87,4	9,7	60,38	6,84	0,95

Моллюски в количестве 7—10 видов составляют 83% всей пищи воблы Сев. Каспия [4]. При учете годового потребления корма воблой мы вели расчет, исходя из данных по потреблению и скорости переваривания дрейссен воблой.

Чтобы показать, насколько колеблется химический состав различных моллюсков, приводим табл. 14.

Таблица 14

Состав моллюсков по различным исследованиям

Название организма	Процент к сухому весу					Вода %	Ма- лых кало- рий на 1 г	Автор
	обще- го азота	про- теина	жира	угле- водов	золы			
Пластинчатожаберные								
Sphaerium	2,017	12,62	1,075	11,91	74,40	75,76	1296,5	Генг [2]
Dreissensia polym.	1,244	7,765	0,536	3,68	88,02	56	640,5	"
" "	1,58	9,78	0,683	—	87,26	52	—	Бокова
" "	—	—	—	—	—	50,38	630	Желтен- кова [4]
Adacna minima	2,29	14,31	2,33	—	75,58	—	—	Бокова
Pisidium	1,331	8,31	—	—	—	56,78	560,0	Яблонская [13]
Среднее	1,692	10,557	1,156	7,79	81,31	58	781,7	
Брюхоногие								
Bythinia	2,456	15,35	0,874	9,99	73,79	17,2	1357,0	Генг [2]
Planorbis carinata	2,26	14,14	2,04	7,57	76,25	—	1300,5	"
Paludina vivipara	2,68	16,78	0,90	6,67	75,65	—	1309,0	"
Limnea stagnalis	3,39	21,90	1,384	7,293	70,12	71	1635,5	"
" ovata	2,62	16,39	2,95	2,43	78,23	76,6	1307,5	"
" auricularia	2,65	16,56	1,04	13,76	68,64	70,2	1593,0	"
Physa fontinalis	7,12	44,48	4,093	44,49	6,93	17,8	4699,5	"
Среднее без Physa fontinalis	2,67	16,68	1,53	7,95	73,78	57	1,417	

Наши данные (Боковой, Желтенковой) по дрейссене очень близко подходят к данным Генга [2]. Из 11 исследованных видов моллюсков дрейссена по содержанию азота стоит на последнем (Генг) или предпоследнем (Бокова) месте, а по содержанию жира на последнем месте. Зато по содержанию золы дрейссена превосходит всех остальных моллюсков (88,02—87,04%). *Physa fontinalis*, обладая нежной, прозрачной раковиной, занимает особое место, почему и среднее для брюхоногих моллюсков выведено без нее.

Кроме дрейссен определялся химический состав мизид и гаммарид (*Pandorites platycheir*) (табл. 15).

Таблица 15

Химический состав гаммарид и мизид

Название организма	№ пробы	Дата сбора	Количество	Длина см	Сухой вес пробы г	Процент к сухому весу				Вода %
						общего азота	протеина	жира	золы	
<i>Pandorites platycheir</i> . . .		14/IX 1938	60	1,5	2,23	6,86	42,88	9,37	40	81,8
„ „ . . .	35	—	—	0,8	0,25	7,16	44,74	—	30,58	—
Среднее						7,01	43,81	9,37	35,29	81,8
Мизиды	764	30/V 1937	20	—	0,84	9,01	56,31	—	—	79,01
„	73	27/IX 1937	50	—	1,06	8,95	55,93	—	27,8	—
„	701	16/V 1937	5	—	0,18	9,31	58,18	—	—	82,0
„		10/XI 1938	100	2—3	7,44	10,44	65,25	8,19	15,11	—
Среднее						9,4	58,91	8,19	21,47	80,93

Если сравнить наши данные химического состава гаммарид и мизид с литературными, то получаются цифры одного порядка (табл. 16).

Сравнивая химический состав моллюсков с гаммаридами и мизидами, можно видеть, что пищевое значение первых несравненно ниже, чем гаммарид и мизид. Это происходит за счет баласта в виде раковины, на что указывал и Генг [2].

