

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
«ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
им. И.Д. ПАПАНИНА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»
(ИБВВ РАН)

На правах рукописи



БОНДАРЧУК
Ольга Леонидовна

**ФОРМИРОВАНИЕ АДАПТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ МОЛОДИ
СТЕРЛЯДИ (*ACIPENSER RUTHENUS L.*) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СРОКА
СОДЕРЖАНИЯ В ЗАВОДСКИХ БАССЕЙНАХ**

03.02.06 Ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
Доктор биологических наук, профессор
Герасимов Юрий Викторович

Борок – 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
1 СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВОСПРОИЗВОДСТВА СТЕРЛЯДИ В ИСККУСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ	9
1.1. Современное состояние популяций стерляди Верней Волги	9
1.2. Эффективность искусственного воспроизводства	15
2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	26
2.1 Получение рыбопосадочного материала	27
2.2 Прудовая технология выращивания	28
2.3 Исследование питания и пищевого поведения в пруду	29
2.4 Сравнительный анализ уязвимости прудовой и бассейновой молоди для хищника	32
2.5 Сравнительное исследование питания стерляди выпущенной в естественную среду обитания из адаптационных прудов и из заводских бассейнов	32
2.6 Лабораторные исследования пищевого поведения	33
2.7 Сравнение плавательной способности	34
2.8 Оценка эффективности искусственного воспроизводства стерляди	35
3 СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РОСТА И ПИТАНИЯ МОЛОДИ СТЕРЛЯДИ В ПРУДАХ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СРОКА ПРЕДВОРИТЕЛЬНОГО ВЫРАЩИВАНИЯ В ЗАВОДСКИХ БАССЕЙНАХ	37
3.1 Питание молоди стерляди в пруду рыбоводного завода в зависимости от времени выпуска из заводских бассейнов	37
3.2 Рост молоди стерляди в пруду рыбоводного завода в зависимости от длительности содержания в заводских бассейнах	50
3.3 Питание заводской молоди стерляди в естественных условиях	57
3.4 Устойчивость бассейновой молоди и молоди выращенной комбинированным методом (прудовой) к воздействию хищника	62
4 СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОВЕДЕНИЯ БАССЕЙНОВОЙ	65

МОЛОДИ И МОЛОДИ ВЫРАЩЕННОЙ КОМБИНИРОВАННЫМ МЕТОДОМ (ПРУДОВОЙ) В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ	
4.1 Оценка плавательной способности бассейновой молоди и молоди выращенной комбинированным методом (прудовой)	65
4.2 Сравнительный анализ пищевого поведения бассейновой молоди и молоди выращенной комбинированным методом (прудовой)	67
4.3 Способность к обучению у бассейновой молоди и молоди выращенной комбинированным методом (прудовой)	76
4.4 Сравнительный анализ пищевого поведения бассейновой молоди и молоди выращенной комбинированным методом (прудовой) в присутствии хищника	81
5 ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА МОЛОДИ СТЕРЛЯДИ В ГОРЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ	84
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	89
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ	93
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	95
ПРИЛОЖЕНИЕ А Динамика качественных и количественных показателей бентоса в выростном пруду	111
ПРИЛОЖЕНИЕ Б Динамика качественных и количественных показателей планктона в выростном пруду	115

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Чрезмерный вылов и зарегулирование Волги привели к катастрофическому состоянию популяции волжской стерляди. Поддержание численности основных видов осетровых и их запасов в большинстве естественных водоемов в современных условиях возможно только путем их крупномасштабного заводского воспроизводства (Burtsev, 2009). Биотехника разведения и выращивания молоди осетровых в заводских условиях используется довольно продолжительное время, но ряд положений все еще требует уточнения.

Ежегодно осетровые заводы выпускают в реки десятки миллионов подросшей молоди, но выживаемость рыбы в естественной среде остается на недостаточном для полноценного воспроизводства уровне. Получение в заводских условиях молоди, которая могла бы с минимальными потерями адаптироваться к условиям жизни в естественном водоеме, до сих пор является существенной проблемой (Мильштейн, 1982; Пироговский, 1983; Касимов, 1980, 1986; Касумян, 1995; Никоноров, Витвицкая, 1993; Касимов, Обухов, Рустамов, 1986; Мамедов, 1991; Волохов, Шимко, 1980; Бизольд, 1987; Богданов, 1987, Ryabova et al., 2006; Burtsev, 2009). Многолетний опыт искусственного воспроизводства осетровых рыб до сих пор не дал однозначного ответа относительно оптимальной длительности содержания молоди в бассейнах перед выпуском в естественный водоем.

Одна из причин сложившегося положения в сфере искусственного воспроизводства — непосредственное влияние производственного процесса на развитие молоди. Т.е. при длительной задержке молоди в заводских емкостях начинается процесс её одомашнивания, который выражается, в том числе, и в закреплении у нее неадекватных поведенческих навыков в поведении. Поэтому выпущенные особи искусственной генерации не способны в полной мере к адаптации в естественных условиях.

Рыбоводные заводы Нижней Волги, использовавшиеся во второй половине прошлого века для воспроизводства проходных осетровых, с целью повышения выживаемости выпускаемой молоди практиковали предварительное выдерживание молоди в специально отведенных выростных прудах, где условия в большей степени соответствовали естественным, чем заводские бассейны. Т.е., и тогда, и сейчас единственным способом повышения эффективности искусственного воспроизводства исчезающих популяций рыб является «... стремление к максимальному использованию в биотехнологии воспроизводства всего комплекса присущих каждому виду природных эколого-физиологических функций посредством приближения условий биотехнологических процессов заводского разведения к экологическим условиям естественного размножения» (Burtsev, 2009).

Однако в настоящее время в системе рыбного хозяйства РФ активно выдвигаются предложения о переводе заводского прудового, комбинированного методов выращивания молоди осетровых рыб на бассейновый способ с увеличением массы стандартной молоди (Пономарев и др., 2011).

Цель и задачи работы. Цель работы – изучение особенностей формирования адаптивного поведения у молоди стерляди (*Acipenser ruthenus* L.) при заводском выращивании и проведение сравнительного анализа адаптивных возможностей молоди в зависимости от длительности её содержания в заводских бассейнах.

Для достижения цели решали следующие задачи:

1) Провести анализ литературных данных по питанию дикой молоди и молоди выпущенной в естественную среду после прудового и бассейнового содержания.

2) Провести сравнительный анализ темпа роста и показателей питания заводской молоди стерляди в выростных прудах в зависимости от срока предварительного выращивания в заводских бассейнах.

3) Провести сравнительный анализ оборонительного и поискового поведения бассейновой и прудовой молоди стерляди в экспериментальных условиях.

4) Оценить плавательную способность бассейновой и прудовой молоди стерляди в экспериментальных условиях.

5) Оценить эффективность заводского метода получения молоди стерляди используемой на Чернозаводском рыбноводном заводе для целей её воспроизводства в Горьковском водохранилище по результатам её отлова в естественных условиях.

Научная новизна. Обобщены и проанализированы многолетние литературные данные о современном состоянии популяций стерляди; о питании и пищевом поведении молоди стерляди в естественной среде и при прудовом выращивании; о современном состоянии проблемы качества молоди стерляди, выращиваемой в искусственных условиях для целей воспроизводства.

Впервые были проведены комплексные экспериментальные исследования по выяснению роли непреднамеренного отбора выращиваемой молоди стерляди, вызванного воздействием факторов искусственной заводской среды, приводящими к появлению различий в темпе роста и поведении между молодью, подращиваемой до выпуска в естественную среду в прудах и заводских бассейнах.

Впервые на основе анализа поискового и оборонительного поведения был сделан вывод о закреплении у молоди стерляди, выращенной в условиях заводских емкостей, навыков поведения неадекватных требованиям естественной среды, как основного лимитирующего фактора выживания.

Впервые дана сравнительная оценка эффективности заводских методов получения молоди стерляди для целей воспроизводства, и, в частности, варианта, который используется на Чернозаводском рыбноводном заводе

(выпуск молоди в Горьковское водохранилище) и на Конаковском рыбноводном заводе (выпуск в Иваньковское и Угличское водохранилища).

Теоретическая и практическая значимость работы. На основании полученных данных о недостаточной адаптации искусственно выращиваемой молоди стерляди к естественным условиям среды, а также о закреплении у нее неадекватных навыков поведения, даются рекомендации по корректировке и усовершенствованию заводского метода ее разведения.

Показано, что пересадка молоди в адаптационные пруды должна происходить до окончания формирования основных поведенческих навыков, когда еще имеются потенциальные возможности адаптации к условиям естественного водоема.

Методология и методы диссертационного исследования. Для выполнения исследований по теме диссертации была разработана схема экспериментальных работ, согласно которой выполнялся комплексный анализ поведения молоди стерляди в зависимости от срока предварительного выращивания в бассейнах. В естественной среде проводился анализ темпов роста и показателей питания молоди стерляди. В рамках лаборатории были поставлены эксперименты анализирующие оборонительное и поисковое поведение молоди стерляди, а также исследование плавательной активности молоди, выращенной прудовым и бассейновым способами. Все цифровые данные подвержены статистической обработке.

Основные положения, выносимые на защиту:

1) Несоответствие поведенческих навыков заводской молоди требованиям естественной среды является объективным фактором, связанным с особенностями заводских условий выращивания, и в первую очередь с продолжительностью её выращивания в заводских емкостях.

2) Воздействие экологически обедненной заводской среды в процессе длительного выращивания в заводских бассейнах приводит к доместикации молоди, снижающей адаптивные возможности искусственной выращенной молоди в естественных условиях.

3) У бассейновой молодежи стерляди формируются неадекватные навыки поведения, что затрудняет процесс условно-рефлекторного переключения при ее выпуске в естественную среду, приводя к голоданию и массовой гибели, в том числе и от хищников.

Степень достоверности и апробация результатов. Результаты исследований, изложенные в диссертации, докладывались и обсуждались: на всероссийской конференции Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем и водохранилищ (п. Борок, 22–26 октября, 2012 г.), на V всероссийской конференции по поведению животных (г. Москва, 20–23 ноября, 2012 г.), на II-й международной конференции «Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб» (г. Санкт-Петербург, 16–18 апреля 2013 г.), на международной научно-практической конференции «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов» (г. Калининград, 25–26 сентября, 2013г.), на II-й всероссийской конференции с международным участием «Современное состояние биологических ресурсов внутренних вод» (п. Борок, 6–9 ноября 2014 г.).

Личный вклад автора. Автор лично участвовал в получении рыбопосадочного материала, сборе, обработке и анализе материала в 2010-2012 гг.; проводил экспериментальные исследования в полевых и лабораторных условиях, проанализировал полученные результаты, сделал выводы, дал практические рекомендации.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 работ, в том числе 3 из них в изданиях из перечня ВАК Минобрнауки России.

Объём и структура работы. Диссертационная работа включает: введение, 5 разделов, заключение, практические рекомендации, список использованных источников, и двух приложений. Работа изложена на 117 страницах машинописного текста и содержит 27 иллюстрации, 13 таблиц. Список литературы включает 141 источник, в том числе 27 на иностранных языках.

1 СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВОСПРОИЗВОДСТВА СТЕРЛЯДИ В ИСКУССТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

1.1 Современное состояние популяций стерляди Верхней Волги. В реке Волге стерлядь распространена на всем протяжении от верховья до дельты и в ее основных притоках, включая реки Оку, Каму и другие (Сыроватский, Гудимович, 1927; Берг, 1948).

До строительства гидроэлектростанций в Волге стерлядь встречалась повсеместно, особенно в среднем и нижнем течениях; поднималась здесь до р. Тверцы и даже до оз. Селигер; есть в Оке вверх до Орла, в Москва-реке, в Каме, Вятке и других реках волжского бассейна. Основной стерляжьей рекой была и остается р. Волга. В конце XIX века уловы стерляди достигали 3-4 тыс. т, из которых около половины приходилось на бассейн р. Волга (Калмыков, 2011). Основная часть ее популяции обитала в Средней Волге, районах Чебоксар, Казани, Куйбышева, Саратова. Однако нерациональный и хищнический характер промысла сильно подорвал ее запасы. Впервые в литературе, стал подниматься этот вопрос уже в докладе Г. И. Мочалова (1900 – Цит. по: Шмидтов, 1939), опубликованном им в дневнике отдела ихтиологии бывшего И.Р.О. акклиматизации животных и растений. В нем указано, что «бывшие некогда главные места лова стерляди, таковой совершенно не дают». В этом же дневнике находим и выступление проф. Н. Ю. Зографа (Цит. по: Шмидтов, 1939), в котором он говорит, что «наши осетровые рыбы, даже в Волге, становятся все более и более редкими и нам грозит опасность, что они скоро исчезнут, как они уже исчезли в некоторых реках». Далее, в восьмом выпуске этого же издания, в статье Ф. Ф. Никитникова (1902 – Цит. по: Шмидтов, 1939) находим сообщение, указывающее на торговлю маломерной стерлядью и на сильное сокращение уловов «красной рыбы» на Каме. В 1920 г. В.И. Мейснер отмечал, что в Волге, выше г. Саратова отлавливали до 32,5 млн. экз. в год, в то время как в более южных районах около 18 тыс. штук. По данным М.И. Тихого (1933) в 1930-е годы на Средней Волге стерлядь, наряду с лещом и щукой,

составляла еще основную массу уловов рыб. Но в 1960-1962 гг. уловы стерляди составили 0,16 – 0,17 тыс. т. (Кожин, 1970). Таким образом, исходя из имеющейся весьма немногочисленной информации видно, что в первой половине XX столетия запасы стерляди в Волге постепенно уменьшаются, и по мере сильного их сокращения в южной границе ареала, стерлядь все еще сохранялась в более северных районах ее распространения, а именно в Верхней Волге.

До образования Рыбинского и Горьковского водохранилищ стерлядь была довольно многочисленна выше г. Рыбинска, особенно в ее крупнейших притоках Мологе и Шексне. (Михайловский, 1898; Кулемин, 1944). Так по данным промысловой статистики, в пределах только Моложского и Мышкинского районов, в 1933-1934 гг. ее отлавливали более 2-х т. в год, в то время как в пределах Костромского уезда ее добывали не более 10 ц. В реках Молога и Шексна существовала своя жилая форма стерляди, видимо, благодаря удачному сочетанию всех необходимых для ее жизни условий нагула и воспроизводства - значительные глубины, сильная проточность, характер грунтов, обилие корма.

По данным ряда авторов (Кесслер, 1870; Логашев, 1933 и др.) в р. Молога, в 1869 г. - стерлядь длиной 84 см. составляла редкость, хотя прежде попадались более метра. В р. Шексна самые большие стерляди, пойманные на памяти тогдашних откупщиков, имели в длину в 150 см. и весили с икрой более 11 кг. Обычной же считалась стерлядь на р. Шексна размером в 1 м. и весом от 6 до 8 кг., в то время как на Средней Волге средняя величина размеров стерляди была 34-52 см. при массе 100-500 г. соответственно (Тихий, 1933).

Рыбы из популяции жилой формы стерляди в р. Шексна, отличались по окраске, размерам и упитанности от «волжских», а рыбаками и промысловиками ценились гораздо выше последних (Берг, 1911) и составляли основной промысловый фонд. Участков с благоприятными условиями нагула и воспроизводства, выше г. Рыбинска было довольно много (Берг, 1911;

Кумелин, 1944; Герасимов и др., 2004). По данным Сабанеева (1911) на р. Шексне, в районе с. Козьмодемьянского, находилось самое северное нерестилище волжской стерляди, состоящее из каменистых гряд, сложенных из валунов и гальки, на довольно значительной глубине - до 3-10 саженей на самом быстротечном участке реки. Наибольшая масса стерляди нерестилась в то время, когда вода достигала самого высокого уровня - большей частью в первой половине мая. По приметам рыбаков нерест в р. Шексна продолжался около двух недель при температуре от 8,5 до 9°C.

Стерлядь является единственным представителем осетровых рыб, которая какое-то время еще сохраняла самовоспроизводящуюся популяцию в водохранилищах Верхней Волги после ее зарегулирования.

С созданием Рыбинского водохранилища (Кулемин, 1944; Васильев, 1956), впрочем, как и Иваньковского и Угличского водохранилищ (Себенцев и др., 1947) воспроизводство стерляди на этих участках Волги вообще прекратилось. По наблюдениям исследователей, а также рабочих рыболовецких артелей, молодь стерляди перестала попадаться в уловах гораздо раньше половозрелых особей. Хотя в верховьях Волжского, Моложского и Шекснинского плесов Рыбинского водохранилища в 1950-60 гг. еще ловили молодь стерляди. Из чего видно, что ничтожное по объему воспроизводство этого вида имело место спустя 30 лет после создания водохранилища (Рыбинское водохранилище, 1972). В настоящее время, какая-либо информация о поимке стерляди в Мологском и Шекснинском плесах отсутствует. Поэтому есть все основания полагать, что Мологская и Шекснинская популяции стерляди уже не существуют.

На участке Рыбинск-Ярославль уловы стерляди никогда не были значительными (Кулемин, 1944). Однако на участке Рыбинск-Чкаловск стерлядь отличалась более высоким темпом роста и более высокой численностью старших поколений, чем в Каме, Иртыше и Средней Волге (Болдина, 1961).

После зарегулирования стока Волги на участке Горьковского водохранилища условия существования стерляди значительно ухудшились. В 1957-1958 гг. в траловых уловах стерлядь здесь составляла всего 5,8% от общего количества рыб, причем не было поймано ни одного сеголетка. На чрезвычайно слабый нерест стерляди в 1956-1957 гг. указывает и Г. П. Кожевников (1957). Только в верхнем участке Горьковского водохранилища на протяжении от Рыбинска до Костромы все еще оставался без изменений типичный речной характер. В 1956-1957 гг. скорость течения здесь не изменялась, заиления не происходило. Стерлядь ловилась в районе Савинского переката и Тутаева (Болдина, 1961). От Костромы до Юрьевца в 1958 г. в районе Плеса, Семигорья и Кинешмы имелись площади с песчано-галечным грунтом. Эти территории в 1956-1959 гг. уже начинали подвергаться заилению, но нерест стерляди еще был возможен, было выявлено два местных скопления стерляди. Ниже Юрьевца с осени 1956 г. также происходило полное разрушение реофильных биоценозов и продолжалось прогрессивное заиление грунтов. В период с 1957 по 1959 гг. стерлядь в районе Юрьевца не встречалась. Стерлядь уходила из нижнего участка Горьковского водохранилища и продолжала покидать те районы, где происходили неблагоприятные изменения среды обитания (Болдина, 1961).

В настоящий момент в таких верхневолжских водохранилищах как Ивановское, Верхневолжское, Углическое и Рыбинское стерлядь практически отсутствует. Какие-либо данные о поимке дикой стерляди в данных водохранилищах отсутствуют. Ее популяцию в этих водохранилищах фактически необходимо заново формировать и постоянно поддерживать за счет искусственного воспроизводства.

В Горьковском водохранилище стерлядь единично встречалась на речном участке водохранилища до 1997 г. (рис. 1.1). Места поимки стерляди в весенний период были зарегистрированы на Пироговском (452 км по Атласу единой глубоководной системы Европейской части СССР, Т.5), Лучинском (458 км), Богоявленском (460 км), Савинском (469 км) и Анти-

фьевском перекатах (477 км), у д. Реброво (486) и д. Красный Волгарь (496). Также стерлядь отмечали в летний нагульный период на расположенных ниже по течению местах, а именно: в районе автомобильного моста через Волгу (520 км), в районе острова Туношенского (539 км), в районе впадения р. Солоница (560 км), у острова Ульковский (572), в устье р. Сезема (581 км), в районе г. Волгореченск (638 км), в районе г. Юрьвец. Последняя поимка взрослой особи стерляди в траловых научно-исследовательских съемках Нижегородской лаборатории ФГНУ ГосНИОРХ отмечена в 1997 г.

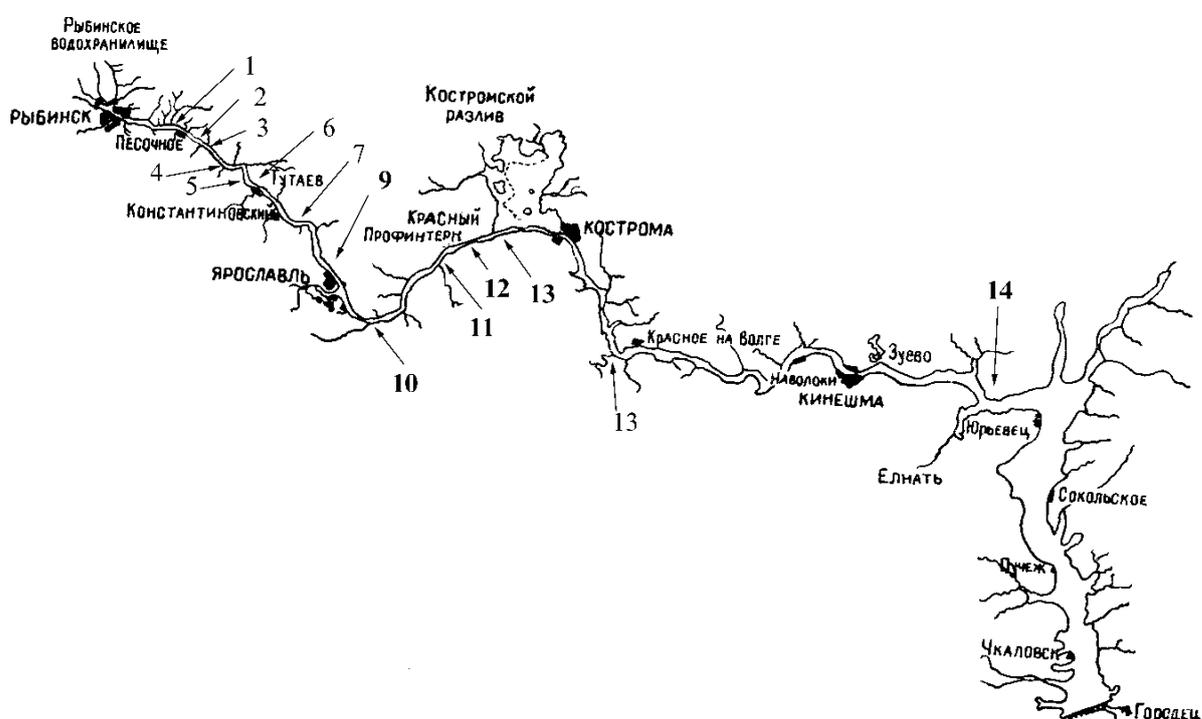


Рисунок 1.1 - Схема мест поимки стерляди в Горьковском водохранилище до 1997 г. (1-9 - участки, где стерлядь ловилась только весной, 10-14 - поимки в период нагула)

Основной причиной катастрофического снижения численности стерляди на р. Волге стало зарегулирование стока каскадом гидроэлектростанций, что коренным образом изменило условия существования стерляди и привело к значительным изменениям ее биологии и популяционной структуры вида. Если до зарегулирования стока р. Волги, на всем ее протяжении

от Твери до дельты существовал ряд многочисленных взаимосвязанных стад стерляди, то после сооружения плотин в каждом из водохранилищ образовалась своя изолированная популяция (Калмыков, 2011). Зарегулирование стока р. Волги плотиной Куйбышевской ГЭС, существенно сказалось на биологии стерляди. На р. Волге, по наблюдению А. В. Лукина (1947), в речных условиях весной и осенью все крупные особи имели зрелые или близкие к зрелости половые железы. После зарегулирования на гонадах многих особей появилось отложение жира, часть особей начала созревать в сроки, неблагоприятные для нереста, либо позднее, чем обычно или нерест вообще не происходил, и икра шла в резорбцию. Вскоре стали встречать множество крупных самок со слабо развитыми половыми железами (Капкаева, 1981).

Негативное воздействие на стерлядь строительства плотин обусловлено изменением гидрологического режима в водохранилищах. Смена реофильных условий на лимнические привела к тому, что излюбленные места нагула и нереста стерляди заилились и были безвозвратно утрачены. С созданием водохранилищ (Иваньковского, Углического, Рыбинского) воспроизводство на этом участке реки Волги вообще прекратилось (Себенцев и др., 1947). Примером являются стада Шекснинской и Моложской стерляди, о которых на современном этапе отсутствует всякая информация, и есть веские основания считать, что на данный момент они безвозвратно утрачены. Являясь ярко выраженным реофилом, стерлядь не смогла существовать в условиях слабой проточности и в отсутствии песчано-каменистого грунта. В силу сложившихся обстоятельств, она не нашла благоприятных условий, несмотря на наличие глубоководных зон (районы старых речных русел) и на обеспеченность нагула богатыми, как считали в то время, кормовыми ресурсами (Ласточкин, 1947).

Еще одной причиной, приведшей к утере значительной площади нерестилищ на участках с сохранившимися реофильными условиями, стала добыча песчано-гравийных смесей и гидромеханизированные работы по

дноуглублению в интересах судоходства. В результате большинство нерестовых и нагульных биотопов стерляди было разрушено. Так, на речном участке Горьковского водохранилища во второй половине прошлого века началась активная промышленная добыча гравия, что негативно повлияло на распределение стерляди. Правобережный участок русла на значительном расстоянии занимают выработанные и действующие карьеры с глубинами до 14 м., тогда как глубина на русле составляла 6-9 м. Ограничивающее влияние карьеров определялось тем, что осетровые избегали участки дна с выраженными неровностями и перепадами глубин. Вследствие чего на участке речной части Горьковского водохранилища от г. Рыбинска до п. Туношны остались места для обитания стерляди только на узкой полосе между берегом и русловой частью с глубинами 2-3 м. и левобережные участки выше п. Туношна.

Не последнюю роль в снижении численности стерляди на современном этапе сыграли такие факторы, как хищнический промысел, загрязнение среды обитания.

1.2 Эффективность искусственного воспроизводства

В ходе исследований, выполненных на млекопитающих и рыбах, установлено, что одной из причин доместикации является выращивание животных в условиях сенсорной депривации (информационно-обедненной среды). В результате существенно снижается их двигательная и ориентировочно-исследовательская активность, ухудшается способность к обучению сложным навыкам (Rosenzweig, 1966; Волохов, Шимко, 1980; Walsh, 1980; Витвицкая и др., 1985; Бизольд, 1987; Богданов, 1987). В условиях интенсивной сенсорной стимуляции (в информационно-обогащенной среде) наблюдаются противоположные изменения этих показателей.

Исследования, проведенные на рыбах, подтвердили, что у них, как и у млекопитающих, при выращивании в условиях сенсорно обедненной среды (заводские бассейны), существенно снижается способность к обучению, следовательно, сужаются возможности к адаптации и выживанию в

естественной среде (Sosiak et al., 1979; Касимов, 1980; Сбикин, Лепская, 1982; Витвицкая и др., 1985; Rimmer et al., 1985; Касимов и др., 1986; Никоноров и др., 1989; Никоноров, Витвицкая, 1993; Kellison et al., 2000; Finstad, Jonsson, 2001; Герасимов и др., 2003, 2004). По данным Р.Ю. Касимова (1980), длительное содержание молоди в заводских бассейнах не позволяет получить молодь с достаточно развитыми навыками для эффективного функционирования в естественной среде. На примере русского осетра было показано (Касимов, 1980, 1986; Никоноров, Витвицкая, 1993), что молодь, ранний онтогенез которой прошел в экологически более сложных условиях – в естественных водоемах по сравнению с прудами, в прудах по сравнению с бассейнами – характеризуется повышенным относительным развитием ЦНС, большим развитием адаптивного поведения. Чем в более раннем возрасте рыба помещена в те или иные условия, тем большее влияние оказывают эти условия на развитие функциональных параметров ЦНС.

С этим связано большинство проблем, возникающих в связи с искусственным воспроизводством диких популяций рыб. Поведение заводской молоди оказывается менее адаптированным к естественным условиям обитания, чем у диких особей, что приводит к повышенной смертности в естественной среде. Как правило, молодь, выращенная на рыбоводном заводе, в сравнении с дикой молодью обладает пониженной устойчивостью к воздействию хищников и промысла, склонна к образованию плотных скоплений, более подвержена стрессу и т.д. (Орлов, 2007). Чаще всего основная причина неудач при заводском выращивании молоди кроется в чрезмерной доместикации молоди, содержащейся в искусственных условиях. В результате она не может приобрести необходимых для выживания в природе поведенческих навыков (Vams, 1967; Sosiak et al., 1979; Касимов, 1980; Сбикин, Лепская, 1982; Витвицкая и др., 1985; Задорина, 1985; Rimmer et al., 1985; Касимов и др., 1986; Никоноров и др., 1989; Никоноров, Витвицкая, 1993; Kellison et al., 2000; Finstad, Jonsson, 2001; Ryabova et al., 2006;

Burtsev, 2009). Это было показано на примере представителей семейств лососевидных (белорыбицы *Stenodus leucichthys*) и осетровых (русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*) (Никоноров, Витвицкая, 1993) при сравнении молоди, у которой ранний онтогенез протекал в естественных водоемах, прудах и бассейнах.

