

К ВОПРОСУ ИЗУЧЕНИЯ СУТОЧНОГО РИТМА ПИТАНИЯ ПЕРЕСЛАВСКОЙ РЯПУШКИ (*COREGONUS ALBULA*)

М. И. Малин, И. П. Малина, И. В. Шляпкин

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

Поступила в редакцию: 20.02.2020

Проведен анализ суточной динамики наполнения пищеварительных трактов переславской ряпушки, эндемичной популяции европейской ряпушки (*Coregonus albula*), населяющей оз. Плещеево. Отлов материала проводили ставными жаберными сетями весной, летом и осенью 2015–2016 гг. Облавливали поверхностный (0–5 м) и придонный (13–18 м) слои воды, интервал между проверками сетей не превышал 3–4 ч. В результате 80 сетепостановок отловили 901 экз. переславской ряпушки, у 522 особей определили индекс наполнения пищеварительного тракта. В период летней термической стратификации ряпушка может совершать подъем в верхние наиболее прогретые слои эпилимниона только в те годы, когда биомасса зоопланктона в мета- и гиполимнионе не достаточна. Осенью условия существования переславской ряпушки сходны с таковыми в весенний период, однако динамика ее уловов, а также особенности суточного ритма питания указывают на различные стратегии управления затратами энергии в эти сезоны. Весной ряпушка активно двигается, питаясь многочисленными мелкими объектами, затрачивая на это энергию. Осенью ее двигательная активность снижена, благодаря чему удается экономить энергию перед нерестом.

Ключевые слова: переславская ряпушка, *Coregonus albula*, озеро Плещеево, сезонная динамика, суточный ритм питания.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10016

ВВЕДЕНИЕ

Состав пищевых объектов европейской ряпушки (*Coregonus albula*) и его сезонные изменения исследованы достаточно хорошо: это типичный визуальный планктофаг, рацион которого в определенных условиях может быть дополнен бентосными ракообразными, личинками насекомых и другими компонентами [Кияшко, Половкова, 1983 (Kiyashko, Polovkova, 1983); Czarkowski et al., 2007; Kakareko et al., 2008; Szymańska, 2011]. Известно, что в стратифицируемых водоемах большую часть нагульного периода ряпушка находится в условиях гидрофизической гетерогенности среды, имея возможность перемещаться между эпи-, мета и гиполимнионами. Суточная динамика вертикального распределения ряпушки в оз. Плещеево и влияние на нее некоторых факторов детально описаны в ряде работ [Малинин, Линник, 1983 (Malinin, Linnik, 1983); Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989); Малин и др., 2014, 2018 (Malin et al., 2014, 2018)], однако несмотря на сформулированные предположения, истинные причины ее вертикаль-

ных перемещений остаются не обоснованы. Несомненно, что вертикальные перемещения ряпушки происходят вследствие действия комплекса факторов и они связаны с повышением энергетической эффективности метаболизма (за счет увеличения количества и улучшения качества потребляемой пищи, а также снижения энергозатрат) и, возможно, с избеганием хищников. Однако, в настоящее время не определен вклад кормовых объектов эпи-, мета- и гиполимниона в рацион ряпушки, а суточный ритм питания исследован только для ее личинок из финского озера Лентуа [Huusko, Sutela, 1998]. В данной работе изложены результаты двухлетнего изучения суточного ритма питания ряпушки оз. Плещеево, цель которого – установить в какое время суток и на каком горизонте питается переславская ряпушка в разные сезоны года. Ответ на эти вопросы позволит приблизиться к пониманию причин суточной динамики пространственного распределения европейской ряпушки.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Озеро Плещеево (56°46' с.ш., 38°46' в.д.) расположено в центральной России на юге Ярославской области, в 130 км к северо-востоку от Москвы. Озеро овальной формы, максимальная глубина 25 м, площадь водного зеркала 50 км², островов не имеет. Принято считать, что озеро имеет ледниковое происхождение. Ежегодно водная толща водоема вер-

