

УДК 597.556.3.591.5

РОСТ И ПИТАНИЕ МОЛОДИ ЩУКИ *ESOX LUCIUS* (ESOCIDAE) РАЗНЫХ СРОКОВ ВЫЛУПЛЕНИЯ В ТЕЧЕНИЕ ПЕРВЫХ МЕСЯЦЕВ ЖИЗНИ

© 2009 г. М. Н. Иванова, А. Н. Свирская

Институт биологии внутренних вод РАН — ИБВВ, Борок Ярославской области

E-mail: svirs@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 02.04.2008 г.

Сравниваются группы сеголеток щуки *Esox lucius*, вылупившиеся из икры одной самки в начале и в конце выклева. Установлено, что личинки щуки начала выклева переходили на внешнее питание раньше. В период смешанного и в начале экзогенного питания они не только росли, но и развивались быстрее своих однопометников. Показано, что для молоди щуки конца выклева были характерны замедленные развитие и рост в первые недели жизни (до достижения длины 100 мм и массы 7 г). На 2-м месяце жизни особи этой группы начинали интенсивно питаться, расти и по длине и массе тела догоняли молодь щук начала выклева. Для сеголеток щуки конца выклева был характерен компенсационный рост, который проявлялся как при избытке рыбной пищи (при выращивании в отдельных аквариумах, когда исключено угнетающее воздействие крупных рыб на рост мелких), так и в прудах, где доступность рыбного корма была значительно ниже.

Ключевые слова: эксперимент, молодь щуки, сроки вылупления, развитие, питание, компенсационный рост.

Изменчивость биологических характеристик молоди щуки *Esox lucius* изучена многими исследователями как в разных водоемах, так и в одном водоеме, но в разные по условиям развития и роста рыб годы (Тарнавский, 1967; Фортунатова, Попова, 1973; Груздева, 1996; и мн. др.). Даже в потомстве одной самки установлено присутствие групп особей, характеризующихся разными темпом роста, интенсивностью питания и морфометрическими характеристиками (Иванова, Лопатко, 1982; Иванова, Свирская, 2000). Подобное разнообразие связывается в большинстве исследований, прежде всего, с наличием и обилием кормовых организмов, а также со степенью их доступности (Попова, 1982).

Показана, но менее изучена, изменчивость предличинки, не исследован характер их роста и развития в последующие месяцы жизни. Поскольку известно, что процесс вылупления предличинки растянут во времени (Емельянов, 1965; Рубцов, 1968а, 1968б; Мунтян, 1975; и др.), в задачу нашей работы входило изучение роста и питания молоди щуки трех разных сроков вылупления в течение первого лета жизни в условиях разной доступности рыбного корма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Весной 1981 г. на нерестилище в Рыбинском водохранилище были отловлены самка и самец щуки со зрелыми половыми продуктами и поса-

жены на нерест в бетонный садок (4 × 4 м²) с нерестовым субстратом из прошлогодней осоки. Нерест произошел 15 мая при температуре воды 11.9°C. При понижении температуры воды в садке до 9.0° (17 мая) часть икры собрали с субстрата в кристаллизаторы и продолжили инкубацию в лаборатории при 16.8°C. Перед вылуплением температуру подняли до 19°, дальнейшее развитие молоди проходило при 18–20°C. Выклев предличинки начался 21 мая в 15 ч и закончился к 9 ч утра 25 мая. Всего вылупилось 640 предличинки: 21 мая — 15.2%, 22 мая — 61.0%, 23 мая — 19.8%, 24 и 25 мая — по 2.0%. Немногочисленных предличинки двух последних дней выклева, среди которых чаще встречались особи с дефектами развития, мы исключили из наблюдений. Из числа предличинки, вылупившихся 21, 22 и 23 мая, были отобраны 3 группы: группа 1 — 72 экз. (21 мая — начало выклева), группа 2 — 217 экз. (22 мая — середина выклева, его пик), группа 3 — 104 экз. (23 мая — конец выклева). Всего для экспериментов было использовано свыше 60% полученной в лаборатории молоди.

Условия содержания всей молоди были одинаковыми. Вначале предличинки находились в кристаллизаторах. Смену воды в них проводили 3–4 раза в сутки. Позднее, когда молодь подросла и стала активно передвигаться, ее пересадили в аквариумы с непроточной, но хорошо аэрируемой и регулярно сменяемой водой. Во время перехода предличинки на смешанное питание в аквариумы

Таблица 1. Характеристика питания и роста молоди щуки *Esox lucius* разных сроков вылупления

№ группы	Дата вылупления	Длина, мм	Характер питания								
			эндогенное (желток)	смешанное (желток + зоопланктон)				экзогенное (зоопланктон + личинки рыб)			
				сроки перехода	возраст, сут. п.в.	длина, мм	$c \times 100$, сут. ⁻¹	сроки перехода	возраст, сут. п.в.	длина, мм	$c \times 100$, сут. ⁻¹
1	21 мая	7.5 ± 0.06 7.0–8.5	9.3	26–28 мая	5–7	11.9 ± 0.10 11.5–13.0	13.0	29–31 мая	8–10	17.6 ± 0.5 13.5–18.0	9.1
2	22 мая	7.5 ± 0.09 7.0–8.0	9.0	27–29 мая	5–7	10.8 ± 0.1 10.0–12.0	10.7	30 мая–1 июня	8–10		8.6
3	23 мая	7.5 ± 0.14 6.5–8.0	9.8	29 мая–4 июня	6–12	13.5 ± 0.3 13.0–14.5	11.8	4–11 июня	12–19	21.5 ± 0.3 18.0–26.0	7.0

Примечание. Над чертой – среднее значение длины и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя (соответственно на даты вылупления и начала перехода на смешанное и экзогенное питание); c – удельная скорость линейного роста; сроки перехода и возраст: первая дата и возраст – переход отдельных особей на питание указанным кормом, вторая – переход всех особей в группе на питание указанным кормом.

были выпущены планктонные рачки. На всем протяжении эксперимента молодь щуки в аквариумах находилась при изобилии корма: вначале зоопланктона, позднее – личинок плотвы *Rutilus rutilus* и леща *Abramis brama*.

Проводили наблюдения за развитием и ростом молоди щуки разных сроков вылупления, регистрировали сроки перехода на питание зоопланктоном и рыбной пищей.

Для изучения количественных показателей питания и роста (весового и линейного) по 10 мальков из 1-й и 3-й группы рассадили по 1 экз. в отдельные аквариумы (объем 50 л) и содержали при избытке рыбного корма в течение 80 сут (с 11 июня до 30 августа). Абсолютный суточный рацион оценивали путем ежедневного определения числа и общей массы съеденных каждой особью за сутки рыб. Через каждые 2 сут измеряли длину до конца чешуйного покрова (l) и индивидуальную массу особей (в сосудах с водой). Удельную скорость роста рыб 1-й и 3-й группы рассчитывали по средним оценкам ($n = 10$) длины и массы тела.

