

УДК 597.556.3.591.51

## О РАЗМЕРНОЙ ИЕРАРХИИ У МОЛОДИ ЩУКИ *ESOX LUCIUS*

© 2013 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 10.01.2012 г.;  
после доработки – 27.06.2012 г.

В лабораторных условиях проведены наблюдения за ростом и питанием 20 одноразмерных мальков щуки *Esox lucius* из потомства одной пары производителей. Содержали их с июня по сентябрь в одном аквариуме при высокой обеспеченности пищей. В условиях ограниченного пространства в течение месяца сформировалось временное объединение, размерная структура которого приобрела вид, характерный для иерархии: 5 лидеров, 2 аутсайдера и 8 особей, занимающих промежуточное положение. Лидерами в росте стали 5 щук-каннибалов, проглотивших по одному отставшему в росте сибсу, – захват крупной добычи способствовал существенному увеличению скорости их роста. Эффект иерархии проявился во взаимном влиянии щук друг на друга: наличие крупных хищников тормозило рост мелких особей, а присутствие медленно растущих рыб стимулировало рост лидеров.

**Ключевые слова:** эксперимент, молодь щуки *Esox lucius*, питание, рост, каннибализм, размерная иерархия, лидеры, аутсайдеры, компенсационный рост.

DOI: 10.7868/S0042875213030041

Изменчивость скорости роста молоди щуки *Esox lucius* отмечали многие исследователи (Ефимова, 1949; Тарнавский, 1967; Попова, 1971; Сазонова, Концевая, 1980; Сазонова, 1981). Значительная вариабельность темпа роста у сеголеток щуки наблюдается с первого месяца жизни. С помощью экспериментальных наблюдений установлено, что уже при переходе на экзогенное питание диапазон различий в интенсивности питания и темпе роста сибсов заметно увеличивается (Иванова, Свирская, 1995). Отдельные особи длиной 19–21 мм в этот период пытаются нападать на личинок других видов рыб и даже на своих собратьев (длиной <17 мм), которые ещё не перешли на экзогенное питание. Известно, что особи, раньше других начавшие питаться рыбой, растут быстрее остальных однопомётников, достигая к осени более крупных размеров (Иванова, Лопатко, 1983). Выращивание потомков одной пары производителей щуки в прудах показало, что к концу первого лета жизни в каждом водоеме наряду с основной массой сеголеток среднего размера всегда присутствуют крупные (от 6.7 до 32.4%) и мелкие рыбы. Они различаются по длине тела в два–три раза, по массе – в 10–30 раз (Иванова, Лопатко, 1982). Цель настоящей работы – проследить, как формируется размерная иерархия у изначально одноразмерных сибсов щуки, а также оценить эффект присутствия однопомётников на рост отдельных особей.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперимент проводили с молодью щуки (50 экз.), которую отобрали в возрасте 21 сут. из потомства одной пары производителей. Сибсы находились на IX этапе развития (Шамардина, 1957), перешли на питание рыбой и имели близкие размеры: общая длина (*TL*) варьировала в пределах 46–54 (в среднем  $51.2 \pm 0.6$ ) мм; масса – 0.55–0.87 ( $0.72 \pm 0.02$ ) г.

Две группы молоди (по 20 экз.) – основную и резервную – поместили в аквариумы № 1 и 2 объёмом 350 л, 10 щук рассадили поодиночке в аквариумы объёмом 50 л. Вода в аквариумах была непроточной, но хорошо аэрируемой. Регулярно 1 раз в 10 сут. воду полностью меняли. Эксперимент проводили с 11 июня до 30 августа при естественном температурном режиме, характерном для летнего сезона года. Опытную молодь содержали при изобилии рыбного корма. Кормом служили сеголетки карповых рыб (Cyprinidae) – плотвы *Rutilus rutilus* и леща *Abramis brama*, – которых отлавливали вначале сачком, а позднее мальковой волокушей в прибрежье Рыбинского водохранилища. Средняя масса кормовой молоди увеличивалась по мере её роста: в июне – от 0.014 до 0.026 г, в июле – от 0.12 до 0.25 г, в августе – от 0.31 до 1.20 г.

Длину и массу молоди в аквариуме № 1 измеряли (в сосудах с водой) через каждые 2 сут. Для оценки индивидуальной интенсивности питания

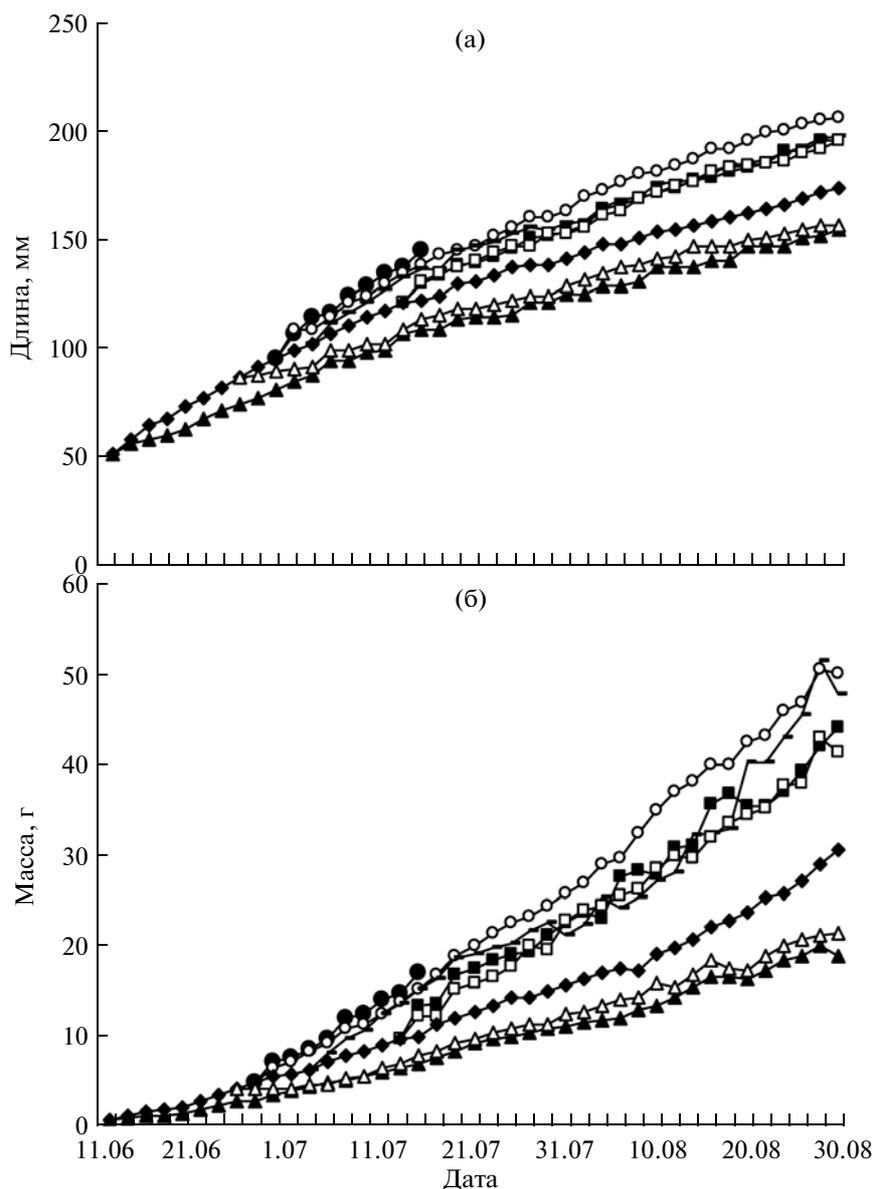


Рис. 1. Линейный (а) и весовой (б) рост молоди щуки *Esox lucius* при групповом содержании (аквариум № 1). Здесь и далее: (-●-) – лидер 1, (-○-) – лидер 2, (—) – лидер 3, (-■-) – лидер 4, (-□-) – лидер 5, (-◆-) – особи со средним темпом роста, (-▲-) – аутсайдер 1, (-△-) – аутсайдер 2.

