

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 597.554.3–153(261.246)

**ИНТЕНСИВНОСТЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ ПИЩИ ЛЕЩОМ *Aramis brama* L.
(Cypriniformes, Cyprinidae) НА РАННИХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА
В ЭКСПЕРИМЕНТЕ**

© 2007 г. Е. Н. Науменко

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
236000 Калининград, ул. Д.м. Донского, 5,
e-mail: naumentko@atlant.balt.net.ru

Поступила в редакцию 20.04.2006 г.

В условиях эксперимента исследовали интенсивность питания личинок леща *Aramis brama* L., выловленных на нерестилище в прибрежной части Куршского залива Балтийского моря. Личинок кормили зоопланктоном, собранным в местах лова личинок. Экспериментально установлено, что концентрации кормового зоопланктона <30 экз./л (0.4 мг/л) служат границей, ниже которой питание личинок леща зоопланктом прекращается. Рацион, составляющий <12–15% массы тела, не покрывал траты на обмен. Рацион, близкий к величинам, соответствующим тратам на обмен, отмечен при концентрации кормового зоопланктона 2–4 тыс.экз./л (до 38 мг/л). Получена серия уравнений регрессии, описывающих зависимость интенсивности питания молоди леща от концентрации кормовых организмов и массы тела, которые могут быть использованы при оценке обеспеченности пищей леща на ранних стадиях развития.

ВВЕДЕНИЕ

Для большинства рыб на ранних стадиях онтогенеза доступной по размерам пищей служит зоопланктон, максимальный размер которого ~0.3 длины самого хищника [41]. Наличие доступного корма в раннем онтогенезе оказывает существенное влияние на выживаемость личинок рыб, это один из факторов, определяющих динамику численности многих видов рыб [10, 27].

Основу промысловых уловов в Куршском заливе составляет лещ (*Aramis brama* L.). Его добыча достигает 1–2 тыс. т в год, или ~30% общего вылова рыбы в водоеме [9]. Учитывая значение леща в промысле, актуально выявить факторы, оказывающие воздействие на динамику его численности. В то же время для оценки использования кормовой базы молодью рыб необходимы сведения о спектрах питания и интенсивности потребления ею зоопланктона.

Питание взрослого леща Куршского залива изучено достаточно подробно. Определены спектры питания, его суточный ритм [17, 29, 30, 32, 42], суточный и годовой рационы [29, 30, 33], пищевая ниша леща среди рыб его трофического уровня [16]. В работах мало данных по питанию личинок леща на ранних стадиях онтогенеза [4, 5, 28, 31]. В основном исследовано питание личинок леща в районе больших нерестилищ, находящихся в реках, или личинок, скатившиеся в предустьевые пространства. Сведения по питанию личинок леща, нерестящегося в прибрежной части залива, отсутствуют, хотя в его воспроизводстве эти нерестилища играют немаловажную роль [29].

Цель работы – изучение интенсивности питания леща естественным кормом на ранних стадиях онтогенеза. В условиях эксперимента исследовали особей, выловленных в прибрежной части Куршского залива.

Задачи исследований – определение рациона, соответствующего тратам на обмен (“поддерживающий” рацион), установление “пороговой” концентрации кормовых организмов, при которой суточный рацион личинок равен “поддерживающему” рациону, а также концентрации кормовых организмов, при которой личинки не питаются; выявление зависимости величины рациона личинок от их массы, стадии развития и концентрации кормовых организмов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Эксперименты по интенсивности питания личинок леща проводили в мае–июне в течение трех лет. Личинок отлавливали в прибрежной части Куршского залива сачком. Здесь же отбирали пробы зоопланктона. Перед опытом зоопланктон процеживали через газ (размер ячеи 0.71 мм) для того, чтобы удалить самок ракообразных, имевших яйца, а также крупных хищников, которые могли потреблять мелкий зоопланктон. В результате в планктоне присутствовали организмы с размерами ≤1 мм. Видовая структура зоопланктона размером до 1 мм в эксперименте соответствовала таковой в водоеме.

