

УДК 597—105 : 597—153

**ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ТРАТЫ НА ОБМЕН  
И ПИЩЕВЫЕ ПОТРЕБНОСТИ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ  
ТРОПИЧЕСКИХ РЫБ РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП**

Н. Я. Липская

В настоящее время главным и почти единственным способом определения пищевых потребностей водных организмов остается расчетный метод (Винберг, 1972).

В основе расчетного метода лежит хорошо известное балансовое равенство, т. е. определенные соотношения между рационами, ростом и обменом:

$$C = a^{-1}(P + R),$$

где  $C$  — рацион;  
 $a$  — усвояемость пищи, т. е. отношение усвоенной пищи к потребленной;  
 $P$  — прирост;  
 $R$  — энергетические затраты на обмен.

Для количественной оценки превращения потребленной пищи или ассимилированной энергии используют энергетические коэффициенты роста первого ( $K_1$ ) и второго ( $K_2$ ) порядка (Ивлев, 1939).

Мы пытались рассчитать возможные величины суточных рационов и суточных приростов по известной величине энергетических трат на обмен и принятым значениям коэффициента  $K_2$ .

Энергетические траты на обмен были рассчитаны по уравнениям связи потребленного кислорода с массой (табл. 1). Эти данные получены нами в результате измерения интенсивности дыхания у молоди тропических рыб во время 50-го рейса экспедиционного судна «Витязь».

Полученные величины потребленного кислорода были переведены в граммы сырого вещества и выражены в процентах от массы тела в сутки.

Многочисленные литературные данные свидетельствуют о том, что величина  $K_2$  колеблется в сравнительно небольших пределах  $0,6 \geq K_2 \geq 0,2$ . Величины  $K_2$ , близкие к 0,6, характерны для животных на ранних стадиях развития (эмбриональное и личиночное). Величина  $K_2$  часто близка к 0,2—0,3 в среднем за сезон при нормальном развитии и функционировании природной популяции. Для молоди рыб, особенно таких быстрорастущих, как корифены, меч-рыба, летучие рыбы и полурылы величина  $K_2$  едва ли будет меньше 0,4. На основе данных об интенсивности обмена и величине  $K_2$  были рассчитаны суточные рационы и суточные приросты для молоди ряда видов тропических рыб при различных значениях  $K_2$  (табл. 2).

Данные по скорости дыхания (см. табл. 1) позволяют произвести подобные расчеты и для более дробных группировок рыб, например, расчеты рационов и приростов для корифен и летучих рыб, так как для

Таблица 1

Параметры степенных уравнений, связывающих обмен и массу тела у молоди ряда видов тропических рыб при температуре  $28 \pm 2^\circ \text{C}$

Рыбы	Интервалы масс, г	$Q=aw^b$	Число измерений
<b>Пелагические</b>			
корифены	0,042—20,000	$1,378w^{0,912}$	21
летучие рыбы	0,400—111,800	$1,102w^{0,749}$	40
псенесы	0,240—7,120	$1,110w^{0,845}$	26
рыба-солдат	0,470—2,920	$1,199w^{0,907}$	15
летучие полурылы	2,610—36,100	$1,233w^{0,879}$	9
светящиеся анчоусы	1,300—13,570	$1,052w^{0,597}$	6
Общее уравнение	0,042—159,500	$1,110w^{0,812}$	117+15*
<b>Прибрежно-пелагические (коралловые)</b>			
помacentрус, диодон, спинорог, рыба-хирург, баллистис	0,400—17,030	$0,593w^{0,891}$	25
<b>Придонные</b>			
ерши, каменные окуни, бычки, литринусы, рыба-солдат	0,008—85,000	$0,240w^{0,830}$	40

\* Опыты на прилипалах, ставридах, меч-рыбе.

этих рыб произведено наибольшее число измерений интенсивности дыхания и охвачен наиболее широкий диапазон масс исследованных рыб.

В эксперименте невозможно достаточно полно имитировать естественную обстановку для изучаемых объектов и это прежде всего отражается на активности движения рыб.

Многочисленные данные по интенсивности обмена у рыб и сопоставление этих данных с пищевыми потребностями дали возможность некоторым исследователям (Винберг, 1956; Ивлев, 1962) предположить, что интенсивность обмена в естественных условиях примерно в 1,7—2 раза выше интенсивности обмена, определяемой в экспериментальных условиях.