Таблица 1. Длина и масса тела молоди щуки *Esox lucius* в общем аквариуме в период выделения каннибалов

Дата	Лидеры			Особь со средним темпом роста			Аутсайдеры		
	№	TL, мм	масса, г	TL, мм	масса, г	n, экз.	№	TL, мм	масса, г
1 июля	1	106	7.5	95–105	5.0–7.1	14	1	84	3.9
	2	108	7.0				2	90	4.1
5 июля	1	116	9.8	100–112	6.0–7.9	12	1	94	4.9
	2	114	9.2				2	99	4.6
	3	111	8.2						
15 июля	1	145	17.0	117–127	9.2–11.8	8	1	108	7.0
	2	138	15.1				2	113	7.8
	3	136	15.1						
	4	129	13.4						
	5	130	12.2						

**Таблица 2.** Длина и масса молоди щуки *Esox lucius* в общем аквариуме и их положение в размерном ряду в разные моменты опыта

Классификация рыб по темпу роста	15 июля			30 августа		
	TL, мм	Масса, г	Положение в размерном ряду	TL, мм	Масса, г	Положение в размерном ряду
Лидеры						
1	145	17.0	1	—	—	—
2	138	15.1	2	206	50.1	1
3	136	15.1	3	197	47.8	2
4	129	13.4	4	195	44.1	3
5	130	12.2	5	195	41.3	4
Особь со средним темпом роста	127	10.6	6	191	38.3	5
	126	10.4	7	184	35.9	6
	125	11.8	8	183	36.6	7
	121	9.6	9	181	37.5	8
	121	9.5	10	170	28.5	9
	119	9.4	11	162	23.6	10
	118	9.3	12	159	22.4	11
	117	9.2	13	156	21.4	12
Аутсайдеры						
2	113	7.8	14	155	21.0	13
1	108	7.0	15	154	18.9	14

ежедневно подсчитывали суточный рацион 10 щук, содержащихся в отдельных аквариумах. Систематических измерений длины и массы рыб в аквариуме № 2 не проводили. Только один раз, в середине июля, когда в аквариуме № 1 стали заметны расхождения сибсов по темпу роста, определили длину и массу всех резервных щук. Проведённые измерения позволили подобрать дублёров для 8 рыб из основной группы. Щук-дублёров 15 июля пересадили в отдельные аквариумы (объёмом по 50 л каждый) и содержали при избытке рыбного корма до 30 августа. Ежедневно у дублёров подсчитывали суточный рацион и через каждые 2 сут. (в те же дни, что и у рыб из аквариума № 1) измеряли длину и массу тела. При выращи-

вании щук одного и того же размера в общем и в одиночных аквариумах были получены данные, позволяющие оценить влияние эффекта присутствия хищников разного размера на рост отдельных рыб.

Темп роста щук оценивали по удельной скорости роста (Шмальгаузен, 1928):  $C = (\ln y_n - \ln y_0) / (t_n - t_0)$ , где  $y_0$  и  $y_n$  — длина (масса) рыбы в моменты времени  $t_0$  и  $t_n$ . Значения этого безразмерного показателя, рассчитанные на 1 сут., варьировали в пределах 0.001–0.191, поэтому для удобства их увеличили в 100 раз ( $C \times 100$ ), как принято в работах других исследователей (Brown, 1946a, 1946b; Мина, Клевезаль, 1976).

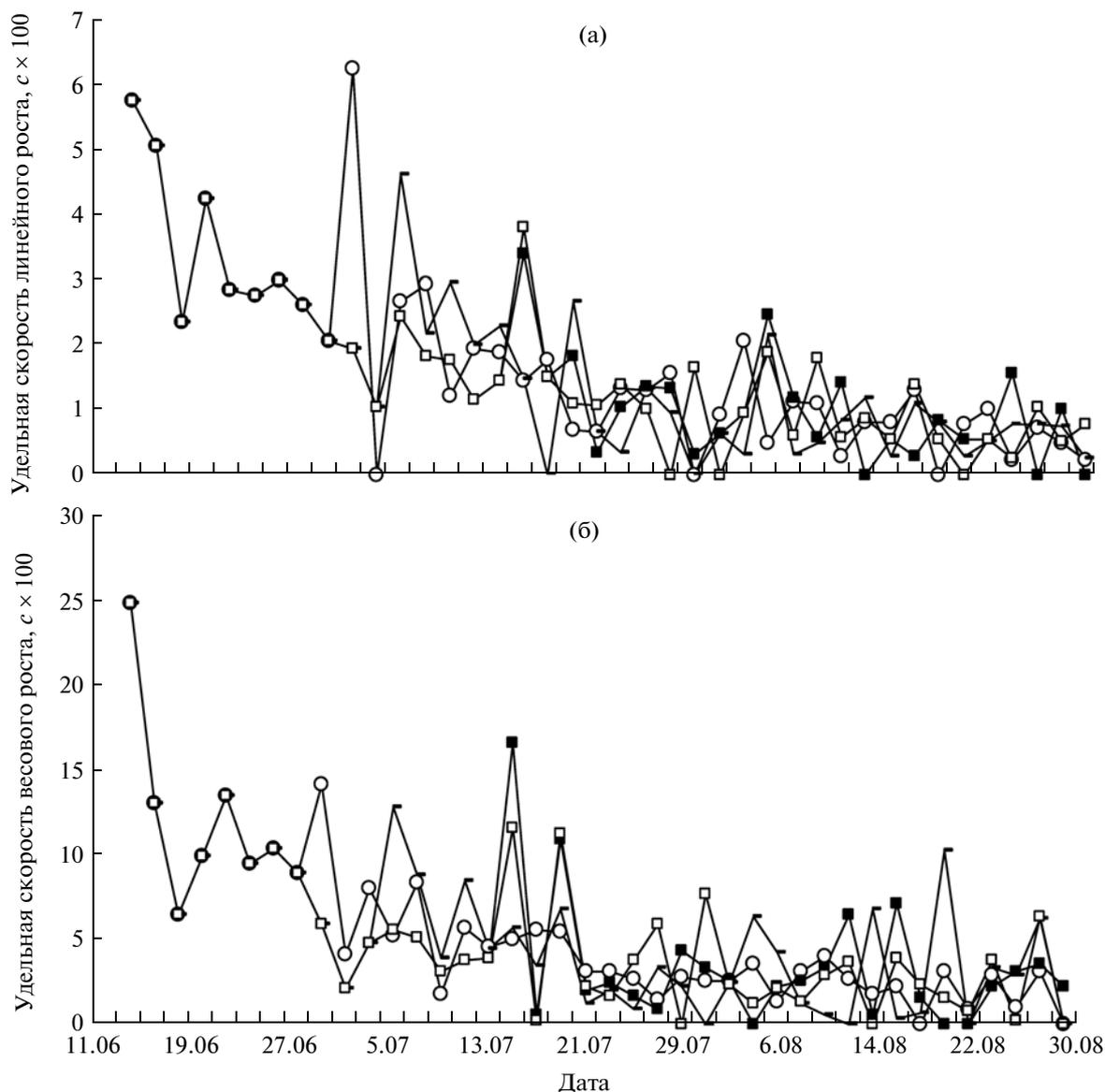


Рис. 2. Удельная скорость линейного (а) и весового (б) роста лидеров при групповом содержании молоди щуки *Esox lucius*.

Все экспериментальные данные обработаны по общепринятым методикам (Плохинский, 1970).