тикально стратифицируется: сначала формируется ярко выраженный термоклин, а во второй половине августа развивается придонная гипоксия. К концу сентября в результате ветрового перемешивания и прекращения нагрева стратификация нарушается. С декабря по апрель озеро покрыто льдом. Состав ихтиофауны включает 16 видов и отличается от ближайших

водоемов Волжского бассейна отсутствием ряда представителей понто-каспийского фаунистического комплекса: судака (*Sander lucioperca*), чехони (*Pelecus cultratus*), синца (*Ballerus ballerus*) и некоторых других. Озеро населяет переславская ряпушка – эндемичная популяция европейской ряпушки (*Coregonus albula*), занесенная в Красную книгу РФ.

Отлов переславской ряпушки проводили весной (май), летом (июль) и осенью (октябрь–ноябрь) 2015 и 2016 гг. по разрешениям на добычу объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации. Рыб ловили ставными жаберными сетями длиной 50 м, высотой 5 м с размером ячеи 18 мм. Сетепостановки выполняли в расположенной на расстоянии около 1 км от северо-восточного побережья глубоководной котловине озера (глубина 18 м), в которой переславская ряпушка устойчиво обнаруживается с ранней весны до поздней осени. Одновременной использовали два одинаковых орудия лова: облавливали поверхностный (от поверхности до 5 м) и придонный (от 13 м до дна) горизонты. Весной

2015 г. в силу технических причин облавливали только придонный горизонт. Лов вели на протяжении 1 сут, время экспозиции орудий лова между проверками, как правило, составляло около трех-четырех часов, что обусловило лучшую сохранность содержимого пищеварительных трактов объектов исследования. За время исследований выполнили 80 сетепостановок, в результате которых добыли 901 экз. переславской ряпушки. В уловах также присутствовали другие виды: речной окунь (*Perca fluviatilis*), уклейка (*Alburnus alburnus*), плотва (*Rutilus rutilus*), густера (*Blicca bjoerkna*), налим (*Lota lota*) (табл. 1).

В процессе проведения биоанализа у ряпушки извлекали и замораживали пищеварительный тракт, анализ его содержимого и определение индекса наполнения (ИН) проводили в условиях лаборатории по стандартной методике [Методическое..., 1974 (Methodicheskoe..., 1974)]. Проанализировали содержимое пищеварительных трактов 522 особей переславской ряпушки.

Таблица 1. Состав уловов жаберной сети в поверхностном и придонном горизонтах оз. Пleshчево

Table 1. Gillnet catch composition in surface and bottom water layers in Lake Pleshcheyevo

Вид Species	Поверхностный горизонт, экз. Surface water layer, ind.						Придонный горизонт, экз. Bottom water layer, ind.					
	Весна Spring		Лето Summer		Осень Autumn		Весна Spring		Лето Summer		Осень Autumn	
	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016
Ряпушка Vendace	–	3	23	0	64	22	188	434	49	78	2	38
Окунь Perch	–	8	596	1310	0	0	59	11	177	1	159	305
Уклейка Bleak	–	68	23	7	0	3	2	0	1	0	0	5
Плотва Roach	–	0	0	0	1	0	0	0	0	0	46	13
Густера White bream	–	0	0	0	0	0	1	19	0	0	38	3
Налим Burbot	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В мае 2015 г. интенсивность питания ряпушки в придонном горизонте возрастала в светлое время суток (с 10 до 22 ч), а ИН достигал среднего значения 7.8 ‰ (табл. 2). В то же время в 2016 г. среднее значение ИН днем был ниже, а максимум наполнения приходился на вечерне-ночное время и достигал у некоторых особей 16.4–31.6 ‰. Поимка ряпушки в поверхностном горизонте с довольно высоким

ИН (10.4 ‰) свидетельствует в пользу того, что ночью отдельные особи мигрируют в верхние слои воды. Известно, что в это время года основу питания переславской ряпушки составляют мелкие представители отр. Cyclopoidea [Кияшко, Половкова, 1983 (Kiyashko, Polovkova, 1983)]. Несмотря на то, что эти ракообразные встречаются в содержимом пищеварительных трактов в значительных количествах, до 6–7 тыс. экз.,

максимальные значения ИН в весенний период остаются низкими и не превышают 17.6 ‰. Очевидно, что ряпушка в это время года вынуждена проводить большую часть суток, непрерывно питаясь. Сравнительно высокие уловы ее свидетельствуют о повышенной двигательной активности в это время года (табл. 1).