Приводимые данные относятся главным образом к взрослым рыбам умеренных широт. Что касается данных по интенсивности обмена у молоди тропических рыб, использованных в данной работе, то нам представляется, что у рыб от нескольких мг до 1—2 г массой вряд ли опытные сосуды будут существенно ограничивать движения, у рыб свыше 1—2 г массой ограничивающее действие экспериментальных сосудов будет возрастать с увеличением способности рыб к энергичным перемещениям. Такая способность усиливается по мере увеличения размеров рыб, то есть для мальков минимальных размеров полученные величины должны больше соответствовать средней интенсивности обмена в природных условиях, чем для более крупных рыб. Энергетические траты на обмен рассчитаны нами по количеству потребленного кислорода в экспериментальных условиях без учета поправок на активный обмен (на активность в природных условиях). По этой причине суточные рационы и приросты, рассчитанные по энергетическим тратам, следует считать минимальными для рыб свыше 1—2 г массой в рассматриваемых экологических группировках, так как интенсивность обмена в природных условиях должна быть в какой-то мере выше величин обмена, полученных в эксперименте.

Возможные величины суточных рационов и приростов при разных коэффициентах использования пищи

Масса рыбы, г сырого вещества	Траты на обмен, % от массы тела	Суточные рационы, % от массы тела						Суточные приросты, % от массы тела					
		$K_2=60$ $K_1=48$	$K_2=40$ $K_1=32$	$K_2=30$ $K_1=24$	$K_2=20$ $K_1=16$	$K_2=10$ $K_1=8$	$K_2=5$ $K_1=4$	$K_2=60$ $K_1=48$	$K_2=40$ $K_1=32$	$K_2=30$ $K_1=24$	$K_2=20$ $K_1=16$	$K_2=10$ $K_1=8$	$K_2=5$ $K_1=4$
<b>Молодь пелагических рыб <math>Q=1,110 w^{0,812}</math></b>													
0,01	30,2	94,4	63,0	51,0	47,3	42,0	39,7	45,3	20,0	12,9	7,55	3,34	1,58
0,04	21,1	65,9	44,0	37,7	33,0	29,3	27,8	31,7	14,0	9,5	5,28	2,35	1,11
0,10	17,8	55,7	37,2	31,8	27,8	24,7	23,4	26,7	11,8	7,6	4,45	1,98	0,99
1,0	12,8	40,0	26,7	24,7	20,0	17,8	16,8	19,2	8,5	5,5	3,20	1,42	0,67
10,0	8,3	25,9	17,4	14,8	13,1	11,5	10,9	24,4	5,5	3,6	2,07	0,94	0,44
100	5,4	16,9	11,2	9,7	8,4	7,5	7,1	8,1	3,6	2,3	1,35	0,60	0,28
160	4,9	15,3	10,2	8,8	7,7	6,8	6,5	7,4	3,3	2,1	1,23	0,54	0,26
<b>Молодь придонных рыб <math>Q=0,240 w^{0,830}</math></b>													
0,001	8,0	25,0	16,7	14,3	12,5	11,1	10,5	12,0	5,3	3,4	1,99	0,88	0,42
0,008	6,3	19,7	13,1	11,2	9,8	8,8	8,3	9,4	4,2	2,7	1,58	0,70	0,33
0,01	6,0	18,8	12,5	10,7	9,3	8,3	7,9	9,0	4,0	2,6	1,50	0,67	0,31
0,1	4,1	12,8	8,5	7,3	6,4	5,6	5,4	6,1	2,7	1,8	1,03	0,46	0,21
1,0	2,8	8,8	5,8	5,0	4,4	3,9	3,7	4,2	1,9	1,2	0,70	0,31	0,14
10,0	1,9	5,9	4,0	3,4	3,0	2,6	2,5	2,8	1,3	0,8	0,47	0,21	0,10
100	1,3	4,1	2,7	2,3	2,0	1,8	1,7	2,0	0,9	0,6	0,32	0,14	0,07
<b>Молодь придонно-пелагических рыб (коралловых) <math>Q=0,593 w^{0,891}</math></b>													
0,01	11,2	35,1	23,4	20,0	17,5	15,6	14,8	16,8	7,5	4,8	2,80	1,24	0,59
0,1	8,8	27,4	18,3	15,7	13,7	12,2	11,6	13,2	5,9	3,8	2,20	0,97	0,46
0,4	7,6	24,8	15,8	13,6	11,9	10,5	10,0	11,4	5,1	3,3	1,90	0,84	0,40
1,0	6,8	21,3	14,1	12,1	10,6	9,4	8,9	10,2	4,5	2,9	1,70	0,75	0,36

