

## ФАУНА, ФЛОРА

УДК 597.08.591.133.2

**ЭНЕРГОБЮДЖЕТ КАРПА *CYPRINUS CARPIO*  
И ЗОЛОТОЙ РЫБКИ *CARASSIUS AURATUS* В ОПТИМАЛЬНЫХ  
СТАЦИОНАРНЫХ И ПЕРЕМЕННЫХ ТЕРМОРЕЖИМАХ****А.С. Константинов, В.В. Зданович, В.Я. Пушкарь***(кафедра ихтиологии)*

Вопрос об эффективности использования пищи на рост — важнейший в биотехнологии аквакультуры, в частности при выращивании молоди рыб. Одновременно он имеет общебиологическое значение в сравнительном плане применительно к энергетике различных групп животных.

Работ, посвященных изучению энергобюджета рыб, достаточно много, но полученные результаты существенно отличаются друг от друга. Так в двух сводках, содержащих оценку энергобюджета рыб (Винберг, 1956; Бретт, 1983) приводятся уравнения, очень сильно различающиеся по своим параметрам. Согласно Винбергу (1956) балансовое равенство выражается уравнением:  $100P = 60П + 20Т + 20Н$  (1), где  $P$  — рацион,  $П$  — прирост,  $Т$  — энерготраты и  $Н$  — неиспользованная часть энергии (все параметры уравнения выражены в энергетическом эквиваленте). Уравнение (1) построено в основном на априорных теоретических предположениях. Д.Р. Бретт (1983) для живородящих рыб, обобщая многочисленные литературные данные, дает уравнение:  $100P = (44 \pm 7) П + (29 \pm 5,7) Т + (27 \pm 3,2) Н$  (2). Для осетровых рыб конструируется обобщенное балансовое равенство:  $100P = 35П + 42Т + 23Н$  (3) (Гершанович и др., 1987).

На первый взгляд, уравнение (2) выглядит наиболее точным, поскольку в нем приведена статистическая оценка варьирования каждого параметра. Однако в качестве исходных данных использованы литературные сведения, относящиеся к сравнительно небольшому числу представителей ихтиофауны. К тому же, выборочно для расчета использованы только те данные, когда рационы рыб были значительно выше поддерживающего и когда конвертируемость пищи составляла не менее 20%. Таким образом, уравнение (2) и тем более уравнение (1) имеют только ориентирующий характер и не могут служить для теоретического расчета энергобюджета тех или иных рыб.

В нашей работе рассчитан энергобаланс карпа *Cyprinus carpio* и золотой рыбки *Carassius auratus* на основании экспериментального определения

всех параметров их энергобюджета. Одновременно решалась и другая задача — выявление возможных изменений параметров энергобюджета в случае периодического (синусоидального) отклонения температуры от оптимальных значений и нахождения рыб в термоградиентном поле. Как было показано нами ранее, периодические колебания температуры значительно ускоряют рост рыб (Константинов, Зданович, 1985; Константинов и др., 1987), снижают интенсивность их дыхания (Константинов, Зданович, 1986; Константинов, 1993), расход кислорода на прирост единицы массы тела (Константинов и др., 1989; Константинов, 1993) и использование пищи на рост (Константинов, Шолохов, 1990). Совокупность всех этих эффектов в переменном терморежиме должна придать энергобюджету облик, отличный от того, какой характерен для рыб при оптимальной стационарной температуре.

**Материал и методика**

До начала опытов в течение 15 суток подопытных рыб содержали в аквариальных условиях при температуре 18–20° и полном насыщении воды кислородом (принудительная аэрация). Кормление (живой мотыль) до и во время опытов вели “по поедаемости”, т.е. корм задавался в избытке так, чтобы он никогда не выедался полностью. В дальнейшем в параллельных опытах определяли параметры энергобюджета рыб при постоянной температуре, близкой к оптимальной, в принудительных переменных терморежимах и в условиях свободного плавания рыб в термоградиентном лотке. В принудительных переменных терморежимах колебания температуры обеспечивались в режиме, близком к синусоидальному в установке, описанной ранее (Зданович, Неделько, 1996). Амплитуда колебания равнялась 2°, период колебания — 3 ч. Осцилляция температуры осуществлялась в диапазоне 25–29°, не выходящем за пределы экологической нормы подопытных рыб. В термоградиентном лотке (150 × 12 × 15 см) создавалась линейная градиация температуры в диапазоне 25–32° для

