

УДК [597.583.1:594.1]08+597.583.1-113.4+597.583.1-153

ПИТАНИЕ, РАЗВИТИЕ И РОСТ МОЛОДИ ОКУНЯ *Perca fluviatilis* L. В МЕЗОКОСМАХ В ПРИСУТСТВИИ МОЛЛЮСКА-ФИЛЬТРАТОРА *Dreissena polymorpha* PALLAS

© 2011 г. А. С. Маврин, А. П. Стрельникова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
e-mail: mavr_as@mail.ru

Поступила в редакцию 02.12.2009 г.

В условиях искусственных водных экосистем-мезокосмов изучены количественные и качественные изменения спектров питания и ростовые характеристики молоди окуня в присутствии моллюска-фильтратора дрейссены. Дрейссена при посадке в количестве 0.75 кг/м^2 , изменяя кормовые условия зоопланктона, снижает его численность до значений, критических для питания рыб, способствует увеличению численности кормовых организмов макробентоса и ускоряет переход рыб на питание личинками хирономид. В результате этих изменений снижается скорость роста личинок окуня, задерживается их развитие на этапе D_1 , ускоряется размерная дифференцировка мальков, увеличивается их размерно-массовая изменчивость и появляются особи-хищники (каннибалы).

Ключевые слова: дрейссена, окунь, размерная дифференцировка, развитие, рост, питание, каннибализм, физическое моделирование, мезокосм.

ВВЕДЕНИЕ

Максимальная численность дрейссены в Рыбинском водохранилище в начале 90-х годов составляла 6360 экз./м^2 , биомасса — 3.73 кг/м^2 [19]. В это же время ее максимальная численность в оз. Эри (США) достигала 700 тыс. экз./ м^2 [21]. Резкое увеличение численности дрейссены в водоемах может приводить к изменениям и перестройкам в трофических цепях водных экосистем. Даже при меньшей численности она способна обеднять кормовую базу зоопланктона, изменять структурно-функциональные связи в бактерио-, фито-, зоопланктонных и бентосных сообществах, влиять на кормовые условия рыб и рыбопродуктивность водоемов. Ее быстрое распространение в европейских странах и в США стимулировало интенсивные исследования потенциальных воздействий этого моллюска на резидентные компоненты водных биосистем [2, 4].

Один из перспективных методов исследования действия абиотических и биотических факторов на биоценозы — физическое моделирование природных экосистем путем создания искусственных экосистем-мезокосмов. Успешное применение этого метода позволило выявить механизмы влияния биотических и абиотических факторов на зоопланктонные и бентосные сообщества, а также другие группы организмов, входящие в состав водных экосистем [1, 8, 13–15, 29, 30, 32]. В этих работах при анализе влияния дрейссены на структурные по-

казатели зоопланктона и макрозообентоса сделано предположение, что через пищевую цепь моллюск способен оказывать существенное воздействие на количественные и качественные характеристики питания рыб и, как следствие, на их рост и развитие.

Цель работы — изучение трофических и ростовых показателей личинок и мальков окуня в присутствии дрейссены.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование проводили на экспериментальной базе “Сунога” Института биологии внутренних вод РАН с мая по сентябрь 1993 г. Методологической основой работы послужили разрабатываемые в лаборатории экспериментальной экологии Института биологии внутренних вод РАН и в Лаборатории охраны окружающей среды, г. Дулут, США (Environmental Protection Agency, Duluth, USA) методы физического моделирования проточных водных экосистем с присутствием молоди рыб [33]. Главные преимущества метода открытых проточных мезокосмов (ОПМ) по сравнению с лабораторными методами — наличие многоуровневой трофической структуры биосистемы и открытость системы для обмена веществом и энергией с внешней средой, что приближает экспериментальную экосистему к природной.

Мезокосмы создавали в шести бетонных бассейнах площадью 16 м^2 ($4 \times 4 \text{ м}$) каждый. На дно укла-

дывали сначала суглинок толщиной 3 см и заливали небольшим слоем воды (20 см). Затем из биоценоза дрейссены, расположенного на глубине 4.5–5 м в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, дночерпателем отобрали ил и поместили в бассейны. В каждый бассейн помещали одинаковое количество (1.12 м³, или 120 дночерпателей) серого ила и равномерно распределяли его слоем 7 см [30]. Бассейны заполняли водой до глубины 1 м, процеживая ее через мельничный газ № 76 для исключения попадания в них неучтенного зоопланктона, и оставляли до полного оседания взвеси. Зоопланктон для внесения в мезокосмы отбирали из прудов экспериментально-прудовой базы, помещали в одну емкость с водой, перемешивали и равные объемы воды с планктоном вносили в бассейны. В три бассейна на грунт равномерно по всей площади бассейна были распределены 12 кг живых друз разновозрастных моллюсков дрейссены, собранных там же, где отбирали грунт. Численность посадки моллюска составляла 800 экз./м² (0.75 кг/м²). Такой выбор обусловлен проведенными в 1991 г. исследованиями, в ходе которых показано влияние дрейссены при биомассе 0.5 и 1.5 кг/м² на зоопланктон [13] и макрозообентос мезокосмов [29]. Остальные три бассейна моллюсками не заселяли. Через 1 нед (19 мая) после поэтапного внесения всех компонентов в мезокосмы высаживали личинок окуня обыкновенного *Perca fluviatilis* (L.), полученных в результате естественного нереста производителей в нерестовом пруду размером 13 × 15 м с глубиной 0.5 м.

Окунь выбран в связи с тем, что имеет широкий ареал, легко приспосабливается к разным экологическим условиям и способен жить в небольших водоемах (озеро, пруд), образуя монопопуляцию [7]. В каждый бассейн сажали по 1100 экз. личинок (68.8 экз./м²) средней массой 4.0 ± 1.4 мг и средней длиной — 8.6 ± 0.6 мм в возрасте 12 сут на этапе развития C₂–D₁. Этапы развития определяли по С.Г. Крыжановскому [9]. В каждой выборке оценивали соотношение рыб на разных этапах развития. В мезокосмах обеспечивали проточность 100 л/ч. Таким образом, в трех вариантах мезокосмов рыба присутствовала вместе с дрейссеной (Р + Др), а в трех других — без нее (Р).

