

УДК 591.53:597:556.55(212)

Ж. Ф. БУСЕВА, М. В. ПЛЮТА

ПИТАНИЕ МОЛОДИ РЫБ В ЛИТОРАЛИ МЕЛКОВОДНОГО ОЗЕРА

(Представлено членом-корреспондентом В. П. Семенченко)

НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам, Минск

Поступило 23.02.2015

Введение. Водные местообитания в пределах одного озера часто различаются по физическим и химическим свойствам, а также трофности и кормовой базе, что в совокупности может отражаться на различиях в рационе рыб. В водоемах молодь рыб является основным потребителем планктона. Различия в потреблении пищи могут быть обусловлены использованием тех или иных местообитаний рыбами в течение сезона, а также связаны с увеличением размеров рыб. Поэтому очень важно учитывать влияние пространственного (топический) и временного факторов на взаимодействия, происходящие в пищевой цепи. Многие исследования указывают на преимущественное выедание рыбами наиболее заметной составляющей зоопланктонного сообщества. Было установлено [1], что в олиго-мезотрофном озере пропорция крупных дафниид в общей численности зоопланктона отрицательно коррелировала с биомассой планктоноядных рыб рода *Coregonus*. Также было показано, что прессу рыб в мелководных водоемах подвергаются массовые виды зоопланктона, в том числе наиболее крупные животные [2–4]. Существуют достаточно противоречивые данные о том, что именно молодь рыб ответственна за снижение численности крупных дафниид в середине летнего сезона. Значимость хищничества молоди рыб все еще остается объектом противоречий: одни исследования показывают четкую прямую связь между численностью молоди рыб и снижением численности зоопланктона [1; 5], другие ее не подтверждают [6].

Исходя из сложности проблемы, многообразия пресноводных водоемов и их геоморфологической структуры, цель данного исследования – изучение особенностей питания молоди рыб возраста 0+ в литорали мелководного озера, оценка его видовой и топической специфичности.

Материал и методы исследования. Полевые исследования проводились в первой декаде июля в литоральной зоне мезо-эвтрофного мелководного озера Обстерно (северная часть Беларуси). Озеро имеет площадь 9,89 км², средняя глубина – 5,3 м, прозрачность в летние месяцы по диску Секки достигает 4,5 м. Для озера характерна довольно широкая (50–150 м), но разреженная полоса тростника и камыша. По рыбохозяйственной классификации это лещево-судачий водоем. Обследовали два типа литорали: литораль без зарослей (чистая литораль) и литораль с зарослями камыша озерного (*Schoenoplectus lacustris*), расположенные в западной части озера, глубина станций 0,5–0,7 м. Отбор проб зоопланктона проводился общепринятыми гидробиологическими методами с помощью сети Апштейна (размер ячеи 100 мкм). Сеть протягивали горизонтально 1–2 раза в литорали без зарослей и 2–3 раза от дна до поверхности в литорали с зарослями макрофитов, пробы фиксировали 4 %-ным раствором формалина. Молодь рыб (возраст 0+) отлавливали с помощью сачка и фиксировали в 4 %-ном растворе формалина с добавлением NaCl. Длина рыб измерялась от кончика рыла до конца чешуйного покрова. Содержимое всего желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) каждой особи обрабатывали счетным методом, пищевые объекты зоопланктона (*Cladocera*, *Copepoda*) определяли до вида или рода, личинок *Insecta* идентифицировали до семейства. Наиболее массово потребляемые животные были объединены в следующие группы: *Cladocera* (с делением на 2 группы: планктонные и планкто-бентические),

Chironomidae (в группу объединены все стадии развития – личинки, куколки и имаго) и «прочие». Так, в группу «прочие» отнесли всех жертв, редко или спорадически идентифицированных в пищевом комке: это – *Ceratopogonidae* (личинки), не идентифицированные остатки *Insecta*, а также встречающиеся единичными экземплярами представители *Nematoda*, *Ostracoda*, *Rotatoria*, *Ephemeroptera*, *Trichoptera* и *Odonata*. Не менее 20 экземпляров каждого вида потребляемого зоопланктона (*Cladocera* и *Copepoda*) были измерены. По размерам животных-жертв рассчитывали восстановленную сырую массу тела каждого вида, используя уравнение Балушкиной–Винберга. В качестве показателя селективности потребляемого зоопланктона использовали индекс Ивлева (E) [7].