Установленная закономерность подтверждается целым рядом авторов, которые отмечают глубокие различия в поведении дикой и заводской молоди рыб в естественных условиях (Шустов и др., 1980; Бакштанский и др., 1982а, 1985). Например, показано, что заводская молодь семги после выпуска ее в реку отличается малой подвижностью (Митанс, 1970, 1975). Территориальное поведение и другие формы поведения, присущие диким пестряткам, формируются у заводских только после двух-шести-недельного периода адаптации (Шустов и др., 1980; Бакштанский и др., 1982, 1987; Бакштанский, Нестеров, 1985).

Различия в пищевом поведении. Дикая и искусственно полученная молодь характеризуются и заметными различиями в пищевом поведении. Данная закономерность была установлена и при исследовании молоди осетровых рыб: русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii*) и севрюги (*A. stellatus*) (Касимов, 1973). После выпуска в реку рост молоди искусственной генерации резко снижался, а ее выживаемость в речных условиях была на 25–30 % ниже, чем у дикой молоди. Например, у заводской молоди существенно ограничен видовой состав кормовых организмов, ниже индекс наполнения желудка, а суточная ритмика питания не соответствует колебаниям численности дрефты (Sosiak et al., 1979; Бакштанский и др., 1982; Задорина, 1985; Hvidsten, 1994).

Эксперименты с молодью леща показали (Герасимов и др., 2003), что особи, выращенные в информационно более сложной среде, отличаются меньшим по продолжительности адаптационным периодом. Показатели рациона у этих лещей оказались выше, чем у молоди, содержащейся в условиях меньшей средовой обогащенности.

Различия в плавательной способности. Далеко не последнюю роль в эффективности оборонительного и пищевого поведения заводской молодежи играет ее плавательная способность. При исследовании осетровых рыб (севрюги, осетра и стерляди) в гидродинамическом лотке также установлена пониженная плавательная способность заводской молодежи по сравнению с дикой молодежью тех же видов (Ходоревская, 1973; Сбикин, Лепская, 1982).

Заводская молодежь лосося в существенно меньшей степени способна регулировать свое положение в толще воды и выдерживает меньшие скорости потока. Она не способна выбирать оптимальную ориентацию в потоке воды, причем в общих стайках с дикими особями заводские смолты занимают менее выгодное положение и держатся ближе друг к другу (Щуров, Шустов, 1980; Сафонов, 1981; Бакштанский и др., 1982а, 1987; Dickson, MacCrimmon, 1982; Legault, Lalencette, 1985; Rimmer et al., 1985).

Сравнительная эффективность оборонительного поведения. Наиболее заметные различия между заводской и дикой молодежью связаны с неодинаковой устойчивостью к воздействию хищников. При анализе уязвимости молодежи лососевых (Vams, 1967) и осетровых (Касимов, 1980) было установлено, что заводские рыбы гораздо интенсивнее потребляются хищником, чем дикие.

Влияние хищных рыб на молодежь осетровых изучалось рядом авторов. Было установлено, что к числу хищных рыб, жертвой которых могла бы быть молодежь промысловых рыб при выпуске ее из заводов, относятся судак, сом, жерех, щука и окунь (Попова, 1961, 1966; Фортунатова, 1962; Танасийчук, 1964; Беляева, Матвеева, 1965; Беляева, 1968). Исследования У. Р. Фортунатовой (1962) установили, что в дельте Волги осетровые рыбы в пище сома встречаются крайне редко. В. С. Танасийчук (1964) и В. Н. Беляева (1968) пришли к выводу, что одной из причин, снижающих численность мальков при их скате, является поедание их хищными рыбами, такими как сом и судак.

Исследования питания сома и судака в низовьях р. Урал показали, что основную массу хищных рыб, в желудках которых обнаруживалась молодь осетровых, составляли особи сома размером от 60 до 80 см., массой от 2 до 4 кг. и судака – от 51 до 57 см. длиной, массой от 1,2 до 1,4 кг. В основном (78,9 % всей съеденной молоди) молодь осетровых, извлеченная из желудков сома и судака, имела размеры 3-7 см., при колебаниях от 3 до 11 см. Показано, что в р. Волге в среднем на одного сома приходится 0,2 экз. молоди осетровых, а на одного судака – 0,04 экз., в р. Урал, соответственно, – 0,56 и 0,38 экз. Хищники массово истребляют молодь осетровых, особенно в период ее ската (Войнова, Бекешев, 1972).

У молоди кумжи (*Salmo trutta* L.), выращенной на рыбоводных фермах Дании и выпущенной в один из ручьев, был зарегистрирован более высокий уровень смертности, чем у дикой молоди (Berg, Jörgensen, 1991). Повышенная смертность заводских рыб связана с недостаточной степенью адаптации элементов их оборонительного поведения к природным условиям, что также может служить причиной более низкого процента их возврата в сравнении с дикой молодью лососей (Toivonen, 1977). В связи с отсутствием хищников у заводской молоди не развивается присущая диким особям осторожность, и чувство голода перевешивает или полностью подавляет чувство страха. Экспериментально показано (Olla, Davis, 1989), что кижуч успешнее избегает хищников, если при выращивании в искусственных условиях он содержался вместе с живыми крупными особями других видов (зубатый терпуг *Ophiodon elongatus*), которые пытались нападать на молодь кижуча (особенно, если эти нападения были результативными, и часть молоди погибала). По заключению проанализированных авторов, недостаточное развитие необходимых элементов социального, оборонительного и пищевого поведения, проявляющееся у искусственно полученной молоди в естественном водоеме, может быть обусловлено неполноценностью среды, в которой молодь подращивается на рыбоводном заводе (Olla et al., 1994).

Исследования Р. Ю. Касимова (1980), проведенные на молоди осетровых, подтверждают, что передержанная в искусственных условиях молодь теряет инстинкт самосохранения. Р.Ю. Касимов (1972) провел опыты, в которых показано, что в одинаковых условиях хищник (судак) выедал до 90–100 % заводской молоди, выращенной бассейновым способом, 65–70 % особей, выращенных комбинированным бассейново-прудовым способом, и всего лишь 10 % дикой молоди. Р. Ю. Касимов (1972) отмечает, что если дикая молодь все время держится на определенном расстоянии от хищника (30-40 см.) и проявляет заметную реакцию беспокойства при приближении хищника, то у бассейновой молоди такая реакция полностью отсутствует. Молодь, выращенная бассейновым способом, подплывая к хищнику, не проявляет никакой оборонительной реакции и в результате оказывается его жертвой. Совершенно другая ситуация обстоит с прудовой молодью, посаженная к хищнику. При этом судаком за опыт было выедено 30-40 % молоди (Касимов, 1972).

Такую низкую выживаемость заводской молоди по сравнению с дикой авторы объясняют спецификой искусственного выращивания рыбы. В условиях рыбоводного предприятия вследствие постоянного контакта рыб с людьми и отсутствия опасности со стороны хищников у молоди притупляется инстинкт самосохранения. Кроме того, выращивание молоди при высоких плотностях посадки на ограниченной площади приводит к слабому развитию мышечных тканей, ожирению, гиподинамии и в итоге — к снижению плавательных способностей (Мовчан, Чеченков, 1979).

Обучение заводской молоди. На данный момент все вышеуказанное в поведении заводской молоди, по данным ряда авторов, приводит к значительному снижению процента особей, выживших в естественных условиях. В связи с этим в практике искусственного разведения для повышения эффективности поведения выпускаемой молоди предлагается использовать предварительное обучение к воздействию природных факторов перед выпуском в естественный водоем (Орлов, 2007).

Экспериментальные попытки предварительной подготовки молоди к выпуску в природную среду за счет выдерживания на ограниченных участках естественных водоемов или в специально оборудованном заводском бассейне показали, что поведение подготовленной молоди в потоке в значительной степени соответствует поведению диких рыб, что делает ее более способной сопротивляться течению и избегать хищников (Charles, 1996).

Сеголетки микижи, содержащиеся в емкостях с обогащенной средой, оказались более конкурентоспособными, чем выращенные в стандартных рыбоводных емкостях (Berejikian et al., 2000). Авторы считают, что выращивание лосося в обогащенной среде позволяет сформировать у заводских особей более адекватные поведенческие стереотипы при их выпуске в природные условия.

Данные, полученные С.И. Никоноровым и Л.В. Витвицкой (1993), также свидетельствуют о том, что молодь осетровых, содержащаяся в течение более или менее длительного срока в бассейнах с хищником, проявляет экологически более адекватные поведенческие реакции и обладает более высокими адаптивными возможностями ЦНС, чем особи контрольной группы. Это дало основания предполагать, что после выпуска в реку подготовленные рыбы смогут лучше приспособиться к изменившимся условиям среды и дольше сопротивляться пассивному сносу в море.

По мнению тех же авторов (Никоноров, Витвицкая, 1993), наиболее простой и эффективный способ адаптации к выпуску в естественную среду — это выращивание молоди на потоке. Согласно их данным, содержание рыб при разных скоростях течения, не отражаясь на размерах и генетической структуре молоди, приводило к существенным изменениям ее нейробиологических свойств. Особи осетровых рыб, выращенные в рыбоводных емкостях при постоянном потоке воды, проявляли слабо выраженную и быстро затухающую реакцию на индифферентные сенсорные стимулы, обладали лучшими способностями к выработке и сохранению условно-

рефлекторных навыков, а также характеризовались повышенным содержанием и уровнем синтеза РНК в клетках нервной ткани.

Сильное влияние скорости течения на функциональные и молекулярные свойства ЦНС молодежи С.И. Никоноров и Л.В. Витвицкая (1993), прежде всего, объясняют тренировкой плавательной способности рыб. Кроме того, высокая скорость течения уменьшала доступность кормовых организмов и тем самым способствовала тренировке пищедобывательных реакций рыб, а также требовала от них тонкой координации движений для маневрирования. Эти факторы благоприятствовали формированию у молодежи осетровых способности к быстрой адаптации в изменяющихся условиях среды.

Продолжительность выращивания молодежи в заводских условиях.

При выращивании рыб в экологически обедненной среде заводских бассейнов (при сенсорной депривации) на качество заводской молодежи существенное влияние оказывает продолжительность содержания в этих условиях.

Данные, полученные на молодежи осетровых рыб (Касимов, 1980; Касимов и др., 1986; Smith, Collins, 1996; Gwak et al., 2003), свидетельствуют о том, что завершение морфологической дифференцировки и функционального созревания ЦНС у молодежи рыб при длительной задержке в экологически неполноценных искусственных условиях может привести к формированию и закреплению неадекватных стереотипов поведения. Исследования Р.Ю. Касимова (1972) показали, что передержанная молодежь осетровых теряет инстинкт самосохранения, у нее нарушается ряд функций, и она резко начинает отставать в своем развитии от одновозрастных рыб естественного происхождения. В конечном счете, это приводит к снижению потенциальной возможности заводской молодежи адаптироваться к жизни в естественных водоемах.

По мнению С.И. Никонорова и Л.В. Витвицкой (1993) созревание ЦНС крупной молодежи в условиях экологической депривации, имеющей

место в бетонированных бассейнах рыбоводных заводов (с низкой скоростью течения, при отсутствии хищников и кормлении искусственными кормами), неизбежно должно приводить к формированию неадекватных поведенческих навыков.

Проведенные на молоди осетровых рыб исследования пищедобывательной и оборонительной условно-рефлекторной деятельности (Касимов, 1980) показали, что в раннем возрасте (12–20 сут. после вылупления) скорость выработки обоих типов условных рефлексов у дикой и заводской молоди севрюги практически одинакова, тогда как в старшем возрасте (35–50 и 50–70 сут.) дикая молодь обучается лучше, чем заводская.

Многочисленными исследованиями (Краюшкина, 1976, 1983; Пироговский, 1983; Баранникова, 1983; Мамедов, 1991; Касумян 1995) установлено, что формирование организма молоди осетровых, судя по ряду физиологических и морфологических исследований, в основном завершается в возрасте 30–45 дней. Задержка мальков в прудах свыше указанного срока приводит к резкому нарушению физиолого-биохимических показателей и отрицательно сказывается на их выживаемости в естественных водоемах. Аналогичным образом, формирование жестких поведенческих стереотипов становится причиной пониженной способности крупной молоди, по сравнению с мелкой, быстро адаптироваться к изменяющимся условиям внешней среды (Никоноров, Витвицкая, 1993).

Содержание молоди в искусственных условиях может оказать негативное воздействие и на развитие сенсорного комплекса, что также не позволит получить молодь с достаточным уровнем развития адаптивного поведения. По данным Р.Ю. Касимова (1980), у дикой молоди севрюги быстрее вырабатывались условные рефлексы на химические раздражители, а у заводской — на зрительные. Автор считает, что при обитании севрюги в естественных условиях, т.е. в быстро текущей и мутной речной воде, основная функциональная нагрузка ложится на обонятельный анализатор,

тогда как в прозрачной воде бассейнов значительную роль в добывании пищи играет зрительная система (Касимов, 1980).

Программой воспроизводства тупорылого осетра (*Acipenser brevirostrum*) в р. Саванна (Атлантическое побережье США, Южная Каролина) предусматривался выпуск меченой разноразмерной молоди вдоль речного участка протяженностью 220 км. Исследования показали, что тупорылый осетр, выпущенный в возрасте года или старше, проявляет меньшую привязанность к местам выпуска и активно мигрирует, в отличие от особей, выпущенных в более раннем возрасте (Eriksson et al., 1981). Поэтому авторы отмечают, что проблема запечатления должна рассматриваться как одна из важнейших для натурализации заводской молоди в реке.

Эксперимент с молодью японской камбалы (*Paralichthys olivaceus*) (Gwak et al., 2003) продемонстрировал, что значительное влияние на уровень возврата оказывает сезон выпуска. Выпуск рыб осуществлялся в два этапа: ранний выпуск проводили в мае, а поздний в июле, при размерах рыб $42,1 \pm 3,5$ и $40,9 \pm 4,2$ г соответственно. Показано, что рыбы раннего выпуска более эффективно питались и испытывали меньшее давление со стороны хищников. Отношение РНК/ДНК у молоди раннего выпуска было значительно выше, чем у особей позднего выпуска и диких особей. Кроме того, у молоди позднего выпуска отмечено менее эффективное пищевое поведение. Таким образом, заводская молодь японской камбалы раннего выпуска оказалась более способной к адаптации в естественных условиях.

До сих пор нет и единого мнения о сроках выпуска молоди в естественную среду, которые также во многом определяют выживаемость заводской молоди. Хорошо известны негативные последствия длительного содержания молоди в условиях сенсорной депривации и наличие отбора особей с неадекватными стереотипами поведения в условиях рыбоводных заводов (Краюшкина, 1976; Eriksson et al., 1981; Бакштанский и др., 1986; Варнавский, Калинин, 1988; Никоноров, Витвицкая, 1993; Gwak et al., 2003), когда в результате заводская молодь оказывается менее адаптивной

не только вследствие малой экологической «натренированности» (trained), но и вследствие выживания особей с менее адаптивным генотипом, встречаемость которых в природе существенно ниже (Ryabova et al., 2006).

Таким образом, одним из существенных пробелов в технологии искусственного воспроизводства молоди стерляди на сегодняшний день остается вопрос закрепления неадекватных стереотипов поведения у молоди стерляди после выпуска в естественную среду. В результате, ее возможность к адаптации в природных условиях находится на очень низком уровне. Для того чтобы повысить качество выпускаемой молоди необходимо найти пути решения вопроса об ослаблении процессов доместикации у подращиваемых в заводских условиях особей. Только после этого будут решены и задачи повышения жизнестойкости и качества заводской молоди.

2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования питания искусственно полученной молоди стерляди в прудовых условиях проводились в июне-октябре 2010-2012 гг. на Чернозаводском рыбноводном заводе (Некрасовский район, Ярославская область). Данное рыбноводное хозяйство располагается в месте истока р. Черная из оз. Чистое (Горьковское водохранилище) (рис. 2.1.). Получение материала для экспериментальных исследований также проводилось на Чернозаводском рыбноводном заводе автором данной работы.

Сравнительные исследования поведения прудовой и бассейновой молоди стерляди проводились в лаборатории экологии рыб Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН в октябре 2012 г.

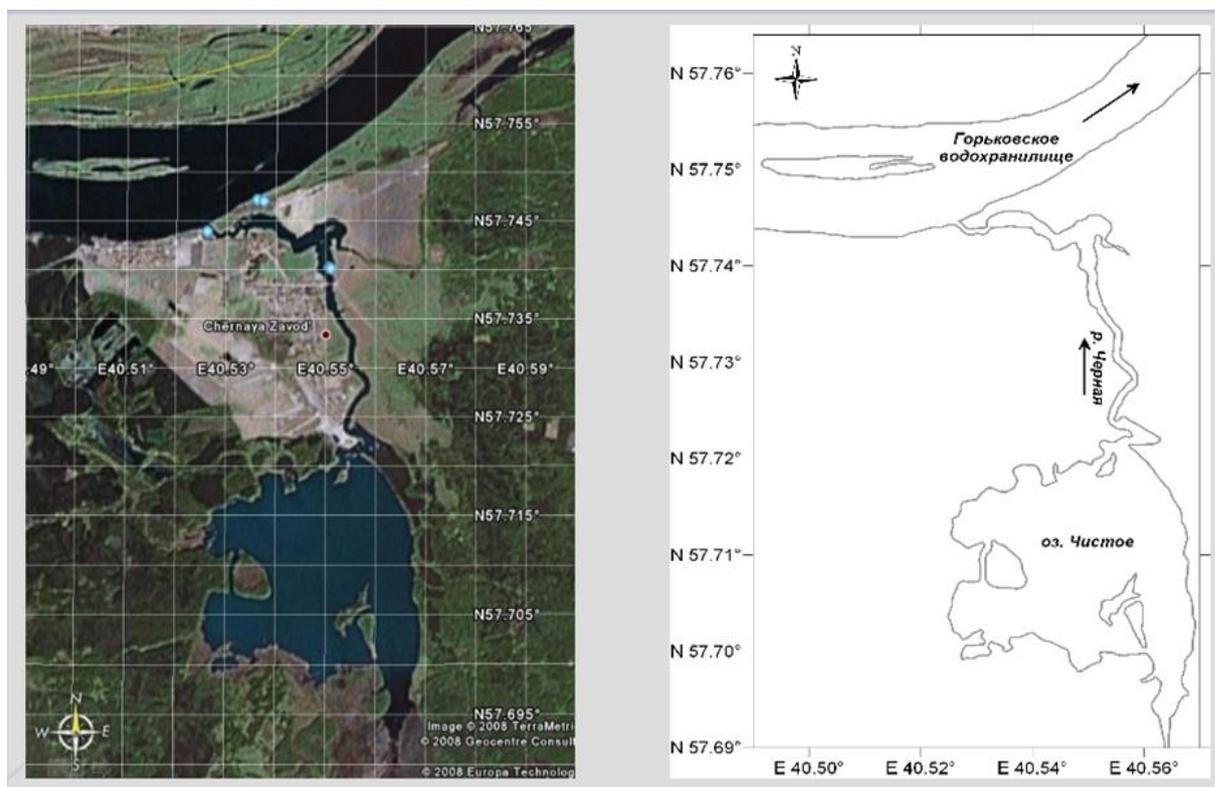


Рисунок 2.1 - Место расположения Чернозаводского рыбноводного завода на истоке р. Черная из оз. Чистое

Чернозаводской рыбноводный завод осуществляет выращивание молоди стерляди с целью ее искусственного воспроизводства. На рыбноводном заводе имеется свое маточное стадо в количестве более 500 экз. По-

полнение производителей производится путем транспортировки пойманных экземпляров стерляди из Чебоксарского водохранилища (Нижегородская область), и в последнее время за счет поимок половозрелых особей из прилегающей акватории рек Волга и Черная. Технология выращивания включает подращивание личинок стерляди, перешедших на внешнее питание, в установках с замкнутым водоснабжением (УЗВ), с последующей пересадкой в адаптационные пруды, из которых молодь стерляди, достигнув навески 6,0 – 6,5 г, выпускается в Горьковское водохранилище.

2.1 Получение рыбопосадочного материала

В конце апреля - начале мая в преднерестовой и нерестовой периоды до наступления температуры воды 12-13 °С осуществляется подготовка производителей к получению икры. Из маточного стада выбираются самцы и самки IV стадии зрелости, с коэффициентом поляризации менее 0.15, которые затем помещаются в заводские бассейны для выдерживания. Количество используемых самок и самцов 5:1 соответственно. С наступлением нерестовых температур 14-16 °С, при КП < 0.09, самкам и самцам делают внутримышечные инъекции суспензии осетрового гипофиза для стимуляции созревания половых продуктов (при концентрации 3 мг/кг. веса рыбы осетрового гипофиза растворенного в 2 мл. физиологического раствора). Проверку производителей, с целью установления готовности их половых продуктов, начинают через 16-20 ч. после инъектирования, в зависимости от температуры воды. У зрелых самцов молока вытекает при легком массажировании брюшка. У зрелых самок при легком массажировании тела из генитального отверстия вытекает полостная жидкость с небольшим количеством икры. Молоки получают от самцов способом отцеживания в сухую посуду. Икру от самок получают методом надрезания яйцеводов (метод С.Б. Подушки). Оплодотворение икры производят «полусухим» способом: на 1 кг икры приливают 7-10 см³ молок от нескольких самцов, разведенной в воде 1:200. В течение 3-5 мин. икру перемешивают с разведенным семенем, после чего жидкость сливают. Оплодотворенную икру обесклеивают

водной суспензией талька, после чего икру промывают чистой водой и переносят на инкубацию в аппараты «Вейса». После этого за сутки перед вылуплением, икру помещают в аппарат «Осетр». Предличинки после вылупления переводят в бассейны УЗВ (рис. 2.2). В них на 8-9 день личинка переходит на экзогенное питание. В этот период молодь начинают кормить живым кормом – науплиями артемии, с постепенным переходом на питание искусственным кормом для осетровых рыб марки Biomar Inicio plus фракцией от 0,15 до 1,1 мм. В заводских бассейнах молодь стерляди выращивается в течение 35 – 40 дней до достижения навески 0,5 – 1,0 г.

Для содержания молоди в установке использованы бассейны ИЦА, квадратные в горизонтальном сечении емкости размерами 2000 * 2000 см. и глубиной 70 см., полезный объем которых составляет 2,0 м³. Плотность посадки предличинки в начале выращивания составляет 25 тыс. экз./м³, при навеске молоди стерляди 1 г. – 12,5 тыс. экз./ м³.



Рис. 2.2. УЗВ на Чернозаводском рыбноводном заводе.

2.2 Прудовая технология выращивания

Перед пересадкой молоди стерляди из бассейнов в пруды в них осуществляется провокационная заливка, с целью гибели промежуточных хозяев паразитов (моллюски). При заполнении прудов для стимуляции разви-

тия естественной кормовой базы производят добавление аммиачной селитры 75-90 кг/га. и суперфосфата 50-90 кг/га. Молодь стерляди навеской 0,5 – 1.0 г. пересаживают в пруды для адаптации к естественным условиям обитания. На Чернозаводском рыбоводном заводе прудовое хозяйство включает в себя 4 выростных пруда, площадью 0.6 га. Молодь стерляди высаживается в выростные пруды по 15-20 тысяч шт. на пруд. Максимальная плотность посадки молоди стерляди навеской 1,5 г. составляет 34 тыс. шт./га или 51 кг/га. Температура воды в летний период держится около 20-23°C. В течение полтора-двух месяцев молодь кормиться естественными кормами и по достижении навески 6.0-6.5 г. выпускается в реки Горьковского водохранилища.

2.3 Исследование питания и пищевого поведения в пруду

Для выяснения роли длительности содержания молоди в заводских бассейна перед высадкой в пруды на её адаптационные возможности в процессе выращивания молоди стерляди нами были проведены эксперименты в пруду Чернозаводском рыбоводном заводе (рис. 2.3).



Рис. 2.3. Экспериментальный пруд на Чернозаводском рыбоводном заводе.

Для проведения эксперимента с июня по октябрь 2010 – 2012 гг. молодь стерляди, полученная искусственным путем от одной пары производителей, содержалась в одинаковых заводских условиях в двух стандартных пластиковых бассейнах ИЦА–17Н (2000 × 2000 × 700 мм) с рабочим объемом 2.0 м³. Количество экспериментального материала составило 1000 шт., средней навеской от 0,5 до 1,0 г. (900 особей для проведения эксперимента и 100 ремонтных особей на случай отхода), плотность рыбопосадочного материала составила 250 шт/м³ или 0,25 кг/м³. Выращивание проходило при температуре 23°C. Кормление осуществлялось искусственным кормом для осетровых рыб фирмы BioMar INICIO Plus G фракцией 0.5 – 1.1 мм, с периодичностью каждые 6 ч. Объем задаваемого корма устанавливали в соответствии с рекомендациями производителя. При раздаче корма осуществлялся визуальный контроль за его потреблением.

25.06.2010-2012 гг. первая группа исследуемых особей (300 шт.; группа В1), средней навеской 1,36 г., выпускалась в пруд площадью 2500 м² (50 × 50 м), плотность посадки 1,2 тыс. шт./га или 1,6 кг/га. Вторая группа (300 шт.; В2), средней навеской 9,26 г., была помечена подрезанием первой половины лучей анального плавника и выпущена в этот же пруд 25 июля, плотность посадки составила 2,4 тыс. шт./га или 12,7 кг/га. Третья группа особей (300 шт.; В3), средней навеской 18,22 г, также помеченные, но подрезанием второй половины лучей анального плавника, – 25 августа (рис. 2.4.). Плотность посадки молоди стерляди средней навеской 9,62 гр. после высадки третьей группы составила 3,6 тыс. шт./га или 34,6 кг/га. При контрольных обловах по этим меткам определяли время выпуска каждой пойманной особи в пруд. При зарастании лучей на плавниках, происходило обновление меток.

В пруду, с момента выпуска первой группы особей, раз в 10 дней отбирались пробы планктона и бентоса, а у молоди, отловленной мальковой волокушей, исследовали содержимое желудочно-кишечного тракта, изме-

ряли длину и массу тела. Содержание в прудах продолжалось до 28 сентября.

Пробы зоопланктона отбирались ведром, через малую планктонную сеть Джели с газом № 76, процеживалось 50 л воды. Проба фиксировалась 4%-ным формалином. Зообентос отбирался коробчатым дночерпателем Экмана-Берджа по две повторности на станцию. Образцы промывались через сито из мельничного газа № 17 и фиксировались в 4%-ном формалине. Камеральная обработка проводилась в лабораторных условиях по стандартной методике. Организмы определялись по возможности до вида или более крупных таксонов, подсчитывались и взвешивались на торсионных весах. Зоопланктон и зообентос анализировался по численности, биомассе, доминирующим группам и видам.

Проанализировано питание 173 экз. бассейновой и прудовой молоди стерляди. В начале анализа измеряли весовой и линейный рост каждой особи. Оценивали общий вес содержимого в желудочно-кишечных трактах стерляди и долю каждой группы организмов в % от общего веса содержимого у молоди стерляди разных выпусков к концу периода прудового выращивания.



Рис. 2.4. Схема эксперимента 2010 - 2012 гг.

Определены следующие показатели: качественный и количественный показатель спектра питания стерляди, общий индекс наполнения желудочно-кишечных трактов, частные индексы наполнения кормовых организмов. При обработке материалов по питанию молоди стерляди использовали счетно-весовой метод.

2.4 Сравнительный анализ уязвимости прудовой и бассейновой молоди для хищника

Для сравнительного исследования эффективности оборонительного поведения у молоди стерляди, выращенной в прудах и в бассейнах, был проведен эксперимент в заводском пруду площадью 2500 м². В пруд были помещены 150 шт. молоди стерляди от 1 выпуска (В1), средней навеской 14,6 г., и 150 шт. от 4 группы особей (В4), содержавшихся все время в заводских бассейнах, средней навеской 17,5 г. В качестве буферного вида в пруд было высажено 150 шт. молоди сазана (*Cyprinus carpio* L.), средней навеской 16 г. Плотность посадки молоди составила 1,8 тыс. шт./га. К молоди были подсажены хищники – 4 судака (*Sander lucioperca* L.). Сроки проведения эксперимента – 10 дней, в период с 28 сентября по 8 октября 2012 г.

После 10 дней эксперимента молодь каждой группы была подсчитана. У хищников, отловленных в пруду, было проанализировано содержимое желудков.

2.5 Сравнительное исследование питания стерляди, выпущенной в естественную среду обитания из адаптационных прудов и из заводских бассейнов

С целью исследования питания искусственно выращенной стерляди после выпуска в естественную среду в 2012 г. в Угличском водохранилище на русловом участке против устья р. Нерль (глубина 12,5 м) донным тралом были выловлены 12 шт. двухлеток стерляди. Размер особей колебался от 18 до 22 см. По данным Верхневолжского отделения ГосНИОРХа (г. Конаково) в 2011 г. в начале сентября в этом районе с Конаковского рыбо-

водного завода выпускалась молодь стерляди (общее количество 7000 шт., навеска 2,5 – 3,5 г). У этих особей было проанализировано содержимое желудочно-кишечного тракта. На месте были отобраны пробы бентоса для анализа состояния кормовой базы.

