

- типа // Материалы III Всесоюзной конференции по поведению жи-
вотных, Т. I. - М., 1983. - С. 208-210.
2. Малинин Л.К., Линник В.Д. Плотность и пространственное рас-
пределение массовых видов рыб в оз. Плещеево // Функционирова-
ние озерных экосистем. - Рыбинск, 1983. - С. 125-159.
3. Линник В.Д., Терасимов Ю.В. Поведение леща в нагульный пе-
риод на высококормном участке Рыбинского водохранилища // Про-
блема рыбохозяйственных исследований внутренних водоемов Се-
веро-Востока Европейской части СССР. - Петрозаводск, 1984. -
С. 67-68.
4. Линник В.Д. О пространственном распределении рыб в нересто-
вых притоках Рыбинского водохранилища // Биология внутренних
вод: Информ. бюлл. - Л., 1985. - С. 38-41.
5. Линник В.Д., Терасимов Ю.В. Поведение леща в водоемах пруд-
ового типа // Экологические основы рыбохозяйственного освое-
ния внутренних водоемов. - Л., 1986. - С. 93-95.

ЯПК.Зак.1261.АКО0547.Тир.150экз.60х90/16.

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ РСФСР
ИРКУТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. А.А.ЖДАНОВА

На правах рукописи
УДК 597-152(26)

Л И Н Н И К

Владимир Дмитриевич

ПОВЕДЕНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ-ВЕНТОФАГОВ
В НАГУЛЬНЫЙ ПЕРИОД

Специальность 03.00.10 - ИХТИОЛОГИЯ

Автореферат

Диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Иркутск - 1988

ВВЕДЕНИЕ

Работа выполнена в лаборатории ихтиологии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова АН СССР

Научный руководитель - доктор биологических наук, профессор А.Г. Поддубный

Официальные оппоненты - доктор биологических наук, профессор А.Г. Егоров

- кандидат биологических наук А.М. Мамонтов

Ведущее учреждение - ИВМЭЖ им. А.Н. Северцова АН СССР

Защита диссертации состоится " 3 " июня 1988 г. в 9

часов на заседании специализированного совета К.063.32.03 при Иркутском государственном университете им. А.А. Жданова по адресу:

г. Иркутск, ул. Суха-Ватора, 3.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Иркутского университета

Автореферат

уч. специалист
кандидат

Учтинская

Актуальность исследования. Одна из важнейших проблем современной ихтиологии - поведение и распределение рыб в природных условиях (Николюцкий, 1971). Несмотря на значительное количество информации по данной проблеме (Norden Jones, 1967; Поддубный, 1971; Радаков, 1972; Павлов, 1979; Мантефельд, 1987 и др.), недостаточно исследованы закономерности перемещений и распределения рыб внутренних водоемов на разных стадиях жизненного цикла на конкретных биотопах. Известно, что популяции пресноводных рыб внутренне дифференцированы и состоят из локальных стад - самовоспроизводящихся группировок разновозрастных особей, имеющих определенные места размножения, нагула и зимовки (Поддубный, 1971).

До настоящего времени основное внимание исследователей было сосредоточено на перемещениях пресноводных рыб с мест зимовки на нерестилища, с последних на места нагула, с них - на зимовальные участки. Значительно слабее изучены перемещения рыб в период нагула. Развитие метода телеметрического прослеживания перемещений гидробионтов (Поддубный и др., 1979) и миниатюризация ультразвуковых передатчиков-меток (Саранчов, 1984) позволили документировать поведение среднеразмерных особей (массой более 0.5 кг) в течение 20-40 суток в привязке к конкретным топографическим элементам биотопных структур.

Цель исследований. Выявление диапазона и интенсивности перемещений рыб-бентофагов (на примере леща и карпа) во время нагула в водоемах, отличающихся биотопическим разнообразием.

Задачи исследований.

1. Изучить стереотипы поведения бентофагов, входящих в состав нагульных скоплений в слабопроточных водоемах с различной

№ Библиотека
ВНИРО

биологической структурой.

2. Оценить связь распределения бентофагов с обилием и размером донных беспозвоночных в широком диапазоне обеспеченности пищей.

3. Установить суточную ритмику двигательной активности бентофагов в период нагула.

4. Исследовать процесс освоения рыбами новых индивидуальных участков.