Выяснив пищевое значение кормов, которые мы брали для опытов с воблой, можно приступить к анализу их усвоения. Методика опытов была взята из практики кормления сельскохозяйственных животных [5, 8, 9]. По разнице съеденного корма и кала определялось количество пищи, усвоенной рыбой, независимо от того, идет ли эта пища на энергетические процессы или на прирост. Этой методикой недоучитываются азот мочи, выделения кожи, но обычно этим пренебрегают, считая выделения незначительными. Возможное выщелачивание кала в воде очень слабо [5, 10] и по Манну через 60 час. достигает 1—2%.

Сырой вес съеденной пищи пересчитывался на сухой по среднему проценту сухого веса соответственного корма. У дрейссен процент сухого веса равняется 48 (20 проб), у мизид 17,5 (3 пробы), у гаммарид 24,5. Сухой вес кала определялся путем высушивания его в каждом случае при 60—70°.

Усвоение дрейссен анализировалось в опытах со скоростью переваривания и с суточным потреблением. В первом случае экскременты вынимались сразу, максимум через полчаса, во втором один раз в сутки.



Химический состав гаммарид и мизид по разным исследованиям

Название организма	Процент к сухому весу						Вода %	Малые калории на 1 г	Автор
	общего азота	протеина	жира	углеводо-в	зола	хитина			
<i>Gammarus pulex</i> .	8,39	52,48	5,91	12,96	29,14	11,07	78,4	3921	Генг [2]
"	8,11	48,91	6,44	12,53	39,52	5,28	73,91	—	Мейер [15]
"	7,36	45,99	—	—	—	—	77,0	3357	Яблонская [13]
<i>Gammarus locusta</i> .	9,71	59,10	8,48	0,68	21,69	8,20	83,46	—	Мейер [15]
<i>Carinogammarus roes</i>	8,05	50,31	7,72	21,31	20,66	—	76,64	4443,5	Генг [2]
<i>Pandorites platycheir</i>	7,01	43,81	9,37	—	35,29	—	81,35	—	Бокова
<i>Gammaridae</i>	—	—	—	—	—	—	—	3920	Желтенкова [4]
Среднее	8,10	49,26	7,58	—	29,23	—	78,46	3910,3	
<i>Mysis flexuosa</i> . . .	11,86	73,91	3,34	2,67	13,55	5,62	2,67	—	Дельф [14]
<i>Mysidae</i>	9,09	55,81	—	—	—	—	—	—	Бокова
"	10,44	65,25	8,19	—	15,11	—	—	—	
Среднее	10,46	65,15	5,76	—	14,33	—	—	—	

Результаты опытов по общему усвоению дрейссен со скоростью переваривания и с суточным потреблением получились близкие. В опытах со скоростью переваривания дрейссен мы имеем усвоение в среднем 34%, в опытах с суточным потреблением 28%. Наличие некоторого расхождения в средних процентах усвоения можно отнести за счет неточности методики, в особенности, если мы имеем дело с малым количеством пищи и экскрементов.

Данные этих опытов приведены в табл. 17 и представлены графически на рис. 3, где кривые нанесены по максимальным температурам.

Таблица 17

Усвоение дрейссен при разных температурах
(опыты со скоростью переваривания)

Количество подопытных рыб	Количество опытов	Температура, °C	Средний процент усвоения			Месяц
			наполнение кишечника	по сухим весам	по азоту	
3	3	5—7	3,2	28,19	82,4	Декабрь
1	1	9—11	0,6	25,0	83,9	Сентябрь
3	5	15	4,37	26,2	84,5	Май
4	4	16—17	2,26	37,46	85,7	
3	3	20	2,1	44,81	—	Июнь
2	4	21—26	5,8	42,34	83,5	
Среднее		—	3,11	34,0	84,0	—

Процент общего усвоения при 7—15° остается почти неизменным. Колебание процента усвоения при этой температуре равно 3,19, что можно отнести за счет точности определений, которая падает, если мы имеем дело с малым количеством корма.

В интервале 15—20° кривая резко поднимается, что указывает на усиление общего усвоения. В пределах 20—26° (оптимум для воблы) общее усвоение почти не меняется, и колебание процента общего усвоения равно 2,47. Если же взять средние проценты усвоения при 7—15° (26,46%) и 15—26° (41,53%), то колебание будет равно 15%.