Для сравнения в р. Черная были отловлены 7 шт. двухлеток стерляди, выпущенные с Чернозаводского рыбоводного завода. Средняя длина особей составляла 33 см, ср. масса – 160,8 г. Было проанализировано содержимое желудочно-кишечного тракта. На месте были отобраны пробы бентоса для анализа кормовой базы.

2.6 Лабораторные исследования пищевого поведения

Сравнительные исследования поведения прудовой и бассейновой молоди стерляди проводились в лаборатории экологии рыб Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН в октябре 2012 г. Объект исследования – стерлядь, выращенная разными способами: 1 группа – прудовая молодь, высаженная в пруд с 10 июля по 8 октября 2012 г. (B1), 2 группа – бассейновая молодь, постоянно содержащаяся в бассейнах завода (B4). Для лабораторных экспериментов из обеих групп отбирались рыбы одинаковых размеров (средний размер 14 см).

В два аквариума с площадью дна 0,8 м², на дно которых насыпался слой песка, помещались по 5 шт. выращенной разным способом молоди стерляди (рис. 2.5). Опыты с каждой группой рыб ставили в отдельных аквариумах, которые были оборудованы сходным образом. Трижды в сутки (утром, днем, вечером) в течение 15 мин. осуществлялось кормление молоди стерляди живыми подвижными личинками хирономид (*Chironomus plumosus* со средней навеской $7,5 \pm 0,11$ мг.), которые закапывались в песок по всей площади аквариумов. После каждого кормления подсчитывалось количество съеденных личинок хирономид для оценки интенсивности питания. Визуально регистрировалась двигательная активность.



Рис. 2.5. Экспериментальные аквариумы исследования пищевого поведения в 2012 г.

При питании на песчаных субстратах рыбы оставляют «воронки» – нарушения поверхности субстрата, распределение которых показывает, какая именно тактика поиска использовалась прудовыми и бассейновыми особями. Распределение воронок регистрировалось визуально после каждого кормления.

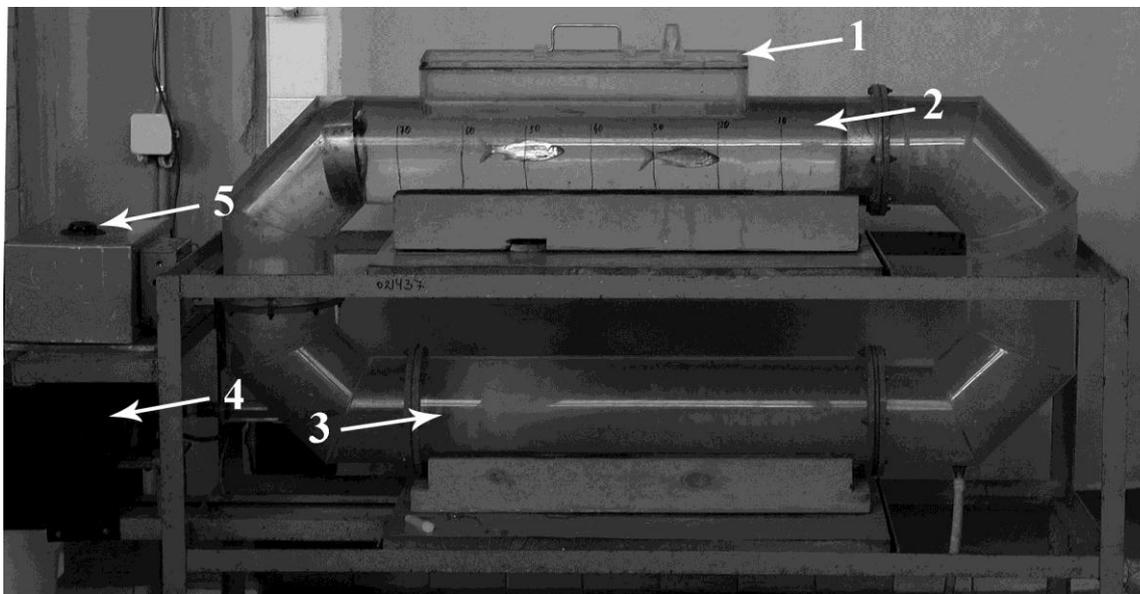
Для оценки достоверности различий между показателями молодежи разных выпусков использовался U-критерий Манна – Уитни. Статистическую обработку материалов проводили на персональном компьютере с использованием стандартных статистических программ.

2.7 Сравнение плавательной способности

В лабораторных условиях проводился сравнительный анализ плавательной способности прудовой и бассейновой молодежи. Тестирование проводили с помощью специальной гидродинамической установки (Рис. 2.6).

Рыб помещали в экспериментальную камеру установки, и после пятиминутной адаптации с помощью электромотора, снабженного винтом, создавалось течение. Максимальная скорость течения, развиваемая установкой, достигала 120 см/с. В установку по очереди по 1 шт. помещалась молодежь стерляди различных групп (В1; В4). С помощью визуальных

наблюдений регистрировалось: максимальная скорость течения (см/с) при которой молодь стерляди сносило к противоположной стенке экспериментальной камеры, а также время (с), в течение которого молодь стерляди была способна противостоять течению.



1 – крышка экспериментальной камеры, 2 – экспериментальная камера,
3 – винт, 4 – электромотор, 5 – блок управления

Рисунок 2.6 - Установка по определению плавательной способности рыб

2.8 Оценка эффективности искусственного воспроизводства стерляди

Для оценки эффективности искусственного воспроизводства молоди стерляди в Горьковском водохранилище были использованы данные многолетних наблюдений ихтиологической службы Ярославского областного отдела ФГБУ "Верхневолжрыбвод".

Были проанализированы материалы по фактам задержания сотрудниками Ярославского межрегионального отдела Верхневолжского территориального управления Росрыболовства, Северного ЛУ МВД России на транспорте и ОР ППС Тутаевского МО МВД России браконьеров незаконно добывавших стерлядь. Экспертиза рыбы из браконьерских уловов проводилась сотрудниками Ярославского областного отдела ФГБУ «Верхневолжрыбвод». Обработка ихтиологического материала проводилась по

общепринятой методике И.Ф. Правдина «Руководство по изучению рыб» (1966), определялся видовой состав, численность, возраст и ихтиомасса. Пол рыбы определялся с помощью ультразвукового исследования с помощью аппарата УЗИ и биопсии.

3 СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РОСТА И ПИТАНИЯ МОЛОДИ СТЕРЛЯДИ В ПРУДАХ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СРОКА ПРЕДВОРИТЕЛЬНОГО ВЫРАЩИВАНИЯ В ЗАВОДСКИХ БАССЕЙНАХ

Насколько велики различия в питании и поведении бассейновой и прудовой молоди стерляди, каковы их причины и является ли пересадка в адаптационные пруды эффективным способом подготовки заводской молоди к выпуску в естественную среду, способен ли этот способ увеличить ее выживаемость?

3.1 Питание молоди стерляди в пруду рыбоводного завода в зависимости от времени выпуска из заводских бассейнов

По данным В. В. Мильштейна (1972), уровень развития кормовой базы для нормального роста молоди стерляди в пруду должен характеризоваться следующими показателями: планктон – более 3 г/м³, бентос – более 5 г/м².

Впервые анализ состояния кормовой базы выростных прудов Чернозаводского рыбзавода был проведен в 2007 г. сотрудниками Института биологии внутренних вод РАН. Основную часть бентосных организмов составили личинки водных насекомых – хирономид и мокрецов (сем. *Ceratopogonidae*), с явным преобладанием хирономид. В экспериментальном пруду обнаружены личинки сем. *Chironomidae*, причем основную часть составляют личинки рода *Chironomus* (личинки *Ch. gr. plumosus*) с численностью до 1240 экз./м² и средней биомассой 2,5 г/м² (Малина, 2010).

Кормовая база пруда в период проведения эксперимента по бентосу составила: в 2010 г. – от 9,11 до 11,01 г/м², в 2011 г. - от 1,44 до 77,11 г/м², в 2012 г. – от 3,16 до 18,48 г/м² (табл. 3.1).

Основные донные объекты питания в пруду представлены 6 видами личинок хирономид: *Chironomus plumosus*, *Endochironomus albipennis*, *Glyptotendipes gripekoveni*, *Cryptochironomus defectus*, *Anatopynia plumipes*, *Procladius ferrugineus* (см. приложение А). Мокрецы сем. *Ceratopogonidea* и

черви *Oligochaeta* присутствовали в наименьших количествах. К концу лета – в начале осени в кормовой базе отмечались поденки, личинки сем. *Tabanidae* и личинки ручейников. В 2012 г. в течение всего эксперимента в кормовой базе распространились личинки стрекоз *Coenagrion vernale*, *Cordulia aeneaturfosa*, поденок *Cloeon dipterum*, куколки трибы *Chironomini*, водные клопы сем. *Corixidae* (гребляки) *Sigara distincta*, а также личинки ручейников *Phryganea bipunctata*. За счет того, что вес каждого представителя таких водных беспозвоночных как, поденки, личинки стрекоз и ручейников составляет от 7- 150 мг., биомасса бентоса достигает значительных величин.

Ведущими организмами зоопланктона являются представители типично реофильного комплекса (ветвистоусые ракообразные). Кормовая база по планктону составила: в 2010 г. - от 0,48 до 5,77 г/м³, в 2011 г. – от 0,72 до 1,74 г/м³, в 2012 г. от 1,82 до 10,07 г/м³ (табл. 3.1).

Таблица 3.1 - Биомасса кормовых организмов в пруду в период проведения эксперимента 2010-2012 гг.

Дата Биомасса	2010 г.		2011 г.		2012 г.	
	бентос, г/м ²	планктон г/м ³	бентос, г/м ²	планктон г/м ³	бентос, г/м ²	планктон г/м ³
09.07	-	-	-	-	5,09	1,98
21.07-26.07	9,11	2,76	1,44	1,01	15,78	1,82
01.08-06.08	-	-	-	0,72	13,83	2,33
12.08-13.08	13,28	5,77	-	-	3,16	8,3
24.08	-	-	-	-	13,56	10,07
01.09-05.09	-	0,48	9,7	0,77	-	-
10.09	-	-	-	-	9,97	9,57
22.09	-	-	-	-	18,47	5,02
01.10-8.10	11,01	1,31	77,11	1,74	7,42	2,56

В зоопланктоне отмечены представители эврибионтных видов, а именно преобладал отряд ветвистоусых ракообразных отр. *Cladocera*:

Daphnia longispina, *D. cucullata*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Scapholeberis mucronata*, *Chydorus sphaericus*, *Simocephalus vetulus*, *Sida crystallina*, *Eurycercus lamellatus*, *Polyphemus pediculus* (см. приложение А). Отр. Cyclopoidea отличался меньшим разнообразием. В водоеме присутствовали *Macrocyclops albidus*, *Microcyclops varicans*, *Microcyclops gracilis*, *Thermocyclops crassus*. Кроме этого, в толще воды обитала коретра *Chaoborus sp.*

В течение периода проведения эксперимента в пруду количество естественной кормовой базы для питания молоди стерляди соответствовало норме. Основными донными объектами питания в пруду были личинки хирономид *Chironomus plumosus*, поденок *Cloeon dipterum*, стрекоз, водные клопы сем. Corixidae (гребляки), *Sigara distincta*.

Следовательно, показатели биомассы кормовых организмов в экспериментальном пруду вполне соответствовала уровню, указанному В. В. Мильштейном (1972) и необходимому для нормального роста молоди стерляди в пруду.

При этом биомасса бентоса характеризовалась относительной стабильностью в период проведения эксперимента. Минимальные значения биомассы планктона регистрировались в начале периода прудового подращивания (июнь) и в конце (октябрь), в остальное время ее показатели были не менее 3 г/м³. Кроме того, плотность посадки молоди в экспериментальном пруду после выпуска группы ВЗ составляла всего 3,6 тыс. шт./га, тогда как рабочая плотность посадки, предусмотренная в этих же прудах технологией, составляла 34 тыс. шт./га или 51 кг/га при тех же начальных навесках молоди.

Исходя из этого, мы можем сделать вывод, что при таком уровне развития кормовой базы в экспериментальном пруду в течение периода проведения эксперимента молодь стерляди не испытывала недостатка в кормовых организмах. Следовательно, фактическое развитие кормовой

базы в экспериментальном пруду не оказывало решающего влияния на её темп роста при ежемесячном увеличении ее плотности.

Материал для сравнительного анализа питания бассейновой и прудовой молоди стерляди различного срока предварительного выращивания в заводских бассейнах был собран в 2010-2012 гг. в пруду на Чернозаводском рыбоводном заводе. Зарастаемость пруда высшей водной растительностью составлял менее 20 %. Преимущественное распространение получили такие виды как осока, тростник и стрелолист. Растительные сообщества были приурочены к прибрежной зоне. Грунт характеризовался широким разнообразием. Дно пруда представлено не заиленным песком с растительностью, у поверхности по периметру обложено камнем. Первые пробы молоди стерляди на анализ желудочно-кишечного тракта были взяты через 10 дней после выпуска в пруд из заводского бассейна.

Вес содержимого в желудочно-кишечных трактах у молоди первого и второго выпусков в конце периода прудового выращивания был достоверно выше, чем у молоди третьего выпуска. В 2012 г. у молоди третьего выпуска вес пищевого комка был более чем в 2 раза выше, чем у четвертого выпуска. У молоди первого и второго выпусков эти показатели были близки (табл. 3.2).

В качественном отношении пищевые спектры питания стерляди разных сроков выпуска оказались сходными (рис. 3.1). Основу пищи составляли личинки хирономид и поденок, часто встречались в 2010 и 2012 гг. водяные клопы сем. Corixidae, личинки стрекоз и ручейников Nematoda встречались единично, в 2011 г. эти организмы полностью отсутствовали. Также доля личинок комаров *Chaoborus sp.* не была многочисленна.

Планктонные организмы входили в общий состав пищевого комка в течение всего периода прудового содержания. В исследуемые года была прослежена тенденция увеличения доли планктонных организмов в составе пищи в зависимости от времени пребывания молоди стерляди в заводских бассейнах. В начале периода прудового содержания планктонные ор-

ганизмы встречались единично у первого и второго выпусков. У третьего выпуска количество представителей Cladocera + Cyclopoida увеличилось и составило в среднем 15% в 2011-2012 гг.

Таблица 3.2 - Общий вес содержимого желудочно-кишечных трактов стерляди и доля каждой группы организмов в % от общего веса содержимого у молоди стерляди разных выпусков к концу периода прудового выращивания

Группа молоди	Вес содержимого, мг.	Доля групп организмов, %					
		отр. Diptera, сем. Chironomidae	отр. Ephemeroptera	кл. Nematoda	отр. Cladocera + отр. Cyclopoida	отр. Diptera, сем. Chaoboridae (Chaoborus sp)	клопы сем. Corixidae, стрекозы, ручейники
2010 г.							
B1	97,6±19.2	51,5±8,2	40,7±5,3	0,6±0,11	0,03±0,03	0,3±0,09	6,8±1,8
B2	76,0±18.2	25,8±6,4	46,2±7,1	0,05±0,03	0,04±0,02	0,7±0,1	27,3±4,9
B3	68,1±22.2	30,0±6,9	41,5±4,8	0,06±0,04	0,09±0,02	2,2±0,1	26,1±6,1
2011 г.							
B1	209,1±168.2	45,9±4,7	51,5±5,5	-	0,08±0,01	2,5±0,6	0,07±1,5
B2	205,5±73.4	36,6±3,8	57,3±5,8	-	0,99±0,04	5,1±0,1,3	-
B3	132,2±30.9	9,0±4,1	71,8±6,2	-	16,1±3,4	3,1±0,3	-
2012 г.							
B1	180,3±35,3	76,5±0,1	20,41±2,3	0,01±0,0007	-	3,1±0,3	0,5±0,4
B2	159,8±49,7	29,1±13,5	62,60±0,5	0,11±0,05	3,6±0,99	0,7±0,3	4,2±0,8
B3	80,6±80,6	23,0±9,8	60,17±5,9	0,42±0,05	15,5±2,4	0,35±0,13	0,9±0,7
B4	34,0±24,1	34,4±9,9	48,53±11,7	-	15,7±5,9	0,51±0,32	0,9±0,2

Также прослеживается динамика количественного состава личинок хирономид в пище стерляди. У молоди второго и, особенно, третьего выпусков во время исследования доля личинок хирономид была значительно

ниже, чем у первой группы и возростала доля других организмов. Например, в 2010 г. количество личинок хирономид у особей второго и третьего выпусков существенно снижается по сравнению с первым выпуском, но за счет этого содержание водяных клопов семейства Corixidae становится выше в 2–4 раза, чем у первого.



1 – первый выпуск (B1), 2 – второй выпуск (B2), 3- третий выпуск (B3)

Рисунок 3.1 - Спектр питания молоди стерляди разных выпусков к концу периода прудового содержания

Сравнение содержимого желудочно-кишечных трактов молоди стерляди, различных сроков предварительного выращивания в заводских бассейнах, показало, что особи, которые более продолжительное время

прибывали в заводских установках (В3), при выпуске в пруд начинали постепенно переходить на питание естественной пищей. Особи более раннего выпуска (В1) сразу питались пищей характерной для взрослой рыбы в естественной среде.

Содержимое желудочно-кишечных трактов у молоди стерляди разных сроков выпуска в конце периода прудового подращивания различалось в количественном отношении. Индекс наполнения у молоди первого и второго выпусков был достоверно выше, чем у молоди третьего выпуска (табл. 3.3). Максимальные частные индексы наполнения у молоди первого выпуска были отмечены для личинок хирономид и личинок поденок. Для остальных организмов, среди которых доминировали клопы семейства Corixidae ($3.0 \pm 1.9 \text{ ‰}$), этот индекс составлял чуть более 3.25 ‰ .

У молоди второго и третьего выпусков прудовой молоди стерляди частный индекс для личинок хирономид был более чем вдвое ниже, чем у первой группы, а для водяных клопов семейства Corixidae – в 2 раза выше. Кроме того, значительные различия наблюдались и в частных индексах для нематод: при незначительных абсолютных значениях этого показателя, у молоди первой группы он был на порядок выше, чем у молоди второй и третьей групп. Частные индексы для планктонных организмов у особей указанных групп были незначительными и достоверно не различались.

Сходный спектр прудового питания молоди осетровых, в раннем возрасте выпущенной в пруды, отмечают и другие авторы. Так, по данным В.В. Мильштейна (1959) по характеру питания в прудах осетровых заводов мальки являются полифагами. Это позволяет наиболее полно использовать кормовые ресурсы пруда и потреблять одновременно кормовые организмы различных классов, типов и размеров, переходить от потребления одного кормового объекта к другому. В прудах молодь осетровых по исследованиям В. В. Мильштейна (1959) питается представителями семейств Chironomidae (*Chironomus*, *Glyptotendipes*, *Procladius*,

Endochironomus, Tanytarsus, Polypedilum) и Cladocera (*Daphnia magna, D. pulex, Ceriodaphnia, Bosmina, Moina*).

Таблица 3.3 - Общий и частные индексы наполнения желудочно-кишечных трактов у молоди стерляди разных выпусков к концу периода прудового выращивания.

Группа молоди стерляди	Индекс наполнения, ‰	Частные индексы наполнения, ‰				
		отр. Diptera, сем. Chironomidae	отр. Ephemeroptera	кл. Nematoda	отр. Diptera, сем. Chaoboridae (Chaoborus sp)	сем. Corixidae, отр. Odonata, отр. Trichoptera
2010						
B1	43,1 ± 15,2	22,2 ± 8,8	17,5 ± 7,1	0,25 ± 0,09	0,1 ± 0,02	3,0 ± 1,9
B2	40,7 ± 10,4	10,5 ± 4,9	18,8 ± 6,3	0,02 ± 0,011	0,3 ± 0,07	11,1 ± 3,8
B3	23,9 ± 6,8	7,2 ± 3,1	9,9 ± 6,1	0,02 ± 0,004	0,5 ± 0,05	6,2 ± 1,7
2011						
B1	42,4 ± 4,2	19,5 ± 1,9	21,9 ± 2,2	-	1,1 ± 0,1	0,03±0,002
B2	41,1 ± 0,7	15,2 ± 0,2	23,8 ± 0,4	-	2,10 ± 0,03	-
B3	25,6 ± 1,3	3,3 ± 0,2	22,2 ± 1,1	-	0,17 ± 0,009	-
2012						
B1	36,9 ± 1,9	28,1 ± 1,5	7,5 ± 0,4	0,003±0,0001	1,16 ± 0,06	0,2 ± 0,01
B2	29,0 ± 0,4	8,2 ± 0,11	18,2 ± 0,2	0,03 ± 0,0004	0,21 ± 0,002	1,25 ± 0,01
B3	23,7 ± 1,1	6,3 ± 0,25	16,8 ± 0,7	0,11 ± 0,004	0,09 ± 0,003	0,27 ± 0,01
B4	18,3 ± 0,8	7,5 ± 0,28	10,5 ± 0,4	-	0,11 ± 0,004	0,21 ± 0,008

В период выпуска молоди из прудов, когда биомасса хирономид и дафний резко уменьшается, в кишечниках довольно часто попадают жуки *Berosus*, *Corixa* и личинки стрекоз. Излюбленной пищей осетровых является сем-во Chironomidae, и только при их недостатке, они заменяются другими кормовыми организмами, например, крупным планктоном (*Daphnidae*) (Мильштейн, 1959).

По данным А. Д. Рождественской (1966), в питании молоди стерляди в прудах в первое время бентосные организмы составляют 52,1 % от массы пищевого комка, из них хирономиды 32,2 %. Остальные 47,9 % составляет зоопланктон, а именно *Daphnia longispina* (45,9 %).

Г. П. Фомин (1983) отмечал, что основное место в питании молоди стерляди в пруду на протяжении почти всего выращивания занимали организмы бентоса (67,4 % пищевого комка), преимущественно Chironomidae (50,8 %), и в меньшей степени зоопланктон (32,6 %) – в основном представители Cladocera (20,7 %). Редкими были олигохеты и мизиды. Из Chironomidae наибольшую массу в пище стерляди имели *Chironomus plumosus*, *Glyptotendipes gripekoveni*, *Polypedilum nubeculasum*, *Cryptochironomus defectus*. Из Cladocera обычно встречались *Daphnia longispina*, *D. cucullata*, реже *D. pulex* и *Chydorus* sp. (Фомин, 1983).

В естественных условиях молодь стерляди с момента перехода на активное питание начинает потреблять бентосные организмы, в основном личинок хирономид (Желтенкова, 1964).

В р. Сура пища стерляди массой от 600 до 3500 г. в весеннее время на 90,2-100 % по массе состояла из личинок и куколок хирономид. Кроме них встречались мелкие сферииды, ручейники, двукрылые (Ненашев и др., 2004).

В Волгоградском водохранилище на долю бентоса в питании стерляди приходилось 80 % массы пищевого комка, более 20 % которого составляют личинки хирономид. Из 44 видов этих личинок, отмеченных в бентосе водохранилища, в пище стерляди встречались 26 видов, в основном пелофильные формы (Закора, 1974). По данным из р. Свияга, основным компонентом питания стерляди были личинки и куколки хирономид (61 % по массе) (Капкаева, Хайбуллина, 1989). В других районах ареала этого вида представители отр. Diptera и, в частности, хирономиды, так же составляют основу питания сеголеток в течение

нагульного сезона (Болдина, 1961, 1966; Рождественская, 1966; Ненашев и др., 2004; Новоселов, 2004; Стрельникова, 2012).

Исследованиями Л. Н. Лапицкой (1954) установлено, что существенную роль в питании взрослой стерляди Цимлянского водохранилища в течение всего вегетационного периода играли личинки хирономид (65-100 % массы пищевого комка). На участках Чирского, Потемкинского и Приплотинного плесов, очень большое, а иногда и ведущее место в придонных слоях занимали низшие ракообразные (Copepoda, Cladocera – 49-90 % массы пищевого комка). Совершенно отсутствовали в пище стерляди моллюски и олигохеты, обитающие в толще ила.

Питание стерляди в русловой части р. Северной Двины в 1997 – 1999 гг. состояло из 3 типов корма: членистоногих (Arthropoda), включавшие класс насекомых (Insecta), незначительного количества моллюсков (Mollusca) и остатков растительной пищи (Новоселов и др., 2000; Новоселов, 2004). Анализ содержимого желудочно-кишечных трактов стерляди свидетельствовал о стенобионтном характере питания. В количественном отношении питание северодвинской стерляди почти полностью (на 99,4 %) состояло из личинок насекомых. Они были представлены отрядами двукрылых Diptera (71,0 %), ручейников Trichoptera (21,6 %) и поденок Ephemeroptera (6,8 %), а также незначительное количество моллюсков – 0,1 %. Среди двукрылых доминировали личинки хирономид Chironomidae (70,7 %); были представлены единично личинки симуллиид Simuliidae (0,2 %) и мокрецов Heleidae (0,1 %).

Состав пищи стерляди в р. Енисей, где преобладали галечные грунты, состоял из личинок мошек. В низовьях р. Енисей доминировали реофильные группы личинок поденок. В верхнем и среднем течении реки пища стерляди состояла из личинок ручейников, хирономид и мошек, в меньшей степени – амфипод и моллюсков. В качественном отношении рацион молоди стерляди мало отличался от состава пищи, обитающих на тех

же участках взрослых особей, молодь потребляла исключительно зообентос, но более мелких размеров (Заделенов, 2004).

Особенностью питания стерляди является то, что даже при наличии выраженного преобладания определенного кормового объекта, спектр питания стерляди остается достаточно широким (Лукин, 1947; Загора, 1974; Капкаева, Хайбуллина, 1989; Рождественская, 1966; Ненашев и др., 2004; Новоселов, 2004; Стрельникова, 2012). В Волгоградском водохранилище, несмотря на значительное доминирование хирономид, видовой состав пищи стерляди насчитывал 69 различных кормовых объектов. Самыми многочисленными были личинки ручейников, реже встречались олигохеты, личинки стрекоз, веснянок, поденок и других насекомых. Кроме того, встречались такие бентосные организмы, как моллюски, среди которых наиболее обычны – дрейссена (*Dreissena polymorpha*) и различные виды сфериид (Лукин, 1947). В р. Свияга, помимо личинок хирономид, встречались личинки других насекомых, а также пиявки, олигохеты и моллюски (Капкаева, Хайбуллина, 1989).

Поэтому при снижении биомассы основных кормовых организмов, например, в результате массового вылета хирономид или других факторов, стерлядь легко переходит на питание другими видами корма. Это может сопровождаться даже сменой доминирующих групп кормовых организмов (Болдина, 1966; Рождественская, 1966; Новоселов и др., 2000; Новоселов, 2004; Стрельникова, 2012).

Так, в Северной Двине с изменением уровня режима, интенсивность использования тех или иных видов корма существенно изменялась. При сохранении общего характера питания, основанного на использовании водных личинок насекомых, происходит смена доминирующих кормовых объектов. В многоводный год (1998 г.) пищевой спектр сузился до одной группы кормовых объектов – личинок насекомых (100 %). При этом количество двукрылых, представленных личинками хирономид составило лишь 6,6 %. В то же время резко возросло значение

ручейников в питании стерляди (до 80,1 %). Личинки поденок составили 13,3 %. Изменение характера питания в годы с разной водностью связано с приуроченностью кормовых организмов к различным биотопам русла реки (Новоселов и др., 2000). Г. П. Фомин (1983) отмечал, что есть группы кормовых организмов, которые используются молодью непостоянно и в небольших количествах, но при массовом появлении их доля в питании значительно возрастает, а в некоторых случаях они начинают доминировать над основными объектами питания (до 81 % от массы пищевого комка). К таким организмам относятся личинки жуков, клопов, ручейников, поденок, веснянок, стрекоз.

Наши данные по питанию прудовой молоди разных сроков выпуска из заводских бассейнов показывают, что спектр питания молоди стерляди первого выпуска наиболее близок к питанию стерляди в естественной среде. Полученные результаты показывают, что пища молоди первого выпуска в среднем на 52,2 % состояла из организмов инфауны, обитающих в толще донного субстрата, тогда как у рыб второго и третьего выпусков доля этих организмов не превышала 30 %, а доминировали беспозвоночные эпибентоса, обитающие на поверхности дна. На преимущественное питание стерляди первого выпуска инфауной указывает и существенно большее содержание в их желудочно-кишечных трактах нематод.

Сходные результаты были получены при первых исследованиях питания ранней молоди стерляди в выростных прудах прудовой базы Института биологии внутренних вод РАН в 1998 г., когда она была высажена в пруды после выращивания в бассейнах в течение 20 дней. Анализ содержимого желудочно-кишечного тракта показал, что основными объектами питания мальков в прудах являлись личинки хирономид (20-80 %) и представители Cladocera, в основном *D. magna* (6-60 %). Доля других организмов (Cyclopoidea, Ostracoda, личинки насекомых, олигохеты) не превышала 15 % (Герасимов, 2004).