Научная новизна работы. Впервые в мировой практике выявлена степень зависимости расчетных значений скорости плавания рыб от периодичности регистрации местонахождения особей несущих перелатчики-метки, имевшая методическое значение. Впервые в условиях длительного прослеживания меченых среднеразмерных рыб установлена суточная ритмика двигательной активности — суммарно-нотного типа у леща, дневного типа у карпа. На массовом материале определены средние скорости плавания бентофагов в нагульный период, равные 0.03-0.08 длин тела/сек. Основную массу перемещений рыб совершают с малыми скоростями, только в редких случаях увеличивая скорость плавания до 0.4 длин тела/сек. Показано, что в состав нагульных группировок леща входят два компонента — оседлый и мобильный. Оседлые рыбы в течение длительного времени осваивают ограниченные участки продуктивного биотопа серых илов затопленных русел рек, диапазон перемещений мобильных особей охватывает широкий набор биотопов с различной кормностью в пределах нагульного ареала данного локального стада рыб. Установлено, что при освоении оседлыми рыбами новых индивидуальных участков происходит снижение интенсивности поисковых перемещений и увеличение неравномерности посещения особыми площади участков. Мозаичность посещения рыбами площади индивидуальных участков определена

есть неравномерность пространственного распределения тех групп кормовых организмов, которые доминируют в питании бентофагов.

Практическое значение работы. Рекомендации по увеличению численности популяций ценных рыб, разработанные по материалам исследований, использованы в Постановлении Совета Министров РСФСР № 551 от 10 декабря 1985 г. "О мерах по сохранению природно-исторического комплекса в районе г.Переславля-Залеского и озера Плещеево в Ярославской области".

Материалы диссертации вошли в Отчеты по теме ГНПТ при Совете Министров СССР "Пространственно-временная структура скопления рыб" 1982-1986 гг. и Инструкцию МРХ СССР по проведению биотелеметрических исследований рыб. Данные о пространственном распределении и перемещениях леща применяются для обоснования рационального рыбного хозяйства на внутренних водоемах. Методика прослеживания двух- и трехлепок карпа может быть использована при исследованиях по оптимизации товарного выращивания рыб в прудах.

Апробация работы. Результаты исследований доложены на III Всесоюзной конференции по поведению животных (Москва, 1985), на конференциях молодых ученых СеврыбНИИпроекта (Петрозаводск, 1984), ГосНИОРХа (Ленинград, 1984), ИВВВ АН СССР (Ворон, 1984), на коллоквиуме лаборатории поведения низших позвоночных ИЭМЖ АН СССР (1985 г.), на расширенных заседаниях лаборатории ихтиологии ИВВВ АН СССР (1982-1986 гг.).

Объем работы. Диссертация изложена на 147 страницах машинописного текста; состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов и приложений; содержит 53 таблицы и 46 рисунков. Список цитируемой литературы включает 193 источника, в том числе

102 иностранных.

Пользуясь случаем, автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю профессору А.Г. Поддубному и К.О.Н. Д.К.Мелинину за постоянное внимание и помощь, оказанную при выполнении работ.

ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал и методика. Материал собиравли в 1978-1986 гг. на озере Пleshево, Волжском и Главном плесах Рыбинского водохранилища, обвалованном участке его прибрежья и прудах. Основные методики - биотелеметрическая и гидроакустическая.

Для телеметрического исследования перемещений бенгюфатов (подовозрелого леща, двух- и трехлеток карпа) использовали акустический канал связи. Применяли приборы, разработанные во ВНИРО - комплекс приемной аппаратуры МАП-71 и передатчики-метки, имеющие диаметр 13-17 мм, длину 35-40 мм, массу в воде 2.4-9.5 г, рабочую частоту 30-50 кГц, срок работы 20-40 суток, дальность уверенного приема 1.0-2.5 км (Саранчов, 1984).

Рыб, отловленных тралом, неводом или ловушкой, перед мечением анестезировали в растворе хинальдина для уменьшения стресса. Передатчик к рыбе крепили наружно сбоку основания спинного плавника по модифицированной методике Грау, Наулес (1979). Выпуск меченых животных производили в том же месте, где они были отловлены.

Местонахождение меченых рыб устанавливали методом триангуляции, т.е. одновременно пеленговали сигнал с двух точек, находящихся на известном расстоянии. По базовому расстоянию и пеленгам определяли локализацию рыб несущих передатчики с точностью 5-10 м. Общий характер распределения меченых рыб на об-

ширных акваториях выявляли менее трудоемким и точным (70-100 м) методом "наезда" (Поддубный и др., 1979). Послеживания проводили с конца мая по начало сентября (табл. I).

Таблица I.