Основная же масса икры развивалась в садке при естественном изменении температурного режима: после кратковременного снижения температуры (15–17 мая) она плавно повышалась до 15.5° (23 мая). Выклев эмбрионов начался 23 мая (его длительность в садке мы определить не смогли). Первую партию предличинок щуки обнаружили 28 мая. Они активно передвигались в воде и пытались охотиться за планктонными рачками, т.е. находились на IV–V этапах развития по Шамардиной (1957). Их всех выловили и пересадили в пруд (группа 4 – начало выклева). Позднее, 3 июня в садке были обнаружены новые предли-

чинки, также находившиеся на IV–V этапах развития, которых пересадили в другой пруд (группа 5 – конец выклева). Развитие молоди щуки в садке в период с 24 мая по 3 июня проходило при температуре 16.6–19.2°С. Эти две группы молоди выращивали до осени (3 сентября) в одинаковых по площади прудах (800 м²). В течение лета пруды 5 раз облавливали (8, 17 и 30 июня, 16 июля и 6 августа). У всех выловленных сеголеток измеряли длину (l) и массу тела, определяли содержимое их желудков. Кормовая база прудов включала зоопланктонных рачков и личинок насекомых, а также личинок карповых рыб (Cyprinidae)¹.

Темп роста щук оценивали по удельной скорости роста (c) (Шмальгаузен, 1928):

$$c = (\ln y_n - \ln y_0) / (t_n - t_0),$$

где y_0 – длина (масса) рыбы в момент времени t_0 , y_n – длина (масса) рыбы к моменту времени t_n . Удельную скорость рыб рассчитывали для промежутка времени между двумя последовательными измерениями их длины и массы тела. Достоверность различий длины и массы тела изучаемых групп рыб оценивали с помощью критерия Стьюдента (Лакин, 1980). Содержимое желудков щук определяли по общепринятой методике (Методическое пособие ..., 1974).

¹ Ранней весной в пруды были высажены по 4–5 пар производителей плотвы *Rutilus rutilus*, леща *Abramis brama* и синца *Abramis ballerus*. Они успешно отнерестились и дали высокую численность личинок, которыми мальки щуки могли питаться.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рост и питание молоди щуки в аквариумах в первые 3 недели жизни

Первые 3 этапа развития предличинки (I–III), когда питание было эндогенным, прошли в течение 5–6 сут (при температуре 18.5–19.7°C). На IV этапе развития (по сравнению с предыдущим) у молоди щуки удлиняется рыло, появляются глоточные и челюстные зубы, которые облегчают захват и удержание подвижной добычи (Шамардина, 1957). Впервые зоопланктон предложили личинкам групп 1, 2 и 3 при достижении IV этапа развития – соответственно 26, 27 и 29 мая, что соответствует их возрасту 5, 5 и 6 сут после вылупления (п.в.) (табл. 1). К моменту перехода на смешанное питание личинки 1-й группы имели длину 11.5–13.0 (в среднем 11.9 ± 0.10) мм, 2-й – 10.0–12.0 (10.8 ± 0.1) мм, 3-й – 13.0–14.5 (13.5 ± 0.3) мм.

В группах 1 и 2 динамика перехода личинок на потребление внешнего корма и его продолжительность были сходными. В первый день в возрасте 5 сут п.в. (соответственно 26 и 27 мая) только несколько личинок из общего числа в каждой группе попытались схватить зоопланктонных рачков. Остальные были малоподвижны: одни из них лежали на дне аквариума, другие прикреплялись к растениям. На второй день около 50% личинок в 1-й группе (27 мая) и 40% – во 2-й (28 мая) активно передвигались по аквариуму, преследуя и хватая рачков. На третий день (28 и 29 мая) у всех рыб из групп 1 и 2 в возрасте 7 сут п.в. желудки были наполнены пищей. В период перехода на смешанное питание только отдель-

ные особи начинали сразу успешно добывать пищу. Для захвата рачка они делали в среднем по 2 броска; такие личинки совершали по 8–15 бросков в час. Другие, наоборот, охотились почти беспрерывно, но менее успешно, делая до 115 бросков/ч. Они питались с меньшей интенсивностью и росли медленнее. Наряду с мелкими планктонными организмами (копеподитами и науплиями), личинки уже в первые дни смешанного питания захватывали крупных рачков размером 1–2 мм (*Mesocyclops*, *Cyclops*, *Acanthocyclops*, *Daphnia*).

Личинки из группы 3 достигли IV этапа развития позднее – в возрасте 6 сут п.в. (29 мая). На 3-й день (31 мая) после внесения зоопланктона в аквариумы внешним кормом питались 82% личинок, и лишь на 7-й день (4 июня) в возрасте 12 сут п.в. – 100%. Таким образом, переход личинок группы 3 на смешанное питание был более длительным, чем в группах 1 и 2.

Период экзогенного питания начинается у молоди щуки на V этапе развития (Шамардина, 1957). В естественном водоеме она сначала питается исключительно зоопланктоном, потом в рационе появляются личинки водных беспозвоночных, а позднее (на VI–VII этапах развития) – личинки рыб. По данным Шамариной (1957), молодь щуки начинает потреблять личинок рыб при достижении длины 18–22 мм. Исключительно рыбой молодь щуки начинает питаться после завершения X этапа развития при достижении длины 90–100 мм (Макковеева, 1956; Шамардина, 1957). В нашем эксперименте в аквариумах мы нарушили последовательность смены кормовых объектов в рационе щук: исключили из их питания личинок насекомых и очень рано стали кормить их личинками рыб.

Рыбный корм (личинки плотвы и леща длиной 7–12 мм) щукам групп 1, 2 и 3 впервые дали соответственно 29 и 30 мая и 4 июня. Все особи групп 1 и 2 питались рыбой уже на 3-й день (соответственно 31 мая и 1 июня) в возрасте 10 сут п.в.; их длина к этому времени достигла 20–23 мм, они находились на VI–VII этапах развития. Щуки группы 3 полностью перешли на рыбное питание только в возрасте 19 сут п.в. (11 июня) – на VIII этапе развития при средней длине 37 мм.

Как видно из табл. 1, удельная скорость линейного роста молоди щук с изменением характера питания не оставалась постоянной. В период эндогенного питания этот показатель у предличинок разных групп был примерно одинаковый. Во время перехода на смешанное питание он заметно увеличился: у щурят 1-й группы – на 40%, 2-й – на 19%, 3-й – на 20%. Переход на экзогенное, наоборот, сопровождался замедлением роста рыб – соответственно на 30, 20 и 41%.