Рыб для анализа отлавливали в часы наиболее интенсивного питания, т.е. с 16 до 18 ч [23] по 25 экз. из каждого бассейна в начале эксперимента, далее через каждые 6 сут (на 6-е, 12-е, 18-е, 24-е, 30-е, 36-е сутки) и в конце эксперимента на 118-е сутки. Пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Питание молоди окуня анализировали по методу Е.В. Боруцкого [3]. Организмы в содержимом желудков у каждой особи определяли до рода, иногда до вида, начиная с этапа развития C₂ и до этапа G. У зафиксированных рыб измеряли длину (L) личинок — от начала головы и до конца тела, мальков — до конца чешуйного покрова под стереомикроскопом Technival с помощью окуляр-микро-

метра; длину тела (L) мальков — с помощью штангенциркуля (точность 0.1 мм); массу тела (m) личинок с внутренностями — с помощью весов ВТ-500 (точность 1 мг); массу тела мальков ($m > 500$ мг) — с помощью весов ВЛКТ-500 (точность 0.01 г). В конце эксперимента определяли общую численность и биомассу рыб в каждом садке. Расчетным путем находили дисперсии выборок по скорости роста между отборами проб (см/сут).

В течение эксперимента вели непрерывные наблюдения за изменениями температуры воды, рН, электропроводности, концентрации кислорода и ионов Са, Na и К. Изменения значений наблюдаемых абиотических факторов соответствовали ходу их естественных природных колебаний (рис. 1).

Данные обработаны статистически с помощью прикладных программ Microsoft Office Excel 2003, Quattro Pro 5.0, Statistica 6.0 и Statgraphics Plus 5.1. Результаты представлены в виде средних и их ошибок. Оценка достоверности проведена для уровня вероятности $P = 0.05$. Распределение рыб в выборках анализировали по частоте встречаемости разных размерных классов. Гипотезу о нормальности распределения проверяли по критерию Колмогорова–Смирнова. Для проверки гипотезы сдвига (увеличения размеров рыб) использовали Z-критерий серий Вальда–Вольфовица [16].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование содержимого желудочно-кишечного тракта рыб в опыте Р показало, что до 18-х суток в питании личинок окуня преобладала *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1776), составляя 96.6% массы пищевого комка (рис. 2а). Кроме босмины в питании молоди окуня на протяжении всего периода наблюдений отмечены представители сем. Daphniidae, Sididae и веслоногие раки. Небольшое значение в питании имели коловратки. Среди них доминировала крупная форма *Asplanchna priodonta* Gosse. Переход молоди рыб на преимущественное потребление личинок хирономид в бассейнах без дрейссены начался с 24-х суток и длился 2 нед. Кроме хирономид в питании рыб отмечены личинки других насекомых. Организмы зоопланктона составляли от 10 до 30% массы пищевого комка. На 36-е сутки наблюдений личинки хирономид стали преобладающим кормом у этой группы рыб. При этом количество зоопланктона уменьшилось до 7.2% массы пищевого комка (рис. 2а).

В опыте Р + Др на 18-е сутки численность Cladoseга снизилась до 3 экз./л [14] и босмины перестали играть ведущую роль в питании молоди окуня, составляя 0.1% массы всех потребленных организмов. В это время доминировали личинки хирономид — 75.5% массы пищевого комка (рис. 2б). Остальная часть пищи представлена копеподами (11.7%), остракодами (9.8%), кладоцерами (мелкими детритофагами из рода *Chydorus* и *Ceriodaphnia*