Объем материала по проследживанию рыб

Водоём	Рыбы		Длина тела, см	Время прослеживания		Длительность слежения, суток
	вид	количество		Ванна	Ванна	
03. Плещево	лещ	10	32.5-42.1	июль 1981-1982 г.	7-9	
Волжский плес	лещ	29	35.3-45.0	июль 1983, 1985 г.	9-28	
Главный плес	лещ	10	36.2-43.5	июнь-июль 1986 г.	34	
Обвалованный водоём	лещ	18	37.2-42.1	май-июнь 1982 - 1983 гг.	22-35	
Пруды	лещ	19	34.0-43.2	июнь 1983; июль - август 1984-1985 гг.	22-67	
Пруды	карп I+	5	23.0-26.1	август-сентябрь 1985 г.	16	
Пруды	карп 2+ I2	34. I-37. 2		август-сентябрь 1983, 1985 гг.	16-17	

Гидроакустические съемки делали по сетке стандартных разрезов или талсов отечественным гидролокатором "Лещ" и эхолотами "fishfinder-5000", "Koden SVS-888", "Scirret-607" зарубежного производства. Обработку полученных данных и калибровку аппаратуры проводили по стандартным методикам (Кданов и др., 1984). Всего количественно обработано 488 эхограмм, полученных при гидроакустических разрезах общей длиной 525 км.

Для установления видового состава зарегистривированных скопления рыб производили прицельные контрольные обловы донным и пе-

датчиковскими тентами (91 тентами), ставными сетями (200 постанов-
вок сельхночь) и закитным неводом (23 пригонения). Пробы бенто-
са (172 пробы) отбирали дночерпателями ДАК-250 площадью захвата
250 см² и штанговым дночерпателем Заболотского площадью захвата
50 см²; промывали и обрабатывали по общепринятой методике. Но-
вые характеристики среды замеряли: температуру - термистором,
скорость течения - гидрологической вертлюшкой ГР-99, освещен-
ность - люксметром Ю-117, рН и содержание кислорода - измерите-
лем параметров воды "Норриа П-7".

Данные обрабатывали общепринятыми методами биометрии (Снеде-
кор, 1961; Лакин, 1980).

Влияние ультразвуковых передатчиков на рыб. Перед началом
телеметрических исследований перемещений леща и карпа следовало
убедиться в адекватности избранного метода решениям задачам.
Это было сделано на основе собственных экспериментальных и лите-
ратурных данных. Известно, что рыбы не воспринимают ультразвуко-
вые частоты, на которых работают телеметрические передатчики
(Facey et al., 1977; Поддубный и др., 1979). Передатчики ока-
зывают основное воздействие на животных за счет дополнительной
массы, нарушения равновесия и увеличения лобового сопротивления
меченых особей.

Наши опыты в прудах показали, что у меченых самок леща через
50 суток опыта весовые приросты, возможно, были несколько ниже,
чем у контрольных (уровень вероятности $P < 0.1$). Вероятно, сам-
ки оказались более чувствительны к стрессорным воздействиям в
нерестовый период, когда был начат эксперимент.

Отмечены незначительные различия в качественном составе пищи
рыб в опыте и контроле, по уровню накопленности они не отличая-
лись. Для других видов рыб известно отсутствие влияния мечения

передатчиками на интенсивность питания и плавательную способ-
ность (Liscom, 1981; Rogers et al., 1983 и др.), темп роста
и выживаемость (Wrenn, Mackey, 1979). Наиболее выраженное
отрицательное воздействие передатчиков-меток на поведенческие
стереотипы, иерархическое положение, выживаемость и уровень об-
мена проявляется только в тех случаях, когда масса передатчика
в воде составляет более 1-2% от массы рыб (Stanko, Plinkok,
1976), а влияние на уровень обмена и плавательную способность
заметно сказывается при скоростях плавания, значительно превыша-
ющих 1 длину тела/сек (Sherard, 1973). Используемые нами пере-
датчики весили менее 1% от массы подопытных рыб, а их скорости
плавания были менее 0.5 длин тела/сек. Таким образом, влияние
применяемых ультразвуковых передатчиков на жизнедеятельность и
поведение подопытных рыб можно считать несущественным.

ГЛАВА 2. ПОВЕДЕНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ В ПРУДАХ

Наиболее простыми по биологической структуре из водоемов, на
которых проводили исследования, были пруды и обвалованный учас-
ток прибрежья Рыбинского водохранилища. Перемещения леща изуча-
ли в небольших прудах прямоугольной формы, с ровным дном и сла-
бым развитием зарослей водной растительности. Грунт - песок и
глина с нальком. Коэффициенты агрегированности Ллойда для био-
масс общего бентоса 1.1-2.6, личинок хирономид 1.2-2.0, олиго-
хет 0.1-5.4, моллюсков 0.4-3.8.