Следовательно, спектр питания молоди первого выпуска в большей степени, чем у второй и третьей групп, соответствовал спектру питания дикой стерляди в естественных условиях, т.е. широкий спектр пищевых организмов с выраженным доминированием личинок хирономид.

Сходная ситуация описана и для молоди семги (*Salmo salar*) (Орлов и др., 2006). При сравнении питания дикой и заводской молоди оказалось, что у заводских рыб в пищевом комке доминировали личинки ручейников с домиками, куколки и имаго различных насекомых, которые для дикой молоди являются случайными или второстепенными объектами питания. Кроме того, у заводской молоди наблюдался высокий процент содержания непищевых частиц. Дикая молодь предпочитает питаться беспозвоночными, которые сносятся по течению, т.е. дрифтом. Дикая молодь способна удовлетворить свои пищевые потребности, схватывая пищевые частицы в сложных гидродинамических условиях, в присутствии конкурентов и хищников. У заводских рыб подобные навыки недостаточно развиты, к тому же они чаще, чем дикие особи, путают съедобные и несъедобные частицы дрифта. В результате, заводская молодь вынуждена использовать нетипичный для дикой молоди лососевых способ питания – собирать не свойственные ей кормовые организмы со дна или с камней. Это приводит к тому, что изначально более упитанная заводская молодь семги уже за первые 40 суток после выпуска в реку теряет до 50 % полостного жира (Митанс, 1970; Шустов, 1980; Бакштанский, 1981).

Сходная картина наблюдалась и в нашем случае, когда после выпуска в пруды у молоди второго выпуска приросты были минимальными, а у третьего – масса тела имела тенденцию к снижению.

По данным Р.Ю. Касимова (1980), длительное выращивание молоди в бассейнах не позволяет получить молодь с достаточно развитыми навыками для эффективного функционирования в естественной среде. Например, автор считает, что у дикой молоди севрюги в быстро текущей и мутной речной воде быстрее вырабатываются условные рефлексы на

химические раздражители, а у заводской молоди, до выпуска содержащейся в прозрачной воде бассейнов, на зрительные. Поскольку в естественной среде основная функциональная нагрузка при добывании пищи ложится на обонятельный анализатор, то заводская молодь значительно проигрывает дикой в эффективности добывания пищи.

Следовательно, и в нашем случае длительное выращивание молоди в условиях заводских бассейнов приводит к тому, что её спектр питания значительно отличался от спектра питания молоди первого выпуска. Спектр питания молоди стерляди первого выпуска наиболее близок к питанию дикой молоди в естественной среде. Молодь второго и третьего выпуска, несмотря на доминирование в бентосе личинок хирономид, предпочитали эпибентосных личинок поденок, и даже планктон.

3.2 Рост молоди стерляди в пруду рыбоводного завода в зависимости от длительности содержания в заводских бассейнах

В 2010 г. молодь первого выпуска в конце периода прудового выращивания превосходила молодь второго и третьего выпусков по массе ($B1 > B2, p < 0,001$; $B1 > B3, p < 0,05$) и длине тела ($B1 > B2, p < 0,001$; $B1 > B3, p < 0,05$) (рис. 3.2). Особи второго и третьего выпусков не имели достоверных различий ни по массе ($p = 0,19$), ни по длине тела ($p = 0,21$).

В 2011 г. молодь первого выпуска в конце периода прудового выращивания превосходила молодь второго и третьего выпусков по массе ($B1 > B2, p < 0,05$; $B1 > B3, p < 0,001$) и длине тела ($B1 > B2, p < 0,05$; $B1 > B3, p < 0,001$) (рис. 3.2).

В 2012 г. молодь первого выпуска в конце периода прудового выращивания превосходила молодь второго, третьего и четвертого выпусков по массе ($B1 > B2, p < 0,05$; $B1 > B3, p < 0,001$; $B1 > B4, p < 0,05$) и длине тела ($B1 > B2, p < 0,05$; $B1 > B3, p < 0,001$; $B1 > B4, p < 0,001$) (рис. 3.2).

Окончательная плотность посадки (после выпуска третьей группы) в период проведения эксперимента с 2010-2012 гг. в экспериментальном пруду составляла 3600 экз./га ($0,36 \text{ экз./м}^2$), что ниже рекомендуемой

плотности посадки осетровых в пруды при питании только естественной пищей. Контроль за состоянием кормовой базы в экспериментальном пруду показал отсутствие связи между динамикой обилия основных кормовых организмов и увеличением численности при высадке новых групп осетровых в пруд ($r = 0,08$; $p = 0,75$). Следовательно, снижение темпа роста стерляди третьего, четвертого выпусков, и, тем более, второго не является следствием увеличения плотности посадки рыб в экспериментальном пруду.

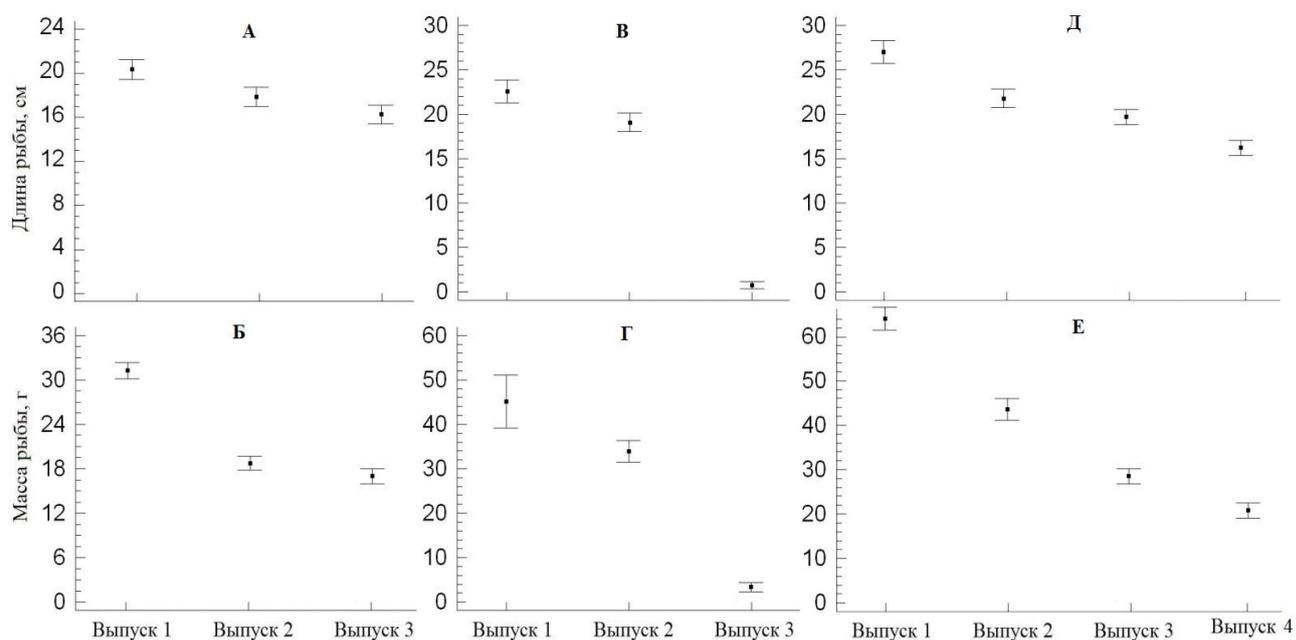


Рисунок 3.2 - Длина (А-2010, В-2011, Д-2012 гг.) и масса (Б-2010, Г-2011, Е-2012 гг.) молоди стерляди разных сроков выпуска к концу периода прудового выращивания

Динамика линейного и весового роста в течение периода прудового выращивания в 2010 г. у молоди первого выпуска описывалась сложной кривой, поскольку ее выпуск в пруды приходился на аномально теплый июль. За этот месяц средняя температура воды в прудах составила 26°C , а в самые жаркие дни вода прогревалась до 30°C . В это же время в бассейнах температура оставалась близкой к 24°C , т.к. вода в них поступала из реки с глубины 4 м. В этот период линейный рост молоди в пруду был до-

стoverно ниже, чем у молоди в бассейнах (в пруду В1 – $13,3 \pm 0,2$ см; в бассейне В2 и В3 – $14,6 \pm 0,7$ см; $p < 0,05$), масса молоди в пруду так же была ниже, но различия были недостоверны (рис. 3.3).

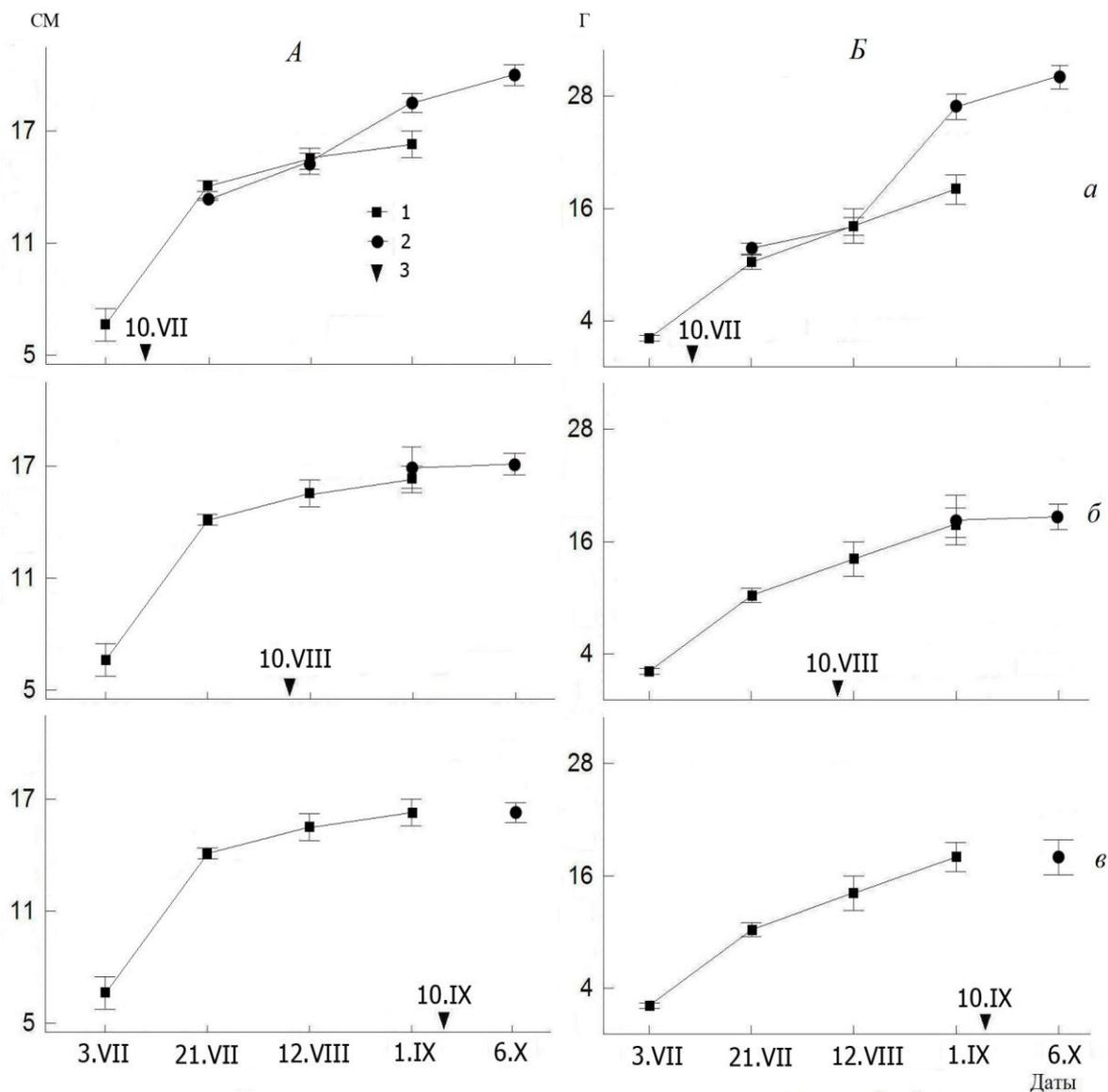
В 2011-2012 гг. такой закономерности не наблюдалось, температура воды в прудах в июле-августе в среднем составляла $20-22$ °С, в бассейнах $19-20$ °С. Молодь стерляди после выпуска в пруд быстро набирала массу и росла в длину и превосходила бассейновую молодь в 2011 г. - на 2 см (в пруду В1 – $8,68 \pm 0,2$ см; в бассейне В2 и В3 – $6,51 \pm 0,7$ см; $p < 0,05$), а в 2012 г. - на 6 см (в пруду В1 – $16,3 \pm 0,2$ см; в бассейне В2 и В3 – $10,62 \pm 0,7$ см; $p < 0,05$) (рис. 3.4, 3.5).

В августе 2010 г., после окончания жаркого периода, у особей первого выпуска наблюдалось увеличение приростов длины и массы. К началу сентября они превосходили молодь из бассейнов в среднем на 8 г. по массе ($p < 0,05$) и на 20 мм. по длине ($p < 0,05$) (рис. 3.3).

Второй выпуск состоялся 25 июля 2010-2012 гг., когда температура воды в прудах уже не превышала 23 °С (рис. 3.3; 3.4; 3.5). Через месяц 2010 г. разница между этой молодью (В2) и молодью, оставшейся в бассейнах (В3), по длине была недостоверной (в пруду В2 – $16,9 \pm 4,7$ см; в бассейнах В3 – $16,1 \pm 1,2$ см; $p = 0,37$), различия по массе практически отсутствовали. В 2011 г. второй выпуск высаживался в пруд при длине тела $8,10 \pm 0,8$ см, то спустя три недели ее длина увеличилась практически в 2 раза - $16,63 \pm 1,1$ см. В начале сентября 2012 г. разница между этой молодью (В2) и молодью, оставшейся в бассейнах (В3), по длине была около 4,5 см (в пруду В2 – $21,47 \pm 1,2$ см; в бассейнах В3 – $17,0 \pm 1,2$ см; $p = 0,37$), различия по массе были в 2 раза, т.е. рыба в прудах была очень упитанная и питалась лучше, чем бассейновая (в пруду – $34,17 \pm 1,4$ г., в бассейнах – $18,77 \pm 1,2$ г.) (рис. 3.5).

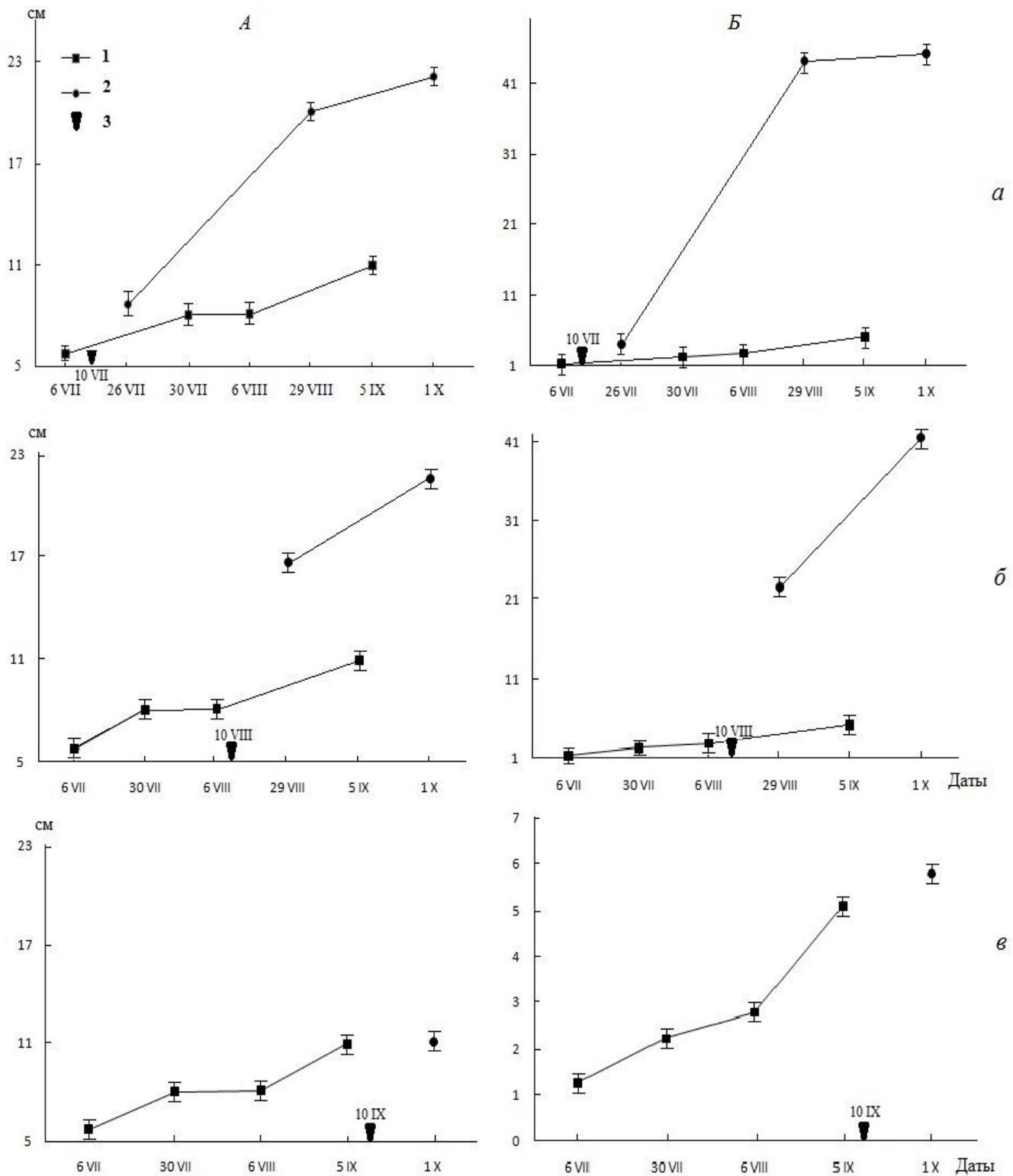
При третьем выпуске, состоявшемся 25 августа 2012 г., из бассейнов в пруды была выпущена оставшаяся молодь (В3) (рис. 3.5). Поэтому приросты оценивались относительно массы и длины, которые были

зафиксированы при ее выпуске. К 6 октября 2010 г. у молоди третьего выпуска достоверного прироста длины отмечено не было, и наблюдалась тенденция к снижению массы (масса при выпуске – $18,0 \pm 3,5$ г, масса 6 октября – $16,4 \pm 2,3$ г, $p = 0,43$) (рис. 3.3).



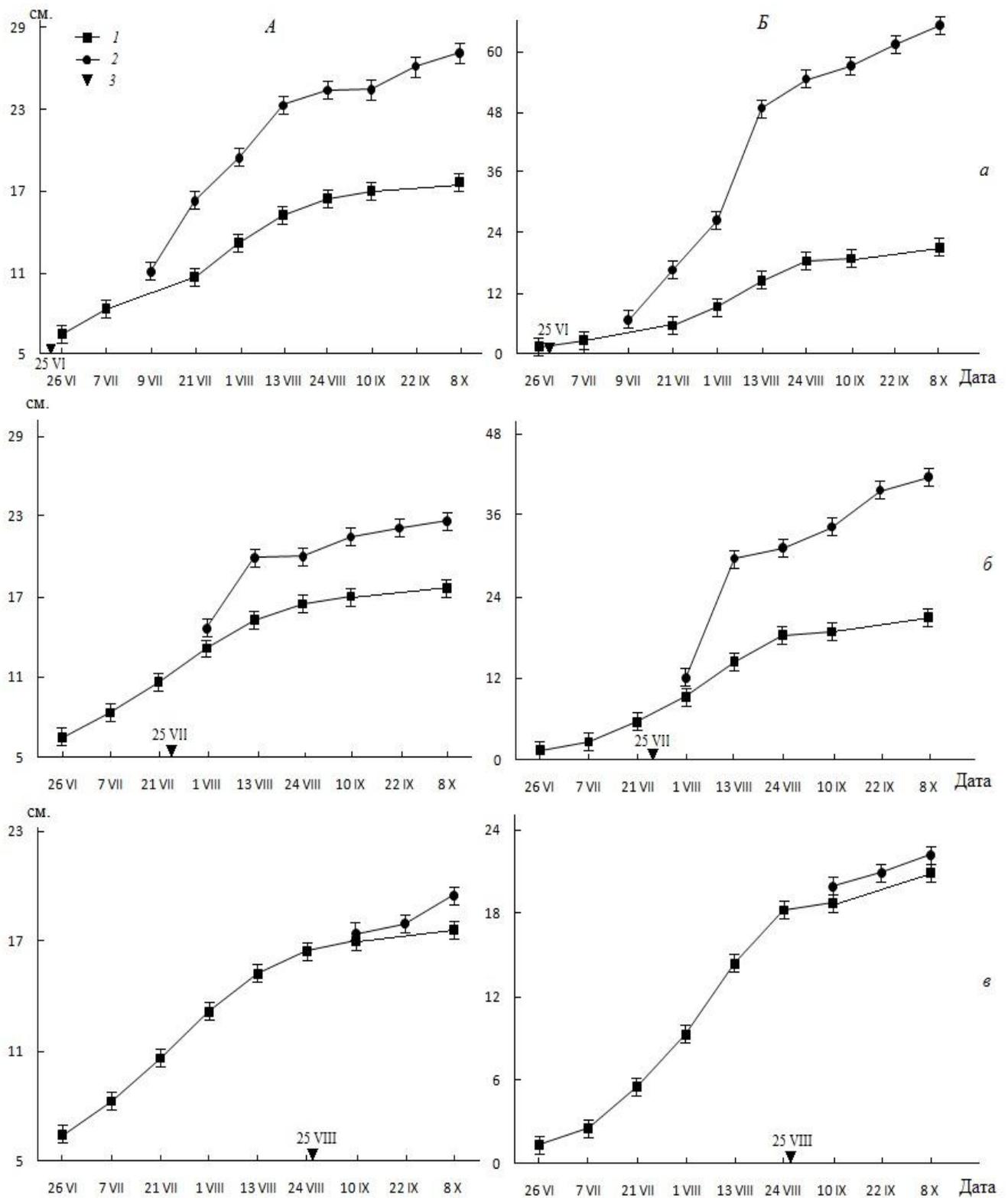
а – первая группа (выпуск через месяц после вылупления); б – вторая группа (выпуск через два месяца); в – третья группа (выпуск через три месяца). Черный треугольник указывает на дату выпуска каждой группы

Рисунок 3.3 - Динамика длины (А) и массы (Б) тела молоди стерляди в 2010 г. в бассейне (1) и пруду (2) при разных сроках выпуска



а – первая группа (выпуск через месяц после вылупления); б – вторая группа (выпуск через два месяца); в – третья группа (выпуск через три месяца). Черный треугольник указывает на дату выпуска каждой группы

Рисунок 3.4 - Динамика длины (А) и массы (Б) тела молоди стерляди в 2011 г. в бассейне (1) и пруду (2) при разных сроках выпуска:



а – первая группа (выпуск через месяц после выклева); б – вторая группа (выпуск через два месяца); в – третья группа (выпуск через три месяца)

Черный треугольник указывает на дату выпуска каждой группы

Рисунок 3.5 - Динамика длины (А) и массы (Б) тела молоди стерляди в 2012 г. в бассейне (1) и пруду (2) при разных сроках выпуска

К 1 октября 2011 г. также достоверного прироста длины отмечено не было, но наблюдалось незначительное увеличение массы (масса при выпуске – $5,11 \pm 0,7$ г, масса 1 октября – $5,8 \pm 0,5$ г, $p = 0,43$) (рис. 3.4).

Аналогично и в 2012 г., прирост по длине тела был незначительным, наблюдалось незначительное увеличение массы (масса при выпуске – $18,25 \pm 0,9$ г, масса конец сентября – $20,9 \pm 1,2$ г (рис. 3.5).

В июле 2010 г. во время проведения экспериментальных работ средняя температура воды в прудах составляла 26 °С, а в самые жаркие дни вода прогревалась до 30 °С. Это не привело к гибели молоди стерляди, но, очевидно, стало причиной замедления ее роста. Это подтверждают авторы, показывая, что повышение температуры воды в прудах более чем до 23 °С для белуги, $24-26$ °С для осетра и $27-28$ °С для севрюги ведет к резкому снижению интенсивности питания и приостановке роста (Романов, Алтуфьев, 1985). В дальнейшем при понижении температуры, рост восстановился и оказался даже выше, чем у особей второго и третьего выпусков, которые в это время находились в оптимальных температурных условиях в бассейнах рыбоводного завода. В экспериментальных прудах ВНИПРХа в 1948 г. температура в прудах поднималась до 30 °С, при этом стерлядь также выжила без отхода и к концу лета показала хорошие приросты (Суховерхов и др., 2002).

При определении температурного оптимума в термоградиентной установке (Смирнов, 2009), молодь стерляди в течение всего эксперимента активно посещала отсеки с температурой от 16 до 30 °С, но избираемая температура составила $23,6 \pm 0,2$ °С. По другим наблюдениям, оптимальная температура питания стерляди находится в диапазоне от $11,2$ до $21,7$ °С (Закора, 1974). Следовательно, молодь стерляди может пережить повышение температуры до 30 °С, но оптимальные температуры, при которых она эффективно питается значительно ниже этого значения.

Очевидно, если бы не экстремально высокие температуры в 2010 г., которые держались практически весь июль, то разница в длине и массе

особей первого выпуска по сравнению с особями второго и третьего выпусков была бы еще более существенной. Безусловно, такое сравнение не вполне корректно, поскольку отставание в росте особей, длительное время находившихся в заводских бассейнах, могло быть результатом условий их бассейнового содержания. Наиболее показателен период совместного прудового выращивания молоди всех выпусков, длившийся с начала сентября по начало октября. Только молодь первого выпуска за это время показала достоверные приросты длины (18 мм) и массы (4 г). Особи второго выпуска имели низкие и статистически недостоверные приросты (9 мм и 0.9 г), а у особей третьего выпуска при отсутствии прироста длины наблюдалась тенденция к снижению массы (-1.5 г).

Следовательно, поскольку молодь всех групп в течение этого периода находилась в одном и том же пруду, различия в приростах, очевидно, были обусловлены качеством самой молоди, и в первую очередь, ее способностью эффективно добывать корм в прудовых условиях.

3.3 Питание заводской молоди стерляди в естественных условиях

В 2012 г. в Угличском водохранилище на русловом участке против устья р. Нерль (глубина 12,5 м) донным тралом были отловлены 12 шт. двухлеток стерляди. Размер особей колебался от 18 до 22 см. По данным Верхневолжского отделения ГосНИОРХа (г. Конаково) в 2011 г. в начале сентября в этом районе с Конаковского рыбоводного завода выпускалась молодь стерляди (общее количество 7000 шт., навеска 2,5 – 3,5 г). Основу питания отловленных особей составляли планктонные ракообразные. При этом 93 % от веса содержимого приходилось на *Leptodora kindti*, а остальное на рачков из рода *Daphnia*. Индекс наполнения составлял всего 30 ‰.

Для сравнения в оз. Чистое (р. Черная, приток Горьковского водохранилища) были отловлены двухлетки стерляди, выпущенные с Чернозаводского рыбоводного завода. Средняя длина особей составила 33 см,

ср. масса – 160,8 г. Спектр их питания состоял в основном из личинок комаров сем. Chironomidae. Наиболее часто встречался *Chironomus* гр. *plumosus* (77,4 % по весу содержимого).