Результаты и их обсуждение. *Размерная и видовая структура молоди рыб в разных типах литорали.* В исследуемый период в литоральной зоне оз. Обстерно было зарегистрировано 5 видов молоди рыб: плотва (*Rutilus rutilus* (L.)), верховка (*Leucaspis delineatus* (Heckel)), красноперка (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)), уклейка (*Alburnus alburnus* (L.)), лещ (*Abramis brama* (L.)). Всего отловлено и проанализировано содержимое ЖКТ у 321 экземпляра молоди рыб (табл. 1).

Таблица 1. Количество отловленного материала (молоди рыб) в литоральной зоне оз. Обстерно

Биотоп	Вид рыб					
	плотва	красноперка	верховка	уклейка	лещ	всего
Камыш	3	78	7	33	29	150
Чистая литораль	61	36	7	67	0	171
Всего рыб (экз.)	64	114	14	100	29	321

Все рассматриваемые виды рыб на данной стадии развития относятся к планкто- и бентофагам. Линейные размеры молоди рыб в исследованный период колебались от $1,08 \pm 0,22$ см у верховки до $2,25 \pm 0,24$ см у плотвы (табл. 2). Размеры плотвы были достоверно выше в литорали без макрофитов по сравнению с плотвой из зарослей камыша. Линейные размеры верховки были значительно меньше размеров молоди других видов, но не различались у молоди данного вида в разных типах литорали ($1,26 \pm 0,07$ см в камыше и $1,08 \pm 0,22$ см в чистой литорали). Размеры красноперки и уклейки из разных биотопов достоверно не различались.

Таблица 2. Размеры молоди рыб в литоральной зоне оз. Обстерно

Биотоп	Вид рыб				
	плотва	красноперка	верховка	уклейка	лещ
Камыш	$1,53^* \pm 0,05$	$1,68 \pm 0,39$	$1,26 \pm 0,07^{**}$	$1,77 \pm 0,29$	$1,81 \pm 0,07$
Чистая литораль	$2,25^* \pm 0,24$	$1,98 \pm 0,35$	$1,08 \pm 0,22^{**}$	$1,64 \pm 0,36$	–

Примечания. Размеры рыб даны в сантиметрах; * – различия в размерной структуре рыб между биотопами достоверны; ** – размеры молоди данного вида достоверно отличаются от размеров молоди других видов.

Структура зоопланктонного сообщества в разных типах литорали. В период исследований сообщество зоопланктона озера Обстерно характеризовалось высоким видовым разнообразием. В литорали с зарослями камыша обнаружено больше видов зоопланктона, чем в биотопе без зарослей (табл. 3), что согласуется с данными наших исследований за предыдущие годы [8]. Как численность, так и биомасса зоопланктона в биотопе с зарослями камыша была выше по сравнению с литоралью без зарослей, но различия не достоверны, что может свидетельствовать о высокой мобильности сообществ зоопланктона, возможно, обусловленное прессом мальков рыб и перераспределением его в смежных местообитаниях. Так, численность зоопланктона в исследованный период в зарослях камыша и чистой литорали была $149,2 \pm 71,6$ и $125,8 \pm 40,0$ тыс. экз/м³, биомасса – $946,3 \pm 374,9$ и $600,6 \pm 281,9$ мг/м³ соответственно. Основную долю от общей численности составляли представители *Copepoda*, их доминирование обусловлено высокой численностью ювенильных стадий циклопов и несколько сильнее выражено в чистой литорали по сравнению с биотопом с зарослями. Доля планктонных *Cladocera* в биотопах значительно меньше,

доминирует в двух биотопах *Ceriodaphnia pulchella*, доля других планктонных видов (*Diaphanosoma brachyurum*, виды рода *Daphnia* и *Bosmina*) составляет не более 5 % от общей численности зоопланктона литорали. Наибольшее число видов планкто-бентических *Cladocera* отмечено в биотопе с зарослями, однако их численность в двух биотопах очень низкая (табл. 3).