Более поздние сроки вылупления и перехода молоди на питание зоопланктоном и рыбой, а также более значительное снижение скорости ро-

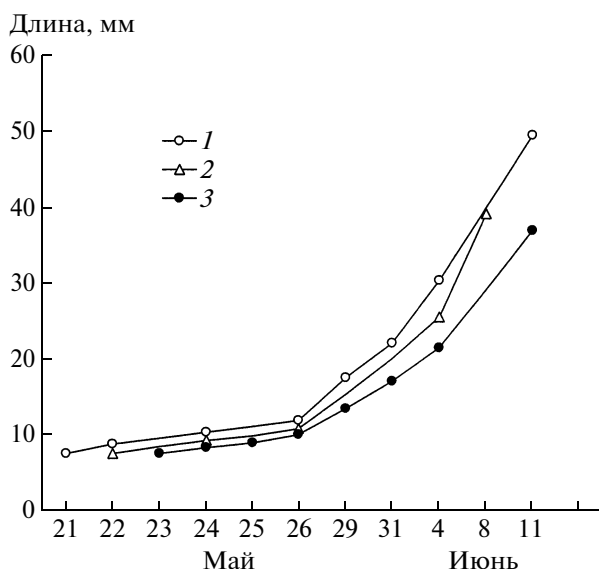


Рис. 1. Линейный рост молоди щуки *Esox lucius* начала (1), середины (2) и конца (3) выклева в течение первых 3 недель жизни в аквариумах.

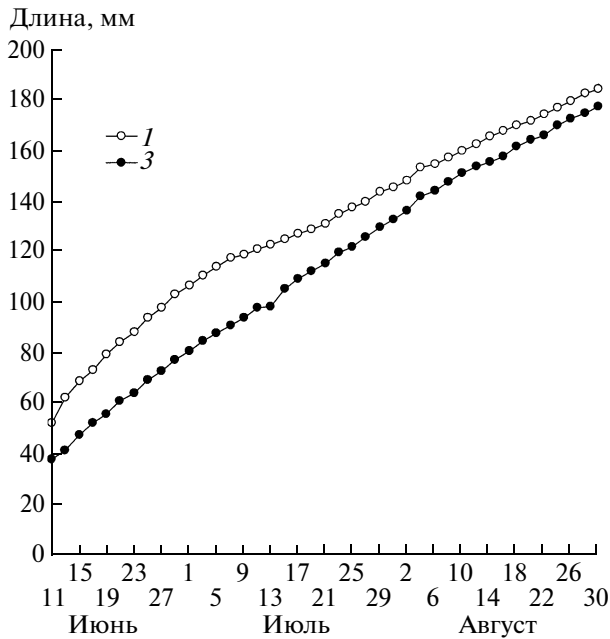


Рис. 2. Линейный рост молоди щуки *Esox lucius* начала (1) и конца (3) выклева при содержании в течение 80 сут в аквариумах.

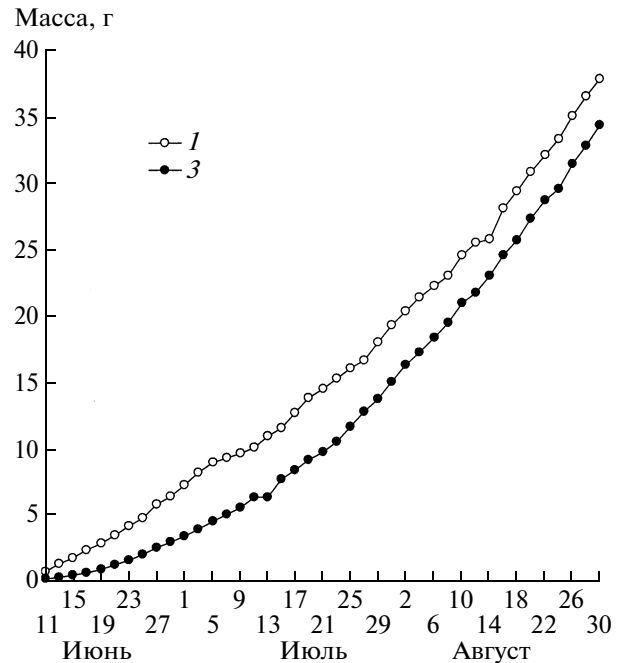


Рис. 3. Весовой рост молоди щуки *Esox lucius* начала (1) и конца (3) выклева при содержании в течение 80 сут в аквариумах.

ста при переходе на питание рыбой предопределили заметное отставание по размерам молоди группы 3 от молоди двух других групп (рис. 1). Так, например, 4 июня особи 1-й группы имели длину 23–34 (30.4 ± 0.4) мм, 2-й – 17–35 (25.5 ± 0.2) мм, 3-й – 18–26 (21.5 ± 0.3) мм; средние показатели различались при $p > 0.001$. Молодь из группы 2, у которой снижение скорости роста в начале экзогенного питания было минимальным, уже к 8 июня (17 сут п.в.) приблизилась по длине тела к особям группы 1. Мальки из группы 3 по-прежнему отставали от первых двух групп по темпу как роста, так и развития: к 11 июня большинство из них еще находились на VIII этапе развития, тогда как в группах 1 и 2 – на IX этапе развития.

Рост и питание в аквариумах молоди щуки начала и конца выклева

Линейный рост. Для эксперимента 11 июня из групп 1 и 3 были отобраны по 10 мальков длиной соответственно 39–58 (52.2 ± 3.3) и 26–48 (37.8 ± 3.0) мм; средние оценки длины различались при $p > 0.01$. Из приведенных на рис. 2 данных видно, что кривые линейного роста щук двух групп от начала к концу периода наблюдений (с 11 июня по 30 августа) постепенно сближались. В течение июня длина щук из группы 1 достоверно ($p > 0.001$) превышала таковую из группы 3. В июле различия по длине между группами постепенно сокращались: от $p > 0.01$ (1–7 июля) до $p > 0.05$ (9–17 июля). С 19 июля, когда рыбы группы 1

достигли длины 129.1 ± 4.7 мм, а группы 3 – 112.4 ± 7.2 мм, различия в размерах между ними стали недостоверными. Таким образом, через 38 сут после перехода на рыбное питание (11 июня) молодь группы 3 смогла догнать по длине молодь группы 1. К концу эксперимента (30 августа) щуки в группах 1 и 3 имели длину соответственно – 158–202 (184.8 ± 4.7) и 149–205 (177.5 ± 5.9) мм, то есть отличия по размерам между группами еще больше сократились.