Для обвалованного водоема характерно большое разнообразие ус-
ловий обитания - значительное развитие зарослей жесткой водной
растительности в прибрежье, наличие двух существенно различаю-
щихся участков открытой воды - мелководного, с толстым слоем для
на дне (до 60 см), богатым бентосом и развитой мягкой водной рас-
тительностью; и участка с большей глубиной, плотным грунтом с

наликом, слабым развитием бентоса. Значения коэффициентов Ллойда для общего бентоса 1.4-3.6, личинок хириноид 3.1-5.3, олигохет 1.5-3.4, моллюсков 1.9-2.5. Весьма разнообразны по биологической структуре и пруды для промышленного выращивания карпа - по глубинам, наличию разнородного грунта (глина, песок с наилком, торф), развитию зарослей жесткой водной растительности. Естественная кормовая база этих прудов была очень бедной (табл. 2). В бентофауне прудов доминировали личинки хириноид, моллюски, олигохеты.

Таблица 2.

Краткая характеристика водоемов

В и Д пруд	Водоем	Площадь водоема, га	Средняя глубина, м	Средние биомасса бентоса, г/м ²	Плотность посадки рыб, шт/га
Обвалован- ный водоем		20	0.9	5.3-26.1	25
Лещ		0.1	1.2	3.4-20.7	300
Карп	пруды	26-102	1.4-1.8	0-0.3	1600-10300

После посадки в водоем леща в первые несколько суток совершались значительные поисковые перемещения, затем их интенсивность снижалась. В экспериментальных прудах рыбы в течение суток перемещались примерно на половине площади акватории, предпочитая одни и те же участки в светлое и темное время суток. В обвалованном водоеме с более выраженным биологическим разнообразием лещи совершали регулярные суточные горизонтальные миграции, проводя светлое время суток в наиболее глубокой части водоема, бедной кормовым бентосом; в ночное время рыбы активно питались на продуктивном мелководье со средним уровнем разви-

тия зарослей мягкой водной растительности. По мере дальнейшего развития растительности суточные горизонтальные миграции прекратились. Регулярные суточные горизонтальные перемещения леща были отмечены ранее на открытых участках Рыбинского водохранилища (Поддубный, 1971), и свойственны некоторым другим бентофагам. Дабильность в проявлении суточных горизонтальных миграций, отмеченная и для других рыб (Надурш et al., 1983) позволяет полагать, что лещи способны изменением неоднородности нагульных биотопов.

Посещения рыбами разных точек акватории были распределены неравномерно. Фактические частоты посещения мечеными особями участков акватории хорошо соответствовали расчетным частотам отнормированного биномиального распределения.

Неравномерность посещения акватории лещом в значительной мере определялась пространственным распределением пищевых организмов, преимущественно изобриачных рыбами. Достоверно посещаемость лещами участков водоема коррелировала только с локальным обилием этих беспозвоночных (табл. 3).

В течение прослеживания возрастала неравномерность освоения акватории лещами и двухлетками карпа. В начальной фазе освоения акватории рыбой совершали активные поисковые перемещения, характер посещения мечеными особями различных зон водоемов был близок к случайному. Затем уровень поисковой активности снижался, и увеличивалась неравномерность посещения рыбами зон акватории. У трехлеток карпа отмечена обратная тенденция - снижение со временем неравномерности освоения площади пруда.

У леща по мере увеличения неравномерности освоения водоема существенно снижался уровень двитательной активности, и более четко выделялись в течение суток периоды повышенной и понижен-

Таблица 3.

Значения коэффициента ранговой корреляции по Спирмену посещаемости лещами участков акватории с локальными

биомассами бентоса

Водоём	Коэффициенты корреляции рангов посещаемости участков с общим групп кормовых организмов		Общего бентоса
	Олигохет	личинки хироно-мид	
Обвалован- ный водоём	0.34	-0.40	0.57***
пруд, 1983 г	-0.20	0.42*	-0.27
пруд, 1984 г	-0.30	0.63***	-0.36
			-0.17

Уровни достоверности: * - $P < 0.1$; ** - $P < 0.05$

ной двигательной активности. Отмечены существенные индивидуальные различия суточной ритмики двигательной активности. У леща минимальные средние за час скорости плавания приходились на дневные часы, максимальные - на сумеречное и ночное время. Карпы обеих исследованных возрастных групп имели дневной тип ритмики двигательной активности. Подвижность двухлеток возрастала в полдень (обычное время внесения комбикорма) и перед заходом солнца. Для трехлеток карпа был характерен подъем скоростей плавания в раннеутренние, утренние часы, и перед полуднем.

На примере карпа установлена отрицательная зависимость расчётной скорости плавания рыб от частоты регистрации их местоположения. Зависимость хорошо аппроксимировало уравнение степенного типа $v = 2.138 t^{-0.602}$, где v - скорость плавания м/мин., t - время между педантициями рыб, час. Указанная зависимость сильно проявляется при незначительной ориентированности перемещений меченых рыб или их продолжительном пребывании

на ограниченном участке; при редких регистрациях местоположения меченых особей она может привести к существенному занижению расчётных значений скорости плавания.

ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ В ОЗЕРЕ

Описание водоема. Работу проводили на оз. Плещеево. Площадь зеркала озера 50.8 км². Береговая линия развита слабо. Рельеф дна простой. В прибрежье глубины небольшие, в котловине достигают 26 м. Бютоп заросшего прибрежья занимает незначительную площадь. До изобаты 3 м простирается бютоп открытой литорали, грунт песок (26% площади озера), с глубин 3 м до 10-12 м расположена сублитораль, грунт черный илистый песок и песчанистый ил (24% площади водоема). Основная котловина, расположенная ниже 12, представлена черным илом (50% площади озера). В пределах бютопа черного ила профундали выделяются две зоны. На глубинах более 16 м в период легкой стратификации обычно наблюдается дефицит кислорода и низкие биомассы бентоса - 0.8-1.7 г/м². В верхней части профундали с благоприятными кислородным режимом биомассы бентоса на порядок выше.

Зона озера с глубинами 0-16 м благоприятна для нагула бентофагов - средняя биомасса бентоса за вегетационный сезон 28.4±5.5 г/м². В литорали доминируют олигохеты, в сублиторали и профундали личинки хирономид. Макроартрегитированность бентоса, опосредованно отражающая биологическое разнообразие, относительно небольшая, коэффициент Ллойда для биомасс общего бентоса равен 2.0-2.3, для предполагаемых лещом личинок хирономид 2.1-2.5 (Ваканов, 1983).

В озере обитает 16 видов рыб, из них 11 относятся к семейству карповых. Доминируют уклей (50% ихтиомассы), планктонвид-

ные плотва и окунь. Доля ценных промысловых рыб незначительна: хищников 8-10%, рапушки 5-6%, леща 3%. Численность последнего в озере ограничена неблагоприятными условиями воспроизводства - слабым развитием водной растительности в литорали, высоким уровнем загрязнения основного нерестового притока р. Трубеч. Значительная часть производителей, зайдя в эту реку, затем покидает ее, так и не отметав икру (Малинин, Линник, 1983).

Распределение и поведение леща. По данным контрольных сетных обловов, в нагульный период 60-70% популяции половозрелого леща обитает на нижнем участке судлиторали и в верхней части профундали с высокой температурой воды, предпочитая не заходить в холодные и бедные кислородом воды гиполимниона. Основные популяции леща приходились на глубины 7-11 м, весной рыбы чаще находились в литорали в связи с нерестовой миграцией, осенью с равной вероятностью попадали в сети в диапазоне глубин 7-17 м.

Зона предпочтительная лещом во время нагула, соответствует биотопу черного ила верхней части профундали и песчаннистого черного ила глубинной зоны судлиторали с высоким биомассами бентоса. Редкие заходы в верхнюю часть судлиторали, также боковую кормовыми организмами, вероятно, обусловлены механическими свойствами грунтов - ротовой аппарат леща более приспособлен для добывания беспозвоночных из мягкого илистого субстрата.

Улов леща в зоне глубин 7-11 м составлял 0-7, в среднем 1.9 шт./сеть за ночь. Отмечена тенденция к возрастанию плотности рыб от южной к северной части озера. Устойчивых скоплений леща не образовывали.

Лещи, меченые ультразвуковыми передатчиками, перемещались в нижней зоне судлиторали и верхней зоне профундали со средней скоростью 8.6±0.4 м/мин, не задерживаясь на отдельных участках

более суток. Расчеты скоростей плавания леща по результатам эхолотирования с неподвижно стоящего катера показали, что в светлое время суток скорость плавания была значительно выше, чем в ночные часы, соответственно 11.0±0.7 и 6.4±0.4 м/мин. Для вариационных рядов скоростей плавания леща была характерна существенная положительная асимметричность, свидетельствующая, что основные перемещения рыбы совершали на малых скоростях.

ГЛАВА 4. ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ЛЕЩА В РАЗЛИЧНЫХ ПЛЕСАХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Описание водоема и участков работ. Площадь зеркала водохранилища при НПУ 4550 км², длина озеровидной части 150 км, наибольшая ширина 70 км. Средняя глубина 5.6 м, максимальная - 28 м. Грунтовый комплекс очень разнообразен. Наибольшие площади занимают песок и илистый песок (42%), песчанистый серый и серый илы (40%) (Законнов, 1981). Средняя биомасса бентоса 6.4-7.8 г/м², наиболее богат бентос серого ила, на нем доминируют личинки хирономид и олигохеты, реже встречаются крупные оферидии. Четко выражена макроалгетипованность бентоса (коэффициент Ллойда для общего бентоса 2.0-3.2; для личинок хирономид 2.3-7.5; для олигохет 2.3-4.4) (Баканов, 1983), что связано с высокой степенью мозаичности биотопной структуры водохранилища.