Анализ суточных изменений ИН переславской ряпушки в июле 2015 г. показывает, что она способна питаться в верхнем наиболее прогретом слое эпилимниона (0–5 м), что

не было описано ранее [Малинин, Линник, 1983 (Malinin, Linnik, 1983)]. В июле 2016 г. такого явления не отмечалось – рыба в поверхностном горизонте не была поймана (табл. 2). Следовательно, в светлое время суток ряпушка не поднималась в верхние горизонты воды и интенсивно питалась в нижних, при этом максимальные ИН у отдельных особей были вдвое выше соответствующих значений 2015 г. и составляли 103–134 ‰ (табл. 2).

Таблица 2. Суточный ритм питания переславской ряпушки весной, летом и осенью 2015–2016 гг.

Table 2. Diel feeding periodicity of Pereslavl vendace during the spring, summer and fall of 2015–2016

Местное время Local time	Поверхностный горизонт Surface water layer								Придонный горизонт Bottom water layer							
	Объем выборки Sample number		Индекс наполнения, ‰ Fullness index, ‰						Объем выборки Sample number		Индекс наполнения, ‰ Fullness index, ‰					
			Среднее Average		Мин. знач. Minimum		Макс. знач. Maximum				Среднее Average		Мин. знач. Minimum		Макс. знач. Maximum	
2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	
Весна / Spring																
02:00	–	0	–	–	–	–	–	5	4	1.6	15.7	0	9.8	2.9	31.6	
04:30	–	0	–	–	–	–	–	13	0	2.0		0.7		8.1		
06:30	–	0	–	–	–	–	–	12	64	1.4	4.6	0.5	0	6.3	21.2	
10:30	–	0	–	–	–	–	–	30	0	6.0		0.7		14.6		
14:30	–	0	–	–	–	–	–	29	51	6.5	4.3	0.4	0.2	17.6	28.3	
18:30	–	0	–	–	–	–	–	0	0							
20:00	–	0	–	–	–	–	–	8	18	6.6	10.8	1.6	5.7	13.7	16.1	
22:00	–	3	–	10.4	–	8.1	–	12.7	8	1	7.8	16.4	2.8		13.1	
Лето / Summer																
01:00	2	0	20.0		20.0		20.0	4	3	6.1	3.6	0	0	16.5	6.1	
04:00	1	0	0					6	0	16.4		4.8		43.1		
07:00	0	0						1	37	6.4	4.1		0.4		23.5	
11:00	15	0	18.4		2.1		51.5	1	0	9.0						
13:00	0	0						0	24		57.1		3.9		134	
17:00	7	0	19.8		9.1		51.3	0	8		27.0		1.2		68.6	
20:00	0	0						31	6	25.3	47.4	22.3	11.8	62.0	103	
22:30	0	0						4	0	24.9		11.6		33.2		
Осень / Autumn																
00:30	15	0	15.3		4.2		42.1	1	0	0						
06:00	22	6	10.5	4.8	4.2	0.1	42.1	10.3	0	6		1.3		0.4	2.0	
09:00	21	0	7.1		0.5		18.1		0	0						
12:00	1	12	5.6	5.4		1.4		11.3	0	28		1.8		0.3	7.3	
16:00	0	2		9.4		8.4		10.4	1	3	5.7	20.9		0.4	36.4	
19:00	5	2	27.4	9.3	10.6	7.2	49.0	11.4	0	1		6.0				