Масса рыбы, г сырого ве- щества	Траты на обмен, % от массы тела	Суточные рационы, % от массы тела						Суточные приросты, % от массы тела					
		$K_2=60$ $K_1=48$	$K_2=40$ $K_1=32$	$K_2=30$ $K_1=24$	$K_2=20$ $K_1=16$	$K_2=10$ $K_1=8$	$K_2=5$ $K_1=4$	$K_2=60$ $K_1=48$	$K_2=40$ $K_1=32$	$K_2=30$ $K_1=24$	$K_2=20$ $K_1=16$	$K_2=10$ $K_1=8$	$K_2=5$ $K_1=4$
10,0	5,3	16,6	11,0	9,5	8,3	7,4	7,0	8,0	3,5	2,3	1,33	0,59	0,28
20,0	4,9	15,4	10,2	8,8	7,7	6,8	6,5	7,4	3,3	2,1	1,22	0,54	0,26
100	4,1	12,8	8,6	7,3	6,4	5,7	5,4	6,1	2,8	1,8	1,03	0,46	0,21
<b>Летучие рыбы <math>Q=1,102 \omega^{0,749}</math></b>													
0,1	22,5	70,1	46,9	40,1	35,2	31,3	29,6	33,8	15,0	9,6	5,63	2,50	1,18
0,5	15,1	47,2	31,4	27,0	23,6	21,0	19,9	22,7	10,1	6,5	3,78	1,68	0,79
1,0	12,7	39,7	26,5	22,7	19,8	17,6	16,7	19,0	8,5	5,4	3,18	1,41	0,67
5,0	8,5	26,6	17,7	15,2	13,3	11,8	11,2	12,7	5,6	3,6	2,12	0,94	0,45
10,0	7,1	22,2	14,8	12,7	11,1	9,8	9,3	10,6	4,7	3,0	1,77	0,79	0,37
50,0	4,8	15,0	10,0	8,6	7,5	6,7	6,3	7,2	3,2	2,1	1,20	0,53	0,25
100	4,0	12,5	8,3	7,1	6,2	5,6	5,3	6,0	2,7	1,7	1,0	0,44	0,21
150	3,6	11,2	7,5	6,4	5,6	5,0	4,7	5,4	2,4	1,5	0,90	0,40	0,19
<b>Корифены <math>Q=1,387 \omega^{0,912}</math></b>													
0,01	23,9	74,6	49,3	42,7	37,4	33,2	31,4	35,9	15,9	10,2	5,97	2,66	1,26
0,05	20,6	64,5	43,0	36,8	32,2	28,6	27,1	30,9	13,7	8,9	5,15	2,29	1,08
0,10	19,6	61,3	40,8	34,5	30,6	27,1	25,8	29,3	13,0	8,4	4,90	2,18	1,03
1,0	16,0	49,8	33,2	28,5	28,0	22,2	21,0	23,9	10,7	6,9	3,98	1,77	0,83
10,0	13,1	40,8	27,3	23,4	20,4	18,3	17,4	19,6	8,7	5,6	3,26	1,45	0,68
50,0	11,3	35,4	23,3	20,3	17,7	15,7	14,9	17,0	7,6	4,9	2,84	1,26	0,60
100	10,9	34,3	22,8	19,6	17,1	15,2	14,4	16,4	7,3	4,7	2,74	1,21	0,57



Данные табл. 2 и 3 дают некоторое представление об уровнях обмена, а следовательно, и о пищевых потребностях у ряда видов молоди тропических рыб разных экологических группировок. Они также показывают, что различия в интенсивности обмена различных видов молоди рыб в каждой выделенной экологической группировке значительно меньше, чем различия в обмене у рыб разных экологических группировок.

Меч-рыба и псенес (массой 0,27 и 0,24 г) имели энергетические траты на обмен соответственно 22,3 и 21,6%, корифена и летучая рыба (0,9 и 1,18 г) соответственно 14 и 11,2%, ставрида и летучая рыба (8,47 и 10,9 г) соответственно 7,69 и 6,02%. Несмотря на различное систематическое положение энергетические траты на обмен у всех этих рыб, а число примеров можно увеличить, имеют один и тот же порядок величин. Разница в обмене на 3—20% не выходит за пределы обычных индивидуальных колебаний. Все эти рыбы обитают в самом поверхностном слое воды круглосуточно и в течение всей жизни. Все они хорошие пловцы, и именно эта особенность объединяет их в одну экологическую группировку пелагических рыб. Данные, полученные на одних рыбах, по-видимому, при необходимости можно использовать для других рыб этой же экологической группировки.

Другая экологическая группировка — придонные рыбы (ерши, каменные окуни) — во взрослом состоянии держится у дна; в личиночном и мальковом периоде — ведет пелагический образ жизни. Энергетические траты на обмен у мальков *Serranidae* массой 0,24 г составляли 3,41% от массы тела. Сравнивая эту величину с энергетическими тратами у меч-рыбы и псенеса (22,3 и 21,6%) такой же массы, видим, что энергетические траты у мальков каменных окуней (*Serranidae*) более чем в 6 раз ниже, чем у меч-рыбы и псенеса. Те и другие рыбы живут в одних и тех же условиях. Однако первые (меч-рыба, псенес, корифена и др.) и на ранних стадиях развития — активные пловцы, а личинки и мальки *Serranidae* держатся в толще воды в парящем состоянии и по мере роста медленно опускаются на дно, что не требует больших энергетических затрат. Очевидно, никакого осреднения в подобных случаях быть не может.