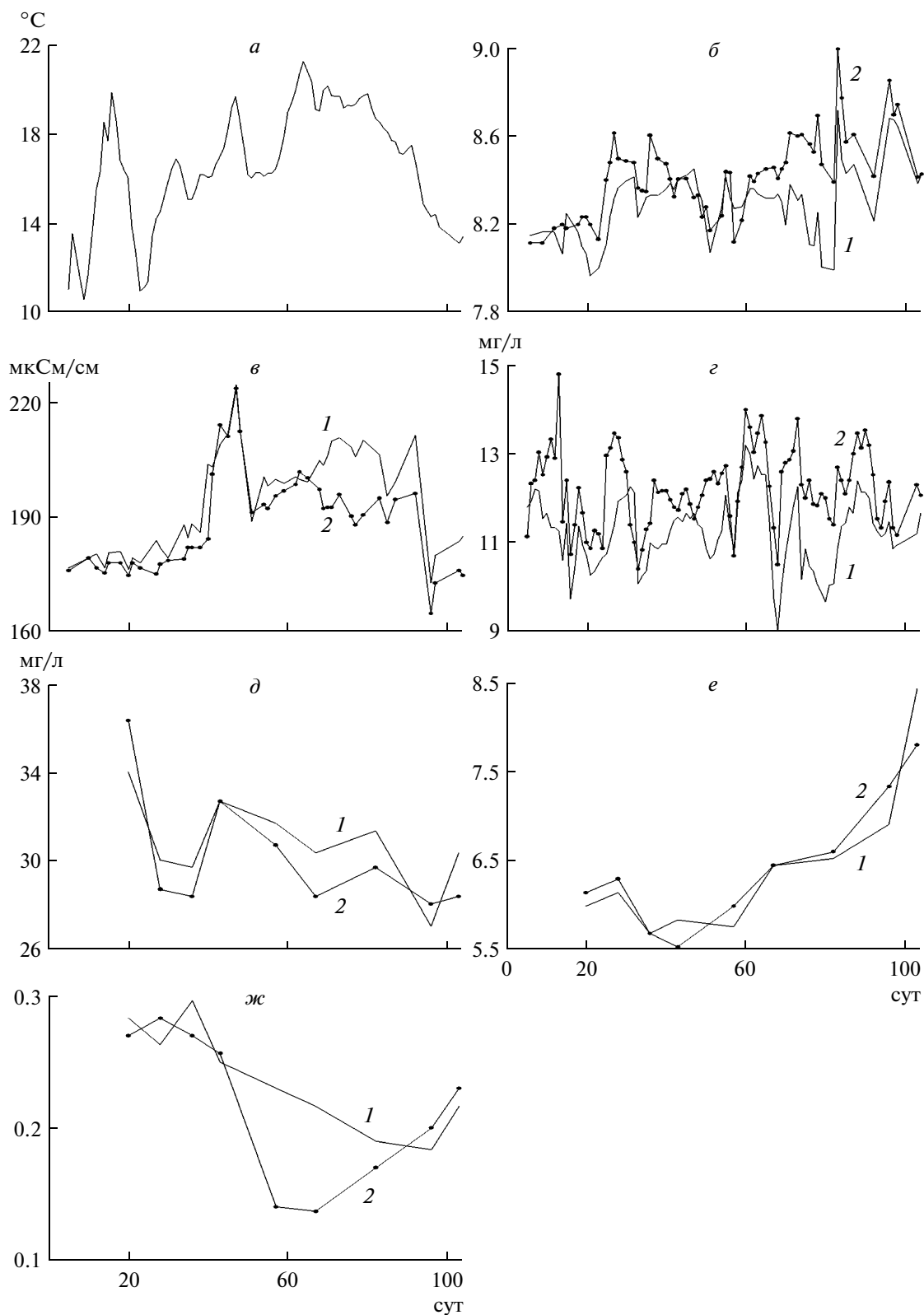


Рис. 1. Динамика абиотических факторов: *a* – температура, *б* – рН, *в* – электропроводность, *г* – кислород, *д* – кальций, *е* – натрий, *ж* – калий; опыты: 1 – Р, 2 – Р + Др; по оси абсцисс – время от начала эксперимента.

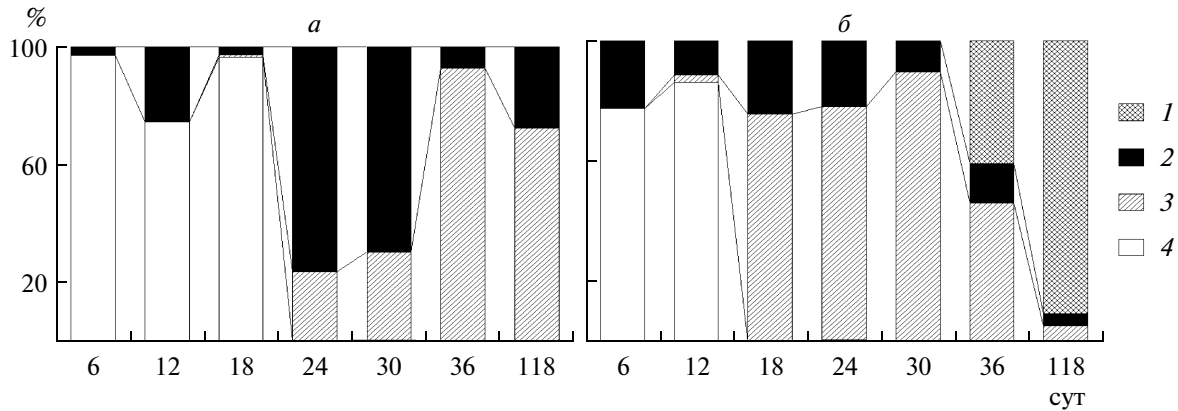


Рис. 2. Динамика соотношения (%) кормовых организмов в пищевом комке (по массе): опыты: а – Р, б – Р + Др; 1 – личинки окуня, 2 – прочие организмы, 3 – личинки и куколки хирономид, 4 – *Bosmina longirostris*.

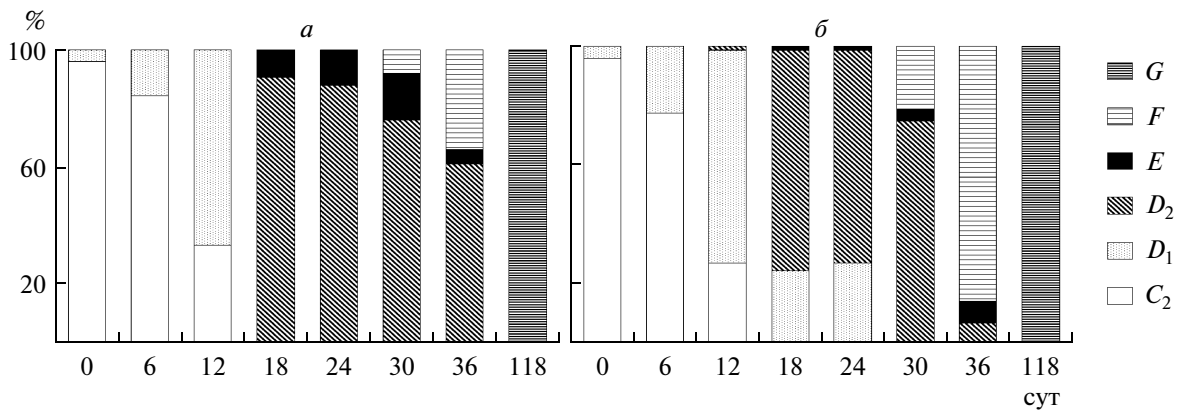


Рис. 3. Динамика прохождения этапов развития у личинок и мальков окуня: G, F, E, D₂, D₁, C₂ – этапы развития (по работе [9]); по оси ординат – рыбы, % общего количества. Остальные обозначения, как на рис. 2.

quadrangula (O.F. Müller, 1785) и коловратками. Такой состав пищевого комка сохранялся последующие 3 нед. При этом шло постепенное увеличение доли личинок хирономид в питании, которая к 30-м суткам достигла 89.4% массы съеденной пищи. Питание молоди окуня коренным образом изменилось на 36-е сутки, когда в их желудках обнаружили рыбу, составляющую по массе >40.8% всей съеденной пищи. Крупные мальки потребляли оставшихся в развитии и росте личинок окуня, находившихся на этапе развития D₂.

Различия в продолжительности этапов развития рыб между опытами Р и Р + Др проявились на 18-е сутки. В опыте Р к этому времени все личинки окуня прошли этап D₁ и находились на последующих этапах развития D₂ и E (рис. 3а). Наступление первого малькового этапа F у 8% рыб из этого опыта наблюдалось на 30-е сутки. К 36-м суткам увеличилось отставание в прохождении этапов развития и только 34% рыб соответствовало этапу F (по сравнению с 86% в опыте Р + Др).

В опыте Р + Др продолжительность прохождения начального этапа развития D₁ у некоторой части молоди затянулась до 24 сут (рис. 3б). При этом большая часть молоди перешла на следующий этап развития D₂. Появление первых рыб на этапе E, завершающем личиночный период, по сравнению с опытом Р, отмечено лишь на 30-е сутки. Различия в развитии рыб из разных опытов в конце эксперимента исчезли.