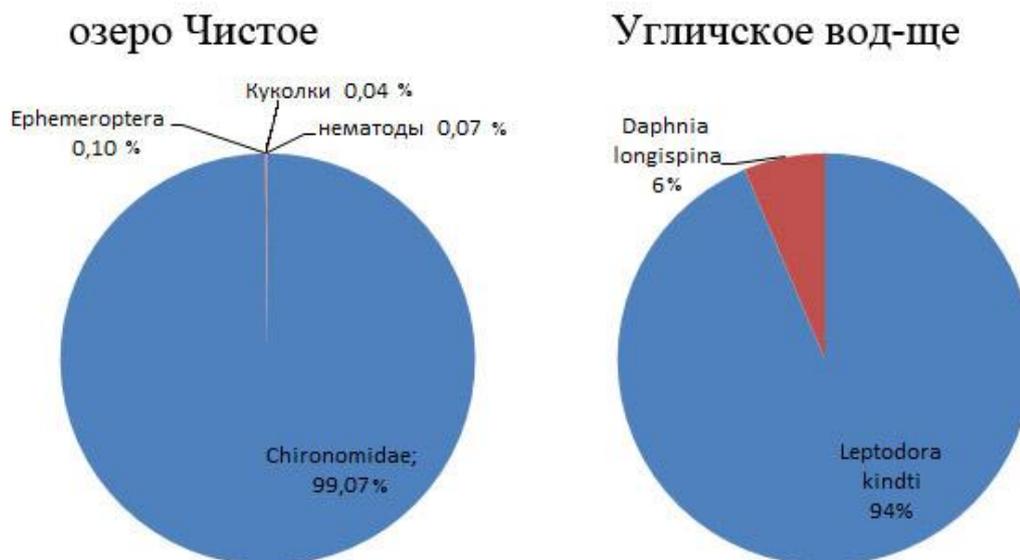


Рисунок 3.6 – Спектр питания (%) искусственно разведенной молоди стерляди (1+), выловленной в р. Нерль (Угличское водохранилище), и стерляди (2+) из оз. Чистое (Горьковское водохранилище)

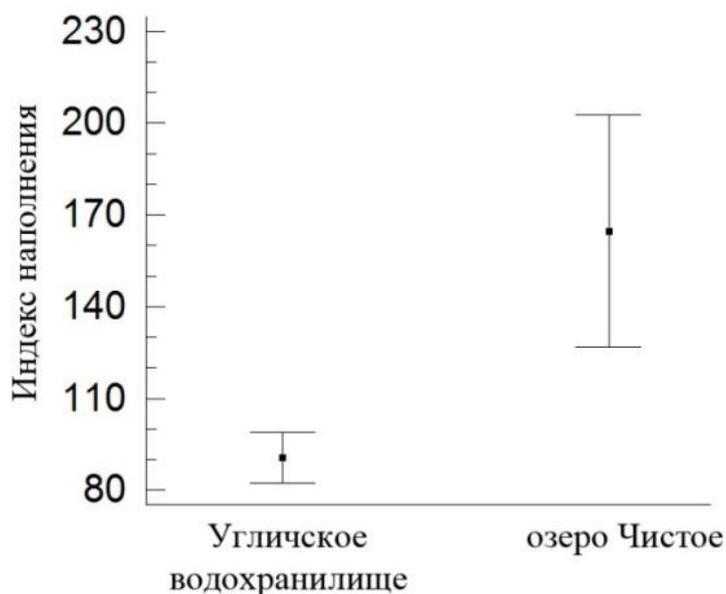


Рисунок 3.7 - Индекс наполнения (‰) желудочно-кишечных трактов искусственно разведенной молоди стерляди (2+) выловленной в Угличском водохранилище и оз. Чистом (Горьковское водохранилище)

Другие личинки хирономид разных видов составляли 21,6 % от веса содержимого. Единично были представлены: отр. Ephemeroptera (0,1 %), куколка трибы Chironomini (0,04 %), нематоды (0,07 %). Ракообразные (представители отрядов Cladocera и Cyclopoidea) в пищевом комке отсутствовали.

Бентос на участке Угличского водохранилища, где была отловлена молодь стерляди, состоял в основном из личинок хирономид – *Ch. gr. plumosus*. В пятисантиметровом поверхностном слое ила их численность составляла 450 шт./м², а биомасса 7,4 г/м², сходные характеристики имел и бентос оз. Чистое (380 шт./м²; 7,0 г/м²). Тем не менее, в питании стерляди, отловленной в Угличском водохранилище, бентосные организмы не были отмечены, а в р. Черная они составляли основу питания.

Взрослая стерлядь в естественной среде продолжает питаться организмами микро- и макробентоса и не меняет излюбленный рацион питания. В 1958 г. в желудках стерляди из с. Елнати Юрьевского района были обнаружены в значительном количестве (до 29,1 % от общей массы) крупные и мелкие типичные планктонные ракообразные: *Bosmina coregoni*, *Lepidodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*, *Daphnia hyalina*, причем наполнение желудков было очень слабым. Это подтверждает исследования И. О. Берга (1948), что наличие планктона в желудках взрослой стерляди, несомненно, должно рассматриваться как вынужденное (Болдина, 1961).

В 2001 г. был проведен анализ желудочно-кишечных трактов двухлеток стерляди, выловленных в р. Черная в мае-июне 2001 г., которые были выпущены с Чернозаводского рыбозавода на речной участок Горьковского водохранилища. Размер особей и район вылова указывают на то, что данные особи являются подростками от первых выпусков стерляди (скорее всего в 1998 г.) (табл. 3.4).

При исследовании их питания было показано, что в желудках содержится высокое количество олигохет и личинок хирономид вида *Chirono-*

mus plumosus (75 % от общей массы), *Glyptotendipes gripecoveni* (4,6 %), личинок ручейников (10,8 %), поденок (7,7 %), р. *Chaoborus* (1,2 %).

Таблица 3.4 - Общая характеристика стерляди выловленной в мае и июне 2001 г. в р. Черная

№ рыбы	пол	Длина, см	Масса, г	Дата поимки
1	самка	28,5	280	26. 05. 2001
2	самка	30,0	225	15. 06. 2001
3	самец	29,0	265	20. 06. 2001

Состав пищи указывал на высокую интенсивность питания рыб в естественных условиях и позволял прогнозировать, что прудовое подращивание перед выпуском в естественную среду позволяет искусственно полученной молоди стерляди приобрести навык к питанию организмами, зарывающимися в грунт. На это указывает высокое содержание в пище отловленных особей личинок хирономид вида *Chironomus* гр. *plumosus* (табл. 3.5), который является типичным представителем инфауны (Герасимов, 2004).

Таблица 3.5 - Состав питания стерляди, выловленной в мае и июне 2001 г. в р. Черная

Пищевой объект	Вес пищевого компонента, мг (в скобках - % по массе)		
	стерлядь № 1	стерлядь № 2	стерлядь № 3
Личинки хирономид			
<i>Chironomus plumosus</i>	1440 (55,8)	4300 (77,9)	5100 (75,7)
<i>Glyptotendipes gripecoveni</i>	265 (10,3)	425 (7,7)	310 (4,6)
<i>Chaoborus</i>	62 (2,4)	153 (2,8)	83 (1,2)
Личинки ручейников	334 (13,0)	645 (11,7)	728 (10,8)
Поденки	478 (18,5)	-	520 (7,7)
Общая масса пищевого комка	2579	5523	6741

Также Ю. И. Малиной (2010) было проанализировано питание

стерляди из оз. Чистое, куда попадает молодь стерляди, выпускаемой с Чернозаводского рыбоводного завода. Спектр питания стерляди весьма узок и состоит в основном из личинок семейства Chironomidae. Наиболее часто встречались *Ch. гр. plumosus* (77,4 % по массе) и *Cladotanytarsus гр. mancus* (9,8 % по массе). Значительное место в питании стерляди занимали представители сем. Tubificidae. Численность тубифицид в желудках стерляди была высокой, а в общей массе пищевого комка они составили в среднем 3,3 %. Все это говорит о высокой эффективности питания организмами инфауны стерляди, выпущенной с Чернозаводского рыбоводного завода.

Кроме перечисленных организмов в содержимом желудка единично встречались: хирономиды (*Camptochironomus tentans*, *Glyptotendipes gripekoveni*, *Polypedilum cultellatum*, *Fleuria lacustris* и *Microchironomus tener*), ракообразные (представители Cladocera и Cyclopoida), моллюски (один представитель рода *Pisidium*), а также личинки представителей отр. Ephemeroptera. Интенсивность питания стерляди в период проведения исследований была не высока – частный индекс наполнения колеблется от 0,2 ‰ до 257,8 ‰ (в среднем 19,6 ‰) (Малина, 2010).

Независимые исследования стерляди И. А. Кузьминой (2005), выпущенной с Конаковского рыбоводного завода в Иваньковское водохранилище, показали достаточно низкие данные по ростовому показателю, что подтверждает наши выводы, сделанные на основе анализа выловленных в 2012 г. в Угличском водохранилище двухлеток стерляди. По данным И. А. Кузьминой, стерлядь Конаковского рыбоводного завода в возрасте 1 год достигала размера 12,48 см. Средняя длина стерляди, выпускаемой в водоем в 2004 г., составила 9,58 см (от 7,5 до 11,5 см). Таким образом, достигая указанных размеров за адаптационный период первого года жизни в условиях водохранилища, стерлядь прибавляла от 2,77 см до 4,25 см, в среднем - 2,9 см (Кузьмина, 2005).

Причина различий между отловленной стерляди из р. Нерль, выпущенной с Конаковского рыбзавода, и стерляди из оз. Чистое и р. Черная, выращенной на Чернозаводском рыбоводном заводе, очевидно, заключается в том, что на Конаковском заводе отсутствуют адаптационные пруды, и молодь стерляди до момента выпуска содержится в бассейнах на искусственных кормах, что не способствует приобретению соответствующих навыков питания необходимых в естественной среде. Об этом же свидетельствует то, что стерлядь, выпущенная с Конаковского завода в Угличское водохранилище с навеской 2,5 – 3,5 г, достигла массы 18-22 г только на первый год. Тогда как, стерлядь на Чернореченском заводе, выпускаемая в пруды в конце июня с навеской 0,47 – 1,57 г, питаясь в основном бентосными организмами (без подкормки искусственными кормами), достигает массы более 20 г уже к концу сентября.

То, что отмеченные различия молоди Конаковского и Чернореченского завода обусловлены разницей в условиях предварительного содержания, подтверждается результатами эксперимента по совместному содержанию в прудах молоди разных сроков выпуска. Молодь, более продолжительное время содержавшаяся в заводских бассейнах, отставала от молоди раннего выпуска по темпу роста, а в спектре питания гораздо более значительную долю составляли планктонные организмы.

3.4 Устойчивость бассейновой молоди и молоди выращенной комбинированным методом (прудовой) к воздействию хищника

Из анализа питания молоди стерляди следует, что бассейновая молодь уступает прудовой по эффективности пищевого поведения в прудовых условиях. Сходные различия отмечены и в эффективности оборонительного поведения рыб. У молоди длительное время содержавшейся в заводских бассейнах отмечена пониженная устойчивость к воздействию хищника. Проблема гибели заводской молоди от

воздействия хищников при выпуске в естественную среду — одна из основных проблем выживания молоди в естественных условиях.

Совместное содержание в прудах бассейновой (В4) и прудовой молоди стерляди (В1) в присутствии хищника показало, что последний поедает только бассейновую молодь стерляди (В4) (табл. 3.6). Следует отметить, что для эксперимента из бассейновой молоди были отобраны самые крупные особи, средняя масса которых составила 17,5 г, у прудовой молоди размерной селекции не производили и ее средняя масса составила 14,6 г. Крупнее и подвижнее прудовой молоди была и молодь сазана (16 г), которая была посажена в пруд как буферный вид. Тем не менее, в конце эксперимента (через 10 дней) убыли прудовой молоди, в отличие от бассейновой и молоди сазана, не зафиксировано. Кроме того, в последний день эксперимента, когда пруды были спущены, а хищники отловлены, в их желудках были обнаружены только особи бассейнового выращивания и молодь сазана. На теле наиболее крупных выживших бассейновых особей были найдены следы от зубов хищника. Эксперимент показал, что более крупные размеры заводских особей не являлись для них достаточной защитой от хищников. Бассейновая молодь стерляди потреблялась даже интенсивней, чем молодь сазана, что указывает на ее высокую доступность в качестве жертвы.

Ранние опыты Р. Ю. Касимова (1973) по оборонительной способности осетровых рыб показали, что у заводской молоди, особенно выращенной бассейновым способом, отсутствует ярко выраженная реакция на наличие хищника, трудно вырабатываются оборонительные условные рефлексы. Опыты Р. Ю. Касимова (1972) на вид и запах хищника показали, что в распознавании хищника основными являются органы вкуса, большое значение имеет орган боковой линии. Автор провел опыты, в которых показал, что в одинаковых условиях хищник (судак) выедал до 90–100 % заводской молоди, выращенной бассейновым способом, 65–70 % особей, выращенных комбинированным бассейново-прудовым способом, и всего

лишь 10 % дикой молоди. Эти исследования, проведенные на молоди осетровых, подтверждают, что передержанная в искусственных условиях молодь теряет инстинкт самосохранения (Касимов, 1980).

Таблица 3.6 - Расчетный среднесуточный рацион хищников при содержании в прудах с молодь сазана и с бассейновой и прудовой молодь стерляди

Хищник	Средняя масса хищника, кг	Рацион хищника, экз. молоди/сут.		
		стерлядь В1	стерлядь В4	сазан
4 судака	2,1	0	5	4

Полученные результаты показывают, что у бассейновой молоди стерляди в прудовых условиях наблюдалось менее эффективное оборонительное поведение, чем у особей, предварительно содержавшихся в прудах.

4 СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОВЕДЕНИЯ БАССЕЙНОВОЙ МОЛОДИ И МОЛОДИ ВЫРАЩЕННОЙ КОМБИНИРОВАННЫМ МЕТОДОМ (ПРУДОВОЙ) В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

4.1 Оценка плавательной способности бассейновой молоди и молоди выращенной комбинированным методом (прудовой)

Помимо питания и избегания хищника, существует еще один важный показатель, по которому можно судить о степени адаптации к естественной среде у молоди стерляди выпускаемой с рыбоводных заводов. Этим показателем является плавательная способность молоди.

Исследования, проведенные нами в экспериментальной установке, показали, что максимальная скорость течения, при которой происходил снос к задней стенке камеры, составила: у прудовой - 104,6 см/с, у бассейновой – 88,6 см/с. Прудовая молодь стерляди сопротивлялась потоку воды в течение 16,3 с, бассейновая – в течение 14,6 с. Подобные различия в плавательной способности наблюдались, несмотря на то, что бассейновая молодь выращивалась в условиях постоянного течения, которое создавалось в бассейнах посредством вытекающих под углом струй из водоподающей флейты (табл. 4.1).

Визуальное наблюдение за поведением молоди стерляди во время эксперимента показало, что поведение прудовой молоди было сложнее, чем у бассейновой. При плавании против течения прудовая молодь совершала более активные плавательные движения, которые чередовались с «парением», когда особи широко раскрывали грудные плавники и совершали парящие движения в толще воды, после чего опять возобновлялись активные движения хвостовым плавником. Кроме этого, при повышении скорости течения прудовая молодь для предотвращения сноса в первый момент совершала резкие броски вперед. Подобные типы поведения у бассейновой молоди стерляди отмечены не были. Все особи в течение эксперимента плыли, совершая равномерные движения, в соответствии с поведенческим стереотипом, выработанным при

длительном содержании в бассейнах в условиях постоянного течения с небольшой скоростью.

Таблица 4.1 - Плавательная способность прудовой и бассейновой молоди стерляди в экспериментальной установке

№ повтора эксперимента	Прудовая молодь		Бассейновая молодь	
	скорость сноса, см/с	время сноса, с	скорость сноса, см/с	время сноса, с
1	60	10	55	34
2	130	15	90	7
3	135	10	100	22
4	65	20	60	15
5	80	15	85	13
6	85	20	115	25
7	65	26	65	15
8	155	6	90	19
9	160	19	175	23
10	105	5	85	12
11	105	13	100	7
12	175	22	140	6
13	100	28	55	11
14	85	26	85	12
15	140	10	100	14
16	95	8	50	7
17	110	17	70	15
18	115	16	75	6
19	55	25	-	-
20	150	20	-	-
21	110	28	-	-
22	65	7	-	-
23	70	10	-	-
24	90	21	-	-
25	110	10	-	-
среднее	104,6	16,2	88,6	14,6

Сходные результаты были получены при сравнении по плавательной способности в гидродинамическом лотке заводской молоди с дикой молодью осетровых (Ходоревская, 1973; Сбикин, Лепская, 1982).

Заводская молодь лосося в существенно меньшей степени способна регулировать свое положение в толще воды и выдерживает меньшие скорости потока. Она не способна выбирать оптимальную ориентацию в потоке воды, причем в общих стайках с дикими особями заводские смолты занимают менее выгодное положение и держатся ближе друг к другу (Vams, 1967; Vakstansky et al., 1979; Сафонов, 1981; Бакштанский и др., 1982, 1987; Сафонов, 1981; Щуров, Шустов, 1980; Dickson, MacCrimmon, 1982; Legault, Lalencette, 1985; Rimmer et al., 1985).

Полученные результаты показывают, что молодь стерляди, выращенная в прудовых условиях, демонстрирует более высокую плавательную способность и более сложное поведение, адекватное меняющимся гидродинамическим условиям среды. У бассейновой молодежи наряду с низкой плавательной способностью закрепился и более примитивный поведенческий стереотип, позволяющий эффективно функционировать только в относительно постоянной гидродинамической среде заводских бассейнов.

4.2 Сравнительный анализ пищевого поведения бассейновой молодежи и молодежи выращенной комбинированным методом (прудовой)

Анализ пищевого поведения в экспериментальных условиях показал, что интенсивность питания прудовой молодежи стерляди, по сравнению с бассейновой, достоверно выше (соответственно, 52 ± 9 и 34 ± 6 экз. личинок хирономид за 15 мин) (рис. 4.1).

Эксперименты показали значительные различия в поисковом поведении прудовой и бассейновой молодежи. Прудовая молодь проходила большее расстояние за меньшее время, меньше времени она находилась на участках дна с кормом и реже совершала их повторные посещения.

Прудовые особи характеризовались более высокой корреляцией рациона с уровнем двигательной активности ($r = 0,68$; $p < 0,01$), чем бассейновые ($r = 0,19$; $p = 0,38$). Отношение двигательной активности к рациону у прудовых особей оказалось ниже ($0,86 \pm 0,11$), чем у

бассейновых ($2,84 \pm 0,45$), т.е. прудовые особи совершали меньше перемещений в расчете на одну съеденную кормовую частицу.

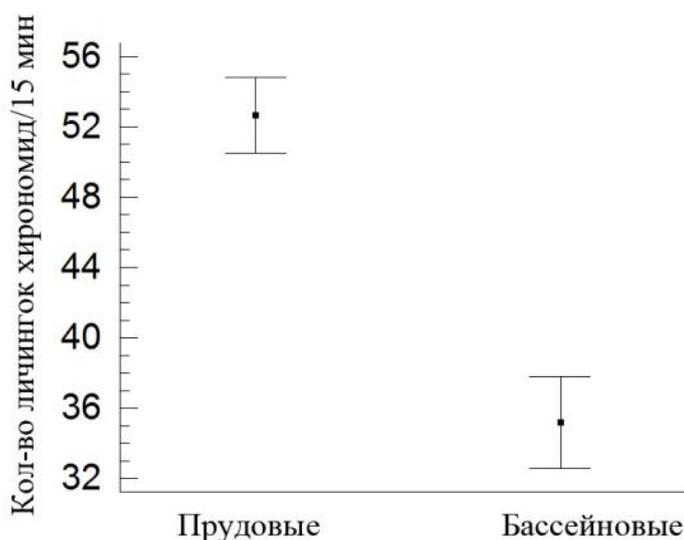


Рисунок 4.1 - Интенсивность питания прудовой и бассейновой молоди стерляди в эксперименте

В естественных условиях поиск корма рыбами осуществляется по сходной тактической схеме (Михеев, 2006; Thomas, 1974). Рыбы передвигаются по случайно выбранной траектории (с длинными прямолинейными перемещениями и редкой сменой направления). При нахождении пищевой частицы рыбы останавливаются и после ее поедания начинают перемещаться, часто меняя направление и обследуя ограниченный участок в районе обнаружения корма. Если новые объекты не обнаруживаются, то частота смены направления снижается, и рыба покидает участок, возобновляя прямолинейные перемещения до следующего обнаружения корма.

В экспериментальных условиях наибольшее соответствие данной тактической схеме было отмечено у прудовой молоди. При обитании в пруду на естественных кормах ей, в отличие от бассейновой молоди, для насыщения приходится обследовать значительные участки дна. В эксперименте после обнаружения и поедания кормового объекта она сразу начинала обследование прилегающих участков дна и при отсутствии на

них корма сразу переходила к дальнейшему поиску, используя длинные прямолинейные перемещения с редкой сменой направления, последовательно обследуя всю площадь аквариума.

Бассейновая молодь в течение всего периода выращивания в бассейнах подбирала корм со дна бассейна примерно одних и тех же местах, где этот корм на протяжении всего времени содержания ей задавался (эффект кормушки). Сходное поведение наблюдался и в экспериментальном аквариуме. После обнаружения и поедания кормового объекта бассейновая молодь стерляди долго оставалась в непосредственной близости от этого места, перемещаясь часто меняя направление и отказываясь от попыток дальнейшего поиска корма в другой части аквариума (рис. 4.2).

Это хорошо иллюстрирует следующий эксперимент. При питании на песчаном субстрате зарытыми в него личинками хирономид молодь стерляди оставляла «воронки» – нарушения поверхности субстрата (рис. 4.2), распределение которых указывает на то, какую тактику поиска она использует.

Прудовая молодь, выедавая обнаруженное кормовое пятно, практически не делала «холостых клевков» субстрата, о чем свидетельствует количество воронок, равное количеству кормовых частиц в кормовом пятне и отсутствие воронок на участках без пищи (рис. 4.2а). Бассейновая молодь осуществляла случайный поиск корма, проводя постоянное механическое тестирование субстрата на содержание пищевых частиц, оставляя воронки, как в пределах кормовых пятен, так и на участках без корма (рис. 4.2б). Следовательно, прудовые особи, адаптированные к добыче инфауны, использовали пространство более селективно, а бассейновые – случайным образом.

При визуальном наблюдении за кормлением молоди стерляди было отмечено, что бассейновая молодь стерляди, проплывая около кормового организма (личинки хирономид) даже в нескольких миллиметрах, не

хватала его, пока не касалась своими усиками. При захвате корма бассейновая особь долгое время держала личинку хирономиды во рту, до того, как её проглотить. Прудовая молодь стерляди на расстоянии обнаруживала кормовой организм, целенаправленно двигалась к нему. После чего приступала к систематическому поеданию корма на обнаруженном кормовом пятне. После выедания всех личинок хирономид в пределах кормового пятна прудовая особь продолжала поиск до обнаружения следующего скопления кормовых организмов.

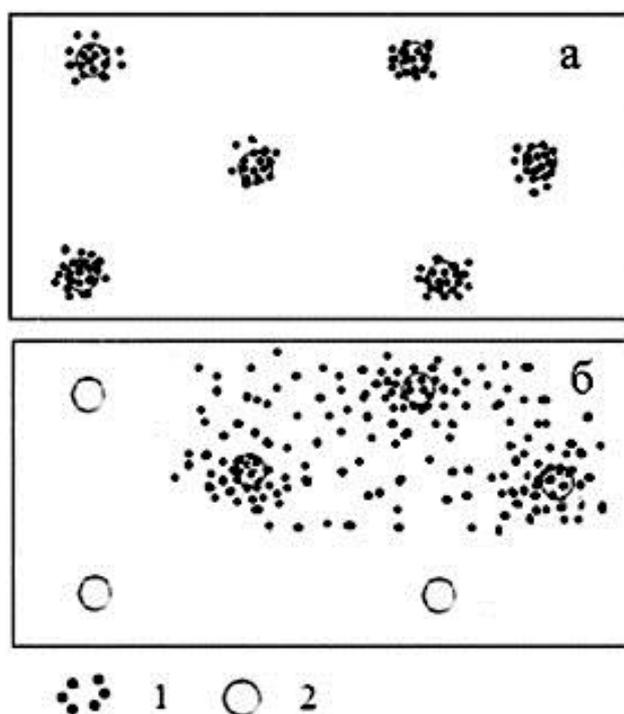


Рисунок 4.2 - Распределение нарушений поверхности песчаного субстрата (1) на участках без пищи и с пищей (2) в экспериментах с прудовой (а), и бассейновой (б) молодью стерляди

Как обитатели донных биотопов, осетровые рыбы полагаются главным образом на тактильное чувство и на другие незрительные сенсорные системы (обонятельную, наружную вкусовую рецепцию, электрорецепцию). Установлено, что у осетровых рыб обоняние играет роль ведущего дистантного органа чувств, с помощью которого они получают информацию о присутствии кормовых объектов и мест их локализации в водоеме

(Павлов и др., 1970; Касумян, Кажлаев, 1989, 1993). Зрение в пищевом поведении осетровых рыб не играет существенной роли (Павлов, Сбикин, 1978; Павлов, 1979; Сбикин, 1980), на ранних этапах развития оно служит только для обеспечения реакции на свет и определения направления света (Бабурин, 1957; Дислер, 1960; Маршин, 1965).

Обонятельная чувствительность к пищевым химическим сигналам возникает в онтогенезе осетровых рыб сразу же после перехода личинок к полному экзогенному питанию, а дефинитивный уровень обонятельной чувствительности к пищевым запахам достигается в течение 2-го месяца жизни (Касумян, Кажлаев, 1993).

Осетровым присуща круглосуточная двигательная активность. В процессе так называемого патрулирования ведется обонятельный скрининг, дающий возможность выявлять участки с повышенной плотностью кормовых объектов. После обнаружения такого участка основная роль в поиске объектов питания у молоди осетровых рыб переходит к тактильной и вкусовой чувствительности, а также электрорецепции (Касумян, Кажлаев 1993).

Электрорецепция очевидно играет основную роль дистантного органа чувств при поиске кормовых объектов, которые находятся в толще донного субстрата, с его помощью стерлядь определяет где «рыть». Проникновение в субстрат происходит до момента тактильного контакта рыб с кормовым организмом усиками, которые несут многочисленные наружные вкусовые почки (Догель, 1897; Драгомиров, 1954; Девицина, Кажлаев, 1992). После чего происходит схватывание кормовой частицы.

Из всех перечисленных рецепторов в заводских условиях эффективно участвуют в поиске пищи только тактильные и вкусовые. Роль обоняния как дистантного органа чувств при поиске корма в условиях постоянной циркуляции воды в бассейнах, когда запах корма быстро распространяется по всему бассейну, невелика. Практически бесполезны и органы электрорецепции, предназначенные для восприятия чрезвычайно

слабых электрических полей природного происхождения (Протасов, 1882). В естественных условиях они позволяют осетровым находить добычу – беспозвоночных, которые эти поля генерируют, но только в живом виде. Кроме того, в условиях завода на эти высокочувствительные рецепторы, вероятно, могут воздействовать сильные электрические поля многочисленных электроприборов (освещение, электромоторы и т.д.), что, очевидно, также не способствует выработке полезных в естественных водоемах условных рефлексов на слабые электрические раздражители.

Отсутствие или недоразвитие поведенческих навыков поиска пищи с использованием обоняния и электрорецепции обуславливает особенности пищевого поведения бассейновой молоди в экспериментальных условиях. У прудовой молоди, которая активно использует обоняние и электрорецепцию, при обнаружении кормового пятна сразу несколько кормовых частиц или все кормовое пятно, попадали в зону, контролируемую этими органами обоняния рыбы (рис. 4.3а). В результате они за одно посещение выедали все кормовое пятно, целенаправленно переплывая от одной кормовой частицы к другой, не прибегая к поиску.

Бассейновые особи, которые в основном использовали тактильные и вкусовые органы чувств, позволяющие обнаруживать корм только при непосредственном контакте с ним (рис. 4.3б), после нахождения и схватывания первой кормовой частицы, поиск следующей продолжали, тестируя субстрат случайным образом.

Следовательно, отсутствие или недоразвитие поведенческих навыков поиска пищи с использованием обоняния и электрорецепции значительно снижает эффективность поискового поведения бассейновой молоди стерляди, и особенно негативно это должно отразиться на поиске организмов инфауны, которые, находясь в толще субстрата, плохо регистрируются вкусовыми и, тем более, тактильными рецепторами.

Это объясняет то, что в питании в пруду молоди самого позднего выпуска (которые 3 месяца до выпуска в пруд выращивались в бассейнах)

преобладали организмы эпибентоса, которых рыбы могли обнаружить с помощью вкусовых и тактильных рецепторов, в то время как доля беспозвоночных инфауны, для поиска которых необходимы обоняние и электрорецепция, была минимальной. В результате спектр питания для этой молоди в наибольшей степени отличался от спектра дикой молоди. При этом, у них были отмечены минимальные индексы наполнения и, как следствие, отсутствие весового и линейного прироста к концу периода прудового выращивания.