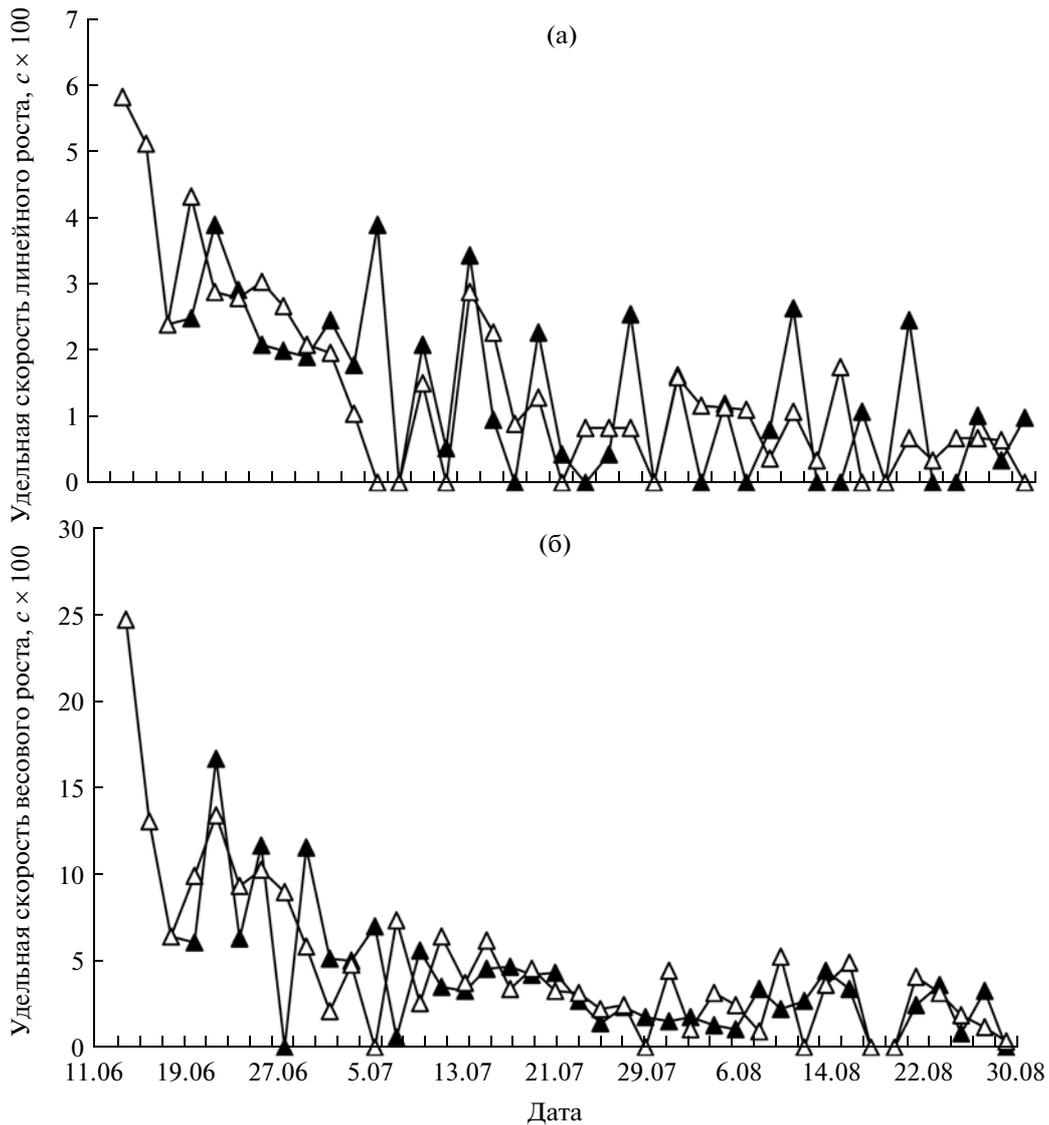
## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Формирование иерархии рыб по размерам в общем аквариуме

С первых дней эксперимента (с 13 июня) было отмечено замедление линейного и весового роста у одной из щук (рис. 1). Спустя 4 сут. эта особь оказалась самой мелкой ( $TL$  59 мм, масса 1.24 г), в то время как другие сибсы имели длину 62–71 ( $67.2 \pm 0.7$ ) мм и массу 1.4–2.0 ( $1.74 \pm 0.05$ ) г. Мы

её поместили и условно назвали аутсайдером 1. С 1 июля перестала расти в длину и увеличивать массу тела ещё одна щука. Спустя неделю её размеры сравнялись с таковыми аутайдера 1, в дальнейшем темп роста обоих аутсайдеров был низким, и они оставались самыми мелкими среди экспериментальных рыб (рис. 1).

В конце июня отдельные щуки начали проявлять агрессивность по отношению к своим собратьям, несмотря на изобилие рыбного корма, а к 1 июля число опытных рыб сократилось до 18: исчезли две рыбы ( $TL$  около 90 мм, массой 4–5 г), не самые мелкие в группе. Первая щука-каннибал, захватившая такую крупную добычу, имела длину



**Рис. 3.** Удельная скорость линейного (а) и весового (б) роста аутсайдеров при групповом содержании молоди щуки *Esox lucius*.

106 мм и массу 7.5 г, вторая — 108 мм и 7 г (табл. 1). Визуально каннибалы отличались сильно раздутыми животами, искажающими форму тела. Их пометили подрезанием плавников. Кроме них среди опытной молоди находилась ещё одна особь, достигшая к 1 июля  $TL$  105 мм и массы 7 г, но имевшая обычную для щук форму тела, она питалась мальками карповых рыб. Щуки сходной длины (104 мм и 104 мм) и массы (6.9 и 6.1 г), жившие в отдельных аквариумах, 29 июня съели соответственно 13 и 15 мальков плотвы средней массой 0.074 г, т.е. их рацион был равен 0.96 и 1.11 г.

Третий случай каннибализма в аквариуме был зарегистрирован с 1 по 3 июля, когда была съедена щука  $TL > 95$  мм и массой  $> 5$  г. К 5 июля щука-

каннибал 3 имела  $TL$  111 мм, массу 8.2 г (табл. 1), она тоже была помечена. В это время в аквариуме присутствовали ещё три щуки тех же размеров (109–112 мм и 7.7–7.9 г), что и каннибал 3, но они питались молодь плотвы и леща. Содержавшаяся в отдельном аквариуме щука ( $TL$  111 мм, массой 7.9 г) 5 июля съела 13 мальков плотвы по 0.12 г каждый или 1.56 г пищи.

Спустя 10 сут. были отмечены два новых случая каннибализма: с 13 по 15 июля из аквариума исчезли ещё две особи  $TL$  110 мм, массой  $> 7$  г. Щуки-каннибалы 4 и 5, съевшие их, имели  $TL$  129 и 130 мм, массу — 13.4 и 12.2 г. Среди их ровесников были ещё три особи, имевшие близкие размеры с каннибалами 4 и 5 (табл. 1), но они потреб-

**Таблица 3.** Темп роста и интенсивность питания молоди щуки *Esox lucius* при одиночном и групповом содержании

Классификация рыб по темпу роста	Условия содержания	15 июля		30 августа		Удельная скорость роста ( $c \times 100$ )		Суточный рацион, г	Всего съедено пищи, г
		TL, мм	Масса, г	TL, мм	Масса, г	линейного	весового		
Лидер 1	Одиночное	145	17.0	193	41.5	0.6	1.9	1.7	78.1
Лидер 3	В группе	136	15.1	197	47.8	0.8	2.5	2.1*	83.6*
Дублёр лидера 3	Одиночное	135	14.5	180	32.3	0.6	1.8	1.3	59.6
Лидер 5	В группе	130	12.2	195	41.3	0.9	2.7	1.7*	79.5*
Дублёр лидера 5	Одиночное	128	12.2	174	28.9	0.7	1.9	1.4	63.9
Лидер 2	В группе	138	15.1	206	50.1	0.9	2.6	2.1*	93.4*
Дублёр лидера 2	Одиночное	137	14.1	202	46.7	0.8	2.6	2.1	95.1
Лидер 4	В группе	129	13.4	195	44.1	0.9	2.6	1.9*	83.5*
Дублёр лидера 4	Одиночное	123	13.8	189	40.8	0.9	2.4	1.8	83.9
Аутсайдер 2	В группе	113	7.8	155	21.0	0.7	2.2	1.0*	44.6*
Дублёр аутсайдера 2	Одиночное	107	7.6	195	41.7	1.3	3.7	2.0	92.1
Аутсайдер 1	В группе	108	7.0	154	18.9	0.8	2.2	0.8*	35.5*
Дублёр аутсайдера 1	Одиночное	102	7.0	158	28.1	1.0	3.0	1.5	67.5
Дублёр щуки 12	Одиночное	118	9.2	198	44.0	1.1	3.4	2.1	95.7
Дублёр щуки 13	То же	112	9.3	175	35.5	1.0	2.9	1.8	81.6

Примечание: \* интенсивность питания рыб, содержащихся одиночно и достигших к концу опыта таких же размеров, как соответствующие лидеры и аутсайдеры.