В большинстве исследованных выборок распределение рыб по разным размерным классам имело вид, отличный от нормального с положительной асимметрией. Нормальное распределение наблюдали в опыте Р на 12-е сутки, в опыте Р + Др – на 6-е, 12-е и 24-е сутки (табл. 1).

Попарное сравнение средних длин тела окуней в отдельные периоды наблюдений между опытами Р и Р + Др показало достоверные различия на 18-е, 24-е, 36-е и на 118-е сутки наблюдений (табл. 2).

В ходе эксперимента темпы роста длины и массы тела молоди окуня были неравномерными. До шестых суток скорость роста личинок окуня в обоих

Таблица 1. Средние значения *D*-критерия Колмогорова–Смирнова и коэффициента асимметрии *As* размеров рыб для трех повторов

Опыт	Показатель	Время, сут							
		0	6	12	18	24	30	36	118
P	<i>D</i>	0.2343	0.1814	0.1197*	0.1843	0.1720	0.1856	0.2093	0.1499
P + Др	<i>D</i>	0.2343	0.1199*	0.1273*	0.1830	0.1264*	0.1881	0.0887	0.1531
P	<i>As</i>	0.77*	0.63*	-0.39	0.96*	0.84	0.72*	0.97*	1.94*
P + Др	<i>As</i>	0.77*	1.08	-0.03	0.76*	1.00	0.83*	0.66*	2.32*

* Здесь и в табл. 2: достоверные различия для $P = 0.95$.

Таблица 2. Средние значения *Z*-критерия серий Вальда–Вольфовица для трех повторов при попарном сравнении длины тела рыб

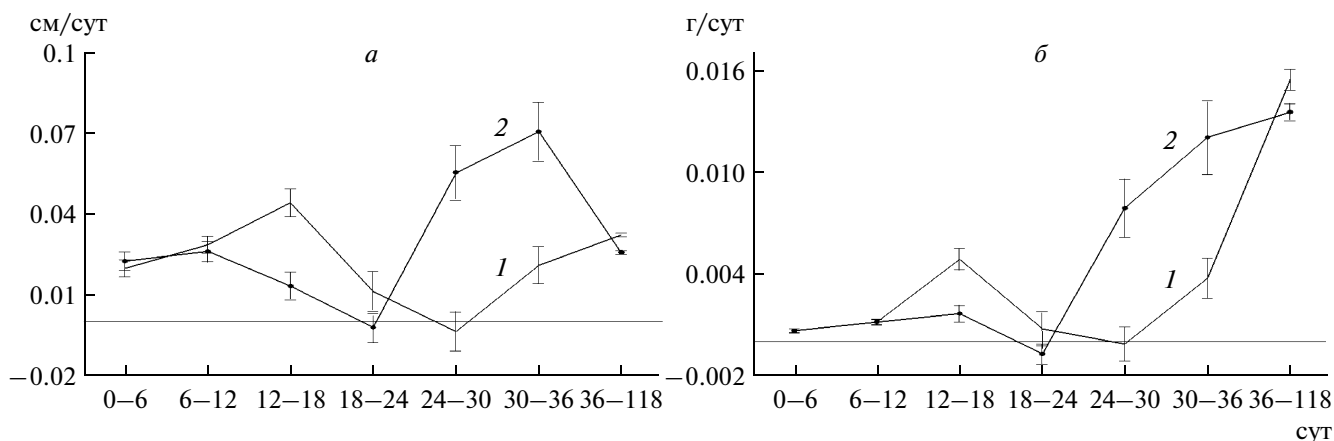
Опыт	Время, сут						
	6	12	18	24	30	36	118
P и P + Др	-0.7270	-0.2858	-3.5188*	-4.5724*	-1.9716	-5.6897*	-3.4930*
Сравниваемые временные выборки, сут							
	0–6	6–12	12–18	18–24	24–30	30–36	36–118
P	-4.3819*	-5.2689*	-5.6828*	-1.1053	-0.8573	-0.7518	-13.9084*
P + Др	-4.1914*	-3.8103*	-1.3336	-0.5716	-3.3809*	-4.6959*	-15.0150*

вариантах была одинаковой. Начиная с 12-х суток эти показатели различались: в опыте без дрейссены скорость роста увеличивалась до 18-х суток, с 18-х по 30-е сутки происходило ее снижение, с 30-х суток и до конца эксперимента – увеличение. В опыте P + Др аналогичные изменения наблюдали на 1 нед раньше: с 12-х по 24-е сутки – снижение и с 24-х по 36-е сутки – увеличение (рис. 4а и 4б).

В опыте P до 18-х суток установлено достоверное увеличение размеров тела рыб (табл. 2). В течение следующих 18 сут изменения размеров рыб не про-

исходило. С 36-х суток и до конца эксперимента размеры рыб достоверно увеличились. Аналогичные результаты, но на неделю раньше, получены в опыте P + Др: здесь увеличение размеров рыб происходило до 12-х суток. С 12-х по 24-е сутки размеры рыб достоверно не различались. С 24-х суток происходило увеличение размеров рыб, которое продолжалось до конца эксперимента.

Показатели вариабельности размеров тела молоди рыб находились в прямой зависимости от темпа роста личинок и мальков. Замедление скорости ли-

**Рис. 4.** Динамика скорости роста длины (а) и массы (б) личинок и мальков окуня в опытах P (1) и P + Др (2).

нейного роста снижало их размерную изменчивость. С возобновлением роста рыб наблюдали увеличение вариабельности размеров рыб: дисперсия возрастала в опыте Р + Др в 7 раз на 30-е сутки, в опыте Р в ~4 раза на 36-е сутки. В конце эксперимента размерная изменчивость длины и массы тела рыб была больше в опыте с дрейссеной (табл. 3).

На 30-е сутки в опыте с дрейссеной появились две модальные группы рыб – размерные классы 1.5 и 2.0 см (рис. 5б) и наблюдалась гибель самых мелких особей. К 36-м суткам в опыте Р + Др образовалась третья модальная группа молоди размерного класса 2.6 см, а относительное количество мелких рыб к этому времени снизилось (рис. 5з).

В опыте без дрейссены на 30-е сутки распределение рыб по разным размерным классам отличалось от нормального (рис. 5а). Дифференцировка в этом опыте произошла только на 36-е сутки, здесь образовались две модальные группы рыб – 1.4 см и 1.9 см (рис. 5в).