Удельная скорость линейного роста мальков из группы 1 в первые дни эксперимента (11–13 июня) была в 2 раза выше, чем в группе 3 (8.9 против 4.2), что являлось как бы продолжением их более быстрого роста в течение первых 3 недель жизни. Однако уже на следующий день после пересадки в отдельные аквариумы величина этого показателя у щук группы 1 стала снижаться, достигнув минимального значения (0.6) к 9 июля. В последующие дни эксперимента темп роста рыб этой группы оставался на уровне 0.6–1.0, увеличиваясь лишь трижды (23 и 29 июля, 4 августа) до 1.4–1.6.

В отличие от них, у мальков группы 3 от 13 до 15 июня наблюдалось увеличение скорости линейного роста (от 4.2 до 7.0), после чего началось ее снижение до минимального значения (0.2) к 13 июля. В последующий период удельная скорость линейного роста молоди этой группы варьировала в пределах 0.6–1.3, за исключением 15 июля и 4 августа, когда были зарегистрированы 2 резких ее подъема (3.6 и 3.1).



Рис. 4. Зависимость между удельной скоростью линейного роста и длиной молоди щуки *Esox lucius* начала (1) и конца (3) выклева при содержании в течение 80 сут в аквариумах.

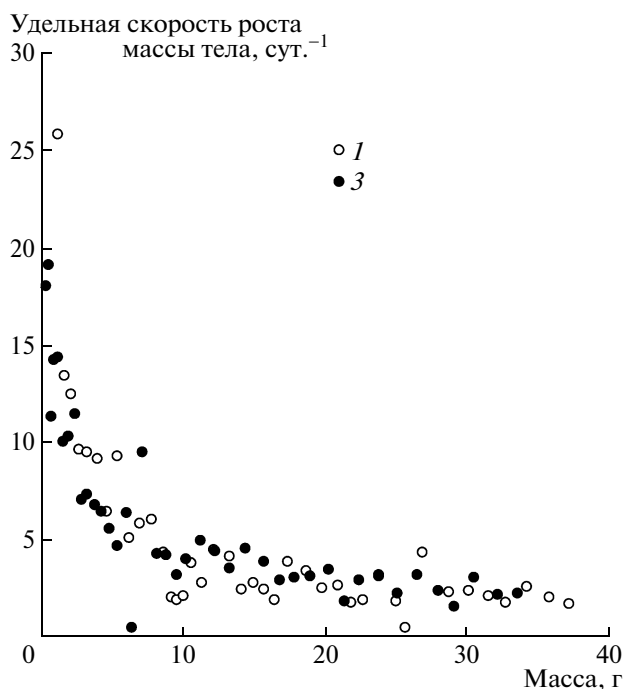


Рис. 5. Зависимость между удельной скоростью роста массы тела и массой молоди щуки *Esox lucius* начала (1) и конца (3) выклева при содержании в течение 80 сут в аквариумах.

Таким образом, у всей подопытной молоди от июня к августу удельная скорость линейного роста снижалась, но в большинстве случаев (31 из 40) ее значение было выше у особей группы 3.

Весовой рост. К моменту начала эксперимента (11 июня) масса мальков группы 1 была почти в 3 раза больше, чем мальков группы 3: $0.38\text{--}1.16$ (0.87 ± 0.20) против $0.10\text{--}0.62$ (0.30 ± 0.07) г ($p > 0.05$). Кривые, демонстрирующие весовой рост молоди щуки разных сроков вылупления, изображены на рис. 3. Превосходство по массе в 2–3 раза (при $p > 0.001$ и $p > 0.01$) сохранялось за щуками из группы 1 до 7 июля. В период с 9 по 25 июля щуки из группы 1 имели массу тела только в 1.4–1.7 раз большую, чем щуки из группы 3 ($p > 0.05$). С 27 июля, когда мальки групп 1 и 3 достигли массы соответственно 16.7 ± 1.16 и 12.83 ± 1.93 г, различия между группами стали незначительными. Таким образом, спустя 46 сут после перехода на рыбное питание (с 11 июня) мальки группы 3 смогли приблизиться по массе тела к малькам группы 1. К 30 августа отличия по массе тела между сеголетками группы 1 [$28.1\text{--}46.7$ (37.71 ± 2.25) г] и группы 3 [$19.0\text{--}52.1$ (34.25 ± 3.66) г] еще больше сократились.

Удельная скорость весового роста. У молоди щук группы 1 максимум удельной скорости весового роста (25.8) был зарегистрирован 13 июня. Затем началось его постепенное снижение, которое продолжалось до 9 июля (1.9). В последующие 52 дня эксперимента этот показатель у мальков группы 1 варьировал в пределах 1.7–4.5, и лишь однажды (14 августа) его значение снизилось до 0.5.

У молоди группы 3 максимум удельной скорости весового роста (19.1) был отмечен 15 июня. С 17 июня началось ее снижение, оно продолжалось до 13 июля (0.5). Резкий подъем (в 19 раз) этого показателя у рыб группы 3 был отмечен 15 июля. В последующий период наблюдений значение удельной скорости роста ритмично колебалось в пределах 1.5–5.0. Из приведенных данных видно, что темп весового роста молоди щук сравниваемых групп закономерно снижался от июня к августу, в большинстве случаев (33 из 40) его значение было выше у молоди группы 3.

Компенсационный рост. Постепенное “выравнивание” размеров рыб двух групп, в результате чего более мелкие щуки конца выклева (группа 3) догоняли по длине и массе тела крупных особей начала выклева (группа 1), свидетельствует о наличии компенсационного роста у особей группы 3.

Зависимость удельной скорости линейного роста молоди щуки от длины представлена на рис. 4. Полученные данные показывают, что до достижения длины 100 мм удельная скорость линейного роста щук группы 3 была ниже, чем молоди группы 1. При длине ≥ 100 мм мальки из группы 3 стали расти быстрее.

Зависимость удельной скорости весового роста молоди щуки от массы тела показана на рис. 5. Видно, что до достижения массы 7 г молодь группы 3 росла медленнее, а после достижения массы 8 г — быстрее, чем особи группы 1.

Абсолютный суточный рацион. Мальки группы 1 в течение первых 8 сут после пересадки в отдельные аквариумы ежесуточно съедали в среднем по 0.3 г пищи (рис. 6). С 21 июня количество потребляемой ими пищи ежедневно увеличивалось и достигло максимального значения (2 г) к 17 июля. На протяжении последующих 10 сут величина суточного рациона снизилась до 1.5 г (27 июля). В августе количество ежедневно съедаемой щуками пищи резко колебалось: максимумы (1.8–2.2 г) сменялись минимумами (1.2–1.4 г). В это время у отдельных щук из группы 1 были отмечены пропуски в приемах пищи: в первой половине августа – 2 случая (у двух рыб по одному дню), во второй половине – 7 (у трех рыб по одному дню, а у двух – дважды по одному дню).