ляли молодь карповых рыб. У одноразмерных щук (TL 128 и 135 мм, массой 12.2 и 14.0 г), живших поодиночке, суточный рацион составил соответственно 2.34 и 1.66 г. Первая из них съела 13 мальков карповых средней массой 0.18 г, вторая — 8 по 0.21 г каждый.

Как видно из приведённых выше данных, количество корма, которое получали за один удачный бросок щуки-каннибалы, составляло 52–64% массы их тела. Остальные щуки, которые питались молодью плотвы и леща, съедали за сутки от 8 до 13–15 экз., их суточный рацион был равен 12–20%. Известно, что крупные жертвы выгодны в энергетическом отношении (Шатуновский, 2001). На экономию энергии при переходе молоди щуки с потребления мелкого (зоопланктон) на крупный корм (рыба) указывают многие исследователи (Карзинкин, 1952; Пупырникова, 1953; Шамардина, 1957; Спановская, 1963).

### Рост рыб в общем аквариуме

Захват крупной добычи приводил к резкому увеличению темпа роста щук-агрессоров. Так, например, у первых двух щук-каннибалов величина удельной скорости линейного роста в эти дни возросла до 5.4 и 6.3, весового — до 19.1 и 14.1, тогда как у других рыб в группе она составляла в среднем соответственно 2.0 и 5.9. У 3-го каннибала был зафиксирован подъём удельной скорости линейного роста до 4.7, весового — до 12.7 (средние показатели остальных рыб в тот же период — соответственно 2.5 и 5.5); у 4-го — до 3.6 и 16.5, у 5-го — до 3.8 и 11.5 (против в среднем 0.6 и 1.7 у других рыб 15–17 июля).

Вследствие высокой скорости роста щуки-каннибалы стали заметно крупнее других сибсов, особенно первые три хищника (рис. 1). Мы условно назвали их лидер 1, 2, 3, 4 и 5 (в порядке появления). Самого крупного из них — лидера 1–15 июля отсадили в отдельный аквариум. Среди

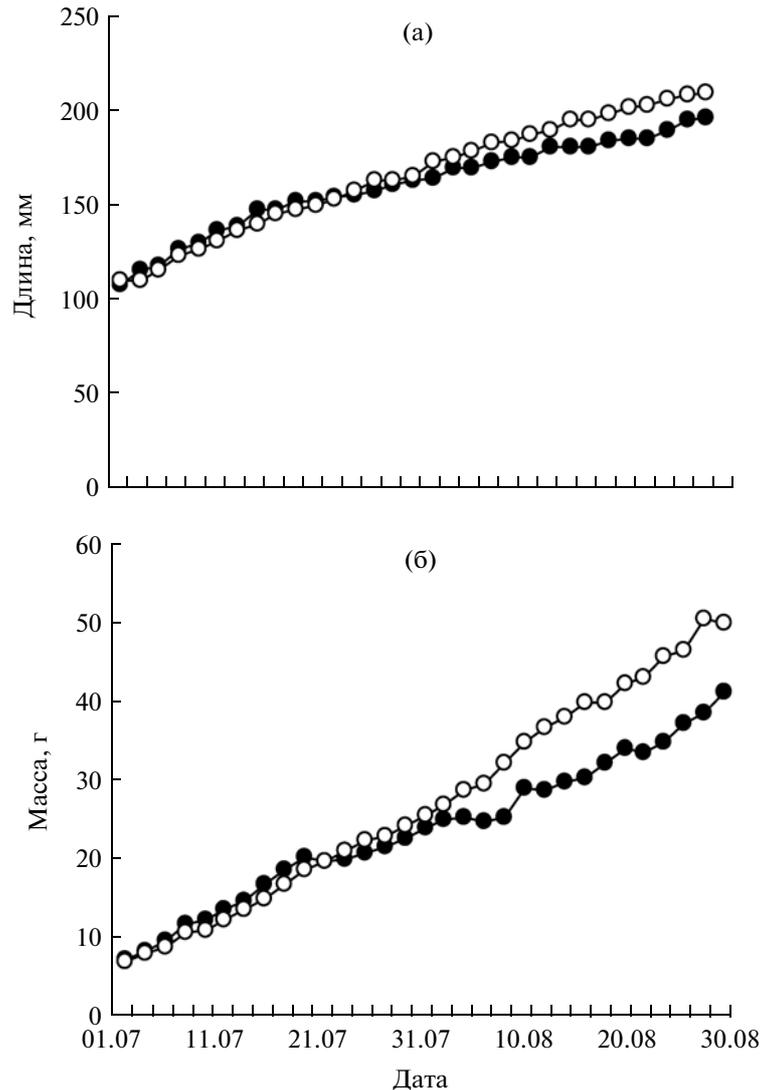


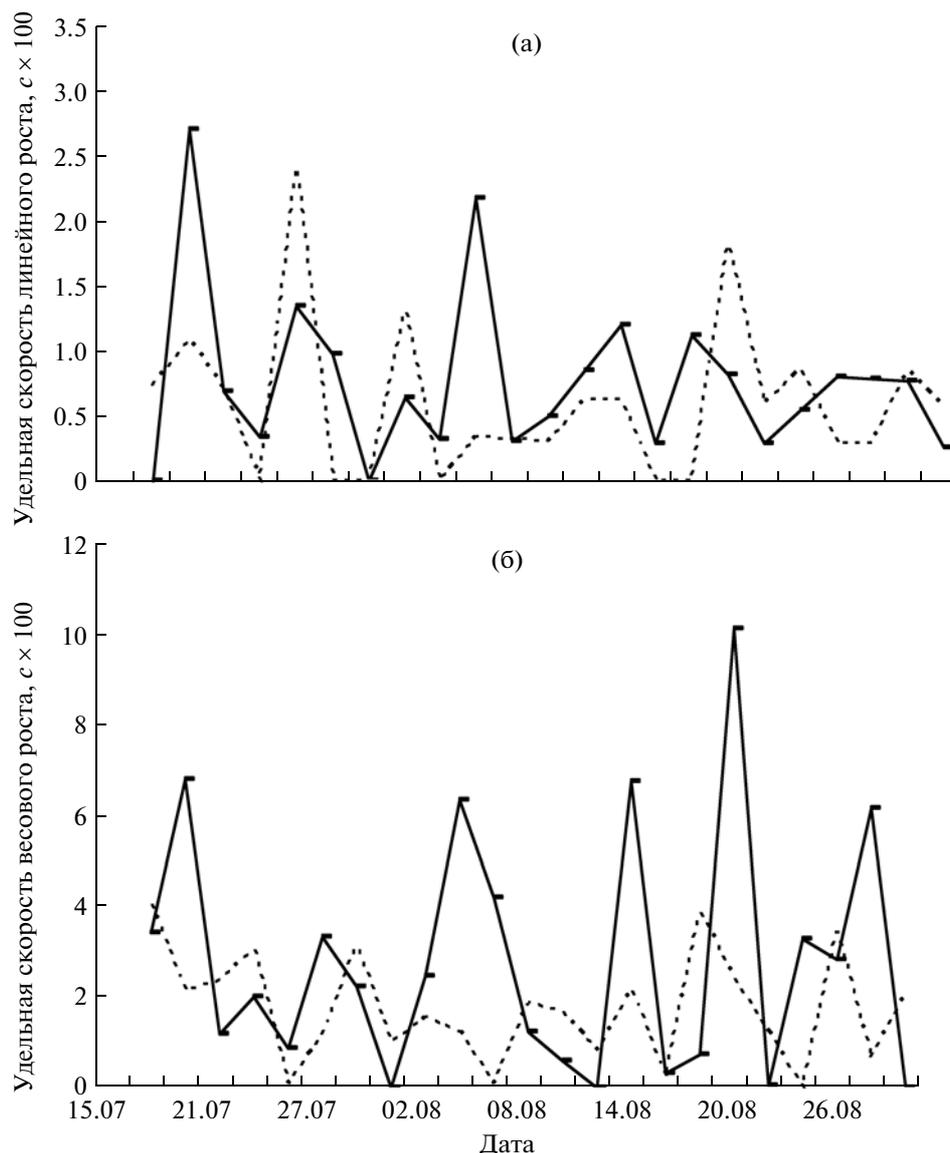
Рис. 4. Индивидуальные кривые линейного (а) и весового (б) роста молоди щуки *Esox lucius*: лидеры 1 и 2.