Результаты наших гидроакустических исследований показывают, что в это время суток ряпушка образует шарообразные стаи из нескольких десятков особей, активно перемещающиеся в водной толще, преимущественно в мета- и гипolimнионе. Наиболее вероятно, что подъем стаи в поверхностные богатые зоопланктоном слои эпилимниона для питания происходит на короткое время, в течение которого этот холодолюбивый вид может находиться при более высокой температуре среды. Максимальные средние значения ИН (57.1 ‰) наблюдались в полдень и оставались высокими вплоть до ночного времени (57.1, 27.0, 47.4 ‰), на протяжении этого времени переславская ряпушка интенсивно питается. Далее наблюдалось снижение ИН до 3.6–4.1 ‰ вследствие переваривания и снижения интенсивности питания в темное время суток, о чем сообщалось ранее [Кияшко, Половкова, 1983 (Kiyashko, Polovkova, 1983)].

В октябре 2015 г. уловы ряпушки в придонном горизонте крайне низки (0.08 экз./ч постановки сети) и представлены особями с низкими ИН, значения которых не превышают 5.7 ‰. Уловы ряпушки в поверхностном горизонте значительно выше (2.67 экз./ч постановки сети), что, в совокупности с высокими ИН (до 49.0 ‰ у отдельных особей) свидетельствует об ее питании исключительно

в верхних слоях воды в это время года (табл. 2). Однако, осенью максимальные значения ИН наблюдаются не в светлое время суток, как летом, а после заката. Среднее значение ИН на закате (в 19 ч) составляет 27.4 ‰ и постепенно снижается на протяжении ночи, достигая своих наименьших значений после рассвета (9 ч) и к полудню. Обращают на себя внимание отдельные особи с высоким ИН (до 42.1 ‰), встречающиеся в это время года на протяжении всего темного времени суток.

В ноябре 2016 г. уловы ряпушки в придонном горизонте низки (1.6 экз./ч постановки сети) и представлены особями, средние значения ИН которых не превышают 6.0 ‰. Уловы в поверхностном горизонте еще ниже (0.9 экз./ч постановки сети), но средние ИН немного выше (4.8–9.4 ‰, до 11.4 ‰ у отдельных рыб) по сравнению с ИН особей, отловленных в придонном слое (1.3–6.0 ‰, до 36.4 ‰ у рыб в дневное время, рис. 9.9). Обращают на себя внимание высокие средние ИН у особей в дневное время (в 16 ч). Осенью 2016 г. максимальная накормленность ряпушки наблюдается в светлое время суток. Ночью среднее значение ИН в придонном слое составляет 1.3–1.8 ‰ и постепенно нарастает, достигая максимальных значений (2.1–6.0 ‰, до 36.4 ‰ у отдельных особей) днем (в 16 ч).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суточный ритм питания переславской ряпушки невозможно описать некой простой закономерностью, которой бы подчинялись все особи популяции: степень наполнения пищеварительного тракта отдельных рыб заметно отличается от средней величины, характерной популяции в конкретный момент. По всей видимости, это признак наличия кратковременных вертикальных пищевых миграций, совершаемых не ежесуточно, а с более длительным интервалом.

В период летней термической стратификации оз. Плещеево ряпушка может совершать подъем в верхние наиболее прогретые слои эпилимниона только в те годы, когда биомасса зоопланктона в мета- и гипolimнионе не достаточна. Вероятно, энергетически оправданы лишь кратковременные выходы в теплые воды, т. к. энергозатраты при повышении температуры организма также возрастают.

Осенью условия существования переславской ряпушки сходны с таковыми в весен-

ний период: в результате дестратификации водоема от поверхности до дна устанавливается низкая температура и высокое содержание кислорода, также происходит снижение биомассы зоопланктона. Однако динамика уловов ряпушки, а также особенности суточного ритма питания указывают на различные стратегии управления затратами энергии в эти сезоны. Весной ряпушка активно двигается, питаясь многочисленными мелкими объектами, затрачивая на это энергию. Осенью ее двигательная активность снижена, благодаря чему удается экономить энергию перед нерестом.

