

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ РСФСР
ИРКУТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. А.А.ЖДАНОВА

На правах рукописи
УДК 597.591.13(28)

СТРЕЛЬНИКОВА

Александра Павловна

ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ НЕКОТОРЫХ
ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Специальность 03.00.10 - ихтиология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Иркутск - 1987

Зак. 959. АК03201. Тир. 120 экз. ЯПК.

Работа выполнена в лаборатории ихтиологии Института
биологии внутренних вод АН СССР

Научный руководитель – доктор биологических наук,
профессор А.Г.Поддубный

Официальные оппоненты – доктор биологических наук,
профессор А.Н.Гундризер
– кандидат биологических наук,
доцент П.Я.Тугарина

Ведущее учреждение – ГосНИОРХ НПО промыслов

Защита диссертации состоится "9" декабря 1987 г. в
часов на заседании специализированного совета К.063.32.03 при
Иркутском государственном университете им. А.А.Еднова по адресу:

г. Иркутск

С дис

Иркутского

Автор

специ

кандид

Купчинская

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

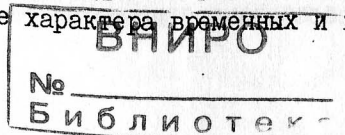
Актуальность темы. В последние десятилетия в биологической рыбохозяйственной науке нашей страны и за рубежом большое значение придается изучению раннего онтогенеза рыб. Это вызвано тем, что колебания численности многих видов рыб в значительной степени обусловлены выживанием особей на ранних этапах развития. С появлением работ Иорта (Niort, 1914) одним из условий, определяющих выживание молоди, является обеспеченность ее пищей при переходе на внешнее питание. В условиях возросшего антропоического воздействия в ряде водоемов происходят серьезные экологические сдвиги: перестройка зоопланктонных сообществ, сопровождающаяся снижением численности и даже полным исчезновением некоторых видов (Ривьер с соавт., 1982, 1984). Как следствие этого меняются сезонные ритмы питания, величины рационов и периоды откорма молоди рыб, их пищевые взаимоотношения (Попова с соавт., 1983). Эти и подобные сукцессионные процессы в экосистемах ведут к перестройке пищевых цепей и перераспределению потока энергии в них (Гундризер с соавт., 1980; Попова с соавт., 1983). Поэтому исследование отдельных элементов экосистем с целью определения их современного состояния актуально и позволяет получить исходную информацию, которая может быть в дальнейшем использована для прогнозирования возможных экологических изменений.

Актуальность темы диссертации определяется и тем, что характер питания личинок рыб, их пищевых взаимоотношений с другими гидробионтами в водохранилище в конечном счете определяют пространственное распределение и групповое поведение молоди, что является одной из основных проблем современной экологии рыб. Решение этой проблемы имеет большое значение для рационального использования, реконструкции и охраны животного мира, а также для решения вопросов комплексного использования водохранилищ и повышения их рыбопродуктивности.

Цель исследований. Основная цель работы – на основании исследования питания личинок рыб выявить характер их взаимоотношений с другими гидробионтами, а также степень доступности кормовых организмов на разных стадиях обитания молоди.

Задачи исследований. В оперативные задачи работы входило:

I. Выявление характера временных и пространственных связей



личинки рыб и кормового зоопланктона.

2. Определение качественного состава пищевых организмов и их количественного соотношения в питании личинок на разных этапах развития.

3. Установление зависимости питания личинок от размерной структуры пищевых организмов и выявление адаптивных возможностей личинок рыб, связанных с уменьшением степени этой зависимости.

4. Выяснение связи суточного ритма питания личинок с характером биоритмов кормовых организмов и с физиологическим состоянием самих личинок.

5. Изучение трофических связей личинок рыб и кормовых беспозвоночных.

6. Оценка условий нагула на различных станциях обитания молоди.

Научная новизна работы. В результате проведенной работы были получены новые данные о характере формирования трофологической ситуации на местах обитания личинок рыб. Определены причины возникновения качественного несоответствия состава кормовых организмов требованиям личинок рыб во время перехода последних на экзогенное питание. Определены станции обитания, на которых наиболее благоприятно складываются трофические условия для развивающейся молоди рыб.

Проанализирована зависимость питания от размерной структуры пищевых организмов. Показано, что концентрация доступных по размеру организмов увеличивается у личинок рыб от этапа к этапу. Самую низкую концентрацию доступного корма при одинаковых кормовых условиях находят личинки на первых этапах личиночного периода развития. Этим объясняются значительные колебания величин потребления пищи по годам у личинок на ранних этапах развития по сравнению с последующими этапами.

Выявлены адаптивные возможности личинок рыб, направленные на преодоление зависимости их питания от размерной структуры кормовых организмов.

Установлена связь между суточной ритмикой питания личинок в водоеме с динамикой суточной активности некоторых форм кормовых организмов. Это позволяет говорить о том, что кормовая база и молодь рыб представляют собой единый комплекс гидробионтов, су-

ществование которого обеспечивается единством распределения их во времени и пространстве, а также сезонной и суточной ритмикой их жизнедеятельности.

Впервые исследована динамика активности пищеварительных ферментов у личинок трех видов рыб - синца, плотвы и окуня - по типу питания относящихся к разным экологическим группам. Полученные данные свидетельствуют о раннем становлении регуляторных механизмов, контролирующих активность ферментов. Показано значительное влияние состава пищи на уровень активности карбогидраз.

Проанализирована экологическая, физиологическая и морфологическая доступность корма для личинок рыб на различных станциях обитания.