золотой рыбки и в диапазоне 24–28° для карпа. Устройство термоградиентного лотка приведено в работе Здановича (1999). В опытные аквариумы (объем 20 л) и лоток помещали по 6–8 экз. золотой рыбки и по 4 экз. карпа. Рыб взвешивали индивидуально на электронных весах WA33 в начале и конце опытов. Продолжительность последних равнялась 8–11 сут. Для получения уравнения энергобаланса рыб определяли их рацион за время опыта, прирост и интенсивность дыхания. Параллельно оценивали кормовой коэффициент, расход кислорода на прирост 1 г массы тела, значения трофических коэффициентов  $K_1$  и  $K_2$ . Первый из них находили по уравнению:  $K_1 = Q_1 : Q$ , где  $Q_1$  — энергия прироста,  $Q$  — энергия потребленной пищи. Второй вычисляли по уравнению:  $K_2 = Q_1 / (Q - Q_2)$ , где  $Q_2$  — энергия неусвоенной части пищи. Оценивали также удельную скорость роста рыб как отношение разности натуральных логарифмов конечной и начальной массы рыб к длительности опыта, Оценка величины потребления корма (живой мотыль) велась ежесуточно по разнице количества задаваемого и изымаемого корма.

Интенсивность дыхания измеряли методом прерванного потока (Кляшторин, Саликзянов, 1979) с электрометрическим определением концентрации кислорода при постоянных температурах, равных среднему их значению в исследованных переменных терморегимах. В респирометры (объем 2,75 л) сажали по 3–5 рыб и с 3–5-кратной повторностью определяли интенсивность их дыхания в начале (через 1–2 сут.) и в конце опыта. Получаемые величины интенсивности дыхания в каждом испытанном терморегиме различались незначительно в начале и конце опыта, поэтому в дальнейших расчетах интенсивность дыхания принималась как среднее между начальной и конечной применительно к каждому виду рыб в том или ином терморегиме. Энерготраты определяли, принимая оксикалорийный коэффициент равным 3,38 ккал/г ·  $O_2$ . Для оценки калорийности мотыля и тела рыб использовали модификацию бихроматного окисления (Остапеня, 1965). Поскольку при этом методе мокрого сжигания окисляемость составляет в среднем 90% от полной, в дальнейших расчетах экспериментальные данные по калорийности увеличивали на 10%. Для оценки содержания сухого вещества в теле рыб и в корме (мотыль) их высушивали до постоянной массы при температуре 85°.

При изложении результатов работы принята следующая символика обозначения терморегимов. В случае принудительных колебаний температуры приводятся стационарное значение ( $t$ ) и отклонение от нее в синусоидальном режиме ( $\pm \Delta t$ ). При самопроизвольном плавании в термоградиентном лотке через двоеточие указывается температу-

ра в начале и конце лотка. В качестве оптимальных стационарных температур взяты их значения, установленные в предварительных опытах по величине удельной скорости роста. Статистическая обработка данных осуществлялась с помощью программы “Статистика 5” с использованием критерия Стьюдента.

### Результаты и обсуждение

В табл. 1 приведены исходные экспериментальные данные, использованные для расчета энергобюджета карпа и золотой рыбки в различных постоянных и переменных режимах. Табл. 2 содержит данные о скоростях роста, рационах, приростах и энерготратах подопытных рыб, рассчитанные по данным табл. 1. Параллельно указываются величины трофических коэффициентов  $K_1$ ,  $K_2$  и расход кислорода на прирост единицы массы тела.