Экологические различия в обмене проявляются не только за счет активного обмена, что в настоящее время установлено (Винберг, 1956; Ивлев, 1954, 1959; Сущеня, 1972), но и за счет основного обмена.

Ю. С. Белокопытин (1973) исследовал основной и стандартный обмен у четырех видов черноморских рыб разной активности (скорпена, барабуля, смарида и кефаль) и показал, что различие в обмене проявилось не только в уровне стандартного обмена, т. е. за счет активности движения, но и в уровне основного обмена. Уровень основного обмена у кефали (наиболее активной из исследованных рыб) был в 2,75 раза выше, чем у малоподвижной скорпены.

То же самое отмечает К. А. Алексеева (1973) у молоди средиземноморских рыб (барабуля, атерина, кефаль, угорь). Уровень основного обмена у барабули был в 2,4 раза выше, чем у личинок угря.

В наших опытах энергетические траты у личинок морского угря массой 1,69 г составляли 2,82%, у прилипал массой 2,55 г — 8,34%, т. е. почти в 3 раза выше. В действительности разница может быть еще большей, так как во время опытов личинки угря находились в непрерывном движении, а прилипалы (*Remora remora*) во время всех опытов присасывались к стенкам опытных сосудов и были совершенно неподвижны, т. е. был получен обмен покоя в чистом виде для прилипал и стандартный обмен для личинок угря. Можно предположить, что эво-

люция у угрей шла в направлении выработки способности экономного расходования энергии, так как они совершают длительные многомесячные миграции, которые, хотя и носят пассивный характер, но требуют больших энергетических затрат. Прилипалы при длительных перемещениях, являясь «пассажирами», не нуждаются в больших энергетических затратах на движение, но они, очевидно, расходуют много энергии при кратковременных бросках в погоне за «хозяином».

Таким образом, сравнивая рыб, имеющих разный образ жизни и подвижность, следует иметь в виду, что различия могут проявляться не только в уровне общего обмена (т. е. за счет активного обмена), но и в уровне основного обмена (обмена покоя). Более активная рыба и в состоянии покоя должна иметь более высокий тонус, чем мало-подвижная.

Приведенные данные, естественно, не могут полностью охарактеризовать экологические различия обмена. Это сложный и сравнительно малоизученный вопрос, требующий специальных исследований. Они показывают только то, что эти различия существуют и могут быть значительными, что в свою очередь свидетельствует о том, что если данные по обмену, полученные на одних рыбах, использовать при расчетах для других рыб без достаточного критического анализа, то можно получить ошибочные результаты. Насколько велики могут быть ошибки такого рода убедительно показано А. С. Константиновым (1973). Совершенно очевидно, что результат расчета будет тем правильнее отражать действительную величину рационов, чем точнее будут определены в каждом конкретном случае интенсивность обмена, скорость роста и степень усвояемости пищи.

#### СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева К. А. Скорость обмена веществ у молоди некоторых средиземноморских рыб. — «Гидробиологический журнал», 1973, № 3, с. 38—44.
- Белокопытни Ю. С. Исследования основного обмена у черноморских рыб. Энергетический обмен водных животных. — «Труды Всесоюзного гидробиологического общества», 1973, т. XVIII, с. 117—127.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956. 252 с.
- Винберг Г. Г. Исследования биологического баланса энергии и биологической продуктивности озер в Советском Союзе. — «Экология», 1972, № 4, с. 5—18.
- Ивлев В. С. Энергетический баланс карпов. — «Зоологический журнал», 1939, т. 18, с. 303—318.
- Ивлев В. С. Зависимость интенсивности обмена у рыб от веса их тела. — «Физиологический журнал», 1954, т. 40, № 6, с. 717—721.
- Ивлев В. С. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена. — «Журнал общей биологии», 1959, т. 20, № 2, с. 94—103.
- Ивлев В. С. Метод вычисления количества пищи, потребляемой растущей рыбой. Биология внутренних водоемов Прибалтики. — «Труды VII научной конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики». 1962, с. 132—137.
- Константинов А. С. Интенсивность дыхания и биологическая продуктивность водных животных. Трофология водных животных. М., «Наука», 1973, с. 122—148.
- Сущеня Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, «Наукова думка», 1972. 196 с.

**Energetic expenditure on metabolism and food requirements in some tropical species of fish from different ecologic communities**

N. Ya. Lipskaya

#### SUMMARY

Rations for larvae of tropical species of fish from the pelagic, inshore and bottom communities are experimentally estimated. It is found that the maximum rate of the plastic and energetic metabolism is characteristic for dolphin fish, halfbeak and flying fish while the minimum rate is observed in demersal species of fish. An attempt is made to understand the differences on an ecological basis.