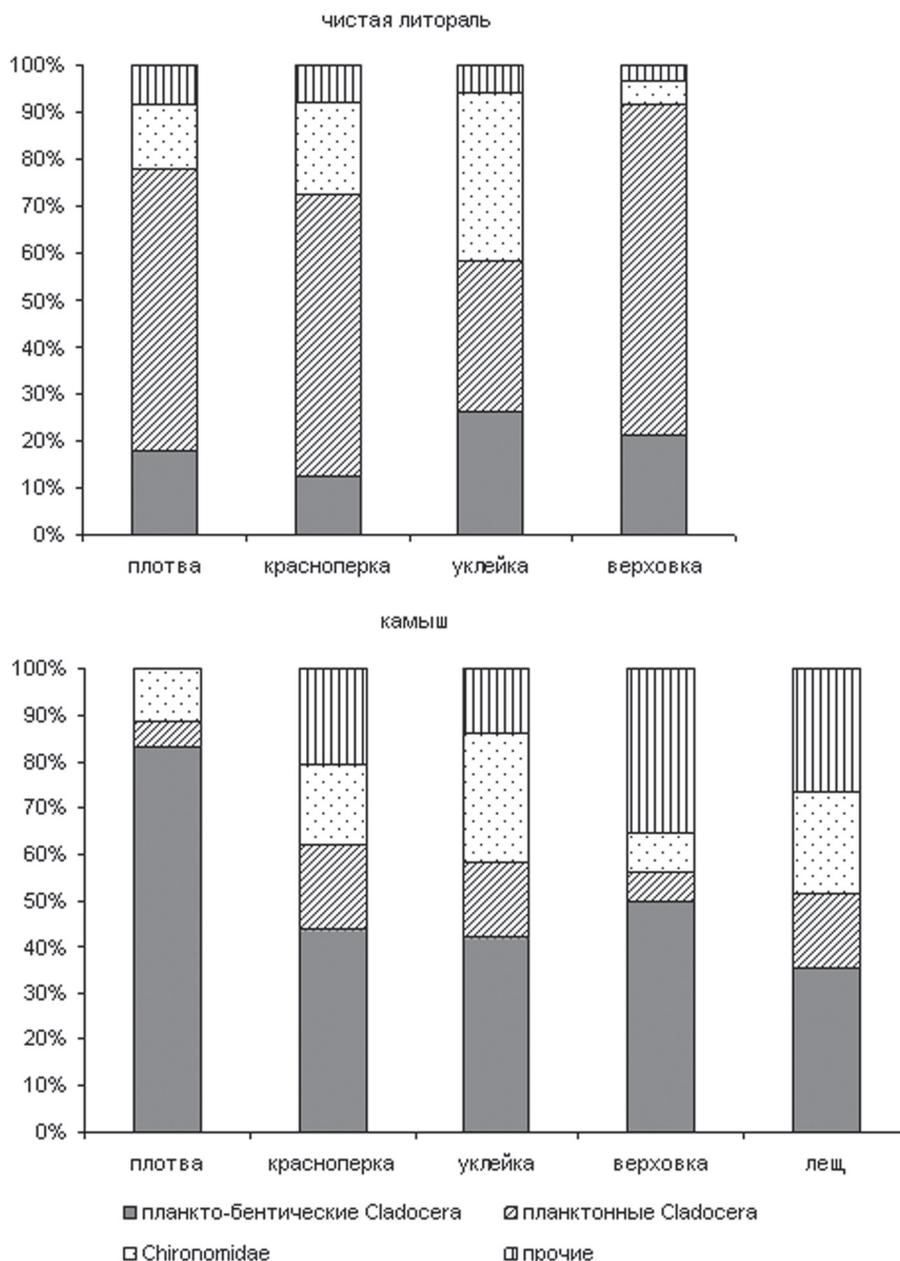
Таблица 3. Структурные показатели сообщества зоопланктона в литоральной зоне оз. Обстерно

Показатель	Биотоп	
	ЧЛ	камыш
Число видов, <i>n</i>	18,7 ± 2,50	28,3 ± 5,03
Доля <i>Copepoda</i> , %	0,84 ± 0,11	0,73 ± 0,07
<i>Cladocera</i> планктонные, %	0,16 ± 0,11	0,25 ± 0,07
<i>Cladocera</i> планктобентические, %	0,01 ± 0,002	0,02 ± 0,002

Примечания. ЧЛ – чистая литораль (литораль без зарослей макрофитов); камыш – литораль с зарослями камыша озерного.

