

DOI: 10.24143/2073-5529-2019-3-51-60
УДК 597 – 134 (285.2)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОРГАНИЗАЦИИ МНОГОВИДОВЫХ ГРУППИРОВОК ЛИЧИНОК РЫБ В ЛИТОРАЛИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА¹

А. П. Стрельникова, А. К. Смирнов, И. В. Шляпкин, А. С. Стрельников

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Ярославская обл., Российская Федерация*

Приведены результаты исследования видовой, пространственно-временной, возрастной и трофической структуры группировок личинок рыб, нагуливающих в литоральной зоне Рыбинского водохранилища. Определен видовой состав и распределение личинок рыб на биотопах защищенного побережья с растительностью в различные по водности годы. Отмечается, что динамика зоопланктона в весенний период по времени соответствует характеру возрастных изменений в потреблении личинками рыб различных групп гидробионтов. Исследованы экологические факторы, обеспечивающие разобщенность во времени и пространстве потенциальных конкурентов одного трофического уровня, сопровождаемую расхождением спектров питания и подразделением пищевых ресурсов. На примере одного из структурно-функциональных элементов литорального биоценоза (многовидовых группировок личинок рыб) показана роль трофического фактора, обеспечивающего организацию и функционирование данной биологической системы и придающего ей сбалансированный и целостный характер. Сбалансированность пищевых взаимоотношений при этом обеспечивалась такими механизмами, как дифференциация особей разных видов личинок рыб по возрастному принципу, смена объектов питания в онтогенезе и пространственная разобщенность.

Ключевые слова: структура, микробиотоп, распределение, зоопланктон, личинки рыб, спектр питания, пищевой ресурс, экологическая дифференциация.

Для цитирования: *Стрельникова А. П., Смирнов А. К., Шляпкин И. В., Стрельников А. С.* Экологические аспекты организации многовидовых группировок личинок рыб в литорали Рыбинского водохранилища // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2019. № 3. С. 51–60. DOI: 10.24143/2073-5529-2019-3-51-60.

Введение

Одной из центральных проблем современной экологии по-прежнему остается исследование механизмов формирования многовидовых сообществ и взаимоотношений между видами в пределах сообщества. Необходимым условием сосуществования в рамках одного сообщества является экологическая дифференциация, в результате которой происходит обособление видов в многомерном пространстве ресурсов и условий окружающей среды. Экологическая дифференциация видов может происходить путем разделения ресурса – пищи, пространства, времени. Результат экологической дифференциации демонстрируют экосистемы, включающие несколько видов, различающихся спектрами питания, суточными и сезонными ритмами трофической активности, наиболее предпочитаемыми станциями обитания в пределах своей экологической ниши.

На примере наземных животных в работах [1–5] показана структурная организация естественных сообществ, при которой ниши близкородственных и потенциально конкурентных видов являются достаточно дифференцированными, чтобы допустить их сосуществование. Сбалансированность пищевых взаимоотношений при этом обеспечивается такими механизмами, как смена объектов питания в онтогенезе, подразделение времени трофической активности, пространственная разобщенность и дивергенция массы у потенциальных конкурентов [6, 7].

¹ Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А 18-118012690102-9 и при частичной поддержке темы Президиумом РАН № 0122-2018-0001.

Пресноводные экосистемы в плане структурированности отдельных сообществ до настоящего времени исследованы слабо, а имеющиеся результаты носят фрагментарный характер. В основном исследованы территориальные и внутривидовые группировки молоди полупроходных и туводных видов рыб в период их покатной миграции. В то же время известно, что молодь фитофильных видов рыб, размножающихся на прибрежных мелководьях равнинных водохранилищ, держится на нерестилищах весь нагульный период [8].

Цель исследования – анализ структурных и экологических аспектов организации многовидовых группировок личинок рыб одного трофического уровня, использующих общую базу пищевых ресурсов.

Материал и методы исследования

Работа выполнена по материалам, собранным авторами на мелководье Волжского плеса Рыбинского водохранилища в районе пос. Борок. В различные по водности годы проводили облов стай молоди рыб, нагуливающейся в прибрежной мелководной зоне, защищенной от воздействия сгонно-нагонных течений и ветровой деятельности. Исследование проводили на одном и том же участке нерестилища площадью около 25–30 м². Отлов личинок и мальков рыб осуществляли один раз в неделю. Распределение и перемещение личинок и