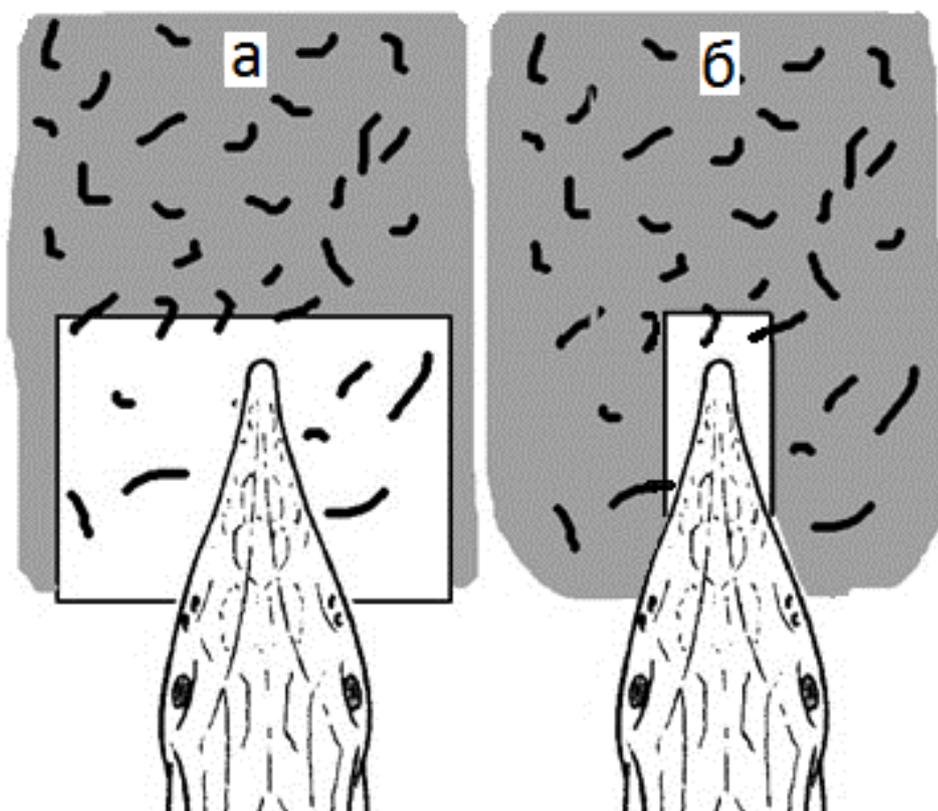


Рисунок 4.3 - Соотношение зон (белые прямоугольники), контролируемых органами обоняния у прудовой (а) и бассейновой особей (б)

Кроме того, после подачи искусственного корма в бассейн, часть его в виде мелких частиц остается на поверхностной пленке воды, в результате у бассейновой молоди закрепляется поведение, несвойственное для дикой молоди. Для добывания корма с поверхностной пленки бассейновая молодь часто перемещается под поверхность воды кверху брюшком. Подобное поведение в течение всего эксперимента ни разу не было отмечено

у прудовой молоди. В естественных условиях перемещение молоди под поверхностью воды кверху светлым брюшком резко повышает ее доступность для рыбоядных птиц. Повышенный отход передержанной в бассейнах молоди в результате поедания птицами был отмечен при пересадке ее в пруды (Герасимов и др., 2004).

Еще одно принципиальное отличие в поведении прудовой и бассейновой молоди заключалось в том, что в экспериментальных условиях бассейновая молодь, плавая держалась над дном в среднем на расстоянии 11 мм (рис. 4.4).

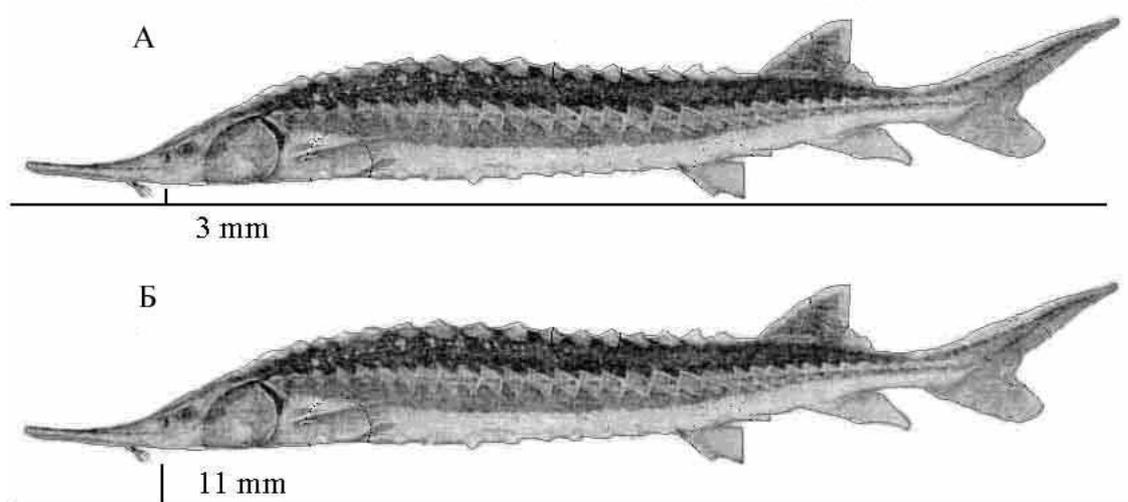


Рисунок 4.4 - Среднее расстояние от дна, которого придерживается прудовая (А) и бассейновая (Б) молодь стерляди при питании в условиях аквариума ($F = 33; p < 0,05$) (Герасимов, 2004)

Прудовая молодь стерляди опускалась ко дну намного ниже (3 мм) и, плавая вдоль дна, постоянно касалась усиками донного субстрата, что является решающим фактором при питании бентосными организмами (Герасимов, 2004). Поскольку, схватывание кормовых организмов (мотыль, трубочник) происходит только после тактильного контакта рыб с кормовым организмом. Если усик рыбы проходит на незначительном удалении от корма (1-2 мм), то схватывание корма не происходит (Касумян, Кажлаев, 1993).

Очевидно, плавание заводской молодежи на большем расстоянии от дна, чем у прудовых особей, связано с закреплением поведенческих навыков, приобретенных ими при длительном питании гранулированным искусственным кормом со дна бассейнов, которое не требует тесного тактильного контакта с дном. Сравнительные исследования заводского и дикого атлантического лосося (Dickson, Mac Crimmon, 1982) при отдельном и совместном содержании в каналах с течением показали, что заводская молодежь в сходных условиях держалась значительно выше над дном, тогда как дикие особи осуществляли тактильный контакт с донным субстратом. По мнению авторов, такой характер поведения заводского лосося может сказаться на его низкой выживаемости в природной среде, т.к. наблюдаемые особенности вертикального распределения повышают энергетические затраты заводской молодежи при преодолении течения и делают ее более заметной для хищников. Подобное утверждение справедливо и для молодежи стерляди, которая ведет активный образ жизни в условиях течения и также подвержена воздействию хищников.

К возрасту рыбы 30-35 сут. после вылупления в конечном мозгу осетровых рыб выделяются все основные области, зоны и ядра, т.е. образуется устойчивая морфофункциональная организация мозга осетровых. Кроме того, у них начинают формироваться замыкательная функция, и поведенческие реакции образуются в соответствии с условиями их обитания. Выпуск молодежи в пруды в эти сроки дает возможность лучше приспособиться к факторам среды и выработать акты поведения, необходимые для выживания в этих условиях. При задержке мальков в заводских бассейнах дольше указанного срока выработанный и закрепленный набор рефлексов угашается с трудом, и эти навыки не позволяют им в определенное время приспособиваться к более сложным условиям среды. Так, у молодежи осетровых, выращенной в заводских условиях, пищевые поведенческие реакции вырабатываются с большим трудом, и возможности ее адаптивной пе-

рестройки сильно ограничены, чем у «дикой» молодежи, выпущенной раньше в естественные условия (Касимов и др., 1986).

У рано выпущенной в пруды молодежи стерляди наблюдается более эффективное пищевое поведение. Это связано с тем, что у прудовой молодежи движение в кормовом пятне обусловлено перемещением между кормовыми частицами, тогда как у бассейновой перемещение связано со случайным поиском, не всегда заканчивающимся нахождением и потреблением кормовой частицы, т.е. прудовые особи совершают меньше перемещений в расчете на одну кормовую частицу.

Следовательно, разница в эффективности поискового поведения между прудовой и бассейновой молодью обусловлена тем, что более приспособленные прудовые особи обнаруживают корм с большего расстояния, и пространство между точкой обнаружения и местоположением кормовой частицы преодолевают по кратчайшему расстоянию. У бассейновых особей, не адаптированных к поиску пищи в естественной среде, обнаружение кормовой частицы происходит с близкого расстояния, поэтому большая часть пространства преодолевается по криволинейной траектории случайного поиска с постоянным тестированием субстрата.

4.3 Способность к обучению у бассейновой молодежи и молодежи выращенной комбинированным методом (прудовой)

Существование и добывание корма на ранних стадиях онтогенеза в более сложной среде способствует повышению уровня функциональной активности ЦНС и улучшает способности к обучению сложным навыкам на более поздних этапах жизнедеятельности (Никоноров, Витвицкая, 1993).

Молодь, которая на ранних стадиях онтогенеза существовала в более сложной в пространственном и временном аспекте среде пруда в условиях аквариума увеличивала интенсивность питания по мере адаптации к новым условиям ($b=0,42$; $r=0,42$; $p\leq 0,05$) и на восьмой день этот показатель вышел

на плато на уровне близком к максимально возможному (60 личинок хирономид за 15 мин эксперимента) (рис. 4.5).

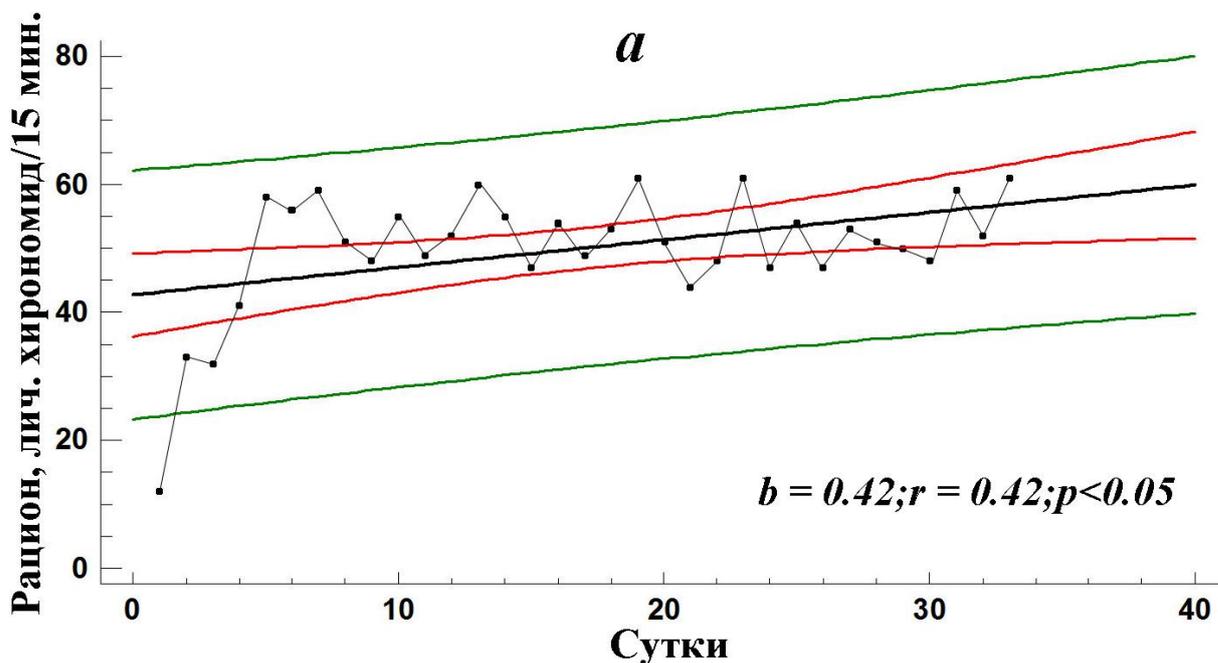


Рисунок 4.5 - Динамика рациона прудовой молоди стерляди в экспериментальном аквариуме

У бассейновой молоди в первые десять дней, какая-либо тенденция в изменении интенсивности питания отсутствовала, но при этом наблюдались значительные колебания суточных показателей (рис. 4.6).

На 12-е сутки началось достоверное снижение этого показателя ($b=-0,49$; $r=-0,56$; $p\leq 0,05$), которое у прудовой молоди в этот период не наблюдалось (рис. 4.5а).

Снижение интенсивности питания у бассейновой молоди, очевидно, было связано с понижением температуры воды в аквариумах ($b=-0,21$; $r=-0,88$; $p\leq 0,05$), которое началось на 10-й день проведения эксперимента (рис. 4.7), при этом диапазон колебания суточных показателей даже увеличился (рис. 4.6).

Бассейновая молодь, которая содержалась при постоянной температуре в заводских бассейнах, сильнее среагировала на понижение температуры, чем прудовая, адаптированная к жизни в пруду в условиях перемен-

ных температур. Достоверные различия в терморегуляторном поведении прудовой и бассейновой молоди стерляди были отмечены в специальном исследовании (Голованов и др., 2014).

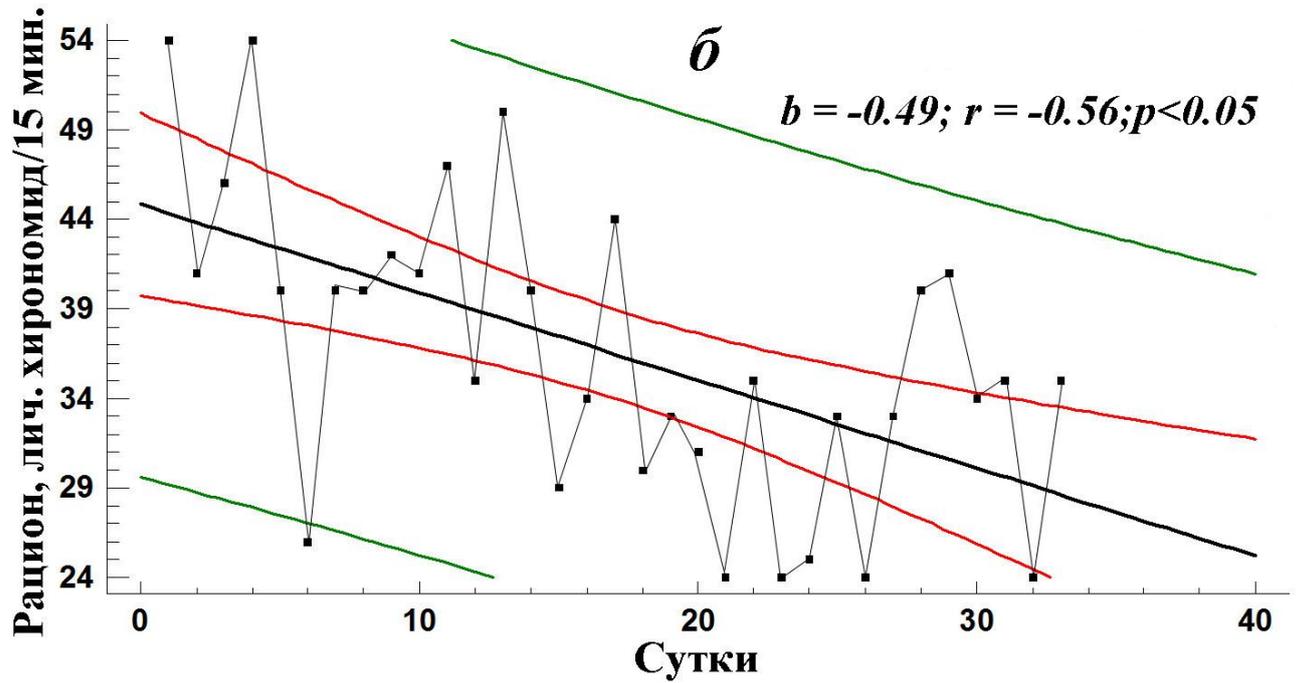


Рисунок 4.6 - Динамика рациона бассейновой молоди стерляди в экспериментальном аквариуме

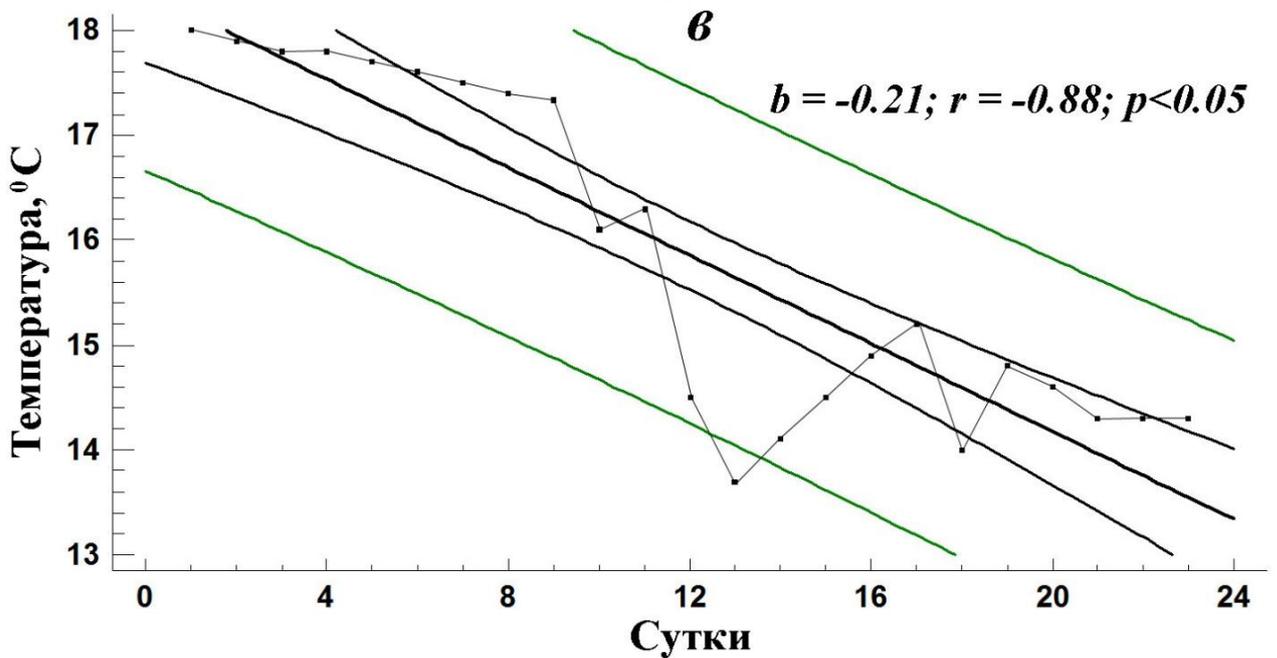


Рисунок 4.7 - Температура воды в экспериментальных аквариумах

После адаптации к условиям экспериментального аквариума пищевое поведение прудовой молодежи характеризовалось большим единообразием, кривая распределения частот значений интенсивности питания имела выраженный пик (эксцесс $E_x = 7,62$), у бассейновой молодежи в течение всего эксперимента наблюдался большой разброс значений ($E_x = -0,48$) (рис. 4.8).

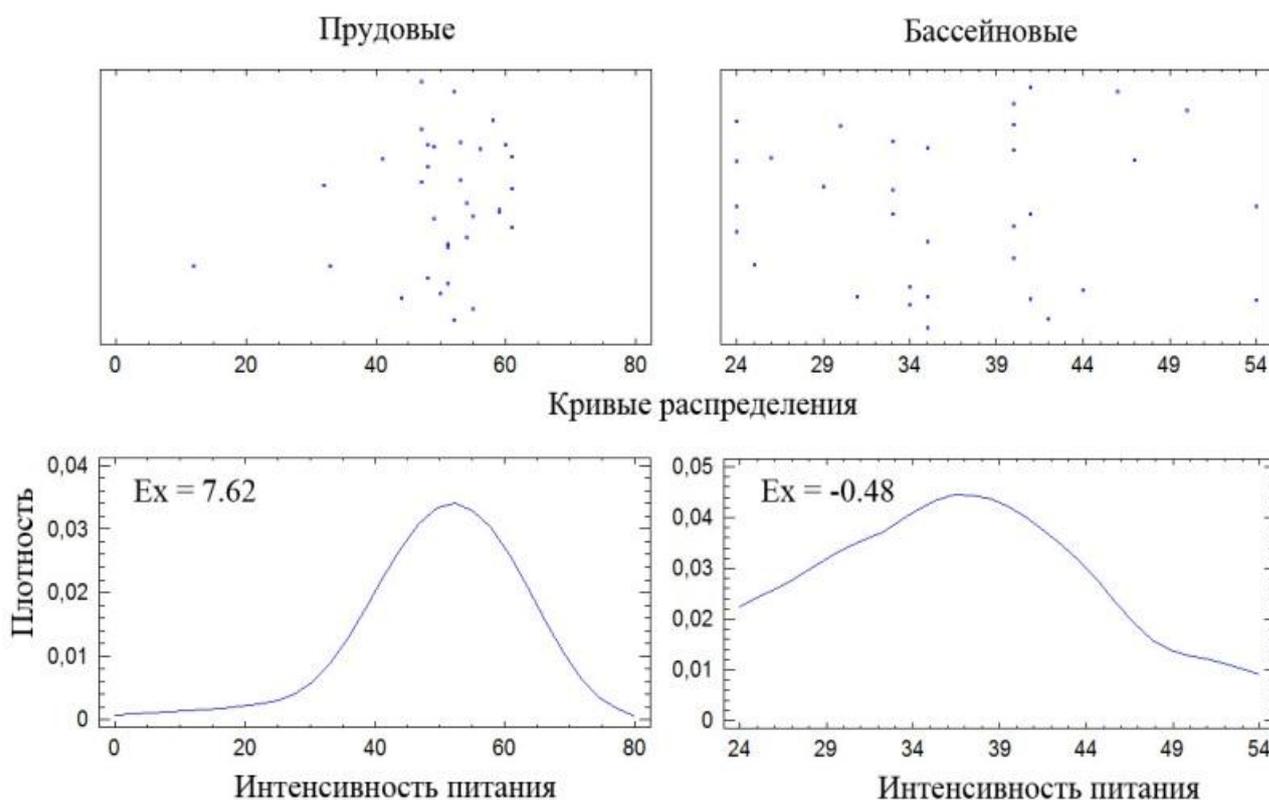


Рисунок 4.8 - Характеристика интенсивности питания прудовой и бассейновой молодежи стерляди в эксперименте

Сходная картина наблюдается и при сравнении распределения значений двигательной активности (соответственно, $E_x = -0,27$ и $E_x = -0,48$) (рис. 4.9). Все это указывает на то, что прудовая молодежь, в отличие от бассейновой, быстро адаптировалась к новым условиям обитания и стала демонстрировать эффективную тактику поиска пищи.

У прудовой молодежи наблюдалась четкая суточная динамика пищевой активности с пиком в утренние часы, у бассейновой молодежи достоверные различия и в интенсивности питания и в двигательной активности в течение суток отсутствовали.

Молодь стерляди, выращенная на ранних стадиях онтогенеза в бассейнах, практически не обучалась, т.е. не смогла адекватно среагировать на изменения условий обитания, что обусловило низкую эффективность пищевого поведения.

Проведенные на молоди осетровых рыб исследования пищедобывательной и оборонительной условно-рефлекторной деятельности показывают, что в раннем возрасте (12-20 сут) скорость выработки тех и других условных рефлексов у дикой и заводской молоди севрюги практически одинакова, тогда как в более старшем возрасте (35-50 и 50-70 сут) дикая молодь обучается лучше, и условные рефлексы вырабатываются у нее быстрее, чем у выращенной бассейновым способом (Касимов, 1980). То же и для молоди лососевых, доля плохо обучающихся особей возрастает при выпуске молоди передержанной на заводе (Жуйков, 1986).

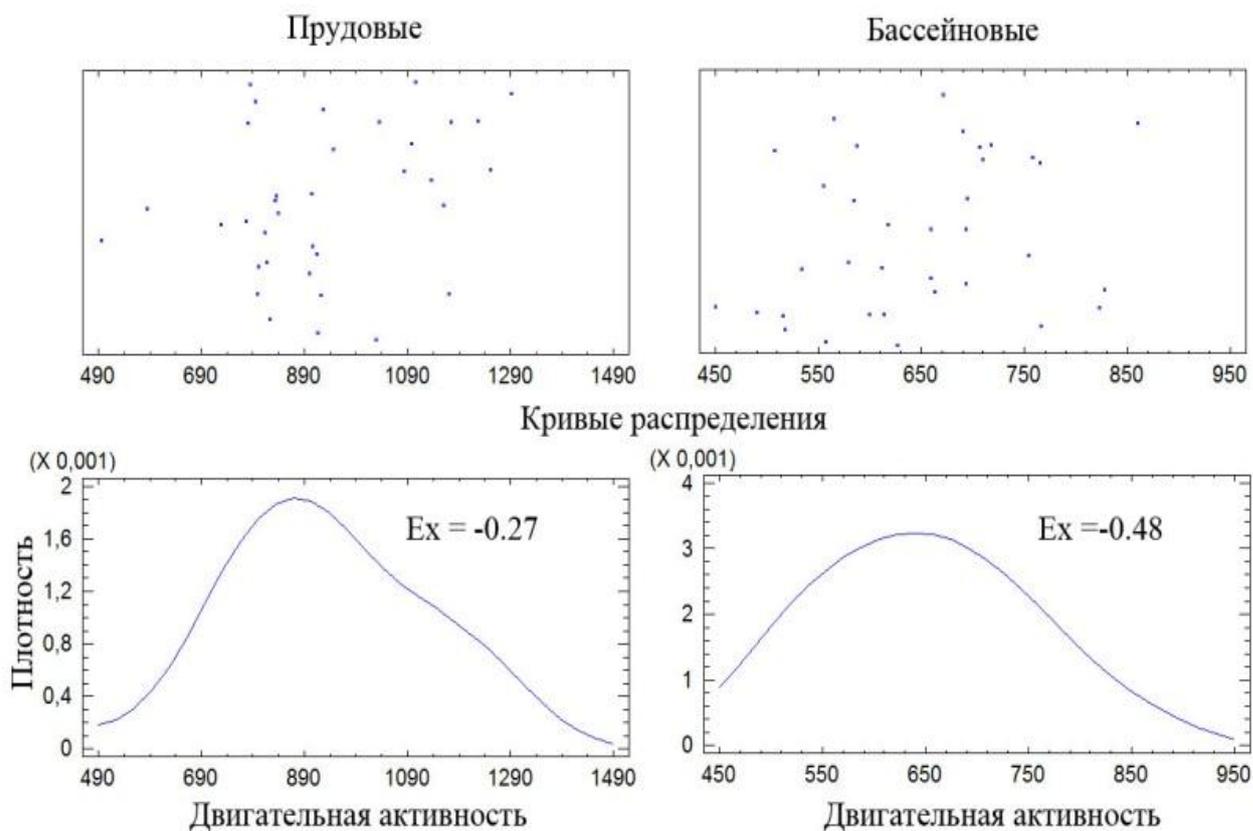


Рисунок 4.9 - Характеристика двигательной активности прудовой и бассейновой молоди стерляди в эксперименте

Таким образом, уровень информационной обогащенности среды, в которой выращивается молодь рыб на ранних стадиях онтогенеза, является одним из определяющих факторов, способствующих развитию у нее важнейших адаптивных форм поведения. Длительное развитие молоди в условиях сенсорной депривации приводит к закреплению у нее неадекватных поведенческих навыков, что затрудняет процесс условно-рефлекторного переключения при попадании такой молоди в естественную среду, что и подтверждается результатами проведенных сравнительных исследований питания молоди разных сроков выпуска в пруду и в условиях Угличского и Горьковского водохранилищ.

4.4 Сравнительный анализ пищевого поведения бассейновой молоди и молоди выращенной комбинированным методом (прудовой) в присутствии хищника

В отсутствии на ранних стадиях онтогенеза стимулов вызывающих защитную реакцию, рыбы теряют способность находить адекватный компромисс между риском гибели и желанием добывать корм, от чего во многом зависит их выживаемость (Смирнова, Герасимов, 2010). Присутствие хищника на ранних стадиях онтогенеза, является одним из определяющих факторов, способствующих развитию у молоди важнейших адаптивных форм поведения (Смирнова, Герасимов, 2010). Именно в способности точно соизмерять риск хищничества и выгоду от получения корма, обнаружены наиболее глубокие различия между дикой и заводской молодью (Johnsson, Abrahams, 1991; Dellefors, Johnsson, 1995). Что, очевидно, и является одной из основных причин массовой гибели заводской молоди после ее выпуска в естественную среду.

Сравнение эффективности оборонительного поведения бассейновой и прудовой молоди стерляди показало, что в экспериментальных условиях суточный рацион хищника в аквариумах с бассейновой молодью был выше, чем в аквариуме с прудовой (рис. 4.10).

Подробный анализ поведения этих двух групп молоди в присутствии и отсутствии хищника показал, что в обоих случаях интенсивность питания прудовой молоди выше (рис. 4.11А, Б), но в присутствии хищника прудовая молодь проходит меньшее расстояние, меньше времени проводит в движении, меньше времени тратит в местах скопления корма (рис. 4.11А), чем в отсутствие хищника (рис. 4.11Б). Напротив, более высокая активность бассейновой молоди наряду с длительными задержками на местах скопления корма (рис. 4.11А) делают ее заметней и доступней для хищника, что и обуславливает ее более интенсивное выедание по сравнению с прудовой молодью. Сходные результаты были получены и с молодью севрюги (Касимов, 1980), когда за сутки пребывания в бассейне с хищником было истреблено до 90-100 % заводской молоди, выращенной бассейновым способом, 65-75 % особей, выращенных комбинированным бассейново-прудовым способом, и всего лишь 10 % – дикой молоди.