Дальнейшие исследования закономерностей суточных вертикальных перемещений ряпушки потребуют анализа картины стратификации водной среды по температуре и растворенному кислороду, привлечения данных о вертикальном распределении зоопланктона, наблюдений суточной динамики вертикального распределения рыб гидроакустическим методом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.И. Цветкову, Д.П. Карабанову, М.И. Базарову за помощь в отлове, Е.А. Боровиковой за проведение вскрытий и измерения материала и Н.А. Халько за обработ-

ку проб питания рыб. Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690102-9) при финансовой поддержке Национального парка “Плещеево озеро” (тема НИР “Современное состояние популяции переславской ряпушки”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кияшко В. И., Половкова С. Н. Питание и пищевые взаимоотношения рыб оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Труды ИБВВ АН СССР, вып. 51 (54). Рыбинск, 1983. С. 112–125.
- Малин М. И., Борисенко Э. С., Герасимов Ю. В., Цветков А. И. Проблема придонной гипоксии озера Плещеево и вертикальное распределение ряпушки в этот период / Особо охраняемые природные территории: состояние, проблемы и перспективы развития. Материалы Всероссийской научно-практической конференции. Ярославль: Филигрань, 2018. С. 124–128.
- Малинин Л. К., Линник В. Д. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Труды ИБВВ АН СССР, вып. 51 (54). Рыбинск, 1983. С. 125–159.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 264 с.
- Czarkowski T.K., Martyniak A., Kapusta A., Wójcik A., Bowszys M., Wziątek B., Szamańska U., Kozłowski J. Feeding ecology of vendace, *Coregonus albula* (L.), in Lake Wigry (Northeastern Poland) // Archives of Polish Fisheries, 2007. Vol. 15. Fasc. 2. P. 117–128.
- Huusko A., Sutela T. Diel feeding periodicity in larvae of the vendace (*Coregonus albula* L.) and influence of food availability and environmental factors on food intake // Ecology of Freshwater Fish, 1998. № 7. P. 69–77.
- Kakareko T., Napiórkowski P., Kozłowski J. Diet composition and prey selection of vendace *Coregonus albula* in the mesotrophic, temperate Lake Ostrowite (Northern Poland) // Oceanological and Hydrobiological Studies, 2008. Vol. 37. № 1. P. 57–68. doi: <https://doi.org/10.2478/v10009-007-0036-z>
- Malin M. I., Zhdanova S. M., Bazarov M. I., Borisenko E. S., Malina Y. I., Tsvetkov A. I. Vertical distribution and migration of vendace (*Coregonus albula* L.) in Lake Pleshcheyevo / Abstracts 12th International symposium on the biology and management of coregonid fishes 25–30 August, 2014. Irkutsk: Asprint, 2014. P. 48.
- Szymańska U. Seasonal changes of food of vendace from the Maróz lake against a background of the food resources // Zeszyty Naukowe - Uniwersytet Szczeciński Acta Biologica, 2011. № 18. P. 17–35.