Практическое значение работы. Диссертационная работа является составной частью исследований, проводимых в лаборатории ихтиологии ИБВВ АН СССР по теме "Научные основы управления воспроизводством и поведением рыб" (номер г.р.81015330).

Знание особенностей формирования трофологической ситуации в местах обитания личинок рыб и их взаимоотношений с кормовыми беспозвоночными позволяет по-новому, через оценку доступности корма, решать вопрос об обеспеченности пищей личинок рыб на ранних этапах развития. В работе даны рекомендации по проведению берегозащитных и мелиоративных работ в литоральной зоне водохранилища, в результате которых будут созданы оптимальные условия нагула личинок, что позволит улучшить качественное состояние пополнения и увеличить выход жизнестойкой молоди ценных промысловых видов на 20-25% от современного уровня.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались и обсуждались на отчетных сессиях и расширенных заседаниях лаборатории ихтиологии ИБВВ АН СССР (Борок, 1981, 1982-1985, 1987); на заседании Школы-семинара для ихтиологов Верхневолжского водоема (Борок, 1984); на конференции по проблемам раннего онтогенеза рыб (Калининград, 1983); на расширенном заседании кафедры ихтиологии и гидробиологии совместно с НИИББ Томского государственного университета (Томск, 1987).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 6 работ.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 150 страницах машинописного текста (включая 37 таблиц). Состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и рекомендаций. Работа иллю-

люстрирована 25 рисунками. Список цитируемой литературы содержит 269 отечественных и 30 зарубежных работ.

ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для написания данной работы послужили полевые сборы, а также результаты экспериментальных лабораторных исследований, проведенных автором в период с 1977 по 1985 г. Исследованные виды рыб представлены двумя группировками. Это молодь фицифильных видов - плотвы, леща, синца и густеры, которая весь личиночный период нагуливается в защищенном прибрежье, образуя общие стаи. Молодь другой группы - корюшки, окуня и судака, отлавливали на участках открытого прибрежья Волжского плеса, в реке Ильдь и в Шекснинском плесе водохранилища.

Камеральную обработку фиксированной молоди проводили в лаборатории: определяли видовую принадлежность и этап развития по морфологическим признакам, используя определитель молоди рыб (Коблицкая, 1966), а также материалы по этапности развития костистых рыб (Васнецов, 1948; Крыжановский с соавт., 1953; Дмитриева, 1960; Еремеева, 1960; Ланге, 1960). Морфологическая характеристика развития синца и корюшки даны по результатам собственных наблюдений автора (Стрельникова с соавт., 1982; Володин, Стрельникова, 1985). Для морфометрического анализа проделаны следующие промеры: абсолютная длина, длина тела, длина туловища, длина хвостового стебля, головы, рыла, кишечника. Высоту раскрытия рта рассчитывали по формуле А.Широта (Shirota, 1970), для чего измеряли длину верхней челюсти по схеме, предложенной указанным автором.

Исследование питания личинок рыб начинали с момента перехода их на внешний корм, что у всех видов рыб соответствует этапу С₁. Первичная обработка собранного материала по питанию осуществлялась по методике, изложенной в "Методическом пособии по изучению питания и пищевых взаимоотношений рыб в естественных условиях" (1974). Определение интенсивности питания и активности пищеварительных ферментов в течение суток велось по данным суточных станций. Всего было проведено 16 суточных станций на водохранилище и 7 суточных станций на экспериментальной прудовой базе Института биологии внутренних вод АН СССР.

Физиологические исследования молоди рыб проводили с использованием методики, разработанной Нельсоном (Nelson, 1944) в мо-

дификации А.М. Уголева и Н.Н.Иезуитовой (1969). Экстракцию жира из сырых тканей личинок и мальков осуществляли по методу, предложенному В.И.Лапиным и Е.Г.Черновой (1970).

Удельную скорость роста рассчитывали по формуле И.И.Шмальгаузена (1935).

За весь период исследования обработано около 25 тысяч личинок и мальков рыб.

ГЛАВА 2. РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ РЫБ

Рыбинское водохранилище, возникшее в 1941 г., площадью 455 тыс.га, расположено в районе верхней Волги и образовано в результате зарегулирования стока рек Волги и Шексны. Это сравнительно мелководный водоем. Средняя глубина его 5,6 м. Районы с глубинами до 2 м занимают около 21% от всей площади водоема; из них 6% приходится на защищенные участки с растительностью.

Развитие зоопланктона, основного корма молоди рыб, зависит от уровня и температурного режимов (Мордухай-Болтовской, 1958; Ильина, Поддубный, 1963).

Прогрев водохранилища весной происходит неоднородно. Разность температур воды у кромки льда и на свободных от льда речных плесах достигает 8-9°. В мае речные плесы водохранилища заполнены сравнительно теплыми водами притоков, с температурой 8-15°, в зависимости от метеорологических условий весны. На участках главного плеса, смежных с речными, происходит резкое падение температуры в результате смешения вод половодья с холодными зимними водами Главного плеса.

Рыбинское водохранилище обладает некоторыми особенностями водного режима, которые выделяют его из ряда других водохранилищ умеренной зоны. Ему не свойственны резкие весенне-летние колебания уровня воды. С начала весенне-летнего паводка до июня уровень неуклонно повышается, потом некоторое время остается стабильным и с июля начинает медленно понижаться.