Зоопланктон малыми порциями (примерно по 5 мл) вносили в экспериментальные сосуды (пяти-

Таблица 1. Состав зоопланктона в эксперименте с ранними личинками леща в сериях XII, IV, II и III, % суммарной биомассы зоопланктона

Организмы	XII		IV		II		III	
	Контроль	Опыт, личинки C_1	Контроль	Опыт, личинки C_1-C_2	Контроль	Опыт, личинки C_2	Контроль	Опыт, личинки C_2
Rotatoria	0.7	0.7	0.1	0	0.1	0.02	0.03	0.001
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	0	0	0.1	0.04	33.0	23.9	0	0
<i>B. coregoni</i> Baird	0	0	0.3	0.01	0	0	0	0
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	0	0	0.1	0.03	2.5	1.0	0	0
<i>Daphnia longispina</i> (O.F. Müller)	0	0	0.8	0.1	4.2	0.8	6.5	0.7
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)	0	0	1.9	1.2	0	0	0	0
<i>Nauplii</i> Copepoda	0	0	0.2	0.01	0.04	0.01	0.04	0.003
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus)	0	0	2.5	2.0	9.7	6.1	0.2	0.1
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	99.3	99.3	94.0	96.7	50.1	68.1	93.2	99.2
Harpacticoida	0	0	0.1	0.04	0.3	0	0	0

литровые склянки с широким дном). Таким образом достигалась одинаковая концентрация зоопланктона. Как правило, ошибка определения концентрации зоопланктона в разных сосудах $\leq 2-5\%$. Плотность зоопланктона задавали в разных сериях опытов произвольно – от 0.8 (биомасса кормового зоопланктона, доступного личинкам по размерам, в водоеме в данный период) до 560 мг/л (что значительно превышало естественную концентрацию кормовых организмов). Объем воды в сосудах, профильтрованной через мельничный газ с ячейй 0.015 мм, доводили до 1 л.

Каждый опыт проводили в трех повторностях с контролем. В контрольные склянки личинок не высаживали, а зоопланктон сразу фиксировали 4%-ным формалином. По данным М.Б. Ивановой [15], средняя удельная скорость продуцирования планктонных ракообразных умеренной зоны составляет для Cladocera 0.15 сут $^{-1}$, смертность – 0.16 сут $^{-1}$, для Copepoda – 0.08 и 0.07 соответственно. Исходя из этого, смертностью и суточной продукцией планктонных беспозвоночных пренебрегали. Всего выполнено 12 серий экспериментов, включавших 36 опытов (108 опытных и 36 контрольных постановок). Температура в течение эксперимента и между сериями колебалась от 19 до 21°C. При необходимости вносили температурные поправки на обмен $Q_{10} = 2.25$ [7].

Личинок перед экспериментом выдерживали в аквариумах в течение 1–2 ч. Количество личинок для посадки в сосуды подбирали так, чтобы снижение биомассы зоопланктона в результате его выедания личинками составило $\geq 30-50\%$ контроля. Как правило, на стадиях C_1-D_2 высаживали 20 личинок, на более поздних стадиях – 5–10. Через 24 ч в сосуды добавляли формалин до 4%-ной концентрации. Личинок промеряли и взвешивали

согласно общепринятым методикам [11, 24, 25]. Пищеварительный тракт личинок просматривали под микроскопом, чтобы выявить непитающихся особей. Стадию развития личинок определяли по Васнеццову [3]. Разность между концентрациями зоопланктона, потребленного личинками леща, в контроле и опыте принимали за рацион, т.е. количество зоопланктона, съеденного личинками в течение суток.

Численность зоопланктона определяли счетным методом Гензена [2, 39], биомассу рассчитывали по зависимостям массы от длины тела [1, 39].

Для оценки степени удовлетворения пищевых потребностей личинок леща рассчитаны “поддерживающие” рационы методом балансового равенства, согласно которому “поддерживающий” рацион равен тратам на обмен. Траты на обмен личинок леща рассчитывали общепринятыми методами по скорости потребления кислорода. Соотношение средней скорости обмена в природных условиях и стандартного принималось равным 1.5 [20, 25].

Калорийность тела личинок (C_c) принимали равной 0.7 ккал на 1 г сырой массы [23], зоопланктона – 0.5 ккал на 1 г сырой массы [39]. Относительный рацион рассчитан как отношение рациона к массе тела личинки в энергетических единицах (приводится в процентах). Среднеквадратическое отклонение (σ), точность опыта ($P_t, \%$) и ошибку показателя точности опыта (m_p) оценивали общепринятыми статистическими методами [14].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В период проведения экспериментов зоопланктон в водоеме состоял из доминировавших в это время коловраток и ракообразных (табл. 1 и 2).