Суточные рационы молоди щуки группы 3 в первые дни эксперимента (до 19 июня) тоже были относительно постоянными, но в 3 раза ниже, чем в группе 1. С 21 июня началось их увеличение, которое до 15 июля проходило почти синхронно с группой 1, но на более низком уровне (рис. 6). К 27 июля рационы рыб группы 3 сравнялись с таковыми рыб группы 1, но продолжали увеличиваться до 2 г (10 августа). Во II и III декадах августа суточное потребление корма варьировало от 1.4 до 2.2 г. Во время эксперимента щуки из группы 3 периодически отказывались от пищи. В июне наблюдался 1 подобный случай, в июле – 4 (у четырех рыб по одному дню), в конце августа – 5 (у пяти рыб по одному дню).

В период с 11 июня по 27 июля абсолютные суточные рационы рыб группы 1 были выше, чем в группе 3, поэтому и общее количество съеденной пищи за этот период было у них значительно больше (55.2 против 35.6 г). Щуки группы 1 были в это время крупнее, чем щуки группы 3. После 27 июля, когда длина и масса тела рыб сравниваемых групп перестали достоверно различаться, ритмика их питания стала сходной, а количество пищи, съеденной за период с 27 июля по 30 августа, было одинаковым (60.2 и 60.3 г).

Суточный рацион, г

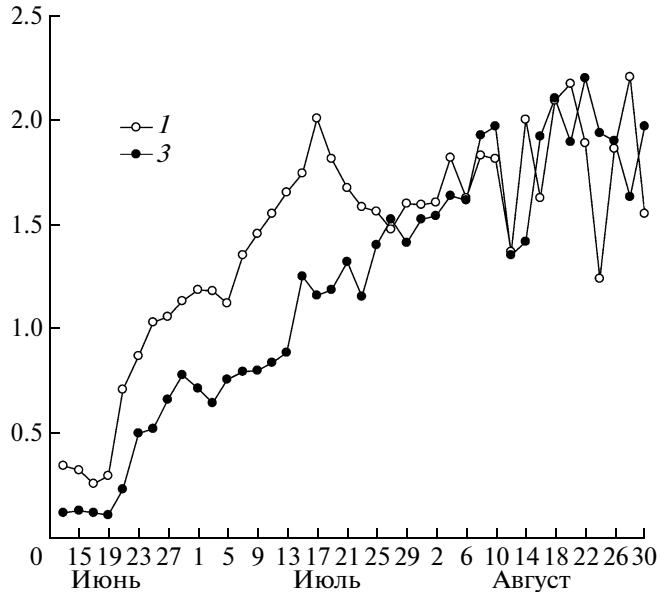


Рис. 6. Суточные рационы молоди щуки *Esos lucius* начала (1) и конца (3) выклева при содержании в течение 80 сут в аквариумах.

Рост и питание в прудах молоди щуки начала и конца выклева

Линейный рост. Личинок ранних сроков выклева (группа 4) выпустили в пруд 28 мая, когда они достигли IV–V этапа развития и начали питаться зоопланктонными рачками. Их длина варьировала в пределах 13–19 мм, составляя в среднем 17.6 ± 0.4 мм. Через 11 сут (8 июня) она увеличилась в 2.5 раза – 42–49 (44.8 ± 0.9) мм. В этот период длина рыб увеличивалась с максимальной скоростью (табл. 2). Затем скорость линейного роста начала уменьшаться: к концу июня – в 4 раза, к середине июля – еще в 1.8 раз. В период с 16 июля по 6 августа рост рыб в длину практически приостановился (рис. 7): удельная скорость роста имела минимальные (0.1) за весь период на-

Таблица 2. Удельная скорость ($c \times 100$) линейного и весового роста молоди щуки *Esos lucius* разных сроков выклева при содержании в прудах

Период наблюдений	Удельная скорость линейного роста, сут. ⁻¹		Удельная скорость весового роста, сут. ⁻¹	
	группа 4	группа 5	группа 4	группа 5
28 мая–8 июня	8.5	—	23.4	—
3 июня–8 июня	—	8.0	—	22.4
8–17 июня	5.6	8.7	17.6	31.5
17–30 июня	2.1	3.5	8.1	11.2
30 июня–16 июля	1.2	0.2	3.1	0.1
16 июля–6 августа	0.1	0.4	0.9	1.4
6 августа–3 сентября	0.8	1.1	1.9	4.2

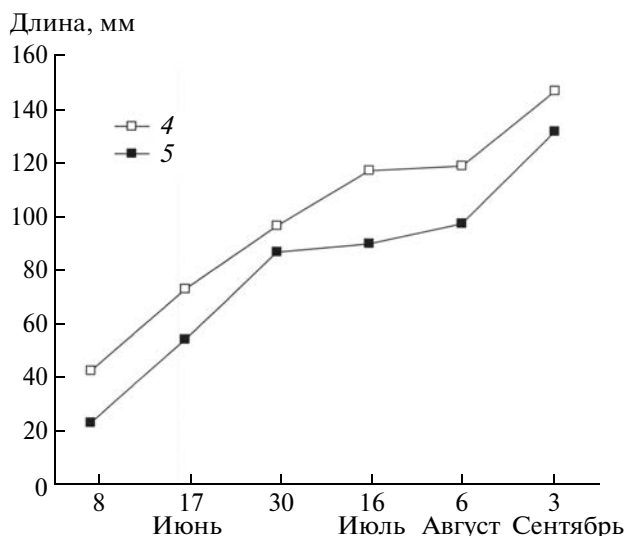


Рис. 7. Линейный рост молоди щуки *Esox lucius* начала (4) и конца (5) выклева при содержании в течение 3 мес. в прудах.

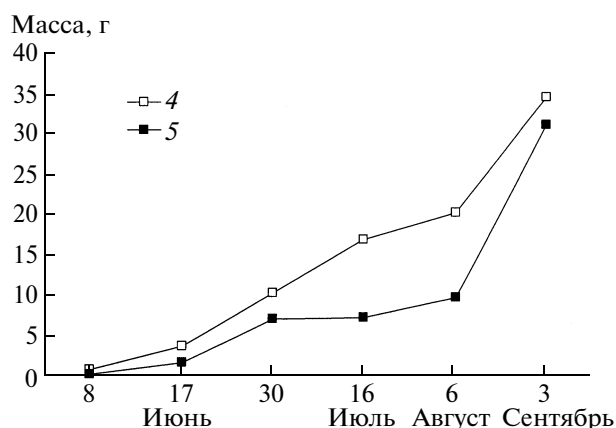


Рис. 8. Весовой рост молоди щуки *Esox lucius* начала (4) и конца (5) выклева при содержании в течение 3 мес. в прудах.