Основные нерестилища расположены в заливах, возникших по поймам бывших речек и ручьев. В открытой части водохранилища, а также в прирусловых участках больших рек - Мологи и Шексны - подходящих мест для нереста нет (Захарова, 1955, 1958). На разных участках водохранилища условия на нерестилищах различны, что связано с характером береговой линии, воздействием ветров, течениями.

ГЛАВА 3. ИХТИОФАУНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Ихтиофауна Рыбинского водохранилища формировалась из видов рыб, которые обитали в водоемах зоны затопления, а также за счет вселенцев, завезенных человеком или иммигрировавших из других водоемов системы водосбора.

В процессе формирования популяций рыб Рыбинского водохранилища достаточно четко различаются три этапа (Поддубный, 1971). На каждом этапе параллельно с изменением условий воспроизводства рыб менялось численное соотношение видов и характер распределения их в водоеме. В настоящее время в составе ихтиофауны Рыбинского водохранилища насчитывается 34 вида: преобладают карповые и окуневые (табл. I). В диссертации приводятся некоторые черты биологии исследованных видов.

Таблица I

Состав ихтиофауны Рыбинского водохранилища

№ :	В и д ы	:Аборигены:Вселенцы
I	Стерлядь <i>Acipenser rythenus</i> L.	+
2	Нельма <i>Stenodus leucichthys nelma</i> (Pall.)	+
3	Ладожский рипус <i>Coregonus albula infrasp. ladogensis</i> Pravdin	+
4	Белозерская ряпушка <i>C. sardinella vessicus Drjagin</i>	+
5	Сиг-лудога <i>C. Lavaretus ludoga</i> Poljakow	+
6	Чудской сиг <i>C. lavaretus maraenoides</i> Poljakow	+
7	Сиг-нелмушка <i>C. lavaretus nelmusca</i> Pravdin	+
8	Озерная корюшка, снеток <i>Osmerus eperlanus eperlanus m. spirinchus</i> Pall.	+
9	Щука <i>Esox lucius</i> L.	+
10	Плотва <i>Rutilus rutilus</i> (L.)	+
11	Елец <i>Leuciscus leuciscus</i> (L.)	+
12	Голавль <i>L. cephalus</i> (L.)	+
13	Язь <i>L. idus</i> (L.)	+
14	Жерех <i>Aspius aspius</i> (L.)	+
15	Линь <i>Tinca tinca</i> (L.)	+
16	Пескарь <i>Gobio gobio</i> (L.)	+
17	Уклея <i>Alburnus alburnus</i> (L.)	+
18	Густера <i>Blicca bjoerkna</i> (L.)	+

Продолжение таблицы I

№ :	В и д ы	:Аборигены:Вселенцы
19	Лещ <i>Abramis brama orientalis</i> Berg	+
20	Белоглазка <i>A. sapa</i> (Pall.)	+
21	Синец <i>A. ballerus</i> (L.)	+
22	Чехонь <i>Pelecus cultratus</i> (L.)	+
23	Золотой карась <i>Carassius carassius</i> (L.)	+
24	Сазан <i>Cyprinus carpio</i> L.	+
25	Щиповка <i>Cobitis taenia</i> L.	+
26	Сибирская щиповка <i>C. sibirica</i> Gladkov	+
27	Вьюн <i>Misgurnus fossilis</i> (L.)	+
28	Европейский сом <i>Silurus glanis</i> L.	+
29	Речной угорь <i>Anguilla anguilla</i> (L.)	+
30	Налим <i>Lota lota</i> (L.)	+
31	Судак <i>Stizostedion lucioperca</i> (L.)	+
32	Берш <i>Stizostedion volgensis</i> (Gmel.)	+
33	Окунь <i>Perca fluviatilis</i> L.	+
34	Ерш <i>Gymnocephalus cernua</i> Bloch	+

ГЛАВА 4. ФОРМИРОВАНИЕ ТРОФОЛОГИЧЕСКОЙ СИТУАЦИИ НА МЕСТАХ ОБИТАНИЯ ЛИЧИНОК РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В работе сделана попытка выяснить характер формирования трофологических условий на типичных для Рыбинского водохранилища станциях обитания личинок рыб. С этой целью исследованы станции защищенного побережья с растительностью в различные по водности годы; станции открытого побережья с песчаным дном; станции батиаля с активным илонакоплением, где в поверхностных слоях воды наблюдается высокая численность и биомасса зоопланктона и личинок рыб.

Как показали наши наблюдения, в большинстве случаев динамика зоопланктона в весенний период по времени соответствует характеру возрастных изменений в потреблении личинками рыб различных групп гидробионтов. Происходит это в результате того, что одним из факторов, стимулирующих наступление массового размножения рыб и замены зимнего комплекса зоопланктонных организмов на летний, является температура воды, а изменения, происходящие в планктоне в различные годы в результате смещения сроков развития отдельных групп и форм зоопланктона, носят характер флуктуаций,

т.е. проходят без существенных смен руководящих форм и величин биомассы (Мордухай-Болтовской, 1965). Температура в равной степени определяет сроки и характер нереста рыб, сроки появления личинок в водоеме и продолжительность прохождения ими отдельных этапов развития, а также влияет на ход сезонной динамики зоопланктона в целом, отдельных его групп и форм. Поэтому задержка в появлении тех или иных групп организмов, вызванная неблагоприятным температурным режимом, происходит на фоне задержки в появлении личинок рыб в водоеме и увеличения сроков прохождения ими этапов развития.