Исследования проводили на двух участках Волжского плеса - мелководном прибрежном и русловом; и на открытом участке Главного плеса. В бентосе двух последних районов работ доминировали олигохеты и личинки хирономид. Средние биомассы бентоса участка Главного плеса были на порядок ниже, чем на участке Волжского плеса (табл. 4).

В пелагиали речной части Волжского плеса преобладали мало-

Таблица 4.

Краткая характеристика участков работ

Участок	Характеристики бентоса биомасса, коэффициент г/м ² Дрейфа		Плотность половаз- редото леща на за- топленном русле, шт./га
	24.3±3.0	1.3±0.1	
Речной участок Волжского плеса	24.3±3.0	1.3±0.1	20
Открытая часть Главного плеса	3.4±0.7	2.0±2.7	52

размерная плотва, моголь судака и синца. В Главном плесе доми-нировали снеток и рыпушка. Состав придонных скоплений рыб на участках затопленных русел рек был сходным, преобладали синец и лещ.

Перемещение меченых рыб. Особи, отловленные и выпущенные в литорали Волжского плеса, находились в районе выпуска менее суток, в раннеутренние часы переместились в сублитораль плеса. Через двое суток одна меченая особь была отловлена рыбаками в 10 км от места выпуска.

Рыбы, пойманные и выпущенные на затопленных руслах плесов, продемонстрировали более разнообразное поведение. Из особей, проследженных в речной части Волжского плеса, ни одна не осталась на участке выпуска. Часть рыб после нескольких суток перемещений в 1-5 км от места выпуска, в дальнейшем находилась на ограниченном участке бывшего русла и нижней части руслового склона. Длина индивидуального участка каждой рыбы не превышала 0.8 км вдоль затопленного русла. Длительность нахождения рыб на индивидуальных участках была 20-40 и более суток. Одна особь после 20 суток пребывания на ограниченном участке сместилась на 7 км выше по течению.

Особи, придерживавшиеся ограниченных участков акватории, т.е. оседлые, существенно отличались от мобильных (или номадных) большей частотой угловых поворотов и их значением, а также предпочитаемыми местами обитания. Оседлые рыбы в Волжском плесе, как правило, не уходили с бывшего русла на смежные с ним участки сублиторали. В Главном плесе оседлые особи обитали на затопленном русле р. Моголи и смежных участках сублиторали (обычно не более 10-15% от общего времени проследживания), не удаляясь от места выпуска далее 1.5 км. Номадные рыбы чаще находились на участках сублиторали, заходя в отдельные случаи в профундаль.

Возможно, существенно отличается питание оседлых и номадных рыб. По данным исследования питания 57 половецких лещей на участке Главного плеса, по широте спектра пищевых организмов выделено две группы рыб - с широким и узким спектрами. У первых в пищевом комке обнаружено 5-13 групп животных, у вторых пищевой спектр был ограничен 1-4 компонентами. Параллели между оседлыми особями и рыбами с узким спектром питания, с одной стороны, и между номадными лещами и животными с широким спектром питания с другой стороны, проведены на основании особенностей качественного состава бентосных сообществ сублиторали и профундали, а также бюджета времени, проводимого оседлыми и мобильными особями на различных биотопах.

Из рыб, подвергшихся анализу, 77% составляли особи с узким спектром питания. Их накормленность была значительно ниже, чем у лещей с широким спектром питания. Выделенные группы рыб не отличались по возрастному составу, длине и массе тела.

Сравнивая общие стереотипы поведения леща в плесах водохранилища, различающихся плотностью населения бентофагов и обили-

ем кормовых организмов, можно заключить, что в обоих случаях в состав нагуливающихся группировок половозрелого леща входят два компонента, оседлый и мобильный. Их количественное соотношение незначительно и может меняться в широких пределах в зависимости от экологических условий.

Выгоды оседлого образа жизни для животных очевидны - уменьшение энергозатрат на поиск корма и его схватывание (Puckett, Dill, 1985), более эффективное использование улова в случае опасности (Шлиов, 1977). Сочетание оседлых и мобильных компонентов в популяции позволяет ей наиболее полно осваивать ресурсы водоема, занимать освободившиеся продуктивные участки, расширять ареал.