Как видно из табл. 2, во всех опытах скорость роста рыб в колебательных терморегимах заметно превышала наблюдаемую при постоянной температуре, близкой к оптимальной: у карпа в среднем в 1,16, у золотой рыбки — в 1,12 раза. Сходный эффект отмечался нами ранее в опытах, проведенных на 12 видах рыб (Константинов и др., 1987; Константинов, Шолохов, 1990; Константинов, 1993). Заметно улучшались в переменных терморегимах показатели использования пищи на рост. Как видно из табл. 2, коэффициент  $K_1$  для карпа и золотой рыбки повышался в среднем соответственно в 1,19 и 1,50 раза, коэффициент  $K_2$  — в 1,05 и 1,13 раза. Заметно снижился расход кислорода на прирост единицы массы: у карпа в среднем в 1,20, у золотой рыбки — в 1,16 раза.

В наибольшей степени положительный эффект колебаний температуры проявлялся, когда они осуществлялись не в принудительном режиме, а при самопроизвольном плавании рыб в термоградиентном лотке, когда они сами формировали оптимальный переменный режим. Как показали наши наблюдения (Константинов, Зданович, 1993; Зданович, 1999), рыбы, находясь в термоградиентном лотке, периодически заплывали в зоны удаленные от оптимальной температуры. Векторные перемещения осуществлялись то почти мгновенно (доли секунды), то более медленно. Наиболее редко и на меньшее время рыбы заплывают в зоны, где температура воды отклоняется на 2–3° от оптимальной. Чаще и на большее время они заплывали и задерживались в зонах, где температура меньше отклоняется от оптимальной. Суммарный путь, проплываемый рыбами в единицу времени в градиентном лотке, достоверно не отличался от наблюдавшегося в контрольном (Константинов, Зданович, 1993).

Т а б л и ц а 1

**Экспериментальные данные, использованные для расчета энергобюджета карпа и золотой рыбки в постоянных и переменных терморегимах**

Показатели	Терморегим, °С							
	каarp			золотая рыбка				
	26	26 ± 2	24 : 28	опыт 1		опыт 2		
29				25 : 31	27	27 ± 2	25 : 29	
Число рыб, экз.	4	4	4	8	8	6	6	6
Длительность опыта, сут.	9	9	9	11	11	8	8	9
Начальная средняя сырая масса, г	<u>4,25</u> ± 0,02	<u>4,25</u> ± 0,03	<u>4,25</u> ± 0,02	<u>1,37</u> ± 0,03	<u>1,60</u> ± 0,03	<u>2,15</u> ± 0,02	<u>2,20</u> ± 0,02	<u>2,45</u> ± 0,03
Конечная средняя сырая масса, г	<u>9,02</u> ± 0,2	<u>10,1*</u> ± 0,17	<u>10,4**</u> ± 0,17	<u>3,20</u> ± 0,09	<u>3,9***</u> ± 0,10	<u>3,58</u> ± 0,05	<u>4,06**</u> ± 0,10	<u>4,15***</u> ± 0,09
Прирост массы на один экз., г	<u>4,77</u> ± 0,17	<u>5,85**</u> ± 0,15	<u>6,12**</u> ± 0,15	<u>1,85</u> ± 0,06	<u>2,25**</u> ± 0,07	<u>1,41</u> ± 0,03	<u>1,85**</u> ± 0,08	<u>1,80***</u> ± 0,06
Суммарный прирост сырой массы, г	19,1	23,4	24,5	14,8	18,0	8,5	11,1	10,8
Начальная средняя сухая масса, г	<u>0,74</u> ± 0,01	<u>0,74</u> ± 0,01	<u>0,74</u> ± 0,01	<u>0,33</u> ± 0,01	<u>0,38**</u> ± 0,01	<u>0,52</u> ± 0,01	<u>0,53</u> ± 0,01	<u>0,58**</u> ± 0,007
Конечная средняя сухая масса, г	<u>2,34</u> ± 0,01	<u>2,63***</u> ± 0,01	<u>2,75***</u> ± 0,02	<u>0,78</u> ± 0,01	<u>0,97***</u> ± 0,02	<u>0,86</u> ± 0,01	<u>0,98***</u> ± 0,02	<u>1,06***</u> ± 0,03
Прирост по сухой массе на экз., г	<u>1,60</u> ± 0,01	<u>1,89***</u> ± 0,01	<u>2,01***</u> ± 0,04	<u>0,44</u> ± 0,005	<u>0,59***</u> ± 0,007	<u>0,34</u> ± 0,01	<u>0,45***</u> ± 0,01	<u>0,48***</u> ± 0,01
Суммарный прирост по сухой массе, г	6,42	7,56	8,04	3,59	4,71	2,06	2,72	2,90
Рацион за время опыта, г: по сырой массе по сухой массе	136 21,4	139 21,8	140 21,9	90,7 14,2	107,5 16,9	57 8,9	57 8,9	58 9,1
Калорийность сухой массы рыб, ккал/г	<u>5,99</u> ± 0,06	<u>6,04</u> ± 0,06	<u>6,13</u> ± 0,04	<u>7,01</u> ± 0,06	<u>7,92***</u> ± 0,09	<u>7,01</u> ± 0,05	<u>7,35***</u> ± 0,03	<u>7,92***</u> ± 0,09
Калорийность сухой массы корма, ккал/г	5,31	5,31	5,31	5,31	5,31	5,31	5,31	5,31
Интенсивность дыхания рыб, мгО <sub>2</sub> /г ч	0,957	0,934***	0,902***	1,218	1,085***	0,798	0,784*	0,786*
Потреблено О <sub>2</sub> рыбой за опыт, г	5,488	5,790	5,699	5,916	6,244	2,643	2,837	3,003