REFERENCES

- Czarkowski T. K., Martyniak A., Kapusta A., Wójcik A., Bowszys M., Wziątek B., Szamańska U., Kozłowski J. Feeding ecology of vendace, *Coregonus albula* (L.), in Lake Wigry (Northeastern Poland). *Archives of Polish Fisheries*, 2007, vol. 15, no. 2, pp. 117–128.
- Ekosistema ozera Pleshcheyevo* [The ecosystem of Lake Pleshcheyevo]. Leningrad: Nauka, 1989, 264 p. (In Russian).
- Huusko A., Sutela T. Diel feeding periodicity in larvae of the vendace (*Coregonus albula* L.) and influence of food availability and environmental factors on food intake. *Ecology of Freshwater Fish*, 1998, no. 7, pp. 69–77.
- Kakareko T., Napiórkowski P., Kozłowski J. Diet composition and prey selection of vendace *Coregonus albula* in the mesotrophic, temperate Lake Ostrowite (Northern Poland). *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 2008, vol. 37, no. 1, pp. 57–68.
- Kiyashko V. I., Polovkova S. N. Питание и пищевые взаимоотношения рыб оз. Плещеево [Food and feeding relationships of fishes in Lake Pleshcheyevo]. *Funkcionirovanie ozyornyykh ekosistem: Tr. IBVV AN SSSR*, 1983, vyp. 51 (54), pp. 112–125 (In Russian).
- Malin M. I., Zhdanova S. M., Bazarov M. I., Borisenko E. S., Malina Y. I., Tsvetkov A. I. Vertical distribution and migration of vendace (*Coregonus albula* L.) in Lake Pleshcheyevo. *Abstracts 12th International symposium on the biology and management of coregonid fishes 25–30 August, 2014. Irkutsk: Asprint*, 2014, p. 48.
- Malin M. I., Borisenko E. S., Gerasimov Yu. V., Tsvetkov A. I. Problema pridonnoy gipoksii ozera Pleshcheyevo i vertikalnoe raspredelenie ryapushki v etot period [The problem of bottom hypoxia in Lake Pleshcheyevo and vertical distribution of vendace during this period]. *Osobo okhranyaemye prirodnye territorii sostoyanie problemy i perspektivy razvitiya. Materialy Vserossiyskoy nauchno prakticheskoy konferentsii. Yaroslavl: Filigran*, 2018, pp. 124–128 (In Russian).
- Malinin L. K., Linnik V. D. Plotnost i prostranstvennoe raspredelenie massovykh vidov ryb oz. Pleshcheyevo [Density and spatial distribution of mass fish species in Lake Pleshcheyevo]. *Funkcionirovanie ozyornyykh ekosistem: Tr. IBVV AN SSSR*, 1983, vyp. 51 (54), pp. 125–159 (In Russian).
- Metodicheskoe posobie po izucheniiu pitaniia i pishchevykh otnoshenii ryb v estestvennykh usloviakh* [Methodological guidelines for the studying fish feeding and trophical relationships in natural conditions]. М.: Наука, 1974. 254 p.
- Szymańska U. Seasonal changes of food of vendace from the Marózlake against a background of the food resources. *Zeszyty Naukowe - Uniwersytet Szczeciński Acta Biologica*, 2011, no. 18, pp. 17–35.

STUDY ON THE PROBLEM OF PERESLAVL VENDACE (*COREGONUS ALBULA*) DIEL FEEDING PERIODICITY

M. I. Malin, I. P. Malina, I. V. Shlyapkin

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzski raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia, e-mail: mishuk@ibiw.ru*

Diel dynamics of stomach fullness of Pereslavl vendace, an endemic population of vendace (*Coregonus albula*) inhabits Lake Pleshcheyevo, is analyzed. Fish sampling is performed with gill nets in spring, summer and fall during 2015–2016. Gill netting was conducted in both surface (0–5 m) and bottom water layers. Time interval between net checks not exceed 3–4 hours. Total catch of 80 gillnetting efforts is 901 ind. of Pereslavl vendace, for 522 of them the fullness stomach index is determined. In some years when zooplankton biomass in meta- and hypolimnion is not enough for feeding, Pereslavl vendace is able to migrate in the upper and most warmer water layer during the period of summer thermal stratification of the lake. Pereslavl vendace living conditions during the spring and fall are similar but different values of catch per unit effort and diel dynamics of stomach fullness index in these periods are pointing to different strategies of energy use. During the spring vendace is spending energy on movements due to necessity to feed on numerous small objects. During the fall vendace movements are minimal for saving the energy before coming spawning.

Keywords: Pereslavl vendace, *Coregonus albula*, Lake Pleshcheyevo, seasonal dynamics, diel feeding periodicity