блюдений значения, абсолютный линейный прирост за 21 сут составил всего 1.7 мм. После 6 августа темп роста рыб повысился: значение удельной скорости линейного роста возросло в 8 раз. К концу эксперимента (3 сентября) средняя длина щук из группы 4 относительно 6 августа увеличилась на 28 мм и составила 147.5 ± 7.7 мм.

Личинок поздних сроков выклева (группа 5) пересадили в пруд 3 июня, когда они также достигли IV–V этапов развития, перешли на питание зоопланктоном и имели приблизительно такую же, как личинки группы 4 при пересадке в пруд 28 мая, длину — 15–19 (17.1 ± 0.1 мм). К первому облову пруда (8 июня, т.е. через 5 сут.) длина молоди группы 5 увеличилась в 1.5 раза — до 21–34 (25.5 ± 1.2) мм; удельная скорость линейного ро-

ста в это время была близка к таковой личинок группы 4. В последующие 9 сут скорость роста молоди группы 5 не уменьшилась (как в группе 4), а наоборот, немного возросла. Снижение ее началось после 17 июня, но с меньшей интенсивностью, чем у рыб группы 4 (табл. 2). В результате этого 30 июня отличия по размерам между группами стали недостоверными, в то время как 8 и 17 июня они были достоверны при $p > 0.001$. В период с 30 июня по 6 августа наблюдалось резкое замедление темпа роста рыб группы 5 (рис. 7): прирост длины за 37 сут составил всего 10.5 мм. Вследствие более длительной приостановки роста рыб этой группы по сравнению с сеголетками группы 4 (21 сут.) 16 июля различия по длине между группами вновь стали значимыми ($p > 0.01$). После 6 августа темп роста рыб группы 5 (как и группы 4) в длину вновь повысился: значение удельной скорости роста увеличилось почти в 3 раза; длина щук группы 5 увеличилась на 34 мм и достигла 132.2 ± 11.7 мм. Различия по размерам между изучаемыми группами рыб 6 августа и 3 сентября не достоверны.

Таким образом, щуки конца выклева благодаря более высокой скорости линейного роста в течение всего периода наблюдений, за исключением первой половины июля, догнали щук начала выклева.

Весовой рост. Масса тела личинок группы 4 в момент посадки в пруд составляла 0.056 ± 0.005 г; к 8 июня она увеличилась в 13 раз — до 0.74 ± 0.04 г. В течение первых 11 сут обитания в пруду скорость их роста была максимальной (табл. 2). Затем она постепенно снижалась, достигнув минимального значения в период с 16 июля по 6 августа; за 21 сут абсолютный прирост составил всего 3.43 г (рис. 8). После 6 августа темп роста рыб группы 4 вновь повысился. К 3 сентября щуки достигли массы 34.50 ± 5.91 г, прирост за 28 сут составил 14.3 г (71%).

Личинки щуки группы 5 при выпуске в пруд имели массу 0.031 ± 0.002 г, т.е. почти вдвое меньшую, чем личинки тех же размеров группы 4; различия по массе между личинками групп 4 и 5 в момент высадки в пруд были достоверными при $p > 0.001$. К 8 июня масса личинок группы 5 увеличилась до 0.096 ± 0.008 , росли они в это время примерно с такой же скоростью, что и особи группы 4 (табл. 2). В период 8–17 июня удельная скорость весового роста молоди группы 5 резко возросла; ее снижение началось позднее, чем в группе 4 — после 17 июня, но было более существенным, а период приостановки роста (30 июня — 6 августа) — более продолжительным (за 37 сут их масса увеличилась всего на 2.62 г). В августе удельная скорость весового роста увеличилась в 3 раза — за 28 сут прирост составил 21.34 г (220%), и к 3 сентября сеголетки группы 5 достигли массы 30.95 ± 8.24 г.

Таблица 3. Рост и питание молоди щуки *Esox lucius* разных сроков вылупления при содержании в прудах

Показатели	Дата				
	8 июня	17 июня	30 июня	16 июля	6 августа
Длина, мм	44.8 ± 0.9	74.4 ± 1.7	97.5 ± 4.7	117.7 ± 6.8	119.4 ± 11.4
	25.5 ± 1.2	55.7 ± 2.0	87.8 ± 4.4	91.2 ± 2.9	98.3 ± 3.1
Масса, г	0.74 ± 0.04	3.57 ± 0.19	10.20 ± 2.55	16.77 ± 3.03	20.20 ± 6.98
	0.096 ± 0.008	1.63 ± 0.17	6.99 ± 0.88	7.12 ± 0.60	9.61 ± 0.83
Индекс наполнения желудков, %	—	1.94 ± 0.21	2.56 ± 1.34	2.75 ± 1.26	3.42 ± 1.23
	—	5.46 ± 0.63	2.62 ± 2.2	0.46 ± 0.10	0.80 ± 0.14
Число рыб с пустыми желудками, %	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{15.4}$	$\frac{15.4}{26.7}$	$\frac{0}{16.7}$
Частота встречаемости компонентов пищи, %					
зоопланктон	$\frac{90.0}{50.0}$	$\frac{100}{77.8}$	$\frac{46.7}{53.9}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{—}{—}$
личинки хирономид	$\frac{40.0}{—}$	$\frac{80.0}{88.9}$	$\frac{40.0}{61.5}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{11.1}{25.0}$
личинки поденок	$\frac{—}{40.0}$	$\frac{—}{11.1}$	$\frac{53.3}{69.3}$	$\frac{15.4}{33.3}$	$\frac{33.3}{75.0}$
личинки стрекоз	$\frac{—}{10.0}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{6.7}{—}$	$\frac{30.8}{26.0}$	$\frac{55.6}{—}$
куколки хирономид	$\frac{60.0}{10.0}$	$\frac{80.0}{100}$	$\frac{6.7}{15.4}$	$\frac{7.7}{—}$	$\frac{—}{—}$
рыба	$\frac{30.0}{—}$	$\frac{10.0}{—}$	$\frac{33.3}{7.7}$	$\frac{46.1}{—}$	$\frac{33.3}{—}$
Число щук, экз.	$\frac{11}{10}$	$\frac{10}{9}$	$\frac{15}{13}$	$\frac{13}{15}$	$\frac{9}{12}$

Примечание. Над чертой — начало вылупления (группа 4), под чертой — конец (группа 5).

Таким образом, в течение всего периода наблюдений (за исключением интервала с 30 июня по 16 июля) удельная скорость весового роста молоди щуки из группы 5 была значительно выше, чем из группы 4 (табл. 2). В результате этого различия по массе между группами постепенно сокращались (8 и 17 июня — $p > 0.001$, 16 июля — $p > 0.01$), а 6 августа и 3 сентября не были достоверными.