Таблица 2. Состав зоопланктона в эксперименте с поздними личинками леща в сериях VII, VI, X и IX, % общей биомассы

Организмы	VII		VI		X		IX			
	Кон-троль	Опыт, личинки D_2-E	Кон-троль	Опыт, личинки $E-F$	Кон-троль	Опыт, личинки $E-F$	Кон-троль	Опыт, личинки		
								<i>E</i>	<i>E-F</i>	<i>G</i>
Rotatoria	0.2	0.3	0.04	0.003	0.1	0.4	0.6	0.03	0.5	0
<i>Bosmina coregoni</i> Baird	25.4	4.7	31.4	23.3	0	0	0	0	0	0
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	2.2	2.3	2.6	2.3	9.5	1.5	0	0	0	0
<i>Daphnia longispina</i> (O.F. Müller)	10.2	0	2.4	1.4	0	0	0	0	0	0
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)	5.3	9.0	0.5	0.1	0	0	45.3	0	0	0
Nauplii Copepoda	0.6	0.3	0.01	0.001	0.1	0	1.0	0.3	2.4	0.7
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus)	6.5	6.8	14.9	7.6	0	0	0	0	0	0
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	40.4	55.6	42.3	61.7	84.0	95.0	53.1	99.7	97.1	99.3
<i>Eudiaptomus graciloides</i> Lilljeborg	7.9	17.9	5.9	3.8	3.7	3.0	0	0	0	0
Личинки моллюсков	1.4	3.0	0	0	2.5	0	0	0	0	0

Личинки леща представлены особями массой от 1.5 до 60 мг, находившимися на стадиях развития C_1-G . Эксперименты проводили в течение трех лет, условия нагула личинок в заливе были неодинаковы. Это определило различия в скорости линейного роста личинок и их массы. В ходе эксперимента размеры жертв не превышали 0.8–1.0 мм, т.е. все кормовые организмы были доступны личинкам для потребления. Предпочитаемой личинками пищей были ветвистоусые ракообразные, которые выедались в большей мере, чем веслоногие ракообразные и коловратки (табл. 1 и 2).

Величина относительного рациона в опытах колебалась в широких пределах, от 1 до 108% массы тела личинок (табл. 3). Наибольшим он был у ранних личинок (этапы C_1-C_2) после перехода на внешнее питание (серии V и XII). По мере роста личинок их относительный рацион закономерно снижался, а абсолютный – возрастал (серия II). Следует отметить, что ни в одной серии опытов рацион насыщения не был достигнут и возрастал при увеличении концентрации жертв.

Для оценки обеспеченности пищей молоди рыб важными представляются определение минимальной, или “пороговой”, концентрации жертв, при которой прекращается питание личинок и установление концентрации кормовых организмов, при которых рацион личинок достигает величин “поддерживающего” рациона. В связи с этим представляют интерес серии экспериментов III и IV (табл. 3).

В серии III плотность зоопланктона соответствовала его концентрации в данный период в водоеме. Для личинок со средней массой 2.5 мг, находившихся на этапе C_2 , биомасса доступного корма соответствовала 0.86 мг/л (63 экз./л). В опытах 2 и 3 этой серии личинки находились на более поздних этапах развития (D_1 и D_2-E), их средняя масса составила 10.7 и 24.1 мг. Биомасса доступных кормовых организмов достигала 6.4 мг/л (288 экз./л). Рацион леща со средней массой 2.5 мг на этапе C_2 составил 0.02 кал/сут, в то время как траты на обмен достигали 0.15 кал/сут и значительно превышали рацион личинок в эксперименте. Личинки при такой плотности кормовых организмов не могли удовлетворить свои пищевые потребности и их рацион был значительно меньше “поддерживающего” рациона. В их пищеварительном тракте присутствовало большое количество фитопланктона, за счет потребления которого они частично покрывали свои энергетические траты. Относительный рацион личинок в этом опыте составил 1.2% массы тела. В опытах 2 и 3 этой серии рацион личинок, находившихся на более поздних этапах развития, также был минимальным ($\leq 3.0-3.4\%$ массы тела). При таких концентрациях зоопланктона рацион личинок также не мог достичь величины “поддерживающего”. Концентрации зоопланктона в конце этих опытов составляли в среднем 33 экз./л (0.44 мг/л) у личинок на этапе C_2 , 186 экз./л (4.2 мг/л) у личинок на этапе D_1 и 42 экз./л (0.9 мг/л) у личинок на этапах D_2 и D_2-E . Рассматривая остаточную плот-