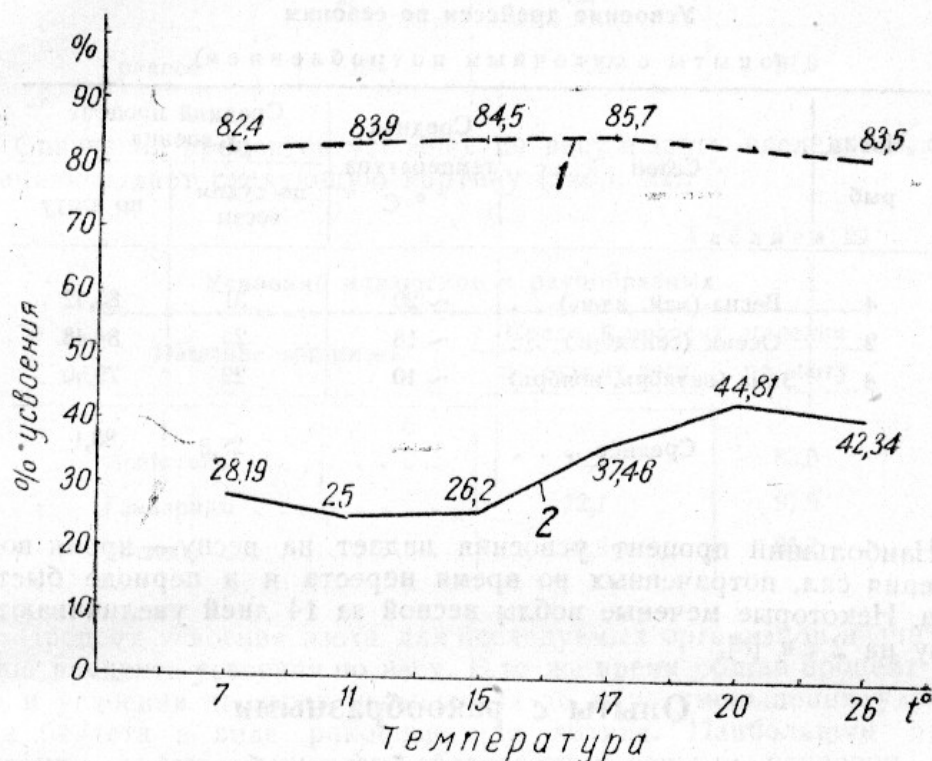


Рис. 3. Усвоение дрейссены воблой при разных температурах: — общее усвоение, --- усвоение азота

Процент усвоения дрейссен по азоту является более стабильным при всех температурах, и разница в нем не превышает 3,3.

Таблица 18

Усвоение дрейссен при различном наполнении кишечника

Число опытов	Наполнение кишечника (‰)	Средний процент усвоения по сухому весу
3	до 1	32,00
12	1-5	34,65
5	5-9	36,43

Согласно табл. 18 наполнение кишечника в незначительной степени влияет на усвоение (по сухому весу всего пищевого комка в целом), при условии если рыба не голодала до опыта. В противном случае, как показали опыты Карзинкина [5] (табл. XIII), на зеркальном карпе наблюдалась большая разница в усвоении (90,4 и 77,6%). Здесь, конечно, не надо смешивать детально разработанного Карзинкиным [5] вопроса об усвоении первых и последующих порций пищи. Но даже

внешнее наблюдение за первыми порциями экскрементов в опытах, проводимых до насыщения воблы, показали, что в виде кала выходят не только осколки раковин, но и остатки мышц, чего не наблюдалось в последующих порциях. Специальных опытов по этому вопросу не ставилось, и отдельные порции кала не исследовались.

Результаты опытов по изучению суточного потребления дрейссен приведены в табл. 19.