оставшихся особей были четыре быстрорастущие щуки, две медленно растущие (аутсайдеры) и восемь рыб промежуточных размеров, которые между собой по длине и массе тела практически не различались (табл. 2). Кривые распределений опытных рыб по длине и массе 15 июля были односторонними, с модальными классами 120–130 мм и 9–11 г.

После удаления лидера 1 на протяжении 6 сут. лидеры 2 и 3 практически не различались по длине и массе тела. Однако с 21 июля лидер 2 начал расти быстрее и уже к 25 июля стал самой крупной рыбой в аквариуме. Лидерство этой щуки по размерам сохранялось до конца наблюдений (табл. 2). Лидеры 3–5 к 30 августа также остались на своих исходных 2–4-й позициях в размерном ряду, их длина была примерно одинаковой, но

имелись небольшие расхождения по массе тела. Аутсайдеры 1 и 2, оставшиеся в живых, по-прежнему занимали два последних места (14 и 13) в иерархии по размерам. Они были меньше лидеров по длине на 50–40 мм, по массе – в 2–2.7 раза.

В ходе опыта среди щук со средним темпом роста произошли следующие изменения: четыре особи сильно отстали в росте, средняя удельная скорость их линейного (0.6) и весового (1.9) роста была даже меньше, чем у аутсайдеров, и по конечным размерам они мало от них отличались (9–12-я позиции в размерном ряду). У четырёх щук темп роста был более высоким (средняя удельная скорость линейного роста 0.9, весового – 2.9): и по длине, и по массе тела они приблизились к лидерам, заняв 5–8-ю позиции в размерной иерархии. В итоге к 30 августа кривая распределения опы-



**Рис. 5.** Удельная скорость линейного (а) и весового (б) роста молоди щуки *Esox lucius*: лидер 3 и его дублёр (...); ост. обозначения см. на рис. 1.

ных рыб из одновершинной преобразовалась в двухвершинную с двумя модальными классами. Один из них образовали особи  $TL$  150–160 мм и массой 20–25 г, второй – особи соответственно 180–200 мм и 35–40 г. Такой тип распределения обычно характерен для сеголеток щуки в осенний период (Иванова, Свирская, 2000).

Поскольку лидеры и аутсайдеры были помечены, мы могли проследить за ростом каждого из них с момента выделения из общей совокупности ровесников и до окончания эксперимента. Было установлено, что после резкого увеличения темпа роста лидеров, связанного с актами каннибализма, в последующие дни наблюдений таких

“всплесков” интенсивного роста (по амплитуде) у них, питавшихся только молодью карповых рыб, уже не было (рис. 2). Индивидуальные кривые суточных изменений удельной скорости роста у лидеров не были идентичными. Они различались по величине максимумов и минимумов, частоте и времени их появления, а также по числу остановок в росте, календарные даты которых чаще всего не совпадали. Наибольшая изменчивость темпа роста лидеров была отмечена в течение первых двух декад июля. В августе диапазон колебаний их удельной скорости роста уменьшился. Рост лидера 2 в августе можно охарактеризовать как наиболее стабильный, в то время как у других быстро-

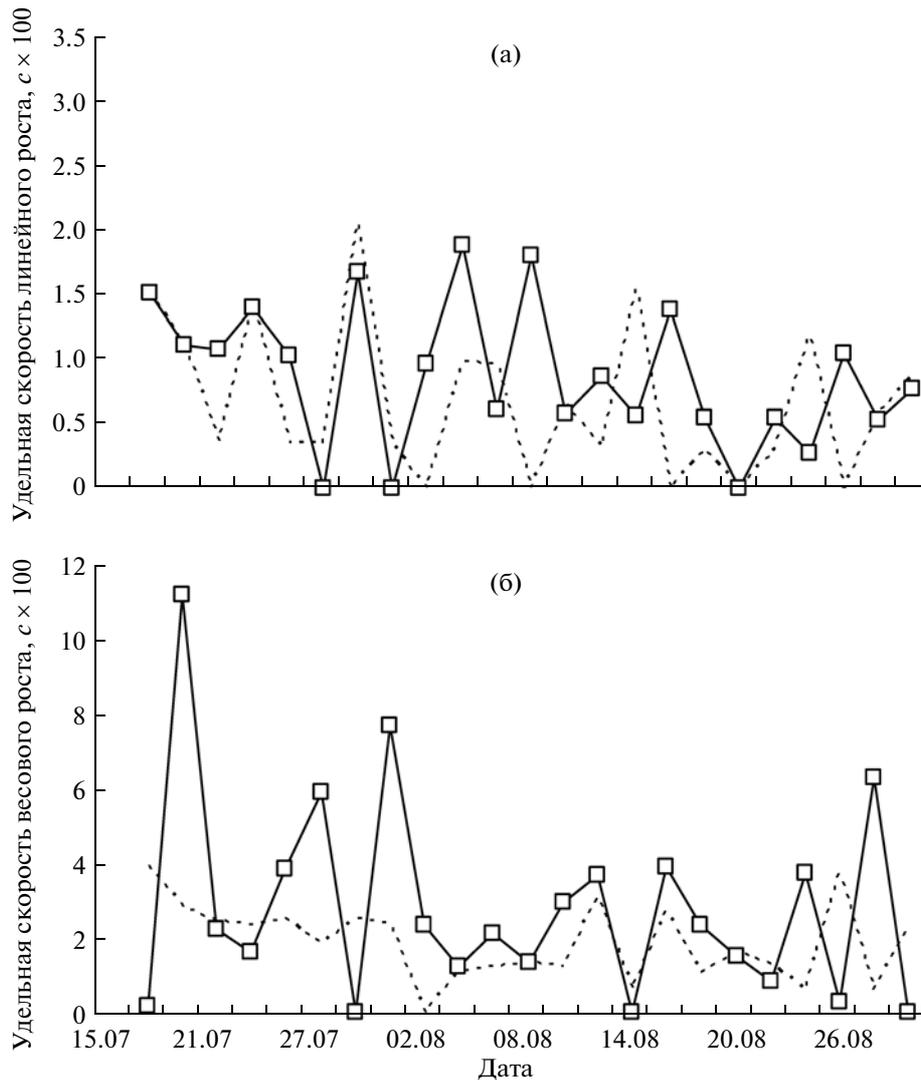


Рис. 6. Удельная скорость линейного (а) и весового (б) роста молоди щуки *Esox lucius*: лидер 5 и его дублёр; обозначения см. на рис. 1, 5.

растущих щук колебания скорости роста в этом месяце были ещё заметными.

У аутсайдеров, как и у лидеров, с 11 июня по 5 июля тоже происходило снижение величины удельной скорости линейного роста (рис. 3). В июле и августе рост в длину у них стал прерывистым, с большим числом остановок. Значительные колебания удельной скорости весового роста аутсайдеров были отмечены только в период с 11 июня по 5 июля, в последующие дни наблюдалась относительная стабилизация темпа их роста. Индивидуальные кривые суточных изменений удельной скорости линейного и весового роста обоих аутсайдеров чаще всего были асинхронными и не совпадали по амплитуде.

#### Рост и питание дублёров лидеров и аутсайдеров при одиночном содержании

Кроме лидера 15 июля в отдельные аквариумы были пересажены восемь щук из резервной группы: четыре крупные рыбы, имевшие такую же длину и массу тела, как лидеры 2–5, и четыре мелкие рыбы – дублёры аутсайдеров 1 и 2 и щук 12 и 13 (табл. 3).