Анализ характера питания двух размерных групп рыб в опыте Р (рис. 6а) и трех – в опыте Р + Др на 36-е сутки (рис. 6б), показал, что основу пищевого комка (по массе) у личинок из опыта Р первой размерной группы (1.32–1.42 см – этап развития $D_2 - E$) составляли хирономиды (69.5), Rotatoria (21.1), Сорепода и Ostracoda (9.4%). У второй размерной

Таблица 3. Средние значения показателей иктиопродукции молоди окуня в конце эксперимента

Показатель	Опыт	
	Р	Р + Др
Общая масса рыб, г	129.0 ± 46.3	155.6 ± 36.3
Масса рыб, г/м ²	8.1	9.7
Общая численность рыб, экз.	97.7 ± 35.9	127.7 ± 40.0
Численность рыб, экз./м ²	6.1	8.0
Средняя масса 1 экз., г	1.33 ± 0.05	1.25 ± 0.03
Масса 1 экз., г	0.7–3.53	0.63–5.2
Средняя длина 1 экз., см	4.20 ± 0.05	4.06 ± 0.04
Длина 1 экз., см	3.54–5.94	3.33–6.42

Примечание. Приведены средние значения и ошибки средних.

группы (1.89–2.08 см – этап развития $E - F$) хирономиды составляли до 80.9% всей съеденной пищи, Chaoborus – 13.4%, Сорепода и Ostracoda – 6.8%.

В опыте Р + Др пища первой размерной группы рыб (1.42–1.51 см – этап развития $D_2 - E$) представлена Сорепода (до 66.5), Ostracoda (5.1), хирономидами (28.4% массы пищевого комка). В питании

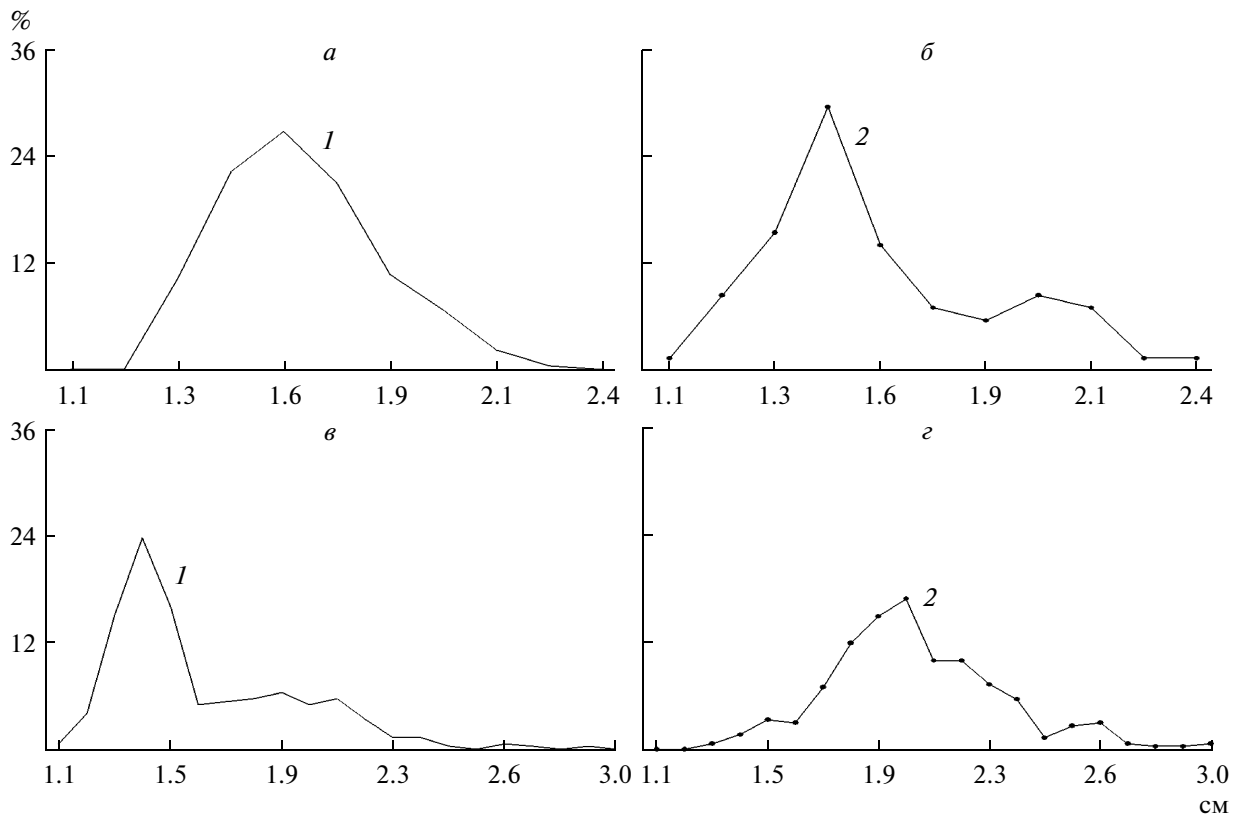


Рис. 5. Распределение рыб по размерным классам на 30-е (а, б) и 36-е (в, з) сутки от начала опыта; по оси ординат – частота встречаемости, по оси абсцисс – длина тела. Остальные обозначения, как на рис. 4.