Суточная ритмика двигательной активности оседлых рыб характеризуется повышением скорости плавания в ночные, раннеутренние, дневные и вечерние часы. Минимальная подвижность рыб отмечена в утреннее время и в полдень. Средние скорости плавания леща были 0.07-0.09 длин тела/сек, т.е. выше, чем в условиях прудов, но значительно ниже, чем в период нерестовой миграции (Линник, 1985). Распределение скорости плавания, как и в условиях прудового эксперимента, имело выраженную положительную асимметрию и эксцесс.

В течение суток средние глубины участков нахождения меченых рыб варьировали, что, вероятно, является слабым проявлением реверсивных суточных горизонтальных миграций, значительно более выраженных у лещей на более раннем этапе формирования водохранилища, когда его кормовая база была слабее развита, чем в настоящее время (Подпунный, 1971).

Как и в условиях водоемов типа прудов, лещи посещали площадь индивидуальных участков очень неравномерно. Частота посещения

разных точек индивидуальных участков мечеными рыбами соответственно расчетным частотам отрицательного биномиального распределения. В Волжском плесе вполне вероятно предпочтение мечеными лещами участков с повышенными биомассами личинок хирономид (коэффициент корреляции рангов по Спирмену 0.33, уровень вероятности менее 0.2), а связь предпочтения мечеными рыбами зон профундали с распределением общего бенгоса и олигохет отсутствует. Таким образом, важным фактором неравномерности поселения бенгофагами точек акватории является пространственное распределение предпочитаемых рыбами кормовых организмов.

У оседлых рыб в водохранилище отмечены такие же две стадии освоения индивидуального участка, как у лещей в прудах. Участки, занимаемые лещами, существенно перекрывались между собой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования показали, что в широком диапазоне условий в естественных и искусственных слабопроточных водоемах средней мощности половозрелые лещи в период нагула предпочитают биотопы илов и илистого песка нижней части сублиторали и профундали. Установлена внутривидовая поведенческая дифференциация бенгофагов в нагульных скоплениях. Часть рыб проявляет стереотип оседлого образа жизни. Из помеченных в Волжском плесе рыб 25-33% оказались оседлыми, среди лещей меченых в Глявном плесе, их было 44-67%. Эти особи от нескольких суток до нескольких месяцев обитают на ограниченной акватории, не совершая в течение суток длительных перемещений. Другие лещи, мобильные или номадные, обычно не задерживаются на ограниченных участках водоема дольше нескольких суток. У мобильных рыб несколько выше средняя скорость плавания, меньше частота угловых поворотов и их значе-

ния. Оселдые особи преимущественно осваивают наиболее стабильные по комплексу условий среды биотопы profundали и нижней части суфлиторали, номатные чаще придерживаются биотопов суфлиторали и литорали.

Оседлые и мобильные особи отличаются спектром питания. Для первых характерен менее широкий спектр пищевых организмов и меньшая накопленность, чем для мобильных особей, осваивающих более разнообразный набор биотопов. Наличие в натугльных скоплениях руд с двумя стереотипами поведения способствует оптимизации натугла в условиях неоднородной и изменяющейся внешней среды.

Оседлые меченые руды чаще посещают зоны индивидуального участка с высокими биомассами главных объектов питания. Таким образом, пространственное распределение доминирующих объектов питания в натугльный период определяет характер освоения участков оседлыми рудами.

В первой фазе освоения индивидуального участка у руд преобладают полевые перемещения, скорость плавания высокая, суточная ритмика двигательной активности выражена нечетко, неравномерность посещения разных точек участка минимальна. В дальнейшем наступает вторая фаза освоения индивидуального участка: полевые перемещения ослабевают, их скорость падает, суточная ритмика двигательной активности становится более выраженной, увеличивается неравномерность посещения точек участка. У одомашненного бентофага карпа в условиях промышленного выращивания нет однозначного изменения неравномерности посещения рыбами участков водоема, что может быть следствием бедности естественной кормовой базы прудов в сочетании с регулярным внесением искусственных кормов.

Скорости плавания бентофагов в натугльный период значительно ниже, чем при их нерестовой миграции, соответственно 0.03-0.08 и 0.25-0.35 длин тела/сек. Низкий уровень двигательной активности бентофагов в период натугла обеспечивает уменьшение энергии затрат на перемещения, и увеличение доли энергии, идущей на рост массы тела, накопление резервных веществ и развитие половых продуктов. Сходные закономерности варьирования скоростей плавания известны также для руд других экологических групп (Маскаев, Грейс, 1983; Конагаева, Сат, 1987).