Таблица 3. Интенсивность потребления зоопланктона личинками леща в эксперименте

Стадия развития личинок	Масса личинок, мг ± σ	Концентрация зоопланктона				Рацион личинок, кал/сут ± σ	Траты на обмен личинок, кал/сут	Относительный рацион, %	Номер				
		в контроле		в конце опыта					серии	опыта			
		экз./л ± σ	мг/л ± σ	экз./л ± σ	мг/л ± σ								
C ₁	1.2 ± 0.1	82500 ± 8583.3	273.3 ± 51.9	72287 ± 6420.0	124.3 ± 24.8	0.76 ± 0.10	0.1	96.0	XII	1			
C ₂	2.5 ± 0.1	63 ± 0.6	0.86 ± 0.01	33 ± 3.8	0.44 ± 0.05	0.02 ± 0.002	0.15	1.2	III*	1			
C ₂	2.8 ± 0.3	525 ± 37.4	3.8 ± 0.30	196 ± 13.3	2.2 ± 0.15	0.06 ± 0.01	0.21	3.6	IV	1–2			
C ₂	2.8 ± 0.2	1715 ± 78.9	10.2 ± 0.47	573 ± 20.6	5.9 ± 0.21	0.25 ± 0.01	0.21	13.5	IV	3			
C ₂	3.2 ± 0.4	6445 ± 75.8	76.8 ± 0.31	4167 ± 158.3	53.4 ± 2.1	1.17 ± 2.1	0.25	55.4	II	1			
C ₂	4.0 ± 0.2	9013 ± 360.5	115.8 ± 4.63	6077 ± 158.0	81.1 ± 2.11	1.53 ± 0.08	0.3	58.0	V	1			
C ₂	4.1 ± 0.2	21193 ± 211.9	267.7 ± 2.68	16733 ± 435.1	230.7 ± 6.00	2.03 ± 0.24	0.3	75.0	V	2			
C ₂	4.2 ± 0.2	41477 ± 3442.6	556.1 ± 44.5	36807 ± 625.7	501.2 ± 8.52	3.00 ± 0.25	0.3	108.2	V	3			
C ₂ –D ₁	7.5 ± 1.0	2670 ± 41.6	19.6 ± 0.40	1725 ± 48.8	13.2 ± 0.34	0.26 ± 0.006	0.54	5.2	XI	1–2			
D ₁	9.0 ± 0.7	2550 ± 17.4	13.2 ± 0.1	582 ± 66.4	7.0 ± 0.8	0.56 ± 0.05	0.65	8.9	I	1–2			
D ₁	9.3 ± 0.1	4335 ± 13.0	40.1 ± 0.09	1415 ± 183.4	15.8 ± 2.0	0.69 ± 0.12	0.65	11.2	I	3			
D ₁	10.7 ± 0.05	288 ± 2.9	6.4 ± 0.06	186 ± 3.7	4.2 ± 0.08	0.21 ± 0.008	0.76	3.0	III*	2			
D ₁ –D ₂	15.3 ± 1.6	4950 ± 262.4	54.7 ± 2.74	2326 ± 187.4	32.4 ± 2.70	3.0 ± 0.36	2.13	28.0	VII	1–2			
D ₁ –D ₂	12.9 ± 0.8	1500 ± 180.0	8.0 ± 0.22	100 ± 2.8	0.6 ± 0.02	0.18 ± 0.005	0.91	2.1	VIII	1			
D ₁ –D ₂	15.2 ± 1.3	1500 ± 58.4	8.5 ± 0.3	320 ± 89.1	0.8 ± 0.28	0.19 ± 0.07	1.05	1.9	VIII	2			
D ₂ –E	24.1 ± 0.9	288 ± 2.9	6.4 ± 0.06	42 ± 6.3	0.9 ± 0.01	0.54 ± 0.01	1.62	3.4	III*	3			
D ₂ –E	24.6 ± 4.5	2635 ± 73.8	23.3 ± 0.65	787 ± 97.6	7.3 ± 0.88	2.68 ± 0.15	1.62	16.5	VII	3			
E	34.6 ± 1.4	6443 ± 25.8	76.8 ± 0.31	2506 ± 87.7	35.8 ± 1.4	2.05 ± 0.06	1.02	21.3	II	2			
E	35.9 ± 3.0	8200 ± 845.18	142.0 ± 15.3	2200 ± 220.2	32.5 ± 3.51	6.13 ± 0.66	2.35	25.9	IX	1			
E–F	38.0 ± 5.7	6520 ± 73.5	53.4 ± 1.60	880 ± 26.1	8.4 ± 0.25	2.82 ± 0.08	2.48	11.2	IX	2			
E–F	43.1 ± 1.1	14870 ± 371.8	203.4 ± 5.08	6697 ± 221.0	118.4 ± 3.91	14.17 ± 9.65	2.78	49.8	VI	1			
F	45.2 ± 5.1	29270 ± 3512.4	224.9 ± 27.0	13970 ± 168.2	157.8 ± 1.9	6.2 ± 0.75	2.96	20.8	X	1			
F–G	58.6 ± 3.4	5062 ± 69.2	76.8 ± 0.98	2223 ± 128.6	35.4 ± 3.93	7.2 ± 0.42	3.7	18.8	VI	2–3			
G	58.0 ± 9.7	3960 ± 237.2	38.9 ± 2.33	550 ± 33.0	7.0 ± 0.42	2.00 ± 0.12	3.67	5.2	IX	1			

* Опыты, в которых концентрация зоопланктона соответствовала таковой в водоеме.