Таблица 19

Усвоение дрейссен по сезонам
(опыты с суточным потреблением)

Число рыб	Сезон	Средняя температура ° С	Средний процент усвоения	
			по сухим весам	по азоту
4	Весна (май, июнь) . .	~ 20	31	85,42
2	Осень (сентябрь) . .	~ 18	25	84,48
4	Зима (октябрь, ноябрь)	~ 10	29	79,50
	Среднее . . .	—	28,3	83,1

Наибольший процент усвоения падает на весну — время восстановления сил, потраченных во время нереста и в периоде быстрого роста. Некоторые меченые воблы весной за 14 дней увеличиваются в длину на 2 см [3].

Опыты с ракообразными

Методика опытов усвоения ракообразных была та же, что и с дрейссенами. В табл. 20 приведены результаты опытов со скоростью переваривания мизид.

Таблица 20

Усвоение мизид
(опыты со скоростью переваривания)

Число опытов	Процент наполне- ния кишечника	Температура ° С	Средний процент усвое- ния		Месяц
			по сухим весам	по азоту	
9	3,8	17—20	79,78	94,6	май, июнь
2	6	26	87,81	96,9	июнь
Среднее	4,9	—	83,8	95,7	

Опытов с суточным потреблением мизид не имеется. Поставлено небольшое количество опытов по суточному потреблению гаммарид (табл. 21).

Таблица 21

Усвоение гаммарид

(опыты с суточным потреблением)

Число опытов	Температура С	Средний процент усвоения	
		по сухому весу	по азоту
7	17—18	70,0	91,9
3	21	75,4	—
Среднее	19	72,7	91,9

Сравнение процентов усвоения по весу и азоту исследуемых нами организмов дает следующую картину (табл. 22).

Таблица 22

Усвоение моллюсков и ракообразных

Название организма	Средний процент усвоения	
	по сухому весу	по азоту
Дрейссены	28,3	83,5
Гаммариды	72,7	91,9
Мизиды	83,8	95,7

Процент усвоения азота для исследуемых организмов значительно выше процента усвоения по весу. В то же время общий процент усвоения и усвоения по азоту повышается по мере уменьшения удельного веса баласта в виде раковины или хитина. Наибольший процент усвоения свойствен мизидам, обладающим нежным покровом, содержащим хитина примерно в два раза меньше (5,62%), чем гаммариды (9,63%).

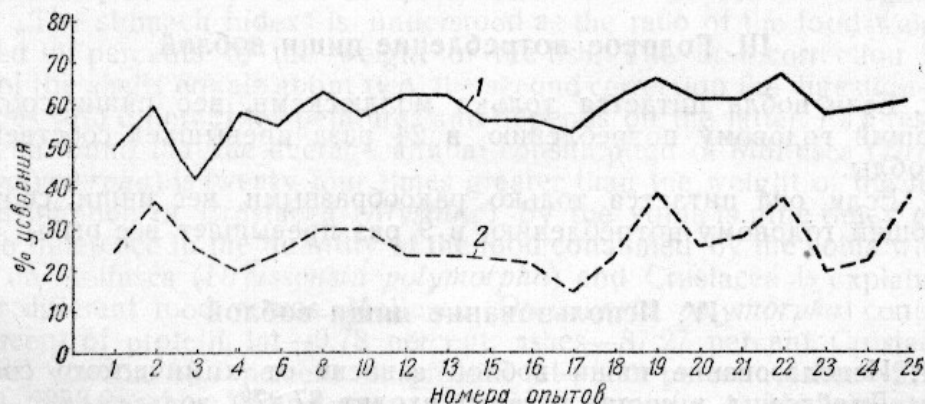


Рис. 4. Сравнение процента усвоения дрейссен в 25 опытах с воблой
№ 6: — сырые веса; ---- сухие веса

В исследованиях Яблонской [13] данные по усвоению (по весу и азоту) зеркальным карпом близких групп животных приближаются к нашим данным: усвоение (по весу) гаммарид равно 73,65%, моллюсков 26—34%, усвоение по азоту гаммарид равно 89,26%, моллюсков—86,37%.

При обработке результатов наших опытов мы пользовались весами сырой массы. Эти веса позволяют оперировать с ними непосредственно после опыта без предварительной обработки, в чем и заключается их преимущество перед весами сухой массы. Сравнение кривой (рис. 4) усвоения дрейссен по весам сырой массы с кривой усвоения дрейссен по весам сухой массы показывает, что ход кривых совпадает.