Содержимое ЖКТ молоди рыб. Как показал анализ содержимого ЖКТ, практически вся молодь рыб в исследуемый период уже активно питается бентосными организмами. Процентное содержание хирономид в желудочно-кишечном тракте рыб было достаточно высоким, однако не превышало 22 %, за исключением уклейки, у которой содержание этого компонента составляло около 1/3 пищевого комка от численности потребленных объектов как в чистой литорали, так и в зарослях камыша (35,86 % и 27,94 % соответственно). В то же время молодь все еще активно питается зоопланктоном, максимальный процент по количеству потребленных зоопланктонных организмов составляет 88,77 % у плотвы в литорали с зарослями и верховки в чистой литорали (90 %) (рисунок). Как показал анализ содержимого ЖКТ, пищей для рыб служили в основном планкто-бентические и планктонные *Cladocera*. Причем наблюдаются существенные различия в потребленной пище в разных биотопах. В целом в литорали без зарослей макрофитов пищевые предпочтения рыб составляют планктонные *Cladocera* и представители *Chironomidae*, в то время как в зарослях камыша молодь рыб отдает предпочтение планкто-бентическим *Cladocera* и пище, отнесенной нами в раздел «прочие».

Оценка пищевой избирательности молоди рыб. Как показал анализ, избирательность потребления таких планктонных видов, как *B. crassicornis* и *C. pulchella*, а также крупной *L. kindti* и планкто-бентических *Harpacticoida sp.* увеличивается с увеличением размеров молоди рыб. Так, коэффициенты корреляции *r* (размер рыб – коэффициент селективности) для перечисленных выше видов соответственно равны 0,69, 0,71, 0,83 и 0,74 ($df = 7, p < 0,05$), т. е. более крупные мальки начинают потреблять более крупные пищевые объекты, такие как *Leptodora* и *Harpacticoida*, и более подвижные мелкие планктонные кладоцеры, как *Ceriodaphnia* и *Bosmina*. Однако установлено, что индекс селективности Ивлева наиболее высок и равен или близок к +1 практически для всех планкто-бентических видов кладоцер и не зависит от размеров их потребителей. Лимитирующим фактором, влияющим на отрицательную селективность или отсутствие избирательности для планкто-бентических видов, может быть только их низкая численность и, как следствие этого, низкая доступность для потребителей. Среди видов, которые спорадически обнаруживались в ЖКТ, такие виды, как *Alona costata*, *A. guttata*, *A. rectangula*, *Alonella exigua*, *A. nana*, *Chydorus gibbus*, *Ch. globosus*, *Eurycercus lamellatus*, *Graptoleberis testudinaria*, *Pleuroxus uncinatus*. Перечисленные виды регистрировались как редкие в зоопланктоне и поэтому демонстрировали или высокую (+1), или низкую (-1) избираемость. Спектр потребляемых планкто-бентических видов более широк в чистой литорали, чем в литорали с зарослями камыша. Количество обнаруженных в ЖКТ рыб планкто-бентических видов *Cladocera* в чистой литорали более чем в 2 раза выше, чем у рыб из зарослей камыша – 17 против 8 видов соответственно. Кроме того, в пищевом комке некоторых видов рыб из чистой литорали чаще и в большем количестве (однако спорадически) обнаруживаются планктонные виды кладоцер – *B. crassicornis*, *C. pulchella* и *D. brachyurum*, исключение составляет *B. longispina* (например, индекс селективности в чистой



Состав пищевого комка молоди рыб разных видов в литорали оз. Обстерно

литорали для нее равен 0,95). Следует также отметить, что *P. pediculus* выедается мальками во всех биотопах, средние значения индекса селективности (для всех видов молоди рыб) равен 0,92 и 0,88 в камыше и чистой литорали соответственно, что еще раз подтверждает гипотезу о потреблении рыбами наиболее заметной фракции зоопланктона. В то же время планктонные *Scopreda* и их ювенильные стадии, доминирующие в планктонном сообществе, практически не используются в пищу молодью рыб, коэффициент селективности (E) для данного компонента во всех местообитаниях отрицательный, часто до максимального значения (-1), т. е. при доминировании данных животных в планктоне (84 % и 73 %, табл. 3) практически наблюдается их избегание как пищевого компонента. Скорее всего это связано с большими энергетическими затратами на их добывание и/или с большей доступностью другого компонента – клadoцерной составляющей планктона (согласно теории *optimal foraging*, [2]), что может также свидетельствовать о достаточных запасах данного ресурса в изученный период времени. Исходя из наших данных, оба положения данной теории верны. В частности, наблюдается хорошая обеспеченность пищевыми

ресурсами данных местообитаний (высокая численность и высокая биомасса зоопланктона в литорали озера).