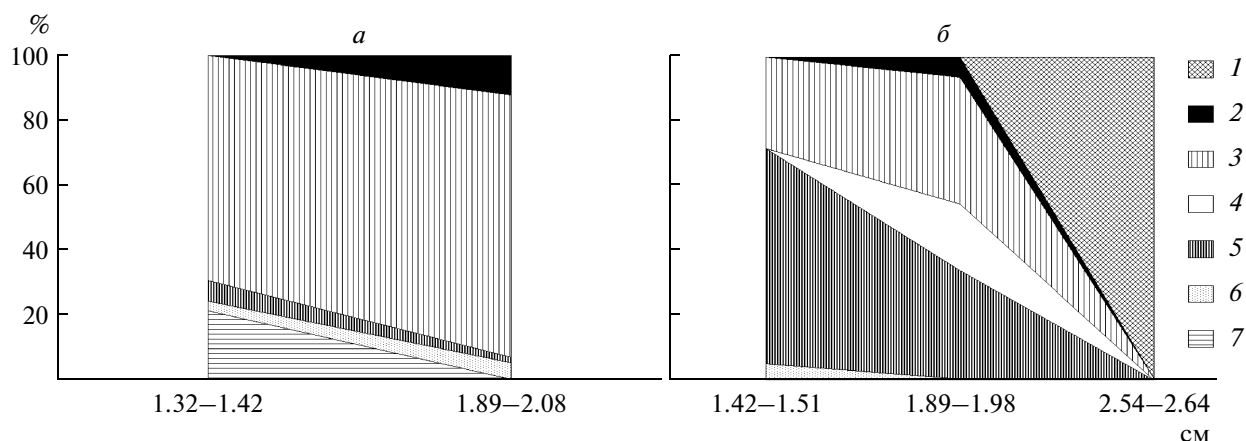


Рис. 6. Соотношение (%) кормовых организмов в пищевом комке (по массе) окуня разных размерных групп на 36-е сутки: 1 – рыба, 2 – *Chaoborus* sp., 3 – личинки Chironomidae, 4 – Cladocera, 5 – Copepoda, 6 – Ostracoda, 7 – Rotatoria; по оси абсцисс – размерные классы. Остальные обозначения, как на рис. 2.

второй группы (1.89–1.98 см – этап развития *E – F*) отмечены хирономиды (39.1), Copepoda (33.6), Cladocera (20.6), Ostracoda (0.3), прочие (6.4% массы пищевого комка). Спектр питания рыб третьей группы (2.54–2.64 см – этап развития *F*) составила рыба (99.4), хирономиды (0.5), прочие организмы (0.1% массы пищевого комка). При этом частота встречаемости окуней, в желудках которых обнаружили рыбу, была равна 23%. В конце эксперимента число особей, питающихся рыбой, увеличилось до 30%.

В конце эксперимента общая численность и общая масса молоди окуня были больше в опыте с дрейссеной, однако статистически значимых различий не установлено (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Соотношение численности основных групп зоопланктона в мезокосмах изменялось. На пятые сутки плотность организмов Rotatoria–Copepoda–Cladocera в контроле (без рыбы и дрейссены) была 966–123–53 экз./л, в опыте с рыбой 527–83–50 экз./л, в то время как в присутствии рыбы и дрейссены – 720–67–20 экз./л соответственно [14]. Это вызвано выеданием крупных кладоцер и копепоид личинками рыб, а также пищевой конкуренцией между дрейссеной и этими двумя группами зоопланктона за питание одноразмерными (от 3 до 200 мкм) организмами – водорослями, бактериями и детритом [8, 14, 17]. Личинки окуня к этому времени питались в основном доминирующей по численности *Bosmina longirostris*, содержание которой в пищевом комке составляло 77.5% по массе. В течение первых 12 сут рыба росла медленно, развитие ее было сходным (рис. 3) и молодь из разных опытов не различалась.

После 18 сут эксперимента присутствие дрейссены вызвало в мезокосмах дальнейшее достоверное

снижение плотности всех групп зоопланктона Rotatoria–Copepoda–Cladocera – до 58–7–3 экз./л соответственно [14]. Плотность *Bosmina longirostris* в садках снизилась до 1 экз./л, в пище окуня – до 0.1% по массе. Снижение численности основного кормового организма до минимальных значений, очевидно, и послужило причиной смены объекта питания у рыб.

В.С. Ивлев [5] установил, что переход рыб на питание новым кормом происходит тогда, когда численность ранее потребляемых организмов снижается до критических значений. Ухудшая кормовую базу зоопланктонных организмов, дрейссена в то же время обогащала грунт псевдофекалиями и агглютинатами, тем самым создавала благоприятные условия для увеличения численности организмов макробентоценоза. Имеются сведения, что дрейссена играет средообразующую роль, и в процессе своей жизнедеятельности стимулирует развитие бентосных беспозвоночных, которые активно поедаются рыбами на определенных этапах развития [29–31], особенно молодью окуня – бентофага и факультативного хищника. Проведенные в 1994 г. аналогичные исследования показали, что в опыте с дрейссеной молодь окуня перешла на преимущественное питание хирономидами, когда их численность достигла максимальных значений (в среднем 200 экз./м²) и была в 2.5 раза больше, чем в бассейнах без дрейссены [1]. В эксперименте подобная картина наблюдалась на 18-е сутки. Доля личинок хирономид в пищевом комке составляла 76% по массе. Период перехода с одного кормового организма на преимущественное питание другим длился с 12-х по 18-е сутки. В этот период, несмотря на повышение температуры воды (рис. 1а), происходит снижение скорости роста и замедление развития на этапе *D*₁, вызванные переходом рыб на питание личинками хирономид. Смена объекта питания была для окуня фактором, лимитирующим его рост

и развитие. З.Н. Чиркова и Е.А. Штейнберг [27, 28] установили влияние смены кормовых объектов у молоди рыб на темп их роста. В опыте без дрейссены смена основного кормового организма произошла позднее и при повышении температуры воды также вызвала замедление роста молоди окуня. Снижение скорости роста, вероятно, обусловлено изменением биохимического состава пищи. У представителей зоопланктона велика доля легкоусвояемых низкомолекулярных белков, в то время как у бентосных организмов (хиროномид) преобладают высокомолекулярные пептиды и белки, требующие предварительного переваривания (расщепления), что увеличивает время их усвоения [11] и, по-видимому, энергетические затраты. К 30-м суткам доля хиროномид в пищевом комке рыб увеличилась до 89.4% по массе (по сравнению с 30% в опытах без дрейссены). Таким образом, в опыте с дрейссеной завершился переход на преимущественное питание новым кормом. Повышение количества высокомолекулярного белка в пище (хиროномидах) приводит к повышению активности пищеварительных ферментов (протеиназ) и способствует синтезу новых ферментов. Это факт отмечен для личинок плотвы и синца на этапе развития D_2 [12]. По завершении этих адаптивных перестроек снижаются время и энергетические траты на переваривание пищи [25] и уменьшается время для ее усвоения. В обоих опытах завершение перехода на преимущественное питание хиროномидами вызвало увеличение скорости роста и развития мальков окуня. Очевидно, что этому способствовало также появление в рационе относительно крупных, энергетически выгодных хируномид (4.7 ± 0.9 ккал на 1 г сухой массы) [18], поскольку для добычи сравнительно мелких ветвистоусых ракообразных, мало различающихся по калорийности (4.4 ± 0.7 ккал на 1 г сухой массы) [26], требуется больший расход энергии. Ускорение развития и роста рыб в присутствии дрейссены привели к ранней размерной дифференцировке и появлению двух модальных размерных групп рыб.