*Примечание.* Над чертой — среднее значение, под ней — ошибка средней: \* —  $p < 0,05$ ; \*\* —  $p < 0,01$ ; \*\*\* —  $p < 0,001$  относительно постоянной температуры.

Т а б л и ц а 2

**Скорость роста и эффективность использования пищи на рост карпом и золотой рыбкой в постоянных и переменных терморегимах**

Показатели	Терморегим, °С							
	каarp			золотая рыбка				
	26	26 ± 2	24 : 28	опыт 1		опыт 2		
29				25 : 31	27	27 ± 2	25 : 29	
Скорость роста, % г в сутки	8,4	9,6	9,9	7,7	8,0	6,3	7,6	7,0
Рацион, ккал	113,4	115,9	116,8	75,7	89,7	47,5	47,5	48,4
Прирост, ккал	40,9	48,2	52,1	26,1	41,2	15,5	22,2	27,2
Энерготраты, ккал	18,5	19,6	19,3	20,0	21,1	8,9	9,6	10,1
Неиспользованная энергия, ккал	54,0	48,1	45,4	29,6	27,4	23,1	15,7	10,9
Кормовой коэффициент	7,1	5,9	5,7	6,1	5,9	6,7	5,1	5,3
К <sub>1</sub> , %	36	41	45	34	46	33	47	57
К <sub>2</sub> , %	68	70	72	56	65	63	69	72
Расход О <sub>2</sub> на прирост 1 г массы, г	0,287	0,247	0,232	0,399	0,346	0,311	0,256	0,278

Как видно из табл. 3, полученные нами уравнения энергобюджета для карпа и золотой рыбки значительно отличаются от обобщенных моделей (1), (2) и (3). Неожиданно высокими оказались в наших опытах величины неиспользованной энергии. В уравнениях (1), (2) и (3) они составляют соответственно 20, 27 и 23% энергии рациона. В наших опытах величина неиспользованной энергии у карпа и золотой рыбки достигала соответственно 38,9—47,6% и 22,5—48,6%. Для сравнения отметим, что у паралихта *Paralichthys olivaceus* в уравнении энергобюджета доля неиспользованной энергии составляла всего 6,5% (Xian, Zhu, 2001), у кефали-лизы *Liza haematocheila* — 15,6% (Xian, Zhu, 2001), у корюшки *Osmerus eperlanus* — 12—36% (Maciejewska, Opalinski, 2001), желтохвоста *Seriola guingueradiata* — 30,6—37,4% (Kadowaki, 1994), у рыбы-ползуна *Anabas testudineus* — 46% (Besra, 2000), у нильской тилпии *Oreochromis niloticus* — 24,4% (Xie et al., 1997). Высокие показатели неиспользованной энергии в наших опытах, возможно, объясняются предельно благоприятными условиями питания рыб (избыточное кормление живым мотылем). Как показали Карзинкин (1952) и Строганов (1962), с увеличением рациона рыбы в меньшей степени используют энергию рациона на рост. Следовательно, величина неиспользованной энергии может соответственно возрастать.