нность зоопланктона в случаях, когда рацион личинок не достигал “поддерживающего” (серии III, IV, VIII), можно сделать заключение, что при концентрациях кормовых организмов ~30 экз./л они фактически недоступны для личинок.

В серии эксперимента IV масса личинок и этап их развития сходны с таковыми первого опыта серии III, но концентрация кормового зоопланктона значительно варьировала (табл. 3). При плотности зоопланктона 430–620 экз./л (2.4–5.2 мг/л) количество энергии, полученной личинками леща с пищей, также не покрывало их траты на обмен. Относительный рацион составил 2.7–4.5% массы тела личинок. В опыте 3 этой серии, когда концентрация зоопланктона достигала 1.7 тыс. экз./л (10.2 мг/л), рацион личинок равнялся “поддерживающему” (13.5% массы тела).

Таким образом, концентрация кормового зоопланктона ~30 экз./л (0.4 мг/л) – предел, ниже которого личинки не питаются. Концентрации зоопланктона, при которых суточные рационы личинок рыб разных возрастов не превышали 10% массы их тела, не позволяли им покрыть траты на обмен и удовлетворить пищевые потребности. “Поддерживающий” рацион соответствовал относительному рациону, равному 12–15% массы тела личинок. Такие величины рациона наблюдали у ранних личинок (этап C₁–C₂) при концентрации кормового зоопланктона ~2 тыс. экз./л (10 мг/л). Более старшим личинкам для достижения “поддерживающего” рациона необходима концентрация зоопланктона от 2 до 4 тыс. экз./л (8–38 мг/л). Учитывая, что средние концентрации зоопланктона в Куршском заливе значительно ниже [26], можно предположить, что зоопланктон образует агрегации, в которых питаются ли-

Таблица 4. Параметры уравнений регрессии, связывающих рацион личинок (Y , мг) и конечную концентрацию кормовых организмов (X , мг/л) ($Y = ax + b$)

Масса личинок, мг	n	a	b	X	σ_x	Y	σ_y	$r \pm \sigma$
1.5–5.0	29	0.010	0.638	136	164.66	1.97	2.00	0.78 ± 0.05
6.0–20.0	28	0.142	10.53	16.40	13.20	2.37	2.48	0.74 ± 0.06
25.0–35.0	7	0.298	1.664	10.05	10.64	4.66	3.36	0.81 ± 0.09
36.0–60.0	10	0.170	7.069	60.0	40.33	17.88	9.32	0.66 ± 0.13

Примечание. Здесь и в табл. 5: n – количество данных, которые использованы в анализе, r – коэффициент корреляции.

Таблица 5. Параметры уравнений регрессии, связывающих массу личинок леща (X_1 , мг) и их рацион (Y_1 , мг) ($Y_1 = aX_1^b$)

Биомасса зоопланктона в контроле, мг/л	n	a	B	X_1	σ_{x1}	Y_1	σ_{y1}
<10	22	0.052	0.869	8.36	7.16	0.37	0.31
11–100	35	0.291	0.860	22.90	19.32	5.14	5.24
101–200	8	0.936	0.836	26.65	19.04	14.84	11.92
>200	13	1.933	0.788	9.38	16.02	3.95	2.18

чинки рыб, и, возможно, у личинок рыб имеются и альтернативные источники пищи (например, планктонные водоросли).

Как указано выше, интенсивность питания личинок леща в эксперименте возрастила с увеличением концентрации зоопланктона, в то же время рацион насыщения не был достигнут. Визуально в пищеварительных трактах личинок не обнаружено непереваренных организмов, т.е. пища подвергалась ферментации, а не просто заглатывалась и проходила по пищеварительному тракту.

Для выяснения воздействия рыб на кормовую базу проведен расчет параметров уравнений “функционального отклика”. В качестве независимой переменной использовали биомассу кормовых организмов в конце опыта. В связи с тем, что по мере роста личинок рыб происходит смена объектов питания и уровня обмена [22], данные о рационах ранжировали по массе и этапу развития личинок. Зависимость аппроксимировалась линейной функцией. Параметры уравнений приведены в табл. 4. Высокий коэффициент корреляции (r) свидетельствует об удовлетворительной аппроксимации результатов.