В заключение выражаю глубокую благодарность А. Ф. Каревич, А. А. Шорыгину и З. П. Успенской, оказавшим мне помощь в выполнении настоящей работы.

ВЫВОДЫ

I. Скорость переваривания пищи воблой

Эта скорость зависит от:

- 1) качества пищи и ее химического состава: например, моллюски перевариваются скорее ракообразных;
- 2) количества пищи, но в узких границах, не превышающих в среднем 2 час.;
- 3) температуры (рис. 2).

II. Суточное потребление пищи воблой

В аквариальных условиях на суточное потребление корма воблой влияет:

1. Качество пищи: пищи малой кормовой ценности вобла потребляет больше, чем пищи большей ценности (табл. 2, 12, 15).

2. Температура: с повышением ее увеличивается суточное потребление корма (рис. 2). Однако влияние температуры не всегда одинаково, и при 15—20° весной вобла потребляет количество пищи, составляющее 28,7% ее веса; осенью при той же температуре 17,2% (табл. 2). По всей вероятности, это связано с физиологическим состоянием воблы на разных стадиях подготовки к нересту весной, а также с самим нерестом. В это время температура играет второстепенную роль.

3. В аквариальных условиях вобла предпочитает: а) мизид и гаммарид дрейссенам, б) мелких дрейссен крупным (табл. 4).

III. Годовое потребление пищи воблой

1. Если вобла питается только моллюсками, вес пищи, соответствующий годовому потреблению, в 24 раза превышает собственный вес воблы.

2. Если она питается только ракообразными, вес пищи, соответствующий годовому потреблению, в 9 раз превышает вес рыбы.

IV. Использование пищи воблой

1. Использование пищи воблой зависит от химического состава пищи. Дрейссены, в состав которых входит 87,27% золы, 9,87% белка и 0,68% жира, усваиваются в среднем на 28,3%.

Гаммариды, содержащие 35,29% золы, 45,81% белка и 9,37% жира, усваиваются в среднем на 72,7%.

Мизиды, содержащие 21,47% золы, 58,7% белка, 8,19% жира, усваиваются на 83,8%.

2. Процент усвоения азота для исследуемой пищи является наибольшим по сравнению с общим усвоением и равен для дрейссен 83,5, для гаммарид 91,9 и для мизид 95,7.

SUMMARY

In 1936—1937 experiments for determining the vobla annual food consumption were carried on in a field experimental laboratory; this was built on a floating fish factory. A continuous flow of sea water filled the aquariums, so that the temperature of the water remained almost the same as that of the sea. Six mature vobla were used as experimental material, four of the fish lived in the aquariums nine months and two for about two months. Observations on daily food consumption and assimilation were carried on through all the seasons of the year.

In the aquariums the vobla lived on natural food such as: Mollusca (*Dreissensia polymorpha*) together with the shell, *Mysidae* and *Gammaridae* (*Pandorites platycheir*). The rate of digestion (of this same food) was determined by experiments on fourteen fish. The experiments showed that the digestion-rate depended on the food quality and increased with the rising of the temperature (Fig.2). The quantity of food influenced the digestion-rate only within narrow limits.

Almost parallel to these experiments on feeding of the fish, observations on the changing of the vobla food composition in the sea were carried on by Zheltyenkova [4]; her observations were based on analyses of the intestines.

In the aquarium, with an abundance of food (*Dreissensia polymorpha*) the vobla consumed during the year forty-three times more than its own weight. However, this value must be considered as maximum. The average yearly food consumption of the vobla was determined by making two corrections in the percent of the stomach index of this fish caught in the sea. „The stomach index“ is understood as the ratio of the food weight expressed in percents to the weight of the fish. The first correction the weight of the shells equals about two, the second correction the digestion-rate changes with different temperatures and depends on the latter. As a result it has been found that the average annual consumption of Mollusca (*Dreissensia polymorpha*) is twenty four times greater than the weight of the fish. The consumption of Crustacea (*Mysidae*) by the vobla is nine times greater. The difference in the quantity of the food consumed by the vobla while feeding on Mollusca (*Dreissensia polymorpha*) and Crustacea is explained by their different food values. Mollusca (*Dreissensia polymorpha*) contain 9.87 percent of protein, fat—0.78 percent, ashes—87.27 percent. Crustacea (*Mysidae*) contain 58.7 percent of protein, fat—8.19 percent, ashes—21.47 percent. Gammaridae (*Pandorites platycheir*) contain 45.81 percent of protein, fat—9.37 percent, ashes—35.29 percent (table 15).