Обобщая литературные данные по размерной дифференцировке рыб, Г.Д. Поляков [20] пришел к выводу, что при ухудшении условий их питания замедляется рост рыб самых многочисленных (модальных) размерных классов и в этот период усиливается положительная асимметрия показателей. Авторы также отмечали ухудшение условий питания и снижение скорости роста рыб модальных размерных классов, но при этом не наблюдали усиления положительной асимметрии. Увеличение размерной изменчивости и усиление положительной асимметрии наблюдали при ускорении развития и роста части особей, не входящих в модальные размерные классы после завершения их перехода на преимущественное питание (до 90%) другим кормовым организмом. Авторам неизвестны работы, в которых отмечено подобное явление.

В результате быстрого роста самых крупных окуней, питающихся личинками хируномид, и замедленного роста самых мелких рыб, продолжающих питаться зоопланктоном, увеличилась разница в их размерах. Каннибализм стал новым качественным изменением в пищевом поведении мальков окуня в присутствии дрейссены. Поедание крупными окунями своих мелких собратьев способствовало дальнейшему повышению скорости их роста и усилению размерной дифференцировки в исследуемой группе рыб. Механизм перехода молоди окуня по звеньям пищевой цепи зоопланктон — зообентос — личинки рыб определялся уровнем количественного развития каждого звена [1].

О.И. Кудринская [10] показала, что молодь окуня начинает хищничать на этапе развития D_2 при длине тела 15.3 мм, поедая личинок карповых рыб длиной 9.8 мм. Л.К. Ильина [6] отмечала, что переход на питание рыбным кормом может происходить и при меньшем размере хищника — 10.4–12.7 мм. В эксперименте авторов каннибализм проявился у мальков на этапе развития F при длине тела 25.9 мм. Разница в размерах рыб, как показали наблюдения — это не главная причина начала хищничества. Наибольшая длина тела рыб, как в опыте с дрейссеной, так и без нее, превышала наименьшую их длину в 2–2.5 раза. Однако каннибализм наблюдали только в опыте с дрейссеной, без дрейссены крупные особи окуня продолжали питаться зоопланктоном до конца эксперимента.

Переход молоди рыб на потребление бентосных организмов, в частности личинок хируномид, обусловил некоторое восстановление численности ветвистоусых раков, в том числе и представителей рода *Bosmina*, численность которых в опыте с дрейссеной в конце июля—начале августа (67–81 сут) составляла от 130 до 157 экз./л (в опыте Р — от 36 до 53 экз./л) и продолжала оставаться на этом уровне до конца месяца (в опыте Р снижение до 15 экз./л) [14]. В это же время численность веслоногих раков в мезококсах значительно увеличилась за счет особей на науплиальных и копепоидных стадиях развития [8]. Это объясняет присутствие зоопланктонных организмов в питании окуней до конца периода наблюдений.

Переход рыб на хищное питание, по-видимому, связан с обязательным прохождением личинками рыб фазы “бентофага” [24]. Мальки начинали хищничать только в том случае, если начало питания личинками хируномид происходило на этапе развития D_1 . Установленные закономерности объясняют тот факт, что в природных водоемах личинки окуня, нагуливающиеся в литоральной зоне, заросшей высшей водной растительностью, с самого начала экзогенного питания имеют в своем рационе широкий спектр кормовых объектов, включающих фитофильную фауну, личинок хируномид и другие формы зообентоса, и уже к концу личиночного периода развития начинают хищничать. Другая часть

молоди, обитающая в открытых частях водоема, питается в основном пелагическим зоопланктоном, среди которого доминируют виды родов *Bosmina* и *Daphnia*, а также молодь веслоногих раков. Эти сеголетки имеют низкий темп роста и до конца вегетационного периода остаются “планктофагами” [23].

Исследования спектров питания разных размеров групп окуней в одной выборке позволили установить связь между размерами рыб и предпочитаемой ими группой кормовых организмов. Закономерным результатом размерной дифференцировки была избирательность в питании: молодь размером 1.46 ± 0.05 см питалась зоопланктоном, группа рыб 1.94 ± 0.05 см — зоопланктоном и хирономидами, рыбы размером 2.59 ± 0.05 см хищничали только в опыте с дрейссеной. Таким образом, результаты исследований подтверждают полученные ранее выводы, что размерная дифференцировка молоди окуня, с точки зрения наиболее полного использования кормовой базы, биологически оправдана и служит своего рода адаптацией к изменению кормовых условий [6, 10, 22].

В присутствии моллюска-фильтратора дрейссены значимые изменения в численности, размерной дифференцировке, скорости роста и прохождении этапов развития и питания молоди окуня в течение первого месяца жизни происходили на 1–2 нед раньше, чем без дрейссены. В присутствии дрейссены наблюдались два противоположно направленных процесса — создание благоприятных условий для развития зообентоса и ухудшение условий для развития зоопланктона. Уменьшение численности ветвистоусых и фильтрующих веслоногих ракообразных до критических значений вызывало снижение скорости роста, замедление развития молоди окуня и способствовало раннему переходу на бентосное питание на этапе развития D_1 . При этом увеличивалась их размерная изменчивость.