Однако выявленная синхронность в развитии личинок рыб и времени появления кормовых беспозвоночных в некоторые годы может нарушаться, и определенная часть популяции личинок рыб оказывается в неблагоприятных кормовых условиях. Происходит это в результате следующих причин: наряду с типичными stenotherмными видами беспозвоночных в Рыбинском водохранилище отмечены и эвритермные виды (*Daphnia longispina*, *D. cristata*), которые в определенной степени обуславливают различный ход динамики некоторых групп организмов. Эти формы могут давать значительные увеличения общей численности зоопланктона, в частности, группы ветвистоусых рачков, даже в периоды снижения температуры воды и тем самым обеспечивать смену копепоидно-коловраточного комплекса на рачковый. Обладая самой высокой среди ветвистоусых плодovitостью, а также способностью при одной и той же температуре проходить свое развитие от рождения до половозрелого состояния в более короткий срок, по сравнению с другими представителями ветвистоусых ракообразных (Мануйлова, 1958), эти рачки могут дать увеличение численности рачкового комплекса в период угнетения роста и развития личинок рыб, в результате чего может нарушаться синхронность в развитии потребителя и кормового объекта.

Другой причиной может служить в какой-то мере опережающий характер динамики развития зоопланктонных организмов по отношению к появлению личинок рыб и времени перехода их на питание внешним кормом. В среднем, перестройка копепоидно-коловраточного, зимнего комплекса планктонных организмов на летний, рачковый, заканчивается при температуре 13⁰, а переход личинок на питание внешним кормом у большинства видов рыб происходит при температуре 16-18⁰.

Анализируя процесс формирования трофологической ситуации

на различных станциях обитания можно заключить, что наиболее благоприятные трофические условия складываются на станциях защищенного побережья с растительностью. Многочисленные растительные формации литорали обеспечивают богатый видовой состав и численность зоопланктона. При этом, выпадение или резкое сокращение численности какого-либо вида в результате неблагоприятного термического режима, компенсируется увеличением численности других видов и тем самым сохраняется благоприятная для личинок рыб трофологическая ситуация в местах их нагула. Открытые участки водохранилища, где максимальная численность и биомасса обеспечиваются одним-двумя видами (*Bosmina coregoni* и *Daphnia longispina*), в наибольшей степени подвержены резким ухудшениям трофологических условий.

Если температура воды в какой-то степени и определяет синхронность в развитии личинок рыб и кормовых объектов, то одинаковое распространение их в пространстве на участках защищенной литорали водохранилища обеспечивает присутствие в этой зоне высшей водной растительности, которая служит источником пищи и субстратом для беспозвоночных и является одновременно местом нереста рыб и убежищем их молоди. Благодаря этому молодь, вышедшая из икры на участках защищенного побережья, остается здесь на весь нагульный период.

В открытых частях водохранилища неравномерность распределения зоопланктона и возникновение скоплений личинок рыб обусловлено характером грунтов, рельефом дна, температурой воды и ветровыми течениями.

ГЛАВА 5. ПИТАНИЕ ЛИЧИНОК РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Материалы по питанию молоди представлены в виде повидовых очерков, в которых по этапам развития сообщаются основные черты биологии личинок. В 20 таблицах приводятся спектры питания личинок по отдельным этапам развития, общий индекс потребления, средняя длина тела и масса.

Список организмов, отмеченных в составе пищи личинок и мальков рыб в Рыбинском водохранилище, включает 16 видов водорослей, 3 - простейших, 17 - коловраток, 10 - копепод, 25 - кладоцер, 18 - видов личинок хирономид. Помимо перечисленных групп организмов в составе пищи личинок отмечены остракоды, нематоды, куколки хирономид, личинки моллюсков, стрекоз, поденок, жуков, водных

клешей, ручейников, а также взрослые насекомые.

Характер питания личинок леща, плотвы, синца и густеры в Рыбинском водохранилище мало отличается от такового в других водоемах. На ранних этапах развития пища состоит из водорослей, коловраток, молоди ветвистоусых и веслоногих рачков. По мере роста и развития спектр питания расширяется и включает представителей рачкового комплекса, личинок хирономид и других насекомых.

Изучение питания личинок окуня, судака и корюшки на разных биотопах показало, что качественный состав их пищи также, как и у группы фитофильных личинок, зависит от возраста личинки и кормовой базы водоема. Что же касается количественной стороны питания, то особи одного и того же этапа развития, нагуливающиеся на хорошо прогреваемых мелководных участках водохранилища, имеют значительно более высокие индексы потребления пищи, по сравнению с открытыми, глубоководными участками.

Анализ многочисленных публикаций, касающихся питания личинок в различных водоемах мира, показывает четкую закономерность в возрастных изменениях питания личинок рыб, выражающихся в смене мелких кормовых объектов более крупными. При этом, как показали исследования (Михеев, 1984), возрастание максимальных размеров жертв происходит на фоне постоянства их минимальных размеров, что ведет к увеличению концентрации доступных жертв в водоеме при одной и той же общей численности их, по мере роста и развития молоди. Наибольшая степень зависимости питания от размерного состава кормовых организмов наблюдается у личинок на этапах C₁-C₂, характеризующихся полным переходом на внешний корм. Размеры потребляемых личинками рыб организмов колеблются от 10 микрон (различные формы фитопланктона) до 0,5 мм - веслоногие рачки на науплиальных и копепоидных стадиях развития. При таких жестких требованиях к размерам кормовых объектов концентрация доступных организмов для личинок этого этапа развития значительно ниже, по сравнению с таковой для более поздних этапов развития (D₁, D₂, E, F) при одном и том же качественном и количественном составе планктона (табл. 2).