После помещения лидера 1 в отдельный аквариум у него было зарегистрировано 11 остановок линейного и 5 остановок весового роста, тогда как у лидера 2, который по-прежнему жил среди однопомётников, в этот же период отмечено соответственно 5 и 2 остановки. Первый лидер начал отставать от второго по массе тела с 23 июля, по длине – с 25 июля (рис. 4). В ходе опыта сред-

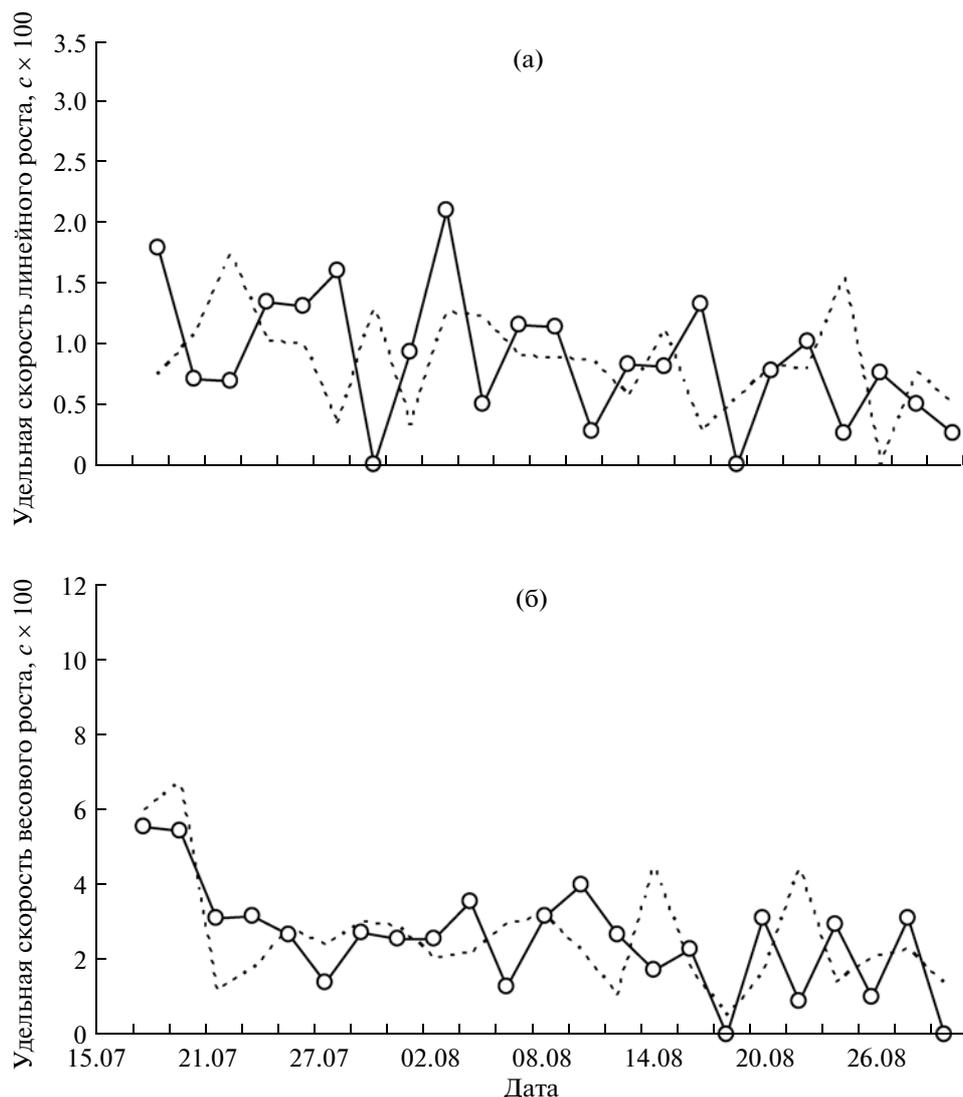


Рис. 7. Удельная скорость линейного (а) и весового (б) роста молоди щуки *Esox lucius*: лидер 2 и его дублер; обозначения см. на рис. 1, 5.

няя удельная скорость линейного и весового роста лидера 1 была ниже, чем у лидера 2 (табл. 3). В итоге к 30 августа первый достиг  $TL$  193 мм, массы 42 г, тогда как второй — соответственно 206 мм и 50 г.

В течение первой недели жизни в новых условиях у лидера 1 наблюдался спад интенсивности питания: суточное потребление корма резко сократилось от 3.6 до 0.5 г. По нашим наблюдениям за рыбами, содержащимися поодиночке, щука таких же размеров в среднем за сутки обычно съедает 2.0–3.4 г пищи. Восстановление пищевой активности, но на более низком уровне (в среднем по  $1.7 \pm 0.1$  г/сут.) у лидера 1 началось после 26 июля. Всего за период с 15 июля до 30 августа он съел 78 г корма.

У дублёров лидеров 3 и 5 при пересадке в отдельные аквариумы рост тоже замедлился. Лидеры 3 и 5 из группы обогнали их в росте и достигли к концу эксперимента больших размеров (табл. 3). У перегоняющих особей пики кривых удельной скорости роста (как линейного, так и весового) были намного выше, чем у отстающих (рис. 5, 6). Ежедневно щуки-дублёры потребляли по 1.3–1.4 г пищи, всего за 46 дней съели 60–64 г. Щуки-одиночки, имевшие сходные размеры с лидерами 3 и 5, за тот же период съели на 24.0 и 15.6 г корма больше, их среднесуточные рационы были выше — соответственно 2.1 и 1.7 г.

Дублёры лидеров 2 и 4 не прореагировали на смену условий обитания, они росли с той же средней скоростью, что и лидеры 2 и 4, содержащиеся

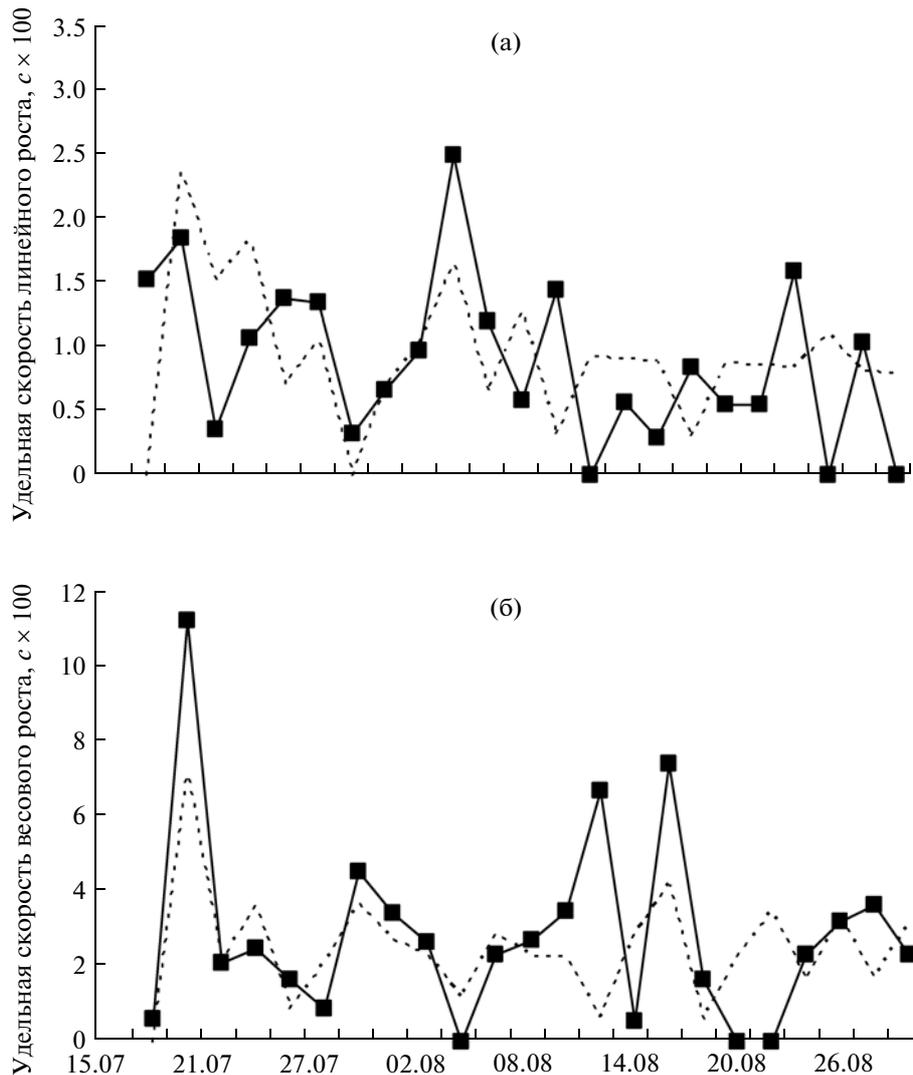


Рис. 8. Удельная скорость линейного (а) и весового (б) роста молоди щуки *Esox lucius*: лидер 4 и его дублер; обозначения см. на рис. 1, 5.