Абсолютный рацион личинок леща в экспериментах возрастал по мере увеличения массы их тела (серия II, опыт 3; серия VII, опыты 2 и 3). Зависимость интенсивности питания личинок леща от массы их тела исследовали с помощью регрессионного анализа. Так как биомасса зоопланктона в начале опытов (контроле) варьировала в довольно широких пределах (от 0.86 до 556 мг/л),

данные о рационах ранжировали по биомассе кормовых организмов. Тем самым снижалось воздействие переменной концентрации пищи. Зависимость аппроксимировалась степенной функцией [6]. Независимой переменной служила масса тела личинок (X_1 , мг), зависимой – рацион (Y_1 , мг). Параметры уравнений приведены в табл. 5. С увеличением биомассы кормовых организмов угловые коэффициенты (a) закономерно увеличиваются, в то время как величина показателя степени колеблется (~0.8).

Зависимость рациона (Y) массы личинки (X) и биомассы зоопланктона в конце опыта (B_k) определяется уравнением множественной регрессии:

$$Y = (0.191 \pm 0.023)X + (0.089 \pm 0.025)B_k - 1.300.$$

Уравнение определено для личинок массой от 2.4 до 64.3 мг, биомассы зоопланктона от 0.4 до 39.0 мг/л. Критерий Фишера 56.05, степень аппроксимации 2.66, коэффициент детерминации $R^2 = 0.28 \pm 0.04$, обеспеченность 90% ($P = 0.95$).

Зависимость может быть использована для оценки рациона личинок леща и степени обеспеченности пищей в Куршском заливе.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Согласно проведенным экспериментам, личинки леща Куршского залива предпочитают мелких ветвистоусых ракообразных (табл. 1 и 2). Высокую эффективность у личинок разных видов

рыб в отношении кладоцер отмечали многие исследователи [8, 13, 34, 35, 43].

Изучению влияния концентрации кормовых организмов на величину рациона личинок леща уделялось достаточно много внимания. Все исследователи отмечали увеличение рационов личинок по мере возрастания концентрации кормовых объектов [12, 19, 21, 34, 35]. Исследования проводили в широком диапазоне концентраций кормового зоопланктона в условиях краткосрочного эксперимента (1–2 ч). При биомассе ~200 мг/л Д.А. Панов [34] отмечал снижение количества пищи в кишечниках личинок, т.е. интенсивность питания падала. О.И. Кудринская [20] установила, что интенсивность потребления пищи личинками леща, плотвы, судака и окуня возрастила до определенных пределов и далее не зависела от концентрации пищи, что позволило О.И. Кудринской [20] аппроксимировать эту зависимость асимптотической функцией. Отсутствие рациона насыщения в экспериментах авторов определялось, по-видимому, большой продолжительностью опытов, составлявшей 1 сут. Учитывая, что личинки леща могут питаться 24 ч в сутки, а скорость переваривания при температуре 18–20°C составляет ~2 ч [36], в эксперименте авторов они имели возможность непрерывно питаться в условиях высокой концентрации кормовых организмов. Увеличение рациона в зависимости от продолжительности кормления отмечала М.В. Желтенкова [12]. По-видимому, в данном случае “функциональный отклик”, т.е. зависимость, отражающая возрастание интенсивности питания от концентрации корма, соответствует первому типу по Холлингу [44] и может быть аппроксимирована линейной функцией.

Величина относительного рациона личинок леща в эксперименте снижалась по мере увеличения их массы и этапа развития и изменялась в широких пределах. Высокие значения относительного суточного рациона и его снижение с возрастом личинок отмечали Ю.И. Сорокин и Д.А. Панов [40]. По их данным, на этапе D_2 личинки леща имели рацион, соответствовавший ~60% массы тела в сутки, в то время как на этапах $E-Q$ ~40%.

“Пороговые” концентрации пищи не обеспечивают рацион, равный тратам на обмен (“поддерживающий” рацион). По данным О.И. Кудринской [18], у личинок сазана “поддерживающий” рацион отмечен при концентрации корма ~5 тыс. экз./л, или биомассе ~600 мг/л. Однако такие концентрации зоопланктона в естественных условиях нереальны. Д.А. Панов и Ю.И. Сорокин [38] “поддерживающий” рацион личинок леща регистрировали при значительно более низких концентрациях кормового зоопланктона – 45–60 экз./л. В данном случае авторы учитывали усвояемость пищи. Оптимальные условия складываются, когда концен-

трация корма составляет 1 тыс. экз./л [37]. По данным М.В. Желтенковой [12], молодь леща в эксперименте прекращала питание при концентрации 430 экз./л, а при плотности корма 4.3 тыс. экз./л интенсивность питания была оптимальной. Высокие величины концентраций кормовых организмов она объясняет тем, что в условиях эксперимента рыбам требуется большая плотность корма. Согласно данным В.А. Панасенко [28], концентрация кормовых организмов, при которой личинки леща еще не питаются, соответствует ~45–60 экз./л. При концентрации организмов >600 экз./л все личинки питаются. Эти данные согласуются с полученными авторами, хотя Д.А. Панов [34] указывает, что личинки на этапе C_1 прекращают питание при концентрации кормовых организмов 10 экз./л, на этапе D_2 – при концентрации 5–6 экз./л. Учитывая, что эти данные получены радиоуглеродным методом, имеющим большую точность, эти значения плотности кормовых организмов следует принять за границу, ниже которой личинки не питаются.