Как видно из таблицы, численность доступных по размерам кормовых объектов увеличивается от этапа к этапу и, начиная с этапа D₁ большинство видов рыб используют все зоопланктонные

организмы, присутствующие в водоеме. Учитывая это, становятся понятными значительные различия в величинах потребления пищи личинками рыб на более ранних этапах развития, по сравнению с последующими этапами, в различные по кормности годы, когда индексы потребления личинок леща, например, на этапах C₁ и C₂ в малокормные годы были в 50-100 раз ниже, а на этапе D₁ и до конца личиночного периода развития в 2-3, реже в 5 раз ниже, чем в годы с высокой кормностью.

Таблица 2
Общая численность и численность доступных по размерной структуре организмов для питания личинок рыб на разных этапах развития

1980 г.	: 2 июня	: 7 июня
Общая численность зоопланктона, тыс. экз./м ³	261,7	192,0
Численность коловраток и личинок веслоногих рачков, %	80,0	60,0
Численность коловраток, молоди веслоногих и ветвистоусых рачков, %	85,0	80,0
Численность доступных кормовых объектов для личинок на этапах: тыс. экз/м ³		
C ₁	208,8	79,2
C ₂	221,8	153,6
D ₁	261,7	192,0
D ₂	-	192,0
E	-	192,0

Выработка адаптаций, связанных с быстрым переходом личинок к потреблению более крупных объектов, идет по следующим направлениям. Во-первых, по пути сокращения продолжительности прохождения начальных этапов развития. Это наиболее важно для раннерестующих видов рыб, у которых условия существования личинок отличаются крайне нестабильными температурным и трофическим режимами. Так, в Рыбинском водохранилище у личинок синца продолжительность прохождения этапа C₁ на 2 дня короче, чем у плотвы при одинаковой температуре и на 2 дня короче, чем у леща, разви-

важшегося при более высокой температуре воды.

Во-вторых, выработки особенностей биологического развития, выражающихся в более раннем изменении в строении органов передвижения и захвата пищи. Наши наблюдения за изменением пропорций тела у личинок леща и плотвы показали, что длина верхней челюсти и высота раскрытия рта у личинок плотвы при переходе на внешний корм значительно больше, чем у одновозрастных личинок леща.

В-третьих, по пути увеличения удельной скорости роста на начальных этапах личиночного периода развития, по сравнению с последующими у видов рыб, личинки которых потребляют строго ограниченные в размерном отношении кормовые объекты (как, например, у личинок корюшки). У данного вида рыб отмечена самая высокая удельная скорость роста на этапе С, по сравнению с другими этапами. Более высокие показатели скорости роста на этапе С должны обуславливать более быстрое изменение соотношения отдельных частей тела (длины головы, длины верхней челюсти) и тем самым обеспечивать увеличение высоты раскрытия рта и захвата более крупных объектов питания.

Экспериментальное выращивание личинок и мальков ладожской корюшки выявило зависимость темпа линейного и весового роста, а также характера жиронакопления у них от интенсивности развития кормовой базы и увеличения степени доступности кормовых организмов. Так, личинки, ранее отстававшие в росте из-за неблагоприятных температурных и кормовых условий в зимовальном пруде, при увеличении численности и биомассы кормового зоопланктона в нем, а также в связи с большей его доступностью по сравнению с выростным, к концу наблюдений имели не только большие длину тела и массу, но также более высокую жирность (табл.3).

Таблица 3

Некоторые биологические показатели ладожских корюшек, выращенных в прудах

Дата	Пруд	Длина тела, мм	Масса, мг	Жирность, %	
				по сухому весу	по сырому весу
I	2	3	4	5	6
16.VI	1	22,7±0,8	36,8±2,6	-	-
	2	16,7±0,6	13,8±1,5	-	-
18.VII	1	42,4±1,6	592,0±20,6	-	-

Продолжение таблицы 3

I	2	3	4	5	6
17.VIII	1	60,7±0,6	1550,0±44,8	25,0±0,7	5,2±0,2
	2	67,7±1,6	1896,0±101,0	26,7±0,7	6,3±0,3
6.IX	1	71,3±1,0	2445,0±125,0	22,6±1,3	4,9±0,3
	2	75,8±0,7	3140,0±190,0	31,0±0,9	7,4±0,3

Примечание: 1- выростной пруд; 2- зимовальный.

Таким образом от состояния кормовой базы в водоеме, а именно качественных и количественных ее показателей, а также степени доступности кормовых организмов, зависят физиолого-биохимические показатели молоди. Последние обуславливают ее жизнестойкость, особенно в период зимовки. Как показали исследования В.В.Халько (1983), максимальный отход ослабленных особей (около 53%) обусловлен низкими значениями их продукционных показателей.

ГЛАВА 6. СУТОЧНЫЕ РИТМЫ ПИТАНИЯ И СУТОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА ПИЩИ. СУТОЧНЫЕ РАЦИОНЫ

В диссертации приводятся данные по динамике качественного и количественного состава зоопланктона в течение суток на различных стадиях обитания личинок рыб, а также представлены суточные изменения состава пищи и интенсивности питания личинок всех исследованных видов на всех этапах личиночного периода развития.

Анализ суточной ритмики питания показал тесную связь этого процесса с суточной динамикой качественного и количественного состава зоопланктона и суточными биоритмами кормовых организмов.