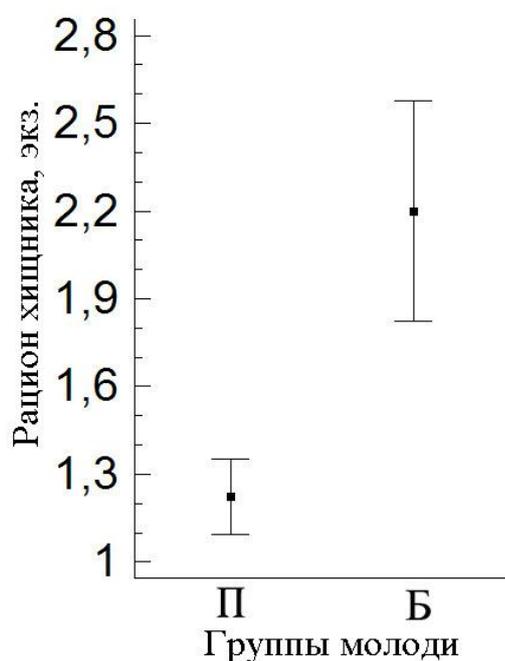


Рисунок 4.10 - Суточный рацион хищника в аквариумах с прудовой (П) и бассейновой (Б) молодью стерляди

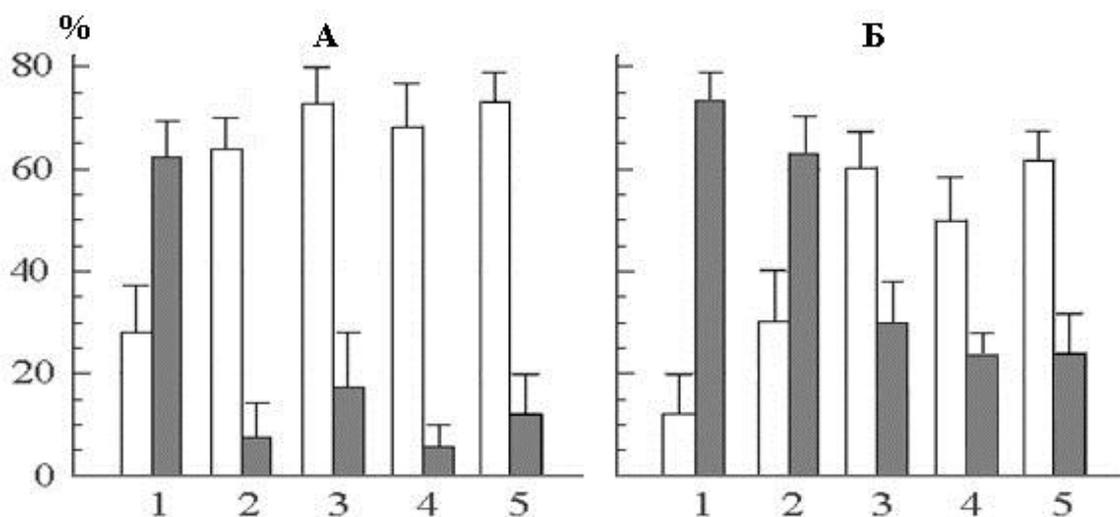


Рисунок 4.11 - Соотношение показателей величины рациона (1), пройденного расстояния (2), времени плавания (3), времени нахождения на кормовом пятне (4) и количества посещений кормового пятна (5) у заводской (белые столбцы) и прудовой (серые столбцы) молоди стерляди в лабораторном эксперименте в присутствии хищника (А) и в отсутствии (Б)

Выращивание ранней молоди в таких экологически неадекватных условиях заводских бассейнов приводит к недоразвитию важнейших адаптивных форм поведения, в том числе и оборонительного, что лимитирует ее выживание в естественной среде. Эксперимент подтверждает и результаты прудового эксперимента, где бассейновые особи так же выедались с большей интенсивностью, чем прудовые. Отсутствие в пруду стимулов для выработки эффективного оборонительного поведения компенсируется у прудовой молоди высокой, в отличие от бассейновой молоди, скоростью образования условного рефлекса на вновь появляющиеся стимулы.

Это еще раз подтверждает, что заводские рыбоводные емкости, где на ранних этапах онтогенеза выращивается искусственно полученная молодь, представляет собой вариант информационно обедненной среды. Выращивание ранней молоди в таких экологически неадекватных условиях приводит к недоразвитию важнейших адаптивных форм поведения молоди рыб, что лимитирует ее выживание в естественной среде.

5 ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА МОЛОДИ СТЕРЛЯДИ В ГОРЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Последняя поимка половозрелой особи стерляди в траловых научно-исследовательских съемках Нижегородской лаборатории ФГНУ ГосНИОРХ отмечена в 1997 г. (Герасимов, 2004). Чтобы решить проблему восстановления популяции стерляди на речном участке Горьковского водохранилища был построен Чернозаводской рыбоводный завод (рис.5.1). Начиная с 2005 г. с данного завода в Горьковское водохранилище ежегодно выпускается 50 тыс. молоди стерляди.



Рисунок 5.1 - Место расположения Чернозаводского рыбоводного завода на истоке р. Черная из оз. Чистое

Неофициальная информация о возобновлении случаев поимки стерляди в Горьковском водохранилище от рыбаков любителей и промысловиков стали поступать на второй год после начала работы Чернозаводского рыбоводного завода. Регулярные поимки двух- и трехлеток постоянно происходят в р. Черная и оз. Чистом сотрудниками Ярославского областного отдела ФГБУ «Верхневолжрыбвод» при проведении контрольных обловов рыбы. Экземпляры более старших возрастных групп в р. Черная и

оз. Чистом не попадались. По всей вероятности, после выпуска, молодь стерляди в течение двух-трех лет нагуливается в реке и озере, после чего скатывается в Горьковское водохранилище.

Первый, официально зарегистрированный факт поимки стерляди в Горьковском водохранилище после начала работы Чернозаводского рыбо-водного завода был зафиксирован 16.07. 2008 г., а в устье р. Черная (575.0 километр судового хода). При задержании браконьера, у него было обнаружено 7 экз. стерляди массой 100-150 г каждая. Предположительный возраст данных особей стерляди составлял 1+, год выпуска 2007.

В 2009 г. возобновились попадания стерляди в трал при проведении траловой научно-исследовательской съемки Нижегородской лабораторией ФГБНУ ГосНИОРХ (табл. 5.1).

Таблица 5.1 - Информация о стерляди из траловых уловов Нижегородской лаборатории ФГБНУ ГосНИОРХ с 2009 по 2013 гг.

Год	Дата	Место поимки, км с.х.*	Глубина	Н, шт.	Длина, см.	Возраст	Год выпуска
2009	26.06	617	9	1	34.0	3+	2006
2009	04.07	660	13	1	24.0	2+	2007
2010	01.10	586	-	1	35.0	3+	2006
2013	28.09	617	9	1	29.0	3+	2009

- Километр судового хода

17.11.2013 г. сотрудниками Северного ЛУ МВД России на транспорте на 508 километре судового хода (пос. Норское) были задержаны браконьеры с тремя экземплярами стерляди. Ихтиологическую экспертизу по данному факту незаконного лова проводил Ярославский областной отдел ФГБУ «Верхневолжрыбвод» (табл. 5.2).

23.04. 2014 г. Ярославским отделом ФГБУ «Верхневолжрыбвод» при проведении лова рыбы с целью заготовки гипофиза леща в охвостье Уль-

ковского острова (574.5 километр судового хода) была осуществлена поимка 22 экз. стерляди (табл. 5.3). Размер особей колебался от 37 до 73 см. Масса стерляди составлял от 0,8 до 2,19 кг. Пол определен с помощью УЗИ, возраст не определялся. Рыба была помечена вживлением чипа и выпущена в водоем.

Таблица 5.2 - Информация о поимке стерляди браконьерами 17.11.2013 г. в пос. Норское

№	км. с.х.	Длина, см.	Масса, г.	Пол	Возраст	Год выпуска
1	508	62.0	2000	♀	9+	2005
2	508	47.0	800	♂	6+	2008
3	508	53.0	1100	♂	7+	2007

Сотрудники ОР ППС Тутаевского МО МВД России 17.05.2014 г. на 494 километре судового хода (д. Брянцево) задержали браконьеров с 2-мя экземплярами стерляди. Ихтиологическую экспертизу по данному факту незаконного лова проводил Ярославский областной отдел ФГБУ «Верхневолжрыбвод» (табл. 5.4).

Приведенные материалы показывают, что стерлядь на речном участке Горьковского водохранилища вновь стала ловиться с 2008 г., т.е. через 3 года после начала регулярных ежегодных выпусков молоди с Чернозаводского рыбноводного завода. Судя по местам вылова стерляди, она распределяется в средней части речного участка Горьковского водохранилища от г. Тутаев до г. Плес (рис. 5.2). Фиксируются поимки стерляди в местах, которые в 1980-90 гг. были определены как места нереста (Богоявленский перекат, д. Брянцево), нереста и нагула (Ульковский остров) и зимовки (п. Норское, Ярославль). Вылов от двух и более особей в одно время указывает на то, что стерлядь образует в данных местах скопления.

Судя по выловленным экземплярам, она активно нагуливается и достигает половой зрелости в возрасте 7+ и мигрирует до мест нереста, о чем

свидетельствует выловленная на Богоявленском перекате и охвостье Ульковского острова самки с икрой на IV стадии зрелости.

Таблица 5.3 Поимка стерляди 23.04.2014 Ярославским отделением ФГБУ «Верхневолжрыбвод» в охвостье Ульковского острова (574.5 км.с.х.)

№	км. с.х.	Длина, см.	Масса, г.	Пол	Возраст	Год выпуска
1.	574.5	66.0	1600	♀IV	9	2005
2.	574.5	63.0	1600	♀	8	2006
3.	574.5	60.0	1000	♂IV	8	2006
4.	574.5	63.0	1300	♂	8	2006
5.	574.5	65.0	1400	♀	8	2006
6.	574.5	60.0	1200	♀	8	2006
7.	574.5	71.0	1800	♂	9	2005
8.	574.5	72.0	2400	♀IV	9	2005
9.	574.5	67.0	1400	♂	9	2005
10.	574.5	73.0	2190	♀IV	9	2005
11.	574.5	66.0	1660	♂	9	2005
12.	574.5	69.0	2000	♀IV	9	2005
13.	574.5	61.0	1000	♂	8	2006
14.	574.5	60.0	1000	♀	8	2006
15.	574.5	62.0	1100	♀	8	2006
16.	574.5	42.0	800	ЮВ.	4	2010
17.	574.5	51.0	1200	ЮВ.	6	2008
18.	574.5	47.0	900	ЮВ.	6	2008
19.	574.5	37.0	600	ЮВ.	3	2011
20.	574.5	44.0	850	ЮВ.	4	2010
21.	574.5	46.0	900	ЮВ.	5	2009
22.	574/5	47.0	1100	ЮВ.	5	2009

Таблица 5.4 - Поимка стерляди браконьерами 17.05.2014 г. на 494 км.с.х. (д. Брянцево)

№	км.с.х.	Длина, см.	Масса, г.	Пол	Возраст	Год выпуска
1.	494	67.0	2000	♀IV	10	2005
2.	494	58.0	1000	♂	8	2007

Таким образом, с 2008 по 2014 г. на речном участке Горьковского водохранилища известно о поимке 27 разновозрастных особей стерляди. Регулярные поимки стерляди на достаточно протяженном участке реки в центре которого находится район выпуска (рис. 5.2) указывают на то, что данная стерлядь была выпущена с Чернозаводского рыбоводного завода.

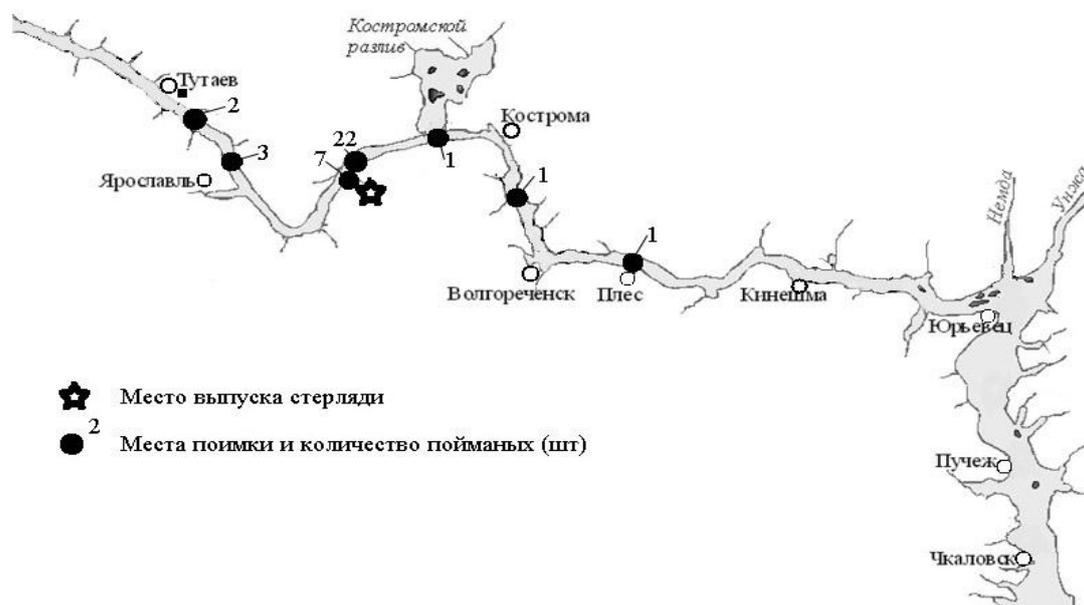


Рисунок 5.2 - Места поимки стерляди на речном участке Горьковского водохранилища в период с 2008 по 2014 гг.

Это позволяет сделать предварительное заключение о положительных результатах работ по искусственному воспроизводству стерляди на речном участке Горьковского водохранилища.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формирование у молоди осетровых поведенческой реакции на пищевые химические раздражители происходит и завершается одновременно с формированием дефинитивного уровня обонятельной чувствительности к пищевым химическим сигналам, т.е. к началу второго месяца жизни (Касумян, Кажлаев, 1993). Следовательно, при более длительном развитии молоди в условиях информационно обеднённой среды у нее закрепляются неадекватные естественной среде поведенческие навыки. В результате у бассейновой молоди процесс условно-рефлекторного переключения после выпуска в естественную среду сильно затруднен по сравнению с прудовой молодью, предварительно выращенной в более сходных с естественной средой прудовых условиях. Так, длительное выращивание молоди в искусственных условиях может оказать негативное воздействие и на развитие элементов сенсорного комплекса, которые практически не используются в бассейновых условиях (обоняние, электрорецепция) (Васюра, 2014).

Очевидно, что отсутствие или недоразвитие поведенческих навыков поиска пищи с использованием обоняния и электрорецепции значительно снижает эффективность поискового поведения заводской молоди стерляди, и особенно негативно это должно отразиться на поиске организмов инфавуны, которые, находясь в толще субстрата, плохо регистрируются вкусовыми и, тем более, тактильными рецепторами. Это подтверждается тем, что в питании молоди самого позднего выпуска преобладали организмы эпибентоса, которых рыбы могли обнаружить с помощью вкусовых и тактильных рецепторов, в то время как доля беспозвоночных инфавуны, для поиска которых необходимы обоняние и электрорецепция, была минимальной. В результате для этой молоди был характерен спектр питания, который в наибольшей степени отличался от естественного. Кроме того, у них были отмечены значительно более низкая, чем у молоди раннего выпуска, интенсивность питания и, как следствие, отсутствие весового и линейного при-

роста к концу периода прудового выращивания (Бондарчук, Герасимов, 2016).

Таким образом, уровень информационной обогащённости среды, в которой выращивается молодь рыб на ранних стадиях онтогенеза, является одним из определяющих факторов, способствующих развитию у нее важнейших адаптивных форм поведения. Длительное развитие молоди в условиях сенсорной депривации приводит к закреплению у нее неадекватных поведенческих навыков, что затрудняет процесс условно-рефлекторного переключения при попадании такой молоди в естественную среду, что и подтверждается результатами проведенных сравнительных исследований питания молоди разных сроков выпуска в прудовом эксперименте и в условиях Угличского и Горьковского водохранилищ (Васюра, 2014).

Очевидно, что основная причина различий молоди, выпущенной с Конаковского и Чернозаводского рыбзаводов, заключается в том, что на Конаковском заводе отсутствуют адаптационные пруды, и молодь стерляди до момента выпуска, т.е. около трех месяцев, выращивается в бассейнах на искусственных кормах. То, что отмеченные различия молоди Конаковского и Чернореченского завода обусловлены разницей в условиях предварительного выращивания, подтверждается результатами эксперимента по совместному подращиванию в прудах молоди разных сроков выпуска. Молодь, которая более продолжительное время выращивалась в заводских бассейнах, отставала от молоди раннего выпуска по темпу роста, а в спектре питания гораздо более значительную долю составляли планктонные организмы (Герасимов, Васюра, 2013).

С 2008 по 2014 г. на речном участке Горьковского водохранилища известно о поимке 27 разновозрастных, в том числе и половозрелых, особей стерляди. Регулярные поимки стерляди на достаточно протяженном участке реки, в центре которого находится район выпуска, указывают на то, что данная стерлядь была выпущена с Чернозаводского рыбоводного завода. Это позволяет сделать предварительное заключение о положитель-

ных результатах работ по искусственному воспроизводству стерляди на речном участке Горьковского водохранилища (Герасимов, Васюра и др., 2014).

По диссертации можно сделать следующие выводы:

1) Анализ спектров питания молоди стерляди разных сроков выпуска показал, что чем позже осуществляется выпуск молоди из бассейнов в пруд, тем меньшую долю в питании составляют организмы инфауны и, наоборот, возрастает доля организмов эпибентоса. Кроме того, при увеличении продолжительности пребывания молоди стерляди в бассейнах, в ее питании увеличивается доля планктонных организмов. Следовательно, спектр питания молоди стерляди первого выпуска наиболее близок к питанию дикой молоди в естественной среде.

2) Интенсивность питания прудовой молоди стерляди достоверно выше, чем у бассейновой. В результате, в течение трех лет проведения эксперимента молодь первого выпуска в конце периода прудового содержания превосходила молодь второго и третьего выпусков по массе и длине тела.

3) Молодь стерляди, выращенная в прудовых условиях, имеет более высокую плавательную способность и более сложное поведение, адекватное меняющимся гидродинамическим условиям среды. У бассейновой молоди, наряду с низкой плавательной способностью, закрепился и более примитивный поведенческий стереотип, позволяющий эффективно функционировать только в относительно постоянной гидродинамической среде заводских бассейнов.

4) Выращивание ранней молоди в экологически неадекватных условиях заводских бассейнов приводит к недоразвитию важнейших адаптивных форм поведения, в том числе и оборонительного, что лимитирует ее выживание в естественной среде. Отсутствие в пруду стимулов для выработки эффективного оборонительного поведения компенсируется у прудовой молоди высокой, в отличие от бассейновой

молоди, способностью к обучению, что обуславливает высокую скорость образования условного рефлекса на новые стимулы.

5) Уровень информационной обогащенности среды, в которой выращивается молодь рыб на ранних стадиях онтогенеза, является одним из определяющих факторов, способствующих развитию у нее важнейших адаптивных форм поведения. Длительное развитие молоди в условиях сенсорной депривации приводит к закреплению у нее неадекватных поведенческих навыков, что затрудняет процесс условно-рефлекторного переключения при попадании такой молоди в естественную среду. Это подтверждается результатами проведенных сравнительных исследований питания бассейновой и прудовой молоди в условиях Угличского и Горьковского водохранилищ.

б) Регулярные попадания стерляди в различные орудия лова возобновились через 3 года после начала регулярных ежегодных выпусков молоди с Чернозаводского рыбоводного завода, т.е. через 11 лет с момента поимки последней дикой особи. Год рождения всех выловленных особей не раньше 2005 г., т.е. года начала ежегодных выпусков выращенной молоди. Вылов осуществляется на достаточно протяженном участке Горьковского водохранилища, в центре, которого находится район выпуска выращенной на Чернозаводском рыбоводном заводе молоди. Все это позволяет сделать предварительное заключение о положительных результатах работы Чернозаводского рыбоводного завода и эффективности методов искусственного воспроизводства стерляди, применяемых на нем.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

Для повышения жизнестойкости молоди стерляди после выпуска в естественную среду необходимо внести в технологию искусственного воспроизводства следующие изменения:

1) В первую очередь, перед выпуском молоди стерляди в естественный водоем необходимо включить процесс предварительной адаптации в прудах, в которых условия максимально приближены к естественным, т.к. у молоди стерляди должна завершиться морфологическая дифференцировка и функциональное созревание ЦНС. Выпуск молоди в пруды в возрасте 30-35 дней дает уже практически сформировавшимся особям возможность выработать и закрепить необходимые поведенческие навыки, необходимые для выживания в естественных условиях. Задержка молоди в заводских бассейнах дольше этого срока приводит к закреплению у нее неадекватных поведенческих навыков, что затрудняет процесс условно-рефлекторного переключения при попадании такой молоди в естественную среду.

2) Бассейны, в которых происходит выращивание молоди стерляди необходимо оборудовать поверхностным и донным водовыпусками. Поверхностный водовыпуск необходимо открывать во время кормления для предотвращения скопления мелких частиц корма на поверхностной пленке воды. Это позволит предотвратить закрепления у молоди поведения, несвойственного для дикой молоди, когда для добывания корма с поверхностной пленки бассейновая молодь часто перемещается под поверхностью воды кверху светлым брюшком. В естественных условиях подобное поведение резко повышает ее доступность для рыбацких птиц.

3) Для облегчения адаптации молоди к температурному режиму естественных водоемов бассейны, в которых происходит выращивание молоди стерляди, необходимо оборудовать терморегуляторами, которые позволяют поддерживать в них колебательный режим температуры, например, ± 5 °С от оптимальных. Бассейновая молодь, которая содержалась при по-

стоянной температуре в заводских бассейнах, сильнее среагировала на понижение температуры в эксперименте, чем прудовая, адаптированная к жизни в пруду в условиях переменных температур.

4) Для облегчения адаптации молоди к сложным гидродинамическим условиям в естественных водоемах в бассейнах, в которых происходит выращивание молоди стерляди, необходимо поддерживать определенную скорость течения (ниже критической), которую следует увеличивать по мере увеличения размеров рыб. Молодь стерляди, выращенная в прудовых условиях, в экспериментах продемонстрировала более высокую плавательную способность и более сложное поведение, адекватное меняющимся гидродинамическим условиям среды. У бассейновой молоди наряду с низкой плавательной способностью закрепился и более примитивный поведенческий стереотип, позволяющий эффективно функционировать только в относительно постоянной гидродинамической среде заводских бассейнов.

5) Для стимуляции органов электрорецепции и закреплению у молоди стерляди необходимых навыков, выращиваемую в бассейнах молодь необходимо периодически подкармливать живыми кормами. Поскольку электрорецепция играет основную роль дистантного органа при поиске кормовых объектов, которые находятся в толще донного субстрата, с его помощью по слабым электрическим полям, которые генерируют живые кормовые организмы, стерлядь определяет где «рыть». В бассейнах, при кормлении искусственными кормами, эти органы чувств практически бесполезны, что не позволяет молоди выработать и закрепить необходимые поведенческие навыки.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Алексеев Л. Е. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. СПб.: Зоологический институт Российской академии наук, 1995. 617 с.
2. Бабурина Е. А. Развитие глаз и их функции у осетра и севрюги // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1957. № 20. С. 183-191.
3. Бакштанский Э.Л., Лепская В.Н., Лоенко А.А. и др. Адаптация и преадаптация заводской и дикой молоди атлантического лосося к естественным условиям реки и моря // Тез. докл. VI Всесоюз. конф. по экол. физиологии. Сыктывкар, 1982. Т. 1. С. 114–115.
4. Бакштанский Э.Л., Нестеров В.Д. Поведение заводских покатоков атлантического лосося *Salmo salar* L. после периода адаптации к естественным условиям // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1985. С. 88–100.
5. Баранникова И.А. Основные пути развития осетроводства в условиях комплексного использования водных ресурсов // Биологические основы осетроводства. М.: Наука, 1983. С 8–21.
6. Басов Б. М. Влияние электрического поля низких частот на поведение осетровых рыб // Поведение рыб. Тезисы докладов Всесоюзного совещания 20-24.11.1989. М, 1989. С. 147.
7. Бизольд Д. Закономерности ранних этапов развития мозга // Роль сенсорного притока в созревании функций мозга. М.: Наука, 1987. С. 5–10.
8. Беляева В.Н., Матвеева Р. П. Влияние хищных рыб на численность молоди промысловых рыб в дельте Волги // Сб. научно-техн. информ. ВНИРО, 1965. Вып.3. С. 65-69.

9. Беляева В.Н. Влияние хищных рыб на молодь осетровых в дельте Волги // Сб. Биологическое обоснование и принципы размещения заводской молоди осетровых в водоемах. Астрахань, 1968. С. 60-70.
10. Берг Л. С. Фауна России и сопредельных стран. Рыбы. СПб., 1911. Т. I. 337 с.
11. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М., 1948. Т1. 468 с.
12. Богданов О. В. Восходящая афферентация как ведущий фактор морфо-функционального созревания мозга. М.: Наука, 1987, С. 55-58.
13. Болдина И. К. О питании стерляди в Горьковском водохранилище // Тр. инст. биологии водохранилищ. М.: изд-во Академии наук СССР, 1961. вып. 4(7). С. 272–280.
14. Болдина И. К. Некоторые особенности биологии стерляди в Куйбышевском водохранилище // Биология рыб Волжских водохранилищ. М.: Наука. 1966, Вып. 10(13). С. 119–130.
15. Бондарчук О.Л., Герасимов Ю.В. Особенности пищевого и поискового поведения молоди стерляди при прудовом и бассейновом подращивании. // Известия Калининградского государственного технического университета. Калининград: Калининградский государственный технический университет, 2016. №42. С.30-38.
16. Васильев Л.И. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941- 1952 гг. // Тр. биол. ст. Борок, 1956. Вып.2. С. 142-168.
17. Васюра О. Л. Особенности пищевого поведения молоди стерляди при прудовом и бассейновом подращивании в искусственных условиях // Известия Калининградского государственного технического университета. Калининград: Калининградский государственный технический университет, 2014. №32. С. 21-30.

18. Варнавский В.С., Калинин С.В. Анализ индекса РНК/ДНК у лососевых в период смены среды обитания и его связь с темпом роста рыб // III Всесоюз. совещ. по лососевым рыбам. Тольятти, 1988. С. 53–54.
19. Витвицкая Л.В., Никоноров С.И., Кучеров О.А., Саидов Х.Ю. Структурные, функциональные и молекулярные характеристики ЦНС молоди рыб, выращенной в экологически различных условиях // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова, 1985. Т. 35. Вып. 5. С. 884–890.
20. Волкова Е. Н., Бродская В. А., Желтенкова М. В. Инструкция по сбору и обработке материала по исследованию питания планктоядных и бентосоядных рыб и их молоди. М: ВНИРО, 1960. С.5-16.
21. Волохов А. А. Шимко И. А. Функциональное и структурное развитие мозга в условиях обогащенной внешней среды // Развивающийся мозг и среда. М.: Наука, 1980. С. 3-38.
22. Войнова И. А., Бекешев А. Б. О влиянии хищных рыб на численность скатывающийся молоди осетровых р. Урал // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХА. Астрахань, 1972. С. 36-37.
23. Герасимов Ю. В., Васюра О. Л. Особенности роста и питания молоди стерляди *Acipenser ruthenus* (Acipenseridae) в пруду при различной длительности ее предварительного содержания в бассейнах // Известия Калининградского государственного технического университета. Калининград: Калининградский государственный технический университет, 2013. №28. С.104-112.
24. Герасимов Ю. В., Васюра О. Л. Рост и питание молоди стерляди *Acipenser ruthenus* L. (Acipenseridae) в пруду при различной длительности предварительного содержания в бассейнах // Биология внутренних вод, 2013. №3. С.64-72.
25. Герасимов Ю. В., Васюра Л. Е., Васюра О. Л., Кокорин О. В. Искусственное воспроизводство стерляди на речном участке Горьковского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних вод.

Материалы докладов II Всероссийской конференции с международным участием. Борок. М.: Полиграф-плюс, 2014. 1 том. С.146 – 150.

26. Герасимов Ю. В., Васюра Л. Е. Стрельникова А. П. Современное состояние стад стерляди в водоемах Верхней Волги и перспективы их искусственного воспроизводства // Состояние популяции стерляди в водоемах России и пути их стабилизации. М.: Экономика и информатика. 2004. С. 59-74.

27. Герасимов Ю.В., Смирнова Е. С., Васюра О. Л. Формирование пищевого и оборонительного поведения молоди рыб при искусственном воспроизводстве // V всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. С.44.

28. Герасимов Ю.В., Столбунов И.А., Орлов А.В. Влияние условий среды на ранних стадиях онтогенеза на формирование поведенческой реакции у молоди леща (*Abramis brama* L.) // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах. Тез. Междунар. конф. Борок, 2003. С. 20–21.

29. Голованов В.К., Герасимов Ю. В., Капшай Д. С., Васюра О. Л. Термоизбирание и термоустойчивость молоди стерляди *Acipenser ruthenus* L., выращенной в различных условиях // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. Астрахань: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования Астраханский государственный технический университет, 2014. №1. С.62-68.