В то же время следует отметить, что ни одна из приведенных выше величин плотностей зоопланктона в условиях эксперимента в Куршском заливе не отмечается [26, 45]. Средние многолетние численность и биомасса зоопланктона в Куршском заливе в июне–июле равны 230 экз./л и 4.7 мг/л соответственно. Если учесть, что кормовой зоопланктон для личинок леща составляет ~20% общей численности и биомассы, то, следовательно, личинкам в Куршском заливе доступна пища при концентрации ~45 экз./л, или 0.9 мг/л, что значительно ниже допустимой величины.

Выводы. В условиях эксперимента показано, что для личинок леща Куршского залива концентрации кормового зоопланктона <30 экз./л (или 0.4 мг/л) служат границей, ниже которой питание личинок леща зоопланкtonом прекращается. Рацион, составляющий <12–15% массы тела личинок, не покрывает траты на обмен. “Поддерживающий” рацион личинки леща имели при концентрации кормового зоопланктона 2–4 тыс. экз./л (или до 38 мг/л). Уравнения регрессии, описывающие зависимость интенсивности питания молоди леща от концентрации кормовых организмов и массы тела, могут быть использованы для оценки обеспеченности пищей леща на ранних стадиях развития.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1979. С. 169–172.
2. Березина Н.А. Практикум по гидробиологии. М.: Агропромиздат, 1989. 208 с.

3. Васнецов В.В. Этапы развития костищих рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 41–47.
4. Вацкевиччюте А.Ф. Роль зоопланктона в питании мальков рыб залива Куршю Марес // Тр. АН ЛитССР, сер. Б. 1958. № 1 (13). С. 161–176.
5. Вацкевиччюте А.Ф. Материалы по питанию молоди рыб в заливе Куршю Марес // Куршю Марес. Итоги комплексного исследования. Вильнюс: Мокслас, 1959. С. 401–461.
6. Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Белорус. ун-т, 1956. 253 с.
7. Винберг Г.Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. С. 31–42.
8. Гиляров А.М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука, 1987. 191 с.
9. Голубкова Т.А. Ихтиоценоз // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Науч. мир, 2004. С. 135–138.
10. Дехник Т.В., Серебряков В.П., Соин С.Г. Значение ранних стадий развития рыб в формировании численности поколений // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука, 1985. С. 56–72.
11. Дука Л.А., Синюкова В.И. Руководство по изучению питания личинок и мальков морских рыб в естественных и экспериментальных условиях. Киев: Наук. думка, 1976. 134 с.
12. Желтенкова М.В. Влияние плотности корма на интенсивность питания молоди леща // Воспроизведение рыбных запасов в Кубанских лиманах и на Дону. М.: Пищепромиздат, 1961. С. 167–189.
13. Житенева Т.С. Питание молоди леща в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Вып. 1 (4). С. 259–268.
14. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
15. Иванова М.Б. Продукция ракообразных в пресных водах. Л.: Наука, 1985. 246 с.
16. Крылова О.И. О биологической "стоимости" молоди рыб Куршского залива // Биологические рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане. Калининград: Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр., 1976. Вып. 69. С. 51–59.
17. Кублицкас А.К. Питание бентосоядных рыб залива Куршю Марес // Куршю Марес. Итоги комплексного исследования. Вильнюс: Мокслас, 1959. С. 463–521.
18. Кудринская О.И. Влияние плотности кормовых организмов на питание личинок сазана // Рыб. хоз-во. 1964. № 9. С. 9–11.
19. Кудринская О.И. К вопросу о питании личинок судака, леща и плотвы // Гидробиол. журн. 1966. Т. 2. № 6. С. 68–71.
20. Кудринская О.И. Интенсивность обмена у личинок судака, окуня, леща и плотвы // Гидробиол. журн. 1969. Т. 5. № 4. С. 47–121.
21. Кудринская О.И. К вопросу о влиянии кормовых организмов на интенсивность потребления их личинками рыб // Гидробиол. журн. 1970. Т. 6. № 5. С. 75–79.
22. Кузнецов В.А. Характер роста личинок и молоди пресноводных рыб на ранних этапах развития // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12. Вып. 3 (74). С. 479–489.
23. Кузьмина В.В. Биохимический состав и калорийность кормовых объектов рыб Рыбинского водохранилища // ИБВВ АН СССР. 1981. 44 с. Деп. в ВИНИТИ. 29.12.1981, № 5922-81.
24. Липская Н.Я. Методические рекомендации по изучению питания личинок рыб. М.: ВНИРО, 1985. 21 с.
25. Мельничук Г.Л. Методические рекомендации по применению современных методов изучения питания рыб и расчета рыбной продукции по кормовой базе в естественных водоемах. Л.: ГосНИОРХ, 1982. 26 с.
26. Науменко Е.Н. Зоопланктон // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Науч. мир, 2004. С. 124–129.
27. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 447 с.
28. Панасенко В.А. Питание личинок леща Куршского залива в экспериментальных условиях // Сырьевая база Куршского залива и пути ее рационального использования. Калининград: Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр., 1971. С. 167–172.
29. Панасенко В.А. Лещ (*Aramis brama* L.) Куршского и Вислинского заливов и пути рационального использования его запасов: Дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 1972. 240 с.
30. Панасенко В.А. Суточный ритм и рационы питания леща Куршского залива // Рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане. Калининград: Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр., 1973. С. 116–124.
31. Панасенко В.А. Питание молоди леща Куршского залива // Биологические рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане. Калининград: Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр., 1976. С. 43–50.
32. Панасенко В.А. Характер питания молоди леща в Куршском и Вислинском заливах // Закономерности формирования промысловых скоплений и особенности питания рыб Атлантического океана. Калининград: Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр., 1978. С. 67–81.
33. Панасенко В.А., Козлова М.Ф. Годовые рационы и величина изъятия кормовых организмов популяциями леща *Aramis brama* L. и ёрша *Acerina cernua* L. в Куршском заливе // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17. № 3 (104). С. 437–444.
34. Панов Д.А. О питании личинок леща Рыбинского водохранилища (Сообщение I. Экспериментальные исследования) // Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. 1960. Вып. 3 (6). С. 176–181.
35. Панов Д.А. Наблюдения над питанием личинок леща в Рыбинском водохранилище // Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966. С. 4–75.