The general assimilation of *Dreissensia* is 28.3 percent, of *Gammaridae*—72.7 percent, and of *Mysidae*—83.8 percent. The assimilation of *Dreissensia* nitrogen equals 83.5 percent, of *Gammaridae*—91.9 percent, of *Mysidae*—95.7 percent. The assimilation of Crustacea (*Mysidae*) is three times greater than of Mollusca (*Dreissensia polymorpha*), therefore the consumption of Crustacea (*Mysidae*) by the vobla is 2.6 times less (nine weights) than of Mollusca (24 weights).

The consumption of food increases with the rise of temperature (fig. 2), but the influence of the temperature is not always identical; in spring with a temperature of 15°C—20°C the vobla consumed daily 28.7 percent of its weight, in autumn at the same temperature only 17.2 percent (table 2).

It may be possible that this is connected with the physiological condition of the fish and depends on the development of sexual products (the spawning and prespawning period) when the temperature is of secondary importance.

In the aquarium with an abundance of food the weight of the vobla, increased in spring, summer and autumn; in winter the weight decreased. The curve of growth of the fish [12] caught in the sea quite coincided with the curve of daily food consumption.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арнольди Л. В. и Фортунатова Е. Р., К экспериментальному изучению питания рыб Черного моря, Доклады Академии наук СССР, т. XV, № 8, 1937.
2. Geng H., Der Futterwert der natürlichen Fischnahrung, „Zeitschr. f. Fischerei“, Bd. 23, H. 2, 1925.
3. Дементьева Т. Ф., Распределение и миграции воблы в море, „Труды ВНИРО“, т. X, М., 1939.
4. Желтенкова М. В., Питание воблы Сев. Каспия, „Труды ВНИРО“, т. X, М., 1939.
5. Карзинкин Г. С., К изучению физиологии пищеварения у рыб, „Труды лимнологической станции в Косине“, вып. 15, М., 1935.
6. Карпевич А. Ф. и Бокова Е. Н., Темпы переваривания у морских рыб, ч. 1, „Зоологический журнал“, т. XV, вып. 1, 1936, и ч. II, т. XVI, вып. 1, 1937.
7. Карпевич А. Ф., Изменение реакции пищеварительных соков у рыбы в процессе пищеварения, „Физиологический журнал“, т. XXI, № 1, 1937.
8. Карпевич А. Ф., Скорость переваривания у рыб Черного моря. Рукопись ВНИРО.
9. Карпевич А. Ф., Суточное потребление кормов у рыб. Рукопись ВНИРО.
10. Maun, Untersuchung über die Verdauung und Ausnutzung der Stickstoffsubstanz einiger Nährtiere durch verschiedene Fische, „Zeitschr. f. Fischerei“, Bd. 33, H. 2, 1935.
11. Scheuring, Beziehungen zwischen Temperatur und Verdauung, „Zeitschr. f. Fischerei“, Bd. 26, 1928.
12. Чугунова Н. И., К методике изучения возраста воблы по чешуе, „Труды ВНИРО“, т. XI, М., 1939.
13. Яблонская Е. А., К познанию рыбной продуктивности водоемов, „Труды лимнологической станции в Косине“, 20, 1935.
14. Delf Christ., Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung wirbelloser Meerestiere, „Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. Kiel“, N. F., Bd. 14, S. 51, 1912.
15. Meyer Joh., Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung wirbelloser Tiere, „Wissenschaftliche Meeresuntersuch. Kiel“, Bd. 16, S. 231, 1914.
16. Bajcov, Now to Estimate the daily food consumption of fish under natural conditions, Trans. Amer. Fish. Soc., v. 65, 1935.