ся в группе (табл. 3). Индивидуальные кривые суточных изменений удельной скорости весового и линейного роста у лидеров и их дублёров были сходными (рис. 7, 8). К 30 августа те и другие достигли одинаковых размеров. Интенсивность питания сравниваемых пар особей была высокой: они съели по 84–95 г корма (табл. 3).

После снятия угнетающего воздействия пресса крупных сибсов-хищников у мелких особей, пересаженных в отдельные аквариумы, проявился компенсационный рост. В большей степени это было выражено у дублёра аутсайдера 2. На протяжении всего периода наблюдений суточная удельная скорость его роста (как линейного, так и весового) была в два–пять раз выше, чем у аутсайдера 2 (рис. 9). К концу опыта дублёр аутсайдера 2 по длине и массе тела приблизился к лидерам,

съев за время эксперимента 92 г пищи. У аутсайдера 2, жившего среди ровесников, интенсивность потребления корма была вдвое ниже и, как следствие, он достиг меньших размеров (табл. 3).

У дублёра аутсайдера 1 компенсационный рост был выражен слабее. Он проявился только в весовом росте (табл. 3). В течение первых двух недель после пересадки масса его тела увеличивалась в два–четыре раза быстрее, чем у аутсайдера 1. В последующие дни эксперимента значительных расхождений в характере весового роста этих двух рыб не было (рис. 10а). Как следствие этого, к 30 августа масса дублёра увеличилась до 28 г, а у аутсайдера 1 – до 19 г. По длине тела эти две рыбы не различались (158 и 154 мм). Для аутсайдера 1 был характерен прерывистый тип изменения удельной скорости линейного роста с большим

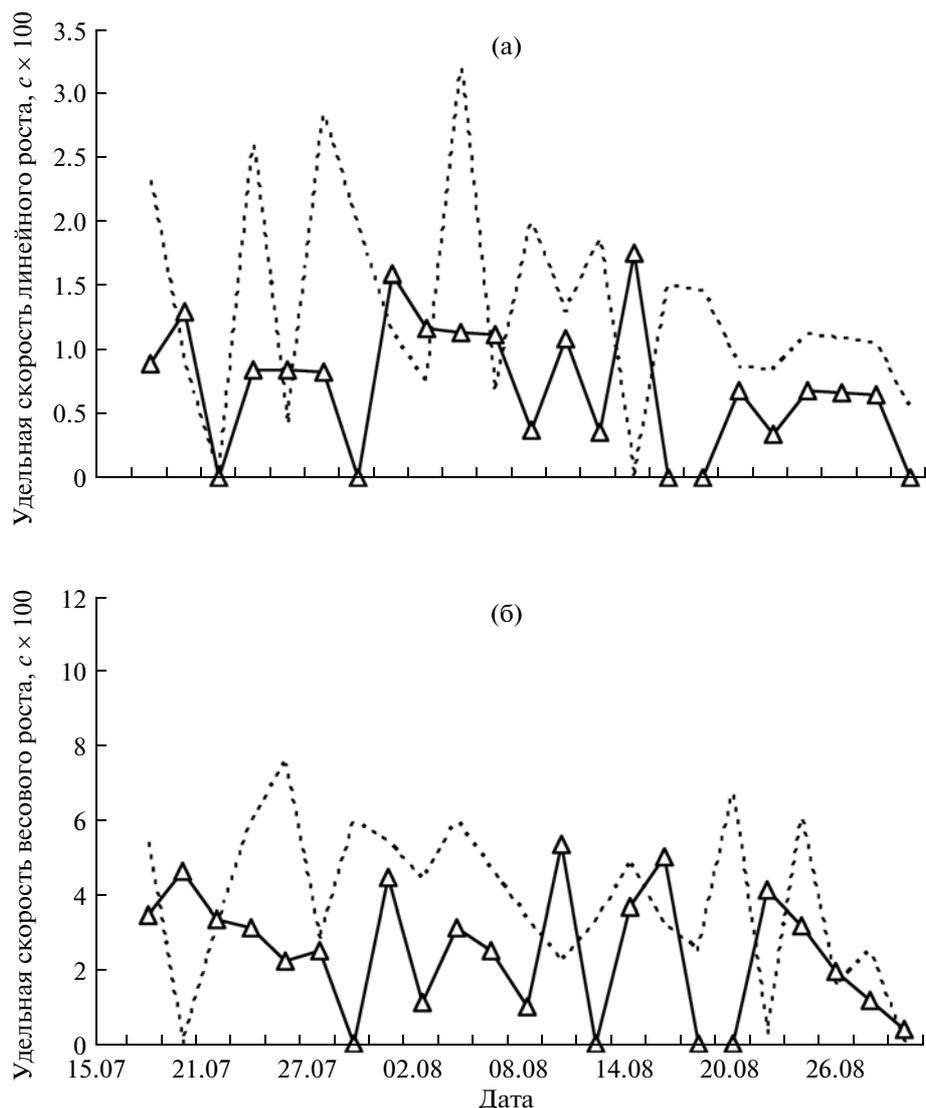


Рис. 9. Удельная скорость линейного (а) и весового (б) роста молоди щуки *Esox lucius*: аутсайдер 2 и его дублёр; обозначения см. на рис. 1,5.

числом остановок (10 против 3), чем у его дублёра (рис. 10б). Величина суточного рациона у аутсайдера 1 была ниже, чем у его дублёра (соответственно 0.8 и 1.5 г); по общему количеству съеденной пищи они различались примерно в два раза (соответственно 35.5 и 67.5 г).

У дублёров щук 12 и 13 также проявился компенсационный рост. Они питались интенсивно и к концу опыта догнали быстрорастущих щук (табл. 3).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В лабораторных условиях (при избытке рыбного корма) были проведены наблюдения за ростом и питанием 20 одноразмерных и одновозрастных сеголеток щуки из потомства одной пары про-

изводителей. Формирование размерной иерархии у них началось с появления двух отстающих в росте особей. Лидеры выделились в конце малькового периода развития (при достижении  $TL \geq 100$  мм), когда пять щук-агрессоров проглотили по одному отстающему в росте ровеснику. Количество корма, которое получали за один удачный бросок щуки-каннибалы (52–64% массы тела), было в два–три раза больше, чем суточный рацион остальных щук, питавшихся молодью карповых рыб. Высокий уровень агрессии дал каннибалам преимущество в росте и, как следствие, они достигли больших размеров. Подобное явление отмечали у рыб многие исследователи (Yamagishi, 1962; Huntingford et al., 1990; Михеев, 1994, 2006).