Качественный состав зоопланктона в течение суток меняется. В защищенном побережье, например, пик численности коловраток в большинстве случаев отмечен в первой половине дня. Молодь ветвистоусых рачков, как правило, доминировала в утренние и вечерние часы, что связано с размножением в это время некоторых видов кладоцер. Увеличение количества личинок хирономид наблюдалось также утром и вечером. Взрослые ветвистоусые и веслоногие ракообразные в пробах зоопланктона в течение суток встречались равномерно.

Наряду с внешними факторами, определяющими ту или иную интенсивность потребления пищи в течение суток, должны существовать и внутренние причины; обусловленные физиологией личинок. С

целью выяснения этого изучали динамику общей амиллитической активности и активности щелочной фосфатазы в течение суток у личинок рыб в период становления у них экзогенного питания. Сопоставление данных по интенсивности питания с уровнем ферментативной активности в разное время суток, на некоторых этапах развития окуня и синца, выявило частичное совпадение трофологических и энзимологических характеристик.

Уровень активности ферментов в кишечнике молоди плотвы на протяжении суток значительно варьирует. На этапах C_1 и C_2 корреляция между уровнем ферментативной активности и интенсивностью питания в естественных условиях отсутствует. На этапе D_1 характерен один (утренний), для этапов D_2 и G два (утренний и вечерний) пика уровня общей амиллитической активности, совпадающих с пиками интенсивности питания.

У личинок и мальков плотвы, развитие которых проходило в аквариуме при избытке корма, в течение суток не наблюдалось ярко выраженных подъемов пищевой активности, однако колебания уровня ферментативной активности сохранялись.

Величина суточного рациона питания у личинок на разных этапах определяется потребностью организма в том или ином количестве пищи. Это подтверждается экспериментами по определению величины суточного рациона окуня на первом этапе малькового периода развития, которые дали очень близкие значения данного показателя при кормлении мальков различным кормом. При питании зоопланктонными организмами он был равен 22,0% от массы личинок, при хищном питании (личинки карповых) - 23,1%.

ГЛАВА 7. ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЛИЧИНОК РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Изучение пищевых взаимоотношений, как правило, продиктовано необходимостью выяснения возможностей возникновения напряженных отношений на основе питания между хозяйственно-ценными и малоценными видами рыб. Однако, не менее важна и другая сторона этого вопроса, имеющая теоретическое значение: как, в результате чего происходит расхождение спектров питания, совместно обитающих личинок разных видов рыб, каков механизм этого процесса? Исследование особенностей питания личинок на разных этапах развития и характера их распределения позволило выявить следующее. Начало взаимоотношений личинок разных видов происходит на разных воз-

растных стадиях развития, обусловленных различными сроками выклева их из икры и времени перехода на питание внешним кормом. Так, например, к моменту перехода личинок леща на питание зоопланктоном, личинки синца успевают пройти уже 3 личиночных этапа развития. В то время, как личинки густеры потребляют мелкие организмы, личинки леща уже перешли на питание более крупными объектами.

Не менее важна и пространственная разобщенность. По мере роста и развития личинки постоянно меняют места своего обитания в пределах одного и того же биотопа. Личинки леща, например, начиная с этапа E (конец личиночного периода развития) днем отходят на более глубокие места и в их питании появляются организмы, ведущие придонный образ жизни, которые в большей мере отмечены в кишечниках личинок леща в дневное время. Вечером они подходят в зону зарослей - основными объектами их питания в это время являются личинки хирономид. У личинок синца, нагуливающих в толще воды, основными кормовыми объектами являются пелагические ракообразные.

Особенности морфо-экологического развития разных видов таковы, что использование одних и тех же организмов личинками разных видов происходит в разном возрасте. Так, личинки судака осваивают кормовые ресурсы водоема уже на третьем личиночном этапе развития, личинки окуня - на четвертом, личинки корюшки - на пятом.

Наибольшая степень пищевого сходства у личинок рыб приходится на середину личиночного периода развития, когда по данным многолетних наблюдений в Рыбинском водохранилище фиксируется самая высокая численность и биомасса кормового зоопланктона.

Одним из факторов, сглаживающих напряженность пищевых отношений, является структура стай молоди. Молодь карповых рыб в прибрежье никогда не образует стай, где в равной степени присутствуют особи всех видов. В стае, как правило, преобладает какой-либо один вид, например, плотва. Остальные представляют собой лишь дополнение. При этом относительная численность их в стае постоянно меняется.

Анализ трофических связей личинок рыб и кормовых беспозвоночных позволил представить всю сложность этих взаимоотношений. Схематично перенос энергии от продуцентов к последнему звену

данной трофической цепи - личинкам рыб - можно представить следующим образом. Цепь начинается с фитопланктона и неживых остатков органических веществ. Связующим звеном с консументами второго и последующих порядков служат простейшие организмы и бактериопланктон. Цепь оканчивается личинками рыб. Однако данная схема представляет собой некоторое упрощение в связи с тем, что личинки рыб на разных этапах развития потребляют различные, по энергетической значимости, кормовые объекты и тем самым обуславливают свое распределение по трофическим уровням от консументов второго до консументов четвертого и пятого порядков и, будучи на одном и том же этапе развития, личинки рыб одновременно могут занимать разные трофические уровни. Личинки судака, например, проходят через все звенья трофической цепи от первичных консументов до хищников n -порядка, занимая при этом сразу два, иногда и три трофических уровня. Это, вероятно, можно рассматривать как своего рода приспособление, приводящее к сбалансированному поступлению энергии через пищу в период их личиночного развития. Особенно это важно в годы с неблагоприятным состоянием кормовой базы в водоеме. Возможность перехода на том или ином этапе развития на питание организмами более низких энергетических уровней сокращает длину пищевой цепи и тем самым приводит к сохранению энергии первопищи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании данных по местообитанию личинок рыб, времени появления их в водоеме и началу питания внешним кормом, качественного состава пищи и характера их трофических связей, в Рыбинском водохранилище можно выделить три трофических комплекса личинок: прибрежно-фитофильный, прибрежно-пелагический и пелагический.