Выводы. Моллюск-фильтратор дрейссена при посадке в мезокосмы из расчета 0.75 кг/м^2 ухудшает кормовые условия для сообщества зоопланктона, снижает его численность до значений, критических для питания рыб. В то же время дрейссена создает благоприятные условия для увеличения численности организмов макрозообентоса, что способствует ускорению процесса перехода личинок окуня на питание хирономидами (на этапе развития D_1), способствует ранней размерной дифференцировке рыб и появлению особей — ихтиофагов, переходящих на потребление отставших в росте собратьев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Березина Н.А., Стрельникова А.П. Взаимосвязь между пищевым спектром молоди окуня *Perca fluviatilis* L. и структурой макрозообентоса в экспериментальных мезокосмах // Изв. РАН. Сер. биол. 2001. № 3. С. 372–379.
2. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб.: Товарищество науч. изданий КМК; Зоол. ин-т РАН, 2004. 436 с.
3. Боруцкий Е.В. О кормовой базе рыб // Материалы по кормовой базе и питанию рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1974. С. 5–61.
4. Дгебуадзе Ю.Ю. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России // Амер.-рос. симп. по инвазионным видам: Тез. докл. Борок, 2001. С. 38–40.
5. Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наук. думка, 1977. 272 с.
6. Ильина Л.К. О разнокачественности молоди окуня и неравномерности роста чешуи у сеголетков окуня *Perca fluviatilis* L. // Вопр. ихтиологии. 1970. Т. 10. № 1. С. 170–175.
7. Комов В.Т. Природное и антропогенное закисление малых озер Северо-Запада России: причины, последствия, прогноз: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1999. 45 с.
8. Коренева Е.А., Стрельникова А.П., Уморин П.П. Влияние молоди рыб и дрейссены на структуру зоопланктона в экспериментальных мезокосмах // Биология внутр. вод. 2005. № 3. С. 67–73.
9. Крыжановский С.Г., Дислер Н.Н., Смирнова Е.Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidae) // Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1953. Вып. 10. С. 3–139.
10. Кудринская О.И. Условия питания и обеспеченность пищей личинок судака и окуня в верхнем участке Кременчугского водохранилища // Пищевые потребности и баланс энергии у рыб. Киев: Наук. думка, 1973. С. 183–190.
11. Кузьмина В.В., Латов В.К., Посконова Е.А. Молекулярно-массовые характеристики белковых компонентов некоторых кормовых объектов рыб // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1990. № 88. С. 73–77.
12. Кузьмина В.В., Стрельникова А.П. Влияние суточных ритмов питания на общую амилолитическую активность и активность щелочной фосфатазы кишечника у молоди рыб // Биология внутр. вод. 2008. № 2. С. 81–90.
13. Курбатова С.А. Роль моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) в водоеме и его влияние на зоопланктонное сообщество // Биология внутр. вод. 1998. № 1. С. 39–46.
14. Курбатова С.А. Реакция зоопланктонных сообществ микро- и мезокосмов на действие природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2006. 23 с.
15. Курбатова С.А., Лантеева Н.А., Клайн Н.П., Солнцева И.О. Влияние личинок и годовиков окуня (*Perca fluviatilis* L.) на динамику сообществ бактерий фито- и зоопланктона // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Минск; Нарочь: Белорус. гос. ун-т, 2003. С. 598–601.
16. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.

17. Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Наука, 1998. 318 с.
18. Мотыль *Chironomus plumosus* L. Систематика, морфология, экология, продукция. М.: Наука, 1983. 310 с.
19. Перова С.Н. Современное состояние структуры сообществ донных макробеспозвоночных Рыбинского и Горьковского водохранилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2004. 24 с.
20. Поляков Г.Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М.: Наука, 1975. 159 с.
21. Примак Р. Основы сохранения биоразнообразия. М.: Изд-во Науч. и уч.-метод. центра, 2002. 140 с.
22. Спановская В.Д., Григораш В.А. О разнокачественности сеголеток окуня // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1980. Вып. 6(8). С. 36–45.
23. Стрельникова А.П. Питание и пищевые взаимоотношения некоторых пресноводных рыб в раннем онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1987. 20 с.
24. Стрельникова А.П. О механизме перехода сеголетков окуня *Perca fluviatilis* L. на хищное питание // Вторая Верещагинская байкальская конф.: Тез. докл. Иркутск, 1995. С. 197–198.
25. Уголев А.М., Кузьмина В.В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб: Гидрометеоздат, 1993. 238 с.
26. Халько В.В. К вопросу о калорийности планктона Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их биология. Л.: Наука, 1983. С. 94–101.
27. Чиркова З.Н. О распределении и росте сеголетков окуня в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. "Борок". 1955. Вып. 2. С. 191–199.
28. Штейнберг Е.А. Питание молоди сибирской плотвы и леща в Красноярском водохранилище // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. С. 112–114.
29. Щербина Г.Х. Влияние моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) на структуру макрозообентоса экспериментальных мезокосмов // Биология внутр. вод. 2001. № 1. С. 63–70.
30. Щербина Г.Х. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах Северо-Запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: Матер. 1-ой Междунар. шк.-конф. Борок, 2008. С. 23–43.
31. Horgan M.J., Mills E.L. Zebra mussel filter feeding and food-limited production of *Daphnia*: recent changes in lower trophic level dynamics of Oneiga Lake // Hydrobiologia. 1999. V. 411. P. 78–88.
32. Mavrın A.S., Strelnikova A.P. The influence of the mollusca filtrator *Dreissena polymorpha* on growth and development of juvenile perch *Perca fluviatilis* L. under experimental conditions // PERCIS II – Second Int. Percid Fish Symp.: Symp. progr. and abstracts. Vaasa, 1995. P. 52.
33. Vinogradov G.A., Stay F., Umorin P.P. et al. The effect of heavy metals and Chlorpyrifos, separately and in combination, on a continuous flow mesocosm aquatic system // Problems of aquatic toxicology, biotesting and water quality management: Proc. Int. Symp. Borok, 1996. P. 148–161.

The Influence of the Filtrator Mollusks Zebra Mussel *Dreissena polymorpha* Pallas on Probability of Survival, Nutrition, Development and Growth of Juvenile Perch *Perca fluviatilis* L.

A. S. Mavrın, A. P. Strelnikova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 Borok, Russia

Quantitative and qualitative changes in feeding spectra and growth characteristics of perch fry aggregations in the presence of a filter-feeding mollusk, *Dreissena*, are studied under conditions of artificial aquatic ecosystems – mesocosms. It is shown that at a density of 0.75 kg/m² zebra mussel changes feeding conditions of zooplankton and thus decreases its abundance to values critically low to the fish diet. From the other hand, *Dreissena* promotes an increase in the number of forage organisms of macrobenthos and a shift to chironomid larvae in the fish diet. These changes result in a reduction in the growth rate of perch larvae, retardation of their development on stage D₁, an acceleration of the size differentiation in fry, an increase in their size-mass variability and the appearance of preying individuals (cannibalism).

Keywords: zebra mussel, perch, dimensional differentiation, development, growth, nutrition, preying on others, cannibalism, physical simulation, mesocosm aquatic system.