36. Панов Д.А., Сорокин Ю.И. Скорость переваривания пищи личинками леща // Бюл. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. 1962. № 13. С. 24–26.
37. Панов Д.А., Сорокин Ю.И. Определение оптимальной концентрации корма для личинок леща с помощью радиоактивного углерода C^{14} // Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966. С. 259–268.
38. Панов Д.А., Сорокин Ю.И. Определение пороговой концентрации пищи для личинок рыб при помощи радиоактивного углерода // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7. Вып. 1 (42). С. 129–141.
39. Салазкин А.А., Иванова М.Б., Огородников В.А. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах // Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.
40. Сорокин Ю.И., Панов Д.А. Баланс потребления и расходования пищи личинками леща на разных этапах развития // ДАН СССР. 1965. Т. 165. № 2. С. 454–456.
41. Тимонин А.Г., Цейтлин В.В. Размерная и весовая структура сетного зоопланктона в тропическом океане // Океанология. 1976. Т. 16. № 3. С. 508–510.
42. Хлопников М.М. Сезонная динамика питания леща Куршского залива Балтийского моря // Питание и пищевые отношения рыб и беспозвоночных Атлантического океана. Калининград: Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр., 1982. С. 75–80.
43. De Bernardi R., Giussani G., Manca M. Cladocera: Predators and prey // Hydrobiologia. 1987. № 145. P. 225–243.
44. Holling C.S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism // Can. Entomol. 1959. № 7. P. 395–398.
45. Naumenko E. Species composition, seasonal and long-term dynamics of zooplankton abundance and biomass in the Curish Lagoon of the Baltic Sea // ICES, Doc., C.M. 1996/L: 13 R ef. J. 20 p.

The Feeding Activity of *Abramis brama* L. (Cypriniformes, Cyprinidae) at Early Stages of Ontogenesis under Experimental Conditions

E. N. Naumenko

Atlantic Scientific Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography,
236000 Kaliningrad, Dm. Donskoy Str., 5, Russia

The feeding activity of bream larvae (*Abramis brama* L.) caught in the littoral spawning area of the Curonian Estuary of the Baltic Sea was investigated under experimental conditions. Larvae were fed by zooplankton, collected in the same place as larvae. The experimental study has showed that abundance of food zooplankton less than 30 ind./l (0.4 mg/l) serves as a limit of larvae feeding by zooplankton. The ration amounting to 12–15% larvae of the body weight didn't cover expenses for metabolism. The ration close to the values of metabolism expenses was recorded at forage zooplankton abundance equaled to 2–4 thous ind./l (up to 38 mg/l). A series of regression equations describing the dependence of bream larvae feeding activity on the abundance of food organisms and body weight was obtained that can be used for assessment of food supply of bream at early stages of development.