Наиболее значительным, характеризующимся большим числом видов, является прибрежно-фитофильный комплекс. Личинки данного комплекса обитают на защищенных мелководьях, образуя общие стаи, и не совершают дальних перемещений весь личиночный период развития, так как различные глубины, острова, затопленный кустарник, разная плотность прибрежно-водной растительности создают условия экологической изоляции отдельных участков литорали. Сюда же заходят личинки окуня и судака из открытых прибрежных участков, которые, начиная с этапов D_1 и D_2 , в темное время

суток образуют значительные скопления. Исходя из этого, защищенное побережье следует считать не только местом размножения фитофильных рыб, но и зоной нагула личинок основных промысловых видов. В связи с этим целесообразно дать оценку обеспеченности личинок рыб пищей в защищенном побережье с точки зрения доступности кормовых организмов по сравнению с другими стациями обитания.

Экологическая доступность пищи определяется поведением и распределением кормовых организмов. Наше исследование показало в большинстве случаев совпадение во времени и пространстве появления кормовых объектов и их потребителей - личинок рыб. При этом вероятность возникновения качественного несоответствия состава планктонных организмов пищевым потребностям личинок ниже в защищенном побережье в связи с тем, что здесь видовой состав зоопланктона значительно богаче по сравнению с открытыми участками водохранилища и включает в себя несколько круглогодичных форм, особенности биологического цикла которых позволяют сохранять значительную численность зоопланктона в защищенном прибрежье даже в годы с крайне неблагоприятным уровнем и температурным режимом. Неравномерное распределение зоопланктонных организмов в пространстве также повышает доступность их для личинок рыб. В защищенных от волнения участках литорали, в зоне разреженных зарослей, некоторые виды ветвистоусых рачков образуют скопления в виде кормовых пятен, которые привлекают к себе стайки личинок и с большей эффективностью используются ими. В открытых участках литорали, сублиторали и в поверхностных слоях пелагиали подобная мозаичность в распределении отмечена лишь в штилевую погоду.

Физиологическая доступность пищи связана, в основном, с составом пищеварительных соков у личинок. Наши наблюдения за активностью пищеварительных ферментов у личинок окуня, синца и плотвы показали, что включение их в процесс пищеварения наблюдается у личинок уже на самых ранних этапах развития, при переходе на экзогенное питание.

Учитывая, что пищевую ценность различных гидробионтов, помимо доступности, определяет и их биохимический состав, уместно привести некоторые результаты исследований по определению калорийности кормовых объектов молоди рыб в Рыбинском водохранилище.

Так, по данным В.В.Халько(1983) зарослевый планктон намного калорийней пелагического. Наиболее высока калорийность кладопер, достигающая 0,41-0,70 ккал/г сырого вещества. Этот показатель у доминирующих форм кладоцер пелагического комплекса не превышает 0,13-0,44 ккал/г.

Морфологическая доступность пищи характеризуется зависимостью питания от размерной структуры кормовых организмов на ранних этапах развития личинок. Выход из этой зависимости в защищенном прибрежье осуществляется быстрее, чем на других станциях обитания. Это обусловлено высокой общей численностью и значительным видовым разнообразием зоопланктона, в результате чего повышается концентрация доступных по размеру организмов. Замечено также, что в защищенных участках прибрежья переход с этапа на этап осуществляется наиболее синхронно по сравнению с открытыми участками водоема, где задержка личинок на отдельных этапах развития и низкая интенсивность их питания делают корм малодоступным для некоторой части популяции. Этому способствует большая прогреваемость мелководий в ранневесенний период, которая обуславливает скорость прохождения этапов и интенсивность питания личинок.

Таким образом, более высокая численность зоопланктонных организмов и большее видовое разнообразие их, агрегированность и высокая калорийность делают зоопланктон более концентрированным и доступным в защищенных участках водохранилища по сравнению с другими станциями обитания личинок.

В Ы В О Д Ы

1. Кормовая база и молодь рыб представляют собой единый комплекс гидробионтов, существование которого обеспечивается единством распределения их во времени и пространстве, а также сезонной и суточной ритмикой жизнедеятельности этих организмов.

2. Выявленная временная синхронность в сроках появления кормовых объектов и их потребителей - личинок рыб - может нарушаться за счет индивидуальных особенностей биологического цикла отдельных представителей планктонных организмов, в результате чего неравнозначно проявляется действие низких и высоких температур на динамику зоопланктона и развитие личинок рыб. Вероятность возникновения такой ситуации больше на станциях открытого прибрежья литорали и на открытых участках водохранилища, где

максимальная численность и биомасса создаются за счет одного или двух видов гидробионтов.

3. Расширение спектра питания личинок рыб происходит в результате возрастных изменений в строении и развитии органов передвижения и захвата пищи. С увеличением маневренности личинок происходит освоение ими новых кормовых ниш. Смена компонентов питания происходит в соответствии с сезонной динамикой зоопланктона.