Таблица 3

**Уравнения энергобюджета у подопытных рыб в постоянных и переменных терморегимах**

Терморегим, °С	Параметры уравнения энергобюджета
Карп	
26	$100P = 36,1П + 16,3Т + 47,6Н$
$26 \pm 4$	$100P = 41,6П + 16,9Т + 41,5Н$
24 : 28	$100P = 44,6П + 16,5Т + 38,9Н$
Золотая рыбка (опыт 1)	
29	$100P = 34,5П + 26,4Т + 39,1Н$
25 : 31	$100P = 46,0П + 23,5Т + 30,5Н$
Золотая рыбка (опыт 2)	
27	$100P = 32,7П + 18,7Т + 48,6Н$
$27 \pm 2$	$100P = 46,8П + 20,2Т + 33,0Н$
25 : 29	$100P = 56,6П + 20,9Т + 22,5Н$

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

Степень использования энергии рациона на рост в наших опытах у карпа и золотой рыбки лежит соответственно в пределах 36,1—44,6% и 32,7—56,6%. В уравнениях (1), (2) и (3) использование пищи на рост равнялось соответственно

60,44 и 35% от рациона. Таким образом, наши данные очень хорошо корреспондируют с величинами, приводимыми Бреттом (1983), и отличаются от приводимых в уравнениях (1) и (3).

Энерготраты рыб в уравнениях (1), (2), (3) оцениваются соответственно 20, 29 и 42%. В наших опытах с карпом они составляли 16,3—16,9% от рациона, у золотой рыбки 18,7—26,4%.

Из табл. 3 видно, насколько различны параметры энергобаланса карпа и золотой рыбки, содержащихся в различных терморегимах. Во всех опытах прироста у рыб в условиях осцилляции температуры значительно выше, чем в стационарных терморегимах. Наоборот, величины энерготрат и неиспользованной энергии заметно снижаются. Особенно четко эта закономерность проявляется, когда осцилляция температуры осуществляется в результате самопроизвольного перемещения рыб в градиентом поле.

Согласно нашей концепции (Константинов, 1986; 1993), все живое исторически возникло из неживого приспособительно к нему и никогда не находится в статике. Поэтому существование в любом статичном режиме — уклонение от экологической нормы и соответственно пессимизация энергетике организмов.

Во всех наших предыдущих исследованиях, упомянутых в начале статьи, установлено, что энерготраты рыб в переменном терморегиме значительно ниже, чем при постоянной оптимальной температуре. Этот вывод находится в противоречии с общепринятой концепцией, согласно которой в оптимальном стационарном режиме все адаптационные механизмы отключены, энергия тратится только на обеспечение стандартного метаболизма и, соответственно, энерготраты минимальны (Шилов, 2000).

Возникает парадоксальная ситуация. С одной стороны, как справедливо пишет Шилов (2000), энерготраты в оптимальных стационарных условиях снижаются вследствие отключения адаптационных механизмов, с другой стороны — экспериментальные данные говорят об обратном. На наш взгляд кажущееся противоречие объясняется двойственностью самого понятия “энерготраты”. Под ними в настоящее время понимается энергия ионизации потребленного кислорода (Винберг, 1956; Бретт, 1983; Kadowaki, 1994; Шилов, 2000). Но, как известно, энергия ионизации кислорода непосредственно на нужды метаболизма не используется. Используется только та ее часть, которая аккумулируется в макроэргах (АТФ и др.) при сопряжении цепей дыхания и окислительно-фосфорилирования. Степень этой сопряженности в наиболее благоприятных внутренних и внешних условиях не превышает 47% (Либберт, 1982).

Остальная часть энергии ионизации кислорода энтропизируется.