Питание молоди щуки в прудах. В состав пищи прудовых щук входят те же 3 группы кормовых объектов (зоопланктонные ракообразные, личинки и куколки насекомых, молодь рыб), которыми питаются сеголетки щук в Рыбинском водохранилище (Иванова и др., 1982). Соотношение организмов этих групп в рационах щук из групп 4 и 5 в прудах в разные сроки наблюдения представлены в табл. 3.

Молодь щуки начала выклева (группа 4) в июне наиболее часто поедала зоопланктонных рачков (*Daphnia*, *Chydorus*, *Simocephalus*), а также

личинок и куколок хирономид (табл. 3). Наряду с этими компонентами в желудках 10–30% исследованных особей были отмечены личинки леща и плотвы. К концу июня частота встречаемости зоопланктонных рачков в желудках щук уменьшилась в 2 раза, несмотря на увеличившуюся их биомассу в прудах в этот период (Иванова и др., 1981). В июле, когда средняя длина рыб увеличилась до 117 мм, зоопланктон исчез из рациона мальков. Питались они в основном рыбой, личинками стрекоз, поденок и куколками хирономид. Число щук, питающихся рыбой, увеличилось до 46%. В августе состав пищи молоди не изменился. От июня к августу индексы наполнения желудков постепенно увеличивались (от 1.9 до 3.4%).

Молодь щуки конца выклева (группа 5) в первой половине июня питалась более интенсивно, чем молодь из группы 4: индексы наполнения желудков были в 2 раза выше (табл. 3). Чаше всего в

их рационах встречались зоопланктонные рачки *Copepoda* (личинки, молодь) и *Cladocera* (*Daphnia*, *Sida*, *Bosmina*), а также личинки и куколки насекомых (хирономид и поденок). К концу июня интенсивность питания рыб снизилась, индексы наполнения желудков уменьшились вдвое; появились особи с пустыми желудками. В июле накормленность мальков щук резко упала: индексы наполнения по сравнению с июнем уменьшились в 5–10 раз, доля рыб с пустыми желудками возросла до 26.7%; пищевой спектр сеголеток включал только личинок поденок и стрекоз. По-видимому, одной из причин снижения интенсивности питания рыб послужило сезонное сокращение численности и биомассы личинок насекомых (хирономид, поденок, стрекоз) в связи с вылетом взрослых форм (Боруцкий, 1939). В начале августа молодь щуки группы 5 вновь начала интенсивно потреблять личинок хирономид и поденок; индексы наполнения желудков немного увеличились, доля особей с пустыми желудками снизилась до 16.7%. Надо отметить, что щуки этой группы практически не потребляли рыбу: за весь период наблюдений рыба (щука длиной 77 мм) была обнаружена в желудке у одной особи длиной 114 мм. На рыбное питание они, вероятно, перешли только после 6 августа, о чем свидетельствуют как резкое повышение темпа их линейного и весового роста в течение августа, так и сокращение численности молоди карповых рыб в пруду к осени.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Продолжительность вылупления предличинок у разных видов рыб варьирует от 6–9 ч до 20 и более сут (Перцева, 1939; Морозов, 1951; Смирнов, 1955; Емельянов, 1965; Мунтян, 1975; и др.). Характер роста и развития зародышей рыб большинство исследователей связывают с размерами икры. Установлено, что личинки из более крупных икринок развиваются быстрее (У Си-цзай, 1957; Лебедев, 1959) и оказываются более жизнеспособными (Мейен, 1940; Лебедев, Чжен Чжен-Дюн, 1963); они имеют больший запас желтка, поэтому их масса и упитанность выше (Ястребков, 1966). В частности, по данным Ястребкова (1966), различия по массе, упитанности и ряду морфологических признаков личинок горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, вылупившихся из икры разного размера, сохраняются в течение 4 мес. На примере корюшки *Osmerus eperlanus* показано, что вылупившиеся в начале нерестового периода личинки характеризуются более высоким темпом развития и роста в течение летних месяцев, чем особи, появившиеся в конце нереста (Стрельникова, Иванова, 1982).

Наблюдения, проведенные нами в лабораторных условиях, позволили установить, что личин-

ки щуки, вылупившиеся в числе первых (группа 1), переходили на зоопланктонное и рыбное питание раньше, быстрее проходили первые этапы развития и росли быстрее особей, появившихся в конце выклева (группа 3). В дальнейшем темп их роста замедлился, а молоди конца выклева, наоборот, возрос, и она стала догонять молодь группы 1. В аквариумах, где молодь щуки с зоопланктонного питания сразу перевели на рыбное, достоверные отличия по длине между группами особей начала и конца выклева исчезли на 59–57-е сут после вылупления (19 июля), а по массе – на 67–65-е сут (27 июля). В дальнейшем, в течение августа размеры молоди щуки двух сроков выклева, постоянно увеличиваясь, продолжали сближаться. К концу эксперимента щуки начала выклева имели среднюю длину 185 мм, массу 38 г, щуки конца выклева – 178 мм и 34 г.

В прудах щуки могли свободно перемещаться в поисках пищи, ассортимент которой был значительно шире. В июне–августе особи начала выклева (группа 4) питались как беспозвоночными, так и молодью рыб, а особи конца выклева (группа 5) – исключительно зоопланктонными рачками и личинками насекомых. Тем не менее, всего за 27 сут (3–30 июня) они догнали по длине и массе тела щук группы 4, т.е. гораздо быстрее, чем в аквариумах. В июле у щук обеих групп в прудах наблюдалось повторное замедление роста, которое снова привело к расхождению в размерах. Особенно длительной приостановка роста была у молоди группы 4. Кроме того, щуки этой группы в июне–июле так и не перешли на питание мальками рыб, несмотря на наличие их в пруду.

В эти месяцы молодь группы 4 по размерам и форме тела относилась к так называемым “щукам-планктофагам” (Иванова, Свирская, 2004). Для щук размером 60–100 мм характерно относительно короткое и широкое туловище с большой головой и крупными глазами, длинным хвостовым стеблем, а также увеличенными размерами плавников. Форма их тела способствует захвату мелкого и менее подвижного (по сравнению с рыбой) корма, каким является зоопланктон и личинки насекомых. Полностью переход на рыбное питание у молоди щуки обычно происходит при длине 90–100 мм, когда заканчивается X этап развития (Маковеева, 1956; Шамардина, 1957). По внешнему виду, строению и поведению она напоминает взрослую особь, от которой отличается только меньшими размерами (Спановская, 1963). Молодь щуки длиной ≥ 120 мм характеризуется длинным туловищем и относительно коротким хвостовым стеблем, относительно небольшой головой и некрупными плавниками (Иванова, Свирская, 2004). Подобное строение тела позволяет выполнять быстрый и сильный бросок, характерный для хищников-засадчиков при охоте за крупным и подвижным кормом (рыбой). По

достижению длины 120 мм сеголетки в сентябре в прудах питались рыбой (Иванова, Свирская, 2004). В нашем эксперименте щуки группы 5 начали потреблять рыбу после 6 августа, о чем свидетельствует повышение темпа роста, обусловившее сокращение отличий между группами рыб разных сроков выклева к осени. К 3 сентября сеголетки начала выклева достигли в среднем длины 148 мм, массы 35 г, сеголетки конца выклева — 132 мм и 31 г.