4. Концентрация доступных по размеру кормовых организмов увеличивается у личинок от этапа к этапу. Самую низкую концентрацию доступного корма при одинаковых кормовых условиях в водоеме находят личинки на этапах C_1 и C_2 . Начиная с этапа D_1 личинки всех исследованных видов рыб используют в качестве корма все компоненты зоопланктона. Этим объясняются значительные колебания величины потребления пищи по годам у личинок на этапах C_1 и C_2 и менее ярко выраженные на этапах D_1 , D_2 и E .

5. Личинки различных видов рыб обладают рядом адаптивных возможностей для преодоления зависимости их питания от размерной структуры кормовых организмов. К ним относятся: сокращение продолжительности прохождения этапа C_1 (синец); особенности морфо-экологического развития в период перехода на экзогенный корм (плотва); увеличение удельной скорости роста в начале личиночного периода развития (корюшка).

6. Одной из причин, определяющих величину потребления пищи личинками в разных экологических условиях, является температура воды. Она обуславливает неодинаковое потребление пищи личинками рыб на разных биотопах. Наименьший показатель накормленности личинок при переходе на питание внешним кормом отмечен в открытых участках водохранилища, в прибрежье он значительно выше.

7. Экспериментальное выращивание личинок и мальков корюшки выявило зависимость темпа линейного и весового роста, а также характера жиронакопления от интенсивности развития кормовой базы и доступности кормовых организмов. Эти биологические показатели определяют жизнестойкость личинок в зимний период времени.

8. На основании исследования характера питания, пищевых взаимоотношений, пространственного распределения личинок рыб на ранних этапах развития в Рыбинском водохранилище можно выделить три трофических комплекса личинок: прибрежно-фитофильный, прибрежно-пелагический и пелагический. Факторами, сглаживающими

пищевую конкуренцию среди личинок рыб указанных комплексов, являются экологическая разобщенность, выраженная во времени появления личинок рыб в водоеме и перехода их на экзогенное питание, обитание их на разных микробиотопах, а также структура стай молоди.

9. Взаимоотношения личинок рыб и кормовых беспозвоночных характеризуются определенной динамичностью. Личинки рыб, по мере своего развития и в результате возрастных изменений питания, перераспределяются по звеньям трофической цепи. Находясь на одном и том же этапе развития они могут занимать два или три трофических уровня.

10. Более высокая численность зоопланктонных организмов и большее видовое разнообразие их, агрегированность и высокая калорийность делают зоопланктон более концентрированным и доступным в защищенных участках водохранилища по сравнению с другими станциями обитания личинок.

РЕКОМЕНДАЦИИ

Повышение обеспеченности пищей личинок рыб через повышение концентрации кормовых организмов и увеличение степени их доступности в Рыбинском водохранилище может быть достигнуто в результате увеличения площадей защищенного побережья, заросшего растительностью. Для этого достаточно провести реконструкцию открытых участков литорали, подверженных волновому воздействию. Наиболее целесообразно, в этом плане, построить защитные сооружения на биотопах прибойной зоны с пологим дном, характеризующиеся большей шириной мелководья, по сравнению с биотопами открытой прибойной литорали с резким уклоном дна.

Строительство дамб, защищающих берега от волнобоя, обеспечит накопление биогенных веществ в защищенной зоне и этим самым будет способствовать повышению продуктивности грунтов и формированию на них комплекса фитоценозов. Это в свою очередь приведет к появлению фитофильной фауны беспозвоночных и увеличению ее видового разнообразия. В результате можно ожидать повышения численности и биомассы кормовых организмов и улучшения условий нагула молоди не только в литорали, но и в прилегающих поверхностных слоях сублиторали, а также создания условий, препятствующих выносу личинок из прибрежной зоны водохранилища в открытые его части.

Предлагаемые мероприятия позволят увеличить площадь защищенного побережья и тем самым улучшить условия нагула основных промысловых видов рыб без ущерба другим водопользователям и без занятия сельскохозяйственных угодий.

ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ ОПУБЛИКОВАНЫ СЛЕДУЮЩИЕ РАБОТЫ:

1. Иванова М.Н., Стрельникова А.П., Лопатко А.Н. О питании и росте ладожской корюшки в прудах // Тр. ИБВВ АН СССР.- 1981.- Вып. 47 (50).- С. 78-90.

2. Стрельникова А.П., Иванова М.Н. Питание корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) (Osmeridae) Рыбинского водохранилища в раннем онтогенезе // Вопр. ихтиологии.- 1982.- Т. 22, вып. 3.- С. 401-407.

3. Иванова М.Н., Стрельникова А.П. Характер питания личинок корюшки (*Osmerus mordax*) в зависимости от условий обитания // Третье всесоюзное совещание: Тез. докл. / Калининград, 1983.- С. 48-49.

4. Кузьмина В.В., Стрельникова А.П. Активность пищеварительных ферментов в раннем онтогенезе плотвы // Инф. бюлл. / ИБВВ АН СССР.- 1985.- № 65.- С. 34-38.

5. Володин В.М., Стрельникова А.П. Этапы постэмбрионального развития синца *Abramis ballerus* (L.) (Cyprinidae) в прудовых условиях // Вопр. ихтиологии.- 1985.- Т. 25, вып. 1.- С. 105-115.

6. Кузьмина В.В., Стрельникова А.П. Активность пищеварительных ферментов синца и окуня в раннем онтогенезе // Инф. бюлл. / ИБВВ АН СССР.- 1985.- № 67.- С. 47-50.