Степень сопряжения цепей дыхания и окислительного фосфорилирования определяется многими факторами (Либберт, 1982; Sculachev, 1996; Garlid et al., 2000), в частности она повышается с улучшением экологических условий (Скулачев, 1969). Таким образом, в благоприятных экологических условиях количество пищи, окисляемой для получения энергии, обеспечивающей единицу прироста, снижается. Этот энергетический “выигрыш” заметно перекрывает “проигрыш”, связанный с включением в работу адаптационных механизмов.

### Выводы

1. Существующие обобщенные уравнения энергобюджета животной рыбы весьма существенно и разнонаправленно отличаются по своим параметрам друг от друга. Столь же существенно они отличаются от параметров балансового равенства,

полученных нами экспериментально в опытах с карпом и золотой рыбкой.

2. В колебательных терморегимах все параметры энергетики подопытных рыб оптимизируются по сравнению с наблюдаемыми в благоприятных стационарных температурных условиях (повышается скорость роста и использование пищи на рост, снижаются энерготраты, величина неиспользованной энергии и расход кислорода на прирост единицы массы рыб).

3. Оптимизация энергетики рыб в наибольшей степени проявляется не в принудительном переменном режиме, а в создаваемом самопроизвольно, когда рыбы, находясь в термоградиентном поле, с той или иной частотой и на разное время заплывают в температурные зоны, различно удаленные от оптимальной.

\* \* \*

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 04—04—48463а).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бретт Д. Р. 1983. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб. М. С. 275—345.

Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности у рыб. Минск. 253 с.

Гершанович А. Д., Пегасов В. А., Шатуновский М. И. 1987. Экология и физиология молоди осетровых. М. 215 с.

Зданович В. В. 1999. Некоторые особенности роста молоди мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus* при постоянных и переменных температурах // Вопр. ихтиологии. **39**. № 1. 105—110.

Зданович В. В., Неделько А. Г. 1996. Установка для исследования роста гидробионтов в переменном терморегиме // Гидробиол. журн. **32**. № 6. 76—80.

Карзинкин Г. С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. М. 342 с.

Кляшторин Л. Б., Саликзянов Р. Ф. 1979. Установка для автоматического измерения дыхания рыб и других гидробионтов при заданных температурных и кислородных условиях // Вопр. ихтиологии. **19**. № 3. 558—561.

Константинов А. С. 1986. Общая гидробиология. М. 472 с.

Константинов А. С. 1993. Влияние колебаний температуры на рост, энергетiku и физиологическое состояние молоди рыб // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. 21—32.

Константинов А. С., Зданович В. В. 1985. Влияние осцилляции температуры на рост и физиологическое состояние молоди карпа // Докл. АН СССР. **282**. № 3. 760—764.

Константинов А. С., Зданович В. В. 1986. Некоторые особенности роста рыб при перемен-

ных температурах // Вопр. ихтиологии. **26**. Вып. 3. 448—456.

Константинов А. С., Зданович В. В. 1993. Некоторые характеристики поведения рыб в термоградиентном поле // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. № 1. 32—37.

Константинов А. С., Зданович В. В., Калашников Ю. Н. 1987. Влияние переменной температуры на рост эвритермных и стенотермных рыб // Вопр. ихтиологии. **27**. Вып. 6. 971—977.

Константинов А. С., Зданович В. В., Тихомиров Д. Г. 1989. Влияние осцилляции температуры на интенсивность обмена и энергетiku молоди рыб // Вопр. ихтиологии. **29**. Вып. 6. 1019—1027.

Константинов А. С., Шолохов А. М. 1990. Влияние осцилляции температуры на рост и эффективность конвертирования пищи у молоди сибирского осетра (*Acipenser baerii* Brandt) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. № 1. 59—65.

Либберт Э. 1982. Основы общей биологии. М. 437 с.

Остапеня А. П. 1965. Полнота окисления органического вещества водных беспозвоночных методом бихроматного окисления // Докл. АН БССР. **9**. № 4. 273—276.

Скулачев В. П. 1969. Аккумуляция энергии в клетке. М. 440 с.