Регулярные суточные горизонтальные миграции не зарегистрированы у леща и карпа в прудах, у леща в озере Плещеево и Главном плесе, слабо представлены в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, и хорошо выражены в обвалованном водоеме в начальный период прослеживания. Формированию горизонтальных суточных миграций способствуют существенные различия условий двух зон обвалованного водоема, одну из которых руды в начальный период эксперимента использовали днем для отдыха, а другую зону в ночные и сумеречные часы - для питания. При развитии зарослей мягкой водной растительности во второй зоне суточные горизонтальные перемещения утрачивают регулярность и в дальнейшем прекращаются. Таким образом, в зависимости от условий среды, степень проявления суточных горизонтальных миграций изменяется в широких пределах.

Подводя итог полученным данным о стереотипах освоения бентофагами акватории, суточной ритмике двигательной активности, скоростях плавания и суточных горизонтальных миграциях бентофагов, можно заключить, что наличие нескольких степеней свободы в проявлении перечисленных поведенческих характеристик у разных зариптичных видов как лещ, служит важным фактором оптимиза-

ции процесса нагула в неоднородных условиях окружающей среды.

ВЫВОДЫ

1. В высококормном, с относительно небольшим биотопошическим разнообразием озере Плещеево с малой плотностью бентофагов, лещ нагуливается в зоне продуктивных илистых грунтов нижней части сублиторали и верхней части профундали. В условиях средней и высокой плотности бентофагов (в водоемах типа прудов, плесах водохранилища) рыбы используют для нагула широкий набор биотопов от литорали до затопленных русел рек.
2. В зависимости от комплекса условий на нагульном биотопе, лещи в разной степени совершают суточные горизонтальные миграции. Они проявляются в максимальной мере при просторанственном разделении участков оптимальных для питания и отдыха.
3. Частота посещений мечеными рыбами различных участков водоема положительно коррелирует с локальным обилием пищевых организмов доминирующих в питании леща: личинок хирономид в Волжском плесе Рыбинского водохранилища и в прудах, моллюсков - в обыванном водоеме.
4. Распределение посещения площади участков рыбами подчиняется закону отрицательного биномиального распределения. В этом находит отражение мозаичность просторанственного распределения ресурсов нагульных биотопов.
5. У леща в нагульных скоплениях водохранилища установлено два стереотипа поведения. Часть рыб ведет себя как оседлые, длительно задерживаясь на ограниченной акватории, другие особи постоянно перемещаются на большой площади. Различия в стереотипах поведения отражаются на спектре питания рыб - у мобильных особей он шире, чем у оседлых.

6. В начальной стадии освоения индивидуального участка для рыб характерны интенсивные поисковые перемещения, слабо выраженная суточная ритмика двигательной активности, малая неравномерность посещения различных зон участка. Затем средняя двигательная активность падает, более четко проявляется суточная ритмика скоростей плавания, возрастает неравномерность посещения рыбами зон участка.
7. Скорости плавания бентофагов в среднем не превышают 0.15 длин тела/сек, обычно равны 0.03-0.08 длин тела/сек. Характер их варьирования обеспечивает рыбам снижение энергозатрат на перемещения и увеличение доли энергии направляемой на соматический рост, запасаение резервных веществ и развитие гонад.
8. Лещ имеет сумеречно-ночную, а карп дневную ритмику двигательной активности. Суточная ритмика двигательной активности и средние скорости плавания закономерно изменяются в течение освоения индивидуального участка.
9. Полученные материалы использованы при разработке рекомендаций по увеличению численности ценных видов рыб в озере Плещеево, которые вошли в Постановление Совета Министров РСФСР № 551 от 10 декабря 1985 г. "О мерах по сохранению природно-исторического комплекса в районе г. Переславля-Залесского и озера Плещеево в Ярославской области". Данные о перемещениях и поведении рыб в натурных условиях использованы при разработке мер регулирования и контроля рационального промысла рыб на внутренних водоемах.

СПИСОК РАБОТ ЦИТИРОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Мелников Л.К., Герасимов Ю.В., Линник В.Д., Саранчев С.И. Особенности нагульных перемещений леща в водоемах различного

- типа // Материалы III Всесоюзной конференции по поведению животных, Т. I. - М., 1983. - С. 208-210.
2. Меллин Л. К., Линник В. Д. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево // Функциональное состояние озерных экосистем. - Рыбинск, 1983. - С. 125-159.
3. Линник В. Д., Терасимов Ю. В. Поведение леща в нагульный период на высококоромном участке Рыбинского водохранилища // Проблемы рыбохозяйственных исследований внутренних водоемов Северо-Запада Европейской части СССР. - Петрозаводск, 1984. - С. 67-68.
4. Линник В. Д. О пространственном распределении рыб в нерестовых прилоках Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюлл. - Л., 1985. - С. 38-41.
5. Линник В. Д., Терасимов Ю. В. Поведение леща в водоемах прудового типа // Экологические основы рыбохозяйственного освоения внутренних водоемов. - Л., 1986. - С. 93-95.