30. Девицина Г. В., Кажлаев А. А. Развитие хемосенсорных органов у сибирского осетра и севрюги // Вопр. Ихтиологии, 1992. Т. 32. Вып.5. С.167-175.

31. Дислер Н. Н. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: изд-во АН СССР, 1960. 311 с.

32. Догель А. Окончания нервов в концевых (вкусовых) почках у осетровых рыб // Зап. Акад. наук., 1897. Т.5. №4. С. 31-47.

33. Драгомиров Н. И. Развитие кожных рецепторов на нижней стороне головы у личинок осетра, переходящих к придонному образу жизни // Докл. АН СССР, 1954. Т. 97. №1. С.173-176.
34. Желтенкова М. В. Питание осетровых рыб южных морей // Труды ВНИРО. М, 1964. Т.54. С. 9-48.
35. Жуйков А.Ю. Оценка выживаемости заводской молоди атлантического лосося в реке в первые дни после выпуска // Рыбное хозяйство, 1986. № 8. С. 30–32.
36. Заделенов В.А. Стерлядь бассейна р. Енисей: естественное и искусственное воспроизводство // Состояние популяции стерляди в водоемах России и пути их стабилизации. М.: Экономика и информатика, 2004. С. 77-93.
37. Задорина В.М. Суточная динамика дрефта и суточная ритмика питания молоди семги в реках Кольского полуострова // Проблемы биологии и экологии атлантического лосося. Л.: Наука, 1985. С. 120–129.
38. Загора Л. П. Питание стерляди Волгоградского водохранилища и использование ею кормовой базы водоема: автореф. дисс...канд.биол.наук, Л.: ГосНИОРХ, 1974. С. 9-11.
39. Инструкция для сбора и обработки материалов по питанию бентосоядных рыб // пищепромиздат, Москва. 1939. 43с.
40. Калмыков В. А., Калмыкова Т. В. Популяционная структура стерляди нижнего течения реки Волги // международная науч.-практ. конференция Комплексный подход к проблеме сохранения и восстановления биоресурсов Каспийского бассейна, Астрахань, 2008. С.95-99.
41. Калмыков В. А., Гутенева Г. И. Современное состояние промыслового запаса стерляди *Acipenser ruthenus* в Волго-Каспийском рыбохозяйственном подрайоне (р. Волга, ее водотоки) // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. Материалы докладов 1 Всероссийской конференции с международным участием. М.: АКВАРОС, 2011. Т.1. С.289-295.

42. Капкаева Р. З. Влияние зарегулированного речного стока на рост и половое созревание стерляди // ГосНИОРХ сборник научных трудов / Вопросы рыбохозяйственного освоения водохранилищ, 1981. вып.165. С. 63-69.
43. Капкаева Р. З., Хайбуллина Д. А. Питание стерляди в условиях зарегулированного стока р. Волги // Осетровое хозяйство водоемов СССР, ч.1, КаспНИРХ, 1989. С.130-131.
44. Касимов Р.Ю. Влияние хищника на молодь осетровых разного размера // Некоторые вопросы рыбного хозяйства Азербайджана. Баку: Элм, 1972. С. 65–76.
45. Касимов Р. Ю. Исследование динамики роста и выживаемости искусственной и естественной молоди осетровых в различных условиях // Новое в рыбохозяйственных исследованиях Азербайджана. Баку: изд-во «Азернешр», 1973. С. 106-117.
46. Касимов Р. Ю. Сравнительное изучение поведения осетровых в раннем онтогенезе: автореф. дисс...докт.биол.наук. Баку, 1970. 52 с.
47. Касимов Р. Ю. Сравнительная характеристика поведения дикой и заводской молоди осетровых в раннем онтогенезе. Баку. Элм, 1980. С. 135-138.
48. Касимов Р. Ю., Обухов Д. К., Рустамов Э. К. Особенности пост-эмбрионального формирования конечного мозга и условнорефлекторных реакций у осетровых рыб // Вопр. Ихтиологии, 1986. Т. 26. №3. С. 427-434.
49. Касумян А. О., Кажлаев А. А. Поведенческая реакция молоди осетровых рыб на естественные химические пищевые сигналы // Хемочувствительность и хемокоммуникация рыб. М.: Наука, 1989. С. 167-174.
50. Касумян А. О., Кажлаев А. А. Поведенческие ответы ранней молоди Сибирского осетра и севрюги на вещества, вызывающие основные типы вкусовых ощущений // Вопр. Ихтиологии, 1993. Т.33. №3. С.427-435.
51. Касумян А. О., Кажлаев А. А. Формирование поисковой поведенческой реакции и обонятельной чувствительности к пищевым химиче-

ским сигналам в онтогенезе осетровых рыб (Acipenseridae) // Вопр. Ихтиологии, 1993. Т.33. №2. С.271-280.

52. Касумян А.О. Обонятельная и вкусовая рецепция и поведение рыб: эколого-физиологические и онтогенетические аспекты: автореф. дис... докт. биол. наук. М. 1995. 24 с.

53. Кесслер К.Ф. Об ихтиологической фауне реки Волги // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. 1870. Т. 1. С. 236-310.

54. Кожевников Г. П. О ходе формирования ихтиофауны Горьковского водохранилища в первый год его существования // Рыбное х-во. 1957. № 7. С.56-68.

55. Кожин Н. И. Распространение и промысел осетровых в Северной Америке и Западной Европе // Осетровые СССР и их воспроизводство / Труды ЦНИОРХ. М.: изд-во «Пищевая промышленность». 1970, Т.1. С. 22-25.

56. Краюшкина Л.С. Адаптация молоди лосося различного морфофункционального состояния к гипертонической среде // Лососевидные рыбы. Л.: Наука, 1976. С. 60–65.

57. Краюшкина Л.С. Функциональная сформированность осморегуляторной системы молоди осетровых в зависимости от размеров и возраста // Биологические основы осетроводства. М.: Наука, 1983. С. 158–166.

58. Кузьмина И. А. Рыбоводно-биологическая оценка вселения стерляди в Иваньковское водохранилище: автореф. дис. канд. биол. наук. М., 2005. 23 с.

59. Кумелин А. А. Промысловая ихтиофауна бассейна Верхней Волги в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища // Учебные записки Ярославского гос. пед. инта. Ярославль. 1944. Вып. II. Естествознание. С. 64-101.

60. Ласточкин Д. А. Рыбинское водохранилище. Природа, 1947. № 5. С.40-44.

61. Лапицкая Л. Н. Питание и пищевые взаимоотношения молоди рыб Цимлянского водохранилища в 1954 году, 1958. Изд. ВНИОРХ. т. XLV. С.83-85.
62. Логашев М. В. Рыбное хозяйство реки Волги в границах Татарской республики. М.: ВНИОРХ, 1933. т. XV. С 48-98.
63. Лукин А. В. Основные черты экологии осетровых в Средней Волге // Труды об-ва естествоиспытателей при Казанском у-те, 1947. том 57. вып. 3-4. ч. 1. С. 1-143.
64. Малина Ю. И. Кормовая база и питание молоди стерляди озера Чистое // Сборник научных трудов по материалам XXXIII Международной научно-практической студенческой конференции "НИРС - первая ступень в науку". Ярославль: ЯГСХА, 2010. С.93-98.
65. Мануйлов Е. Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М: изд-во «Наука», 1964. 318с.
66. Мамедов Ч.А. Роль хеморецепции в поведенческих реакциях молоди курунского осетра: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 24 с.
67. Маршин В. Г. Сравнительное изучение в онтогенезе фоторецепции и ее связи со скоростью образования условных рефлексов у сибирского осетра, стерляди и их гибридов // Зоол. Журнал, 1965. Т.44, Вып.10. С. 1526-1531.
68. Мейснер В. И. Стерлядь. Естественные производительные силы России, 1920. 36 с.
69. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. зоопланктон и его продукция. Ленинград. ГосНИОРХ и Академия наук СССР, 1984. С. 33-35.
70. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. С. 23-159.

71. Мильштейн В. В. Сравнительно-экологический анализ молоди осетровых в период прудового выращивания. автореф. дис...канд.биол.наук. ГосНИОРХ. Ленинград, 1959. С. 5-17.
72. Мильштейн В. В. Осетроводство. М: «Пищевая промышленность», 1972. С. 5-68.
73. Мильштейн В. В. Осетроводство. М. Легкая и пищевая промышленность, 1982. 152 с.
74. Митанс А. Р. Поведение, питание и рост заводской молоди после выпуска в реку // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1970. Вып. 7. С. 108–111.
75. Митанс А.Р. Эффективность естественного и искусственного воспроизводства балтийского лосося как результат особенностей его пресноводного периода жизни // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига: Звайгзне, 1975. Вып. 11. С. 110–152.
76. Михайловский М. Н. Очерк рыб и рыболовства р. Волги в пределах Костромского уезда. Вестник рыбопромышлен., рыбоводства и рыболовства, 1898. № 9. С.34-38.
77. Михеев В.Н. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 2006. 191 с.
78. Мовчан В.А., Чеченков А.В. Поведение заводских покатников семги в реке // Тез. докл. республ. конф. по проблемам рыбохоз. исследований внутр. водоемов Карелии. Петрозаводск, 1979. С. 33.
79. Мочалов Г. И. Об истреблении стерлядей в Волге и Оке // Дневник отд. ихтиологии И.Р.О. акклиматизация животных и растений, 1900. Вып. 2, С.56.
80. Ненашев Г. А., Блинов Ю.В., Клевакин А. А., Минин А. Е. Состояние запасов и перспективы восстановления численности стерляди в Чебоксарском водохранилище. Нижегородская лаборатория ГосНИОРХ // Состояние популяции стерляди в водоемах России и пути их стабилизации. - М, 2004. С. 193-201.

81. Никоноров С. И., Витвицкая Л. В. Эколого-генетические проблемы искусственного воспроизводства осетровых и лососевых рыб. М.: Наука, 1993. 254 с.
82. Никоноров С.И., Офицеров М.В., Витвицкая Л.В., Лоенко А.А. Неконтролируемый генетический отбор на лососевых рыбодонных заводах // Рыб. хоз-во, 1989. № 1. С.54–55.
83. Новоселов А.П. Стерлядь бассейна реки Северная Двина // Составление популяций стерляди в водоемах России и пути их стабилизации. М.: ФА по рыболовству, 2004. С.160–173.
84. Новоселов А. П., Студенов И. И., Фефилова Л. Ф. Характер питания северодвинской стерляди в русловой части реки в условиях разной водности // Международная конференция Осетровые на рубеже XXI века, тезисы докладов. Астрахань, 11-15.09, 2000. С.87-89.
85. Орлов А. В. Формирование адаптивного поведения у молоди лососевых рыб при искусственном разведении: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Борок, 2007. 26 с.
86. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР / ред. Л. А. Кутикова, Я. И. Старобогатов. Л.: «Гидрометеиздат», 1977. С. 240-350.
87. Павлов Д. С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.
88. Павлов Д. С., Сбикин Ю. И., Попова И. К. Роль органов чувств при питании молоди осетровых рыб // Зоолог. журн. М.: из-во «Наука». вып 6. 1970. С. 872-880.
89. Павлов Д. С., Сбикин Ю. Н. Количество зрительных ориентиров и их влияние на проявление реакции у рыб // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18. №6. С. 1144-1147.
90. Павлов Д.С., Сбикин Ю.Н., Попова И.К. Роль органов чувств при питании молоди осетровых рыб // Зоол. журн, 1970. Т. 49. Вып. 6. С. 872 – 880.

91. Пироговский М.И. К вопросу об эффективности осетроводства в Волго-Каспийском районе // Биологические основы осетроводства. М.: Наука, 1983. С. 191–200.
92. Пономарев С.В., Распопов В.М., Пономарева Е.Н., Боканева О.Н. О целесообразности изменения размерно-веса стандарта молоди осетровых рыб и принятии мер по совершенствованию искусственного воспроизводства на ОРЗ Нижней Волги // Сб. Осетровые рыбы и их будущее. Украина-Бердянск, 2011. НИАМ. С.157-161.
93. Попова О. А. О воздействии щуки и окуня на популяцию некоторых рыб в дельте Волги // Тр. совещ. ихтиолог.комиссии АН СССР, 1961. вып.13. С.283-289.
94. Попова О. А. Экология щуки и окуня в дельте Волги // Сб. Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М: Наука. 1966. С.97-103.
95. Протасов В.Р., Бондарчук А.И., Ольшанский В.М. Введение в электроэкологию. М. Наука, 1982. 336с.
96. Рождественская А.Д. Выращивание стерляди в прудах // Некоторые вопросы осетрового хозяйства Каспийского бассейна. М.:ЦНИОРХ, 1966. С.40–41.
97. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 С.
98. Сабанеев Л. П. Рыбы России. Жизнь и ловля. / Издание А. А. Карцева. Москва, 1911. С.1063-1068.
99. Сафонов Н.В. Двигательная активность и направленность перемещения заводских сеголетков семги // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера. Материалы семинара. Петрозаводск, 1981. С. 170–173.
100. Сбикин Ю.Н., Лепская В.А. Плавательная способность осетровых как критерий её жизнестойкости // Рыб. хоз-во. 1982. № 8. С. 22–23.

101. Себенцев Б. М., Мейснер Е. В. Рыбоводно-биологические обоснования рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища // Труды ВНИИПРХ, 1947. том IV. С. 25-71.
102. Смирнов А.К. Избираемая температура молоди стерляди *Acipenser ruthenus* L. // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Материалы XXVIII Международной конференции. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 142–145.
103. Смирнова Е. С., Герасимов Ю. В. Формирование пищевого и оборонительного поведения молоди рыб при искусственном воспроизводстве // Поведение рыб // Материалы докладов IV Всероссийской конференции с международным участием. ИБВВ РАН. Борок, 2010. С.384-389.
104. Смирнова Е.С., Герасимов Ю. В. Влияние условий среды в период раннего онтогенеза на формирование оборонительного поведения у молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 2010. Т.50. № 1. С. 130–140.
105. Стрельникова А. П. Питание молоди стерляди *Acipenser ruthenus* (Acipenseridae) в среднем течении реки Дунай // Вопр. ихтиологии, 2012. Т.52. № 1. С. 1–6.
106. Суховерхов Ф.М., Королева, В.М., Писаренкова А.С. Особенности выращивания и зимнего содержания стерляди в прудах // Избр. Труды ВНИИПРХ в 4-х томах, 2002. Дмитров: Изд. дом «Север Подмосковья». Кн. 1. Т. I–II., С. 41–48.
107. Сыроватский И. Я., Гудимович П. К. Рыболовство в районе Днепровских порогов // Тр. Гос. ихтиол, опыт. ст., 1927. Т.3. Вып. 1.С. 109-178.
108. Танасийчук В. С. Нерест осетровых рыб ниже Волгограда в 1957-1960 г.г. // Тр. ВНИРО, 1964. т.54. сб.2. С.113-137.
109. Тихий М. И. Очерк рыбного хозяйства Средне-Волжского Края // Рыбное х-во Волги и Волгострой, 1933. Известия ВНИОРХ. Л.: Ленс-набтехиздат. том XVII. С. 27-48.

110. Фомин Г. П. Питание молоди стерляди в прудах // ГосНИОРХ., 1983. Вып. 208. С. 89-95.
111. Фортунатова К. Р. Поведение хищных рыб в зависимости от экологии пищевых организмов // Тр. ИМЖ им. А. П. Северцова, 1962. Вып.42. С.120-131.
112. Ходоревская Р.П. Реореакция молоди осетровых // Тез. отчет. сессии ЦНИОРХ. Астрахань, 1973. С. 112–113.
113. Шмидтов А. И. Стерлядь (*Acipenser ruthenus* L.). Уч. записки КГУ. Казань, 1939. т. 99. Книга 4-5. Вып. 7-8. С.4-50.
114. Шустов Ю.А., Щуров И.Л., Смирнов Ю.А. О сроках адаптации заводской молоди семги к речным условиям // Вопр. ихтиологии, 1980. Т. 20. Вып. 4(123). С. 758–761.
115. Bakstansky E.L., Safonoy N.V., Rozhdestvenskaya V.L. Studies of some characteristics and destiny of hatchery young Atlantic salmon // ICES C.M. 1979. V. 13F. P. 1–24.
116. Bams R.A. Differences of performance of naturally and artificially propagated sockeye salmon migrant fry as measured with swimming and predation tests // J. Fish. Res. Board Canada. 1967. V.24. № 5. P.1117–1153.
117. Berejikian B.A., Tezak E.P., Flagg T.A. et al. Social dominance, growth, and habitat use of age-0 steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) grown in enriched and conventional hatchery rearing environments // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2000. № 3. P. 628–636.
118. Berg S., Jörgensen J. Stocking experiments with 0+ and 1+ trout parr, *Salmo trutta* L., of wild and hatchery origin: Post-stocking mortality and smolt yield // J. Fish Biol. 1991. V. 39. P. 151–169.
119. Bramblett R. G., White R. G. Habitat use and movements of pallid and shovelnose sturgeon in the Yellowstone and Missouri Rivers in Montana and North Dakota. Trans. Am. Fisheries Soc.130,2001, 1006-1025.
120. Burtsev I.A. Problems of conserving the sturgeon phylogenetic adaptations at their industrial reproduction while changing the natural selection

spectrum // 6th International Symposium on Sturgeon. Book of Abstracts. Posters. October 25-31. Wuhan, China, 2009. P. 103-105.

121. Charles S. Etude experimentale de la qualite des alevins de saumon, *Salmo salar* L. destines au repeuplement. Contribution a l'analyse hydraulique de l'habitat. Bordeaux: Univ. Bordeaux, 1996. 101 p.

122. Dickson T.A., MacCrimmon H.R. Influence of hatchery experience on growth and behavior of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) within allopatric and sympatric stream populations // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1982. V. 39. № 11. P. 1453–1458.

123. Dellefors C., Johnsson J.I. Foraging under risk of predation in wild and hatchery-reared juvenile sea trout (*Salmo trutta* L.) // Nord. J. Freshwater Res. Drottningholm. 1995. V. 70. P. 31–37.

124. Eriksson C., Hallgren S., Uppman S. Spawning migrations of hatchery-reared salmon (*Salmo salar*) released as smolts in River Ljusnan and its estuary // Laxforskningsinst. Medd. (Salm. Res. Inst. Rep). 1981. № 3. 16 p.

125. Finstad B., Jonsson N. Factors influencing the yield of smolt releases in Norway // Nordic J. Freshwater Res. 2001. V. 75. P. 37–55.

126. Gwak W.-S., Tanaka Y., Tominaga O. et al. Field evaluation by RNA/DNA ratios on post-release nutritional status of released and wild Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* juveniles // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2003. V. 293. № 1. P. 107–124.

127. Hvidsten N.A. Migration and nutrition in wild and hatchery reared salmon postsmolt // Nord. J. Freshw. Res. 1994. V. 69. P. 100.

128. Johnsson J.I., Abrahams M.V. Interbreeding with domestic strain increases foraging under predation in juvenile steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*): an experimental study // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 243–247.

129. Kellison G.T., Eggleston D.B., Burke J.S. Comparative behaviour and survival of hatchery reared versus wild summer flounder (*Paralichthys dentatus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2000. V. 9. P. 1870–1877.

130. Kempinger J. J. Habitat, growth, and food of young lake sturgeons in the Lake Winnebago system, Wisconsin. *North American Journal of Fisheries Management*. 1996. 16:102-114.
131. Legault M., Lalencette L. M. Temps d'ajustement de la flottabilité des saumons atlantiques (*Salmo salar*) d'élevage et flottabilité comparée de saumons atlantiques d'élevage et sauvages // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1985. V. 42. № 3. P. 619–623.
132. Olla B.L., Davis M.W. The role of learning and stress in predator avoidance of hatchery-reared coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) juveniles // *Aquaculture*. 1989. V. 76. P. 209–214.
133. Olla B.L., Davis M.W., Ryer C.H. Behavioural deficits in hatchery-reared fish: Potential effects on survival following release // *Aquacult. Fish. Manag. Suppl.* V. 25. 1994. P. 19–34.
134. Orlov A.V., Gerasimov Yu.V., Lapshin O.M. The feeding behaviour of cultured and wild Atlantic salmon, *Salmo salar* (L.), in the Louvenga River, Kola Peninsula, Russia // *ICES Journal of Marine Science*. 2006. V. 63. P. 1297–1303.
135. Rimmer D.M., Saunders R.L., Palm U. Effects of temperature and season on the position holding performance of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Can. J. Zool.* 1985. V. 63. № 1. P. 92–96.
136. Ryabova G.D., Klimonov V.O., Afanas'ev K.I. et al. Variation in morphometric and genetic characteristics of stellate sturgeon juveniles raised at different densities. *Rus. J. Genet.*, 2006. V.42, N 2, pp.182-191.
137. Smith T.I.J., Collins M.R. Shortnose sturgeon stocking success in the Savannah River // *Proc. of the Annual Conf. of the Southeastern Assoc. of Fish and Wildlife Agencies*. Hot Springs, 1996. P. 112–121.
138. Rosenzweig M.R. Environmental complexity, cerebral change and behavior // *Amer. J. Psychol.* 1966. V. 21. P. 321–332.

139. Sosiak A.J., Randall R.G., McKenzie J.A. Feeding by hatchery-reared and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr in stream // J. Fish. Res. Board Canada. 1979 V. 36. № 11. P.1408–1412.

140. Thomas G. The influences of encountering a food object of subsequent searching behaviour in *Gasterosteus aculeatus* L. II Anim. Behav. 1974. Vol. 22. № 4. P. 941–952.

141. Toivonen J. Differences in recaptures of wild and hatchery-reared salmon smolts // ICES C.M. 1977/M. C. 7.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Таблица 1 - Динамика качественных и количественных показателей бентоса в выростном пруду

Дата	Видовой состав	Биомасса, г/м ²
21.07.2010	<i>Endochironomus albipenis</i>	9,11
	<i>Chironomus plumosus</i>	
	отр. Ephemeroptera	0,55
12.08.2010	п/кл. Oligochaeta	0,19
	<i>Chironomus plumosus</i>	12,32
	сем. Tabanidae	0,7
1.09.2010	<i>Chironomus plumosus</i>	0,16
	<i>Endochironomus albipenis</i>	3,61
	<i>Chironomus plumosus</i>	
	<i>Anatopynia plumipes</i>	
<i>Glyptotendipes gripekoveni</i>		
	<i>Limnochironomus tritonus</i>	
	отр. Ephemeroptera	7,4
26.07.2011	<i>Chironomus plumosus</i>	1,44
06.08.2011	-	-
05.09.2011	<i>Chironomus plumosus</i>	8,8
	<i>Endochironomus albipennis</i>	
	<i>Glyptotendipes gripekoveni</i>	
	сем. Ceratopogonidea	0,04
	п/кл. Oligochaeta	0,05
01.10.2011	<i>Chironomus plumosus</i>	40,02
	сем. Ceratopogonidea	0,06
	п/кл. Oligochaeta	0,2
	отр. Trichoptera	9,88
	отр. Ephemeroptera	26,95

Продолжение Приложения А

продолжение таблицы 1

09.07.2012	<i>Chironomus plumosus</i> <i>Cryptochironomus defectus</i> <i>Endochironomus albipennis</i> <i>Glyptotendipes gripekoveni</i> <i>Anatopynia plumipes</i>	4,09
	<i>Cloeon dipterum</i> <i>Coenagrion vernale</i>	1,0
21.07.2012	<i>Chironomus plumosus</i> <i>Cryptochironomus defectus</i> <i>Glyptotendipes gripekoveni</i> <i>Anatopynia plumipes</i> <i>Procladius ferrugineus</i>	14,98
	<i>Sigara distincta</i>	0,16
	куколка трибы Chironomini	0,64
01.08.2012	<i>Chironomus plumosus</i> <i>Cryptochironomus defectus</i> <i>Anatopynia plumipes</i>	7,53
	<i>Sigara distincta</i>	0,18
	<i>Coenagrion puella</i> <i>Cloeon dipterum</i>	4,96
	сем. Ceratopogonidae	0,12
	<i>Phryganea bipunctata</i>	1,04
13.08.2012	<i>Chironomus plumosus</i> <i>Anatopynia plumipes</i> <i>Glyptotendipes gripekoveni</i>	1,4
	<i>Sigara distincta, Cloeon dipterum</i> куколка трибы Chironomini,	1,76

Продолжение Приложения А

продолжение таблицы 1

	сем. Ceratopogonidae	0,38
24.08.2012	куколка трибы Chironomini <i>Cryptochironomus defectus</i> <i>Chironomus plumosus</i> <i>Glyptotendipes gripekoveni</i> <i>Endochironomus albipennis</i> <i>Procladius ferrugineus</i>	0,43
	<i>Cloeon dipterum</i> <i>Coenagrion vernale</i> <i>Cordulia aeneaturfosa</i> <i>Phryganea bipunctata</i> <i>Sigara distincta</i>	12,75
10.09.2012	<i>Chironomus plumosus</i> <i>Tanytus vilipennis</i> <i>Cryptochironomus vulneratus</i> <i>Endochironomus albipennis</i> <i>Glyptotendipes gripekoveni</i>	0,99
	<i>Coenagrion vernale</i> <i>Cordulia aeneaturfosa</i> <i>Phryganea bipunctata</i> <i>Cloeon dipterum</i> <i>Sigara distincta</i>	8,98
22.09.2012	<i>Chironomus plumosus</i> <i>Cryptochironomus defectus</i> <i>Anatopynia plumipes</i> <i>Endochironomus albipennis</i>	0,32
	<i>Coenagrion vernale</i>	18,15

Продолжение Приложения А

Окончание таблицы 1

	<i>Cloeon dipterum</i> <i>Phryganea bipunctata</i> <i>Sigara distincta</i>	
08.10.2012	<i>Chironomus plumosus</i> <i>Polypedilum convictum</i> <i>Anatopynia plumipes</i> <i>Glyptotendipes gripekoveni</i> <i>Cryptochironomus defectus</i>	1,58
	<i>Phryganea bipunctata</i> <i>Sigara distincta</i>	5,84

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

**Таблица 1 - Динамика качественных и количественных показателей
планктона в выростном пруду**

Дата	Видовой состав	Биомасса, г/м ³
21.07.2010	<i>Daphnia longispina</i> <i>Bosmina longirostris</i> <i>Karetella quadrata</i> <i>Thermocyclops crassus</i> <i>Microcyclops gracilis</i> <i>Macrocyclops albidus</i>	2,05
	<i>Chaoborus sp.</i>	0,71
12.08.2010	<i>Daphnia longispina</i> <i>Bosmina longirostris</i> <i>Chydorus sphaericus</i> <i>Mesocyclops crassus</i>	3,29
	<i>Chaoborus sp.</i>	2,48
1.09.2010	<i>Daphnia cucullata</i> <i>Bosmina longirostris</i> <i>Mesocyclops leuckarti</i> <i>Daphnia cucullata</i>	0,48
6.10.2010	<i>Bosmina longirostris</i> <i>Daphnia cucullata</i> <i>Thermocyclops crassus</i> <i>Macrocyclops albidus</i> <i>Chydorus sphaericus</i>	1,16
	<i>Chaoborus sp.</i>	0,15
26.07.11	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> <i>Bosmina longirostris</i> <i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1,01

Продолжение Приложения Б

продолжение таблицы 1

	<i>Scapholeberis mucronata</i> <i>Microcyclops gracilis</i> <i>Chydorus sphaericus</i> <i>Daphnia longispina</i>	
06.08.11	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> <i>Bosmina longirostris</i> <i>Microcyclops gracilis</i> <i>Daphnia longispina</i>	0,72
05.09.11	<i>Microcyclops gracilis</i> <i>Chydorus sphaericus</i> <i>Daphnia longispina</i>	0,19
01.10.11	<i>Chaoborus sp.</i>	0,58
	<i>Eucyclops macrurus</i> <i>Chydorus sphaericus</i> <i>Daphnia longispina</i> <i>Simocephalus vetulus</i>	0,17
09.07.2012	<i>Chaoborus sp.</i>	1,57
	<i>Chaoborus sp.</i> <i>Microcyclops varicans</i> <i>Daphnia cucullata</i> <i>Sida crystallina</i> <i>Eurycercus lamellatus</i>	1,98
21.07.2012	<i>Daphnia longiremis</i> <i>Microcyclops gracilis</i> <i>Thermocyclops crassus</i> <i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1,82

Продолжение Приложения Б

окончание таблицы 1

01.08.2012	<i>Daphnia longispina</i> <i>Microcyclops varicans</i> <i>Diaphanosoma brachyurum</i>	2,33
13.08.2012	<i>Daphnia longispina</i> <i>Microcyclops varicans</i> <i>Ceriodaphnia reticulata</i>	8,30
24.08.2012	<i>Polyphemus pediculus</i> <i>Daphnia longispina</i> <i>Microcyclops varicans</i> <i>Ceriodaphnia reticulata</i>	10,07
10.09.2012	<i>Daphnia longispina</i> <i>Microcyclops varicans</i>	9,57
22.09.2012	<i>Daphnia longispina</i> <i>Thermocyclops crassus</i>	5,02
08.10.2012	<i>Daphnia longispina</i> <i>Thermocyclops crassus</i>	2,56