Многие виды рыб используют в пищу любые доступные ресурсы, эксплуатируя при этом большую площадь литорали, перемещаясь между биотопами, а поскольку ресурсы данного местообитания (или водоема в целом) ограничены, наблюдается перекрывание рационов у некоторых видов рыб. Мы рассчитывали индекс Чекановского–Сьеренсена (по количественному признаку содержания пищевых объектов *Cladocera* и *Copepoda* в ЖКТ), и установили, что у плотвы, красноперки и уклейки наблюдается перекрывание рационов во всех литоральных биотопах (значения индекса Ч–С превышают 0,5 в камыше и 0,62 в чистой литорали). Причем данные виды рыб демонстрируют сходство селективного поведения. Так, все три вышеперечисленных вида рыб игнорируют цериодафнию и представителей *Copepoda* в литорали с зарослями (среднее значение E для *C. pulchella* равно $-0,58$), предпочитая планкто-бентические виды кладоцер.

Ранее для этого же озера было показано [9], что при питании личинок рыб последние предпочитали неполовозрелые стадии *Copepoda*, значения индекса Ивлева (E), рассчитанное для науплиусов, равнялось $+0,17$ и было наибольшим, по сравнению с другими видами потребленных пищевых объектов. В состав пищевого комка входили также *Cladocera* – *B. longirostris* и *C. pulchella*, т. е. мелкие виды, достигающие массового развития в летнее время в озере. Многие исследования [10; 11] показывают, что структурная неоднородность местообитаний литоральной зоны озер может служить главным фактором, который влияет на межвидовые взаимодействия между хищниками и жертвами. Так, в литорали с полупогруженными или с погруженными водными макрофитами, зоопланктон находит защиту от хищников, подходящие условия для развития многих функциональных групп, а также «транзитную зону» для временного укрытия в разное время суток. В литорали подобных мелководных макрофитных озер в массе развиваются и нагуливаются личинки молоди рыб, в рационе которых зоопланктон составляет значительную часть. При изучении трофических взаимодействий в литорали [12] было показано, что наблюдается высокий процент перекрывания спектров питания у разных видов рыб. В наших исследованиях мы также не отметили каких-либо пищевых предпочтений у разных видов рыб к какому-то виду пищи (виду/видам зоопланктона). В литорали оз. Обстерно нами отмечен высокий коэффициент избирательности для некоторых планкто-бентических видов кладоцер (*Alona affinis*, *A. quadrangularis*, *Acroperus harpae*, *A. angustatus*, *Disparalona rostrata*, *Rhynchotalona falcata*, *Camptocercus rectirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Peracantha truncata*, *Pleuroxus aduncus*), причем этот вид пищи предпочитается всеми мальками рыб во всех типах биотопов, что говорит о высоком перекрывании спектров питания мальков рыб. Так как планкто-бентические виды характеризуются невысокой численностью, можно констатировать селективное пищевое поведение мальков рыб к данному виду пищи. В противоположность этому, массовые виды зоопланктона, составляющие основу сообщества консументов I-го порядка, слабо подвержены прессу мальков рыб. Как было показано ранее в некоторых исследованиях, успех нагула хищника снижается с повышением сложности строения местообитания, и выживаемость жертв, как правило, выше в более сложноорганизованных биотопах, например, в зарослях макрофитов [3; 13]. Было установлено, что влияние хищников на биомассу зоопланктона, также как и на бентосное сообщество, незначительно как в открытых местообитаниях, так и в зарослях макрофитов [14], что подтверждают и наши исследования в отношении эупланктонных видов зоопланктонного сообщества. Между тем, наши данные показали, что избирательность пищевых компонентов для рыб обусловлена не только тем, какой вид доминирует в данный момент в планктоне, но и их подвижностью и заметностью в биотопе. Большинство мальков рыб, независимо от вида и типа питания взрослых стадий, питаются посредством активного схватывания пищи [15]. Преимущественное выедание рыбами наиболее заметных крупных зоопланктеров подтверждается как экспериментальными [16], так и полевыми исследованиями. Так, оценивая по содержимому желудков состав пищи рыб-планктофагов из оз. Белое (Вологодская обл., Россия), было обнаружено, что у снетка (*Osmerus eperlanus*) до 78 % массы пищевого комка приходится на крупного веслоногого рачка *Heterocope appendiculata*, хотя в планктоне этот вид был малочислен [17]. Как показали данные [7], по мере уменьшения скорости жертв их избираемость увеличивается, что вполне согласуется с результатами

нашего исследования, где мы установили, что прессу мальков рыб подвергаются наиболее заметные и медленно передвигающиеся виды, а именно – планкто-бентические виды *Cladocera*, имеющие в природе более темную, красноватую или желтовато-коричную окраску раковинки.