Строганов Н. С. 1962. Экологическая физиология рыб. М. 444 с.

Шилов И. А. 2000. Экология. М. 511 с.

Besra S. 2000. Growth and bioenergetics of *Anabas testudineus* in relation to two seasonal temperatures // Verh. Internat. Verein. Limnol. **27**. N 3. 1460—1463.

Garlid K., Jaburek M., Jezek P., Varcha M. 2000. How do uncoupling proteins uncouple? // *Biochim. et Biophys. Acta.* **1459**. 383—389.

Kadowaki S. 1994. Energy budget for a yellowtail *Seriola guingueradiata* in pen culture // *Bull. Natl. Res. Inst. Aquaculture.* N 1. 45—49.

Maciejewska K., Opalinski K.W. 2001. Food ratio in larvae and fry of smelt, *Osmerus eperlanus* from *Vistula lagoon* // Тез. докл. 8 съезда Гидробиол. о-ва РАН. Калининград. С. 55—56.

Sculachev V. 1996. Role of uncouple and non-couple oxidations in maintenance of safety low levels of oxy-

gen and its one-electron reductants // *Quart. Rev. Biophysics.* **29**. 169—202.

Xian W.W., Zhu X.H. 2001. Effect of ration on energy budget of juvenile bastard halibut *Paralichthys olivaceus* // *J. Ocean. Univ. Qinghao.* **31**. N 5. 695—700.

Xian W.W., Zhu X.H. 2001. Effect of ration size on the growth and energy budget of mullet *Liza haematocheila* // *Oceanol. et Limnol. Sin.* **32**. N 6. 612—620.

Xie S., Cui Y., Yang Y., Liu J. 1997. Effect of body size on growth and energy budget of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* // *Aquaculture.* **157**. 25—34.

Поступила в редакцию  
5.03.04

### ENERGOBUDGET OF CARP *CYPRINUS CARPIO* AND GOLD FISH *CARASSIUS AURATUS* IN OPTIMAL CONSTANT AND VARIABLE THERMOREGIMES

*A.S. Konstantinov, V.V. Zdanovich, V.Ya. Pushkar*

It is shown, that in conditions of free swimming young carp *Cyprinus carpio* and gold fish *Carassius auratus* in thermogradient space the greatest effect of optimization energobudget is provided: acceleration of growth, reduction of the oxygen consumption per unit of body mass gain, increase of a degree of using of consumed food on growth.

УДК 581:445

### ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ *ARCTOUS ALPINA* (L.) NIEDENZU (ERICACEAE JUSS.) В ГОРНЫХ ТУНДРАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ СУБАРКТИКИ

**Е.А. Седова, Н.В. Василевская**

(кафедра высших растений)

Одним из направлений изучения структурной адаптации растений к условиям Крайнего Севера является исследование морфо- и органогенеза у арктических растений. Описанию этих процессов у представителей одного из наиболее распространенных в Субарктике семейств — Ericaceae (Juss.) уделено внимание в работах ряда исследователей субарктической и арктической флоры (Вихирева-Василькова, 1963, 1966; Жуйкова, 1958; Мазуренко, 1982, 1986; Шилова, 1984, 1987; 1988; Grevillius, Kirchner, 1925, Kihlman, 1890, Schroeter, 1926, цит. по: Жуйкова, 1958; Warming, 1912). В продолжение и развитие этих исследований мы изучали

широко распространенные в горных тундрах Крайнего Северо-Запада России виды *Phylodoce caerulea* (L.) Bab. (Седова, Василевская, 2003) и *Arctous alpina* (L.) Niedenzu.

*A. alpina* — простратный геоксильный летне-зеленый кустарничек с полегающими скелетными осями, столоновидными корневищами и развитыми придаточными корнями (Шилова, 1988). Данные по биологии и экологии *A. alpina* содержатся в работах Шретера, по продолжительности жизненного цикла — у Гревеллиуса, Кирхнера и Чильмана (Grevillius, Kirchner, 1925; Kihlman, 1890; Schroeter, 1926, цит. по: Жуйкова, 1958).