Иерархический тип взаимоотношений у рыб встречается редко, главным образом в условиях

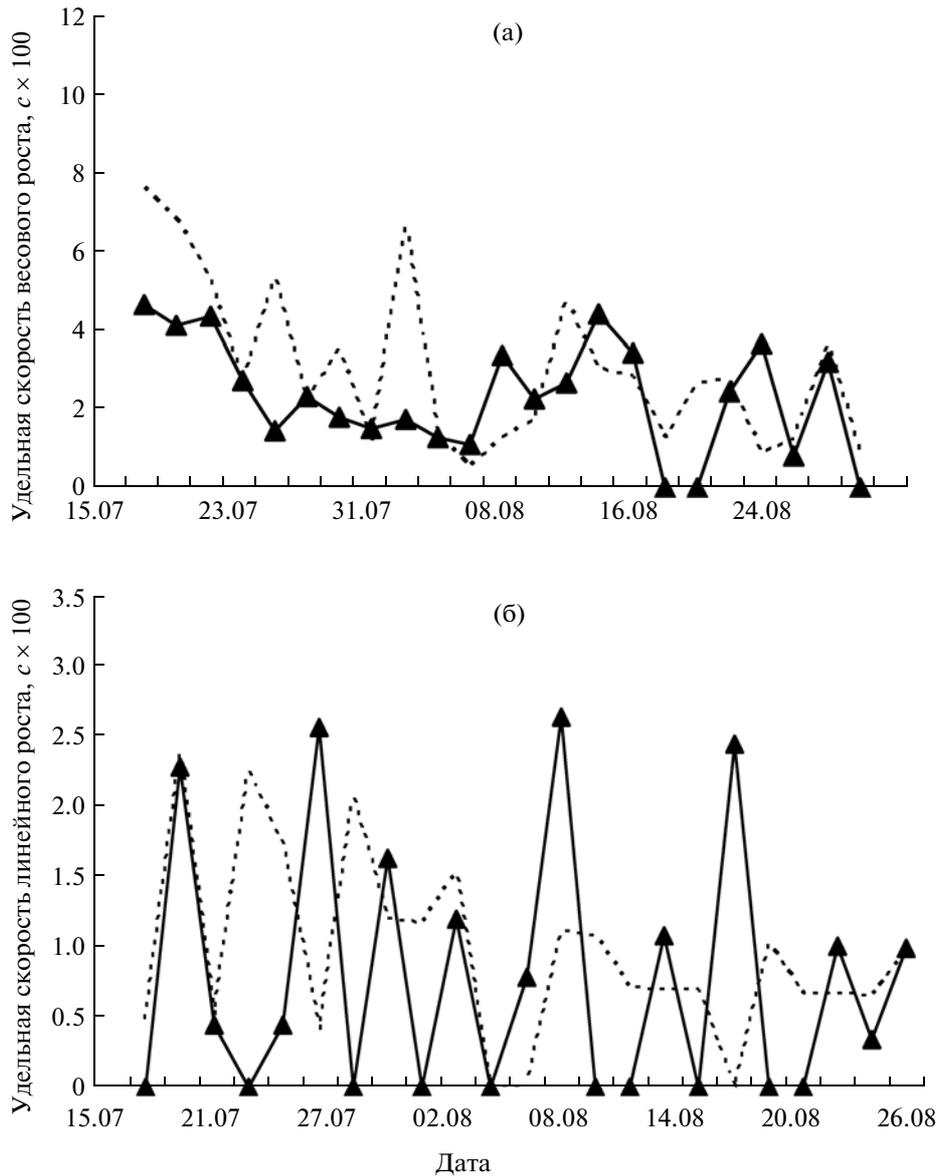


Рис. 10. Удельная скорость весового (а) и линейного (б) роста молоди щуки *Esox lucius*: аутсайдер 1 и его дублёр; обозначения см. на рис. 1, 5.

дефицита пространства и небольшой численности особей, входящих в состав стаи (Радаков, 1972; Павлов, Касумян, 2003). Подробный обзор литературных данных о влиянии на рост рыб иерархии в группе сделан Миной и Клевезаль (1976). Ранее Браун (Brown, 1946a, 1946b) на форели *Salmo trutta* и Элли с соавторами на ушастых окунях *Lepomis cyanellus* (Allee et al., 1948) показали, что темп роста рыб зависит не только от их абсолютных размеров, но и от положения в размерном ряду. В наших опытах эффект иерархии проявился во взаимном влиянии крупных и мелких щук друг на друга. Наличие лидеров тормозило рост мелких особей, которые в общем аквариуме

находились в угнетённом состоянии, временами голодали, росли эпизодически, о чём свидетельствует неравномерный характер их линейного роста. При пересадке мелких щук в отдельные аквариумы у них наблюдался компенсационный рост (в разной степени проявления). В свою очередь мелкие и средние щуки стимулировали рост лидеров. При их отсутствии у большинства крупных щук скорость роста замедлялась.

Проведённые эксперименты показали, что у мелких и крупных щук при разных условиях содержания (и в группе, и поодиночке) проявляются индивидуальные отличия в интенсивности питания и роста. У перегоняющих особей пики кривых

удельной скорости роста выше, чем у отстающих, что и определило различия в размерах щук-сибсов.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность и благодарность М.В. Мине (ИПЭЭ РАН) за ценные замечания при подготовке рукописи к печати.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ефимова А.И.* 1949. Щука Обь-Иртышского бассейна // Изв. ГосНИОРХ. Т. 28. С. 114–174.
- Иванова М.Н., Лопатко А.Н.* 1982. О разнокачественности сеголетков щуки // Тез. докл. Всесоюз. конф. “Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб”. М.: Изд-во ВНИРО, С. 145–146.
- Иванова М.Н., Лопатко А.Н.* 1983. Некоторые особенности питания и пищевого поведения личинок щуки *Esox lucius* L. (Esocidae) из потомства одной пары производителей // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 4. С. 691–693.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н.* 1995. О линейном росте молоди щуки *Esox lucius* L. // Там же. Т. 35. № 6. С. 835–839.
- Иванова М.Н., Свирская А.Н.* 2000. Число позвонков и некоторые биологические показатели молоди щуки *Esox lucius* L. // Там же. Т. 40. № 5. С. 606–613.
- Карзинкин Г.С.* 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. М.: Пищепромиздат, 342 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.* 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Михеев В.Н.* 1994. Размер тела и поведение молоди рыб при территориальных и стайных взаимодействиях // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 5. С. 719–726.
- Михеев В.Н.* 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 192 с.
- Павлов Д.С., Касумян А.О.* 2003. Стайное поведение рыб. М.: Изд-во МГУ, 146 с.
- Плохинский Н.А.* 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 367 с.
- Попова О.А.* 1971. Биологические показатели щуки и окуня в водоемах с различным гидрологическим режимом и кормностью // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука. С. 102–152.
- Пупырникова А.В.* 1953. Сезонные изменения в питании и росте молоди щуки // Тр. ВНИРО. Т. 24. С. 338–345.
- Радаков Д.В.* 1972. Стайность рыб как экологическое явление. М.: Наука, 174 с.
- Сазонова Е.А.* 1981. Питание и рационы молоди щуки Псковско-Чудского озера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 173. С. 76–86.
- Сазонова Е.А., Концевая Н.А.* 1980. Распределение и рост молоди некоторых промысловых видов рыб Псковского озера // Там же. Вып. 159. С. 84–90.
- Спановская В.Д.* 1963. Питание щуки-сеголетка (*Esox lucius* L.) // Зоол. журн. Т. XLII. Вып. 7. С. 1071–1079.
- Тарнавский Н.П.* 1967. Биология щуки верхнего Днепра // Рыб. хоз-во. Вып. 3. С. 61–69.
- Шамардина И.П.* 1957. Этапы развития щуки // Тр. ИМЖАН СССР. Вып. 16. С. 237–298.
- Шатуновский М.И.* 2001. Механизмы и адаптивное значение размерно-весовой изменчивости молоди рыб // Вопр. рыболовства. Прилож. 1. С. 296–298.
- Шмальгаузен И.И.* 1928. О закономерностях роста животных // Природа. № 9. С. 815–838.
- Allee W. C., Greenberg B., Rosenthal G.M., Frank P.* 1948. Some effects of social organization on growth in the green sunfish, *Lepomis cyanellus* // J. Exp. Zool. V. 108. № 1. P. 1–19.
- Brown M.E.* 1946a. The growth of brown trout (*Salmo trutta* Linn.). I. Factors influencing the growth of trout fry // J. Exp. Biol. V. 22. № 3–4. P. 118–129.
- Brown M.E.* 1946b. The growth of brown trout (*Salmo trutta* Linn.). II. The growth of two-year-old trout at a constant temperature of 11.5°C // Ibid. P. 130–144.
- Huntingford F.A., Metcalfe N.B., Thorpe J.E. et al.* 1990. Social dominance and body size in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. // J. Fish Biol. V. 36. № 6. P. 877–882.
- Yamagishi H.* 1962. Growth relation in some small experimental populations of rainbow trout fry, *Salmo gairdneri* Richardson with special reference to social relations among individuals // Jpn. J. Ecol. V. 12. № 2. P. 43–53.