Заключение. Анализ данных по питанию молоди рыб возраста 0+ в литорали мелководного озера показал, что, несмотря на перекрывание спектров питания в пределах каждого из изученных участков литорали, наблюдаются существенные различия в соотношении разных групп животных в ЖКТ молоди рыб в разных биотопах. Так, в литорали без зарослей макрофитов потребляются в большей степени планктонные *Cladocera* и представители *Chironomidae*, в то время как в зарослях камыша молодь рыб отдает предпочтение планкто-бентическим видам *Cladocera*. Таким образом, в литорали молодь рыб избирательно выедает малоподвижных, более интенсивно окрашенных, и поэтому хорошо заметных кладоцер семейства *Chydoridae*, не оказывая при этом сильного пресса на сообщество эупланктонных видов и зоопланктонное сообщество литорали в целом. Однако наблюдаемая низкая численность и редкая встречаемость планкто-бентических кладоцер семейства *Chydoridae* может быть обусловлена сильным «пищевым» прессом на эту группу планктонных животных со стороны молоди рыб.

Литература

1. Mehner T., Padisak J., Kasprzak P. et al. // *Limnologica*. 2008. Vol. 38. P. 179–188.
2. Werner E. E., Hall D. J. // *Ecology*. 1974. Vol. 55, N 5. P. 1042–1052.
3. Gliwicz Z. M., Slon J., Szynkarczyk I. // *Freshwater Biology* 2006. Vol. 51. P. 823–839.
4. Gliwicz Z. M., Wrzosek D. // *Amer. Natur.* 2008. Vol. 172. P. 358–374.
5. Mills E. L., Forney J. L. // *Transactions of the American Fisheries Society* 1983. Vol. 112. P. 154–161.
6. Wu L., Culver D. A. // *J. of Great Lakes Research*. 1994. Vol. 20. P. 537–545.
7. Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М., 1955. – 251 с.
8. Семенченко В. П., Разлуцкий В. И., Бусева Ж. Ф., Палаш А. Л. Зоопланктон литоральной зоны озер разного типа. Минск, 2013. – 172 с.
9. Шевцова Т. М., Нехаева Т. И., Лях А. Н. Экология промысловых рыб Белоруссии. Минск, 1986. – 143 с.
10. Meerhoff M., Iglesias C., Teixeira De Mello F. et al. // *Freshwat. Biol.* 2007. Vol. 52. P. 1009–1021.
11. Burks R. L., Jeppesen E., Lodge D. M. // *Limn. Oceanogr.* 2001. Vol. 46, N 2. P. 230–237.
12. Okun N., Mehner T. // *Ecol. of Freshwater Fish.* 2005a. Vol. 14. P. 139–149.
13. Winfield I. J. // *J. of Fish Biol.* 1986. Vol. 29. P. 37–48.
14. Okun N., Mehner T. // *Ecol. of Freshwater Fish.* 2005. Vol. 14. P. 150–160.
15. Гуляров А. М. // *Вопр. иктиол.* 1987. Т. 27, № 3. С. 446–457.
16. Wetterer J. K. // *Anim. Behav.* 1989. Vol. 37. P. 955–967.
17. Пухтова Т. С. Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981. – 171 с.

Zh. F. BUSEVA, M. V. PLJUTA

buseva_J@mail.ru, micle58@mail.ru

FEEDING OF YOY FISH IN THE LITTORAL ZONE OF A SHALLOW LAKE

Summary

We have studied the foraging activity and stomach contents of YOY fish in 2 different habitat types: in the bare littoral zone with a sandy or slightly silty bottom and in the littoral zone with reed stands (*Schoenoplectus lacustris*) of meso-eutrophic Lake Obsterno (north-west of Belarus). The gut content in 5 species of YOY fish (bleak, bream, roach, rudd and sunbleak) during the first decade of July was analyzed and the food selectivity was estimated by Ivlev Selectivity Index. It has been shown that the high food selectivity pointed out for tichoplanktonic species of *Cladocera* (*Chydoridae* family) in contrast with euplanctonic species. The overlap trophic niches for 3 studied species (YOY's bleak, roach and rudd) were well-defined in the bare littoral zone to compare with the littoral zone with reed stands. We also speculate that the rarity and low density in some *Chydoridae* family species may be coupled with high YOY pressure.