Сближение показателей длины и массы молоди щук начала и конца выклева, выращиваемой как в аквариумах, так и в прудах, свидетельствовало о наличии у особей конца выклева компенсационного роста. Известно, что компенсационный рост наблюдается у животных при снятии воздействия угнетающих рост факторов — недостатка пищи, неблагоприятного температурного режима, пресса хищников и др. (Мина, Клевезаль, 1976). Кривобок и Пупырникова (1951) отмечали компенсационный рост у молоди щуки после ее перевода с зоопланктонного на рыбное питание. Наши эксперименты показали, что компенсационный рост проявлялся у молоди щуки конца выклева в обоих вариантах опыта: в условиях избытка рыбной пищи (при выращивании в отдельных аквариумах, когда исключено угнетающее воздействие крупных рыб на рост мелких) и в прудах, где доступность рыбного корма была значительно ниже.

Полученные данные свидетельствуют, что молодь щуки, появившаяся из икры в 1-е сут выклева (а также и во 2-е — пик вылупления), наиболее быстро растет и развивается в период смешанного и начала экзогенного питания. Для молоди щуки, вылупившейся на 3-и сут (завершение выклева), характерен сниженный темп развития и роста в первые недели жизни. В дальнейшем она начинает расти быстрее и догоняет особей начала выклева, в результате различия между щуками разных сроков выклева по размерам сокращаются. Расхождение по срокам интенсивного питания и роста особей разных сроков вылупления способствует более эффективному использованию потомством кормовых ресурсов водоема.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боруцкий Е.В. 1939. Динамика биомассы *Chironomus plumosus* профундали Белого озера // Тр. Лимнолог. ст. в Косине. Вып. 22. М.: Гидрометиздат. С. 156—195.
- Груздева М.А. 1996. Фенетическое разнообразие щук Евразии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 17 с.
- Емельянов С.В. 1965. Разнокачественность на стадии выклева личинок осетровых и костистых рыб, полученных из икры одной самки // Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука. С. 187—204.
- Иванова М.Н., Лопатко А.Н. 1982. О разнокачественности сеголетков щуки // Тез. докл. Всесоюз. конф. по теории формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО. С. 145—146.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2000. Число позвонков и некоторые биологические показатели молоди щуки *Esox lucius* (Esocidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 5. С. 606—613.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2004. Сезонные изменения вариабельности линейного роста и морфометрических характеристик сеголеток щуки *Esox lucius* из потомства одной пары производителей // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 3. С. 394—401.
- Иванова М.Н., Стрельникова А.П., Лопатко А.Н. 1981. О питании и росте ладожской корюшки в прудах // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 47 (50). С. 78—90.
- Иванова М.Н., Лопатко А.Н., Мальцева Л.В. 1982. Пищевые рационы и кормовые коэффициенты молоди щуки *Esox lucius* в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 2. С. 233—239.
- Кривобок М.Н., Пупырникова А.В. 1951. Компенсация роста у молоди щук // Тр. Всесоюз. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 19. С. 118—126.
- Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. М.: Высш. шк., 293 с.
- Лебедев Н.В. 1959. К вопросу о неопределенной изменчивости у рыб // Тр. конф. Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов. Т. 1. М.: Изд-во ВНИРО. С. 779—787.
- Лебедев Н.В., Чжен Чжен-Дюн. 1963. Причина разнокачественности икры некоторых рыб // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 2. С. 256—268.
- Макковеева И.И. 1956. Питание молоди щуки Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Вып. 7. С. 60—95.
- Мейен В.А. 1940. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб // Докл. АН СССР. Т. 28. № 7. С. 654—657.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Морозов А.В. 1951. О расхождении в росте молоди рыб и причинах этого расхождения // Зоол. журн. Т. 30. Вып. 5. С. 457—465.
- Мунтян С.П. 1975. Вылупление зародышей судака при различных температурах инкубации // Особенности развития рыб в различных естественных и экспериментальных условиях. М.: Наука. С. 66—89.
- Перцева Т.А. 1939. Материалы по развитию каспийского пузанка // Тр. Всесоюз. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 8. С. 27—64.
- Попова О.А. 1982. Питание хищных рыб Сямозера после вселения корюшки // Изменение рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. С. 106—145.
- Рубцов В.В. 1968а. О жизнестойкости личинок разных сроков периода выклева при выращивании // Тез. докл. Молодеж. науч. конф. Ин-та экспер. морфол. и экол. животных АН СССР. М.: Наука. С. 47—48.

- Рубцов В.В.* 1968б. Разнокачественность личинок щуки разных сроков выклева при инкубации // Тез докл. Молодеж. науч. конф. Ин-та экспер. морфол. и экол. животных АН СССР. М.: Наука. С. 48–49.
- Смирнов А.И.* 1955. Некоторые особенности развития зеркального карпа // Вопр. ихтиологии. Вып. 3. С. 69–76.
- Спановская В.Д.* 1963. Питание щуки-сеголетка // Зоол. журн. Т. 42. № 7. С. 1071–1079.
- Стрельникова А.П., Иванова М.Н.* 1982. Питание ко-рюшки *Osmerus eperlanus* L. Рыбинского водохранилища в раннем онтогенезе // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 3. С. 401–407.
- Тарнавский Н.П.* 1967. Биология щуки Верхнего Днепра // Рыбное хоз-во. Вып. 3. Киев: Урожай. С. 61–69.
- УСи-Цзай.* 1957. Различия в развитии и росте мальков карпа из икры, отложенной одной самкой // Тез. докл. Второго совещ. эмбриологов СССР. М.: Изд-во МГУ. С. 57–58.
- Шамардина И.П.* 1957. Этапы развития щуки // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 16. С. 237–298.
- Шмальгаузен И.И.* 1928. О закономерностях роста животных // Природа. № 9. С. 815–838.
- Фортунова К.Р., Попова О.А.* 1973. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М.: Наука, 298 с.
- Ястребков А.А.* 1966. О зависимости размеров и темпа роста личинок горбуши от величины икринок // Тр. Мурманск. мор. биол. ин-та. Вып. 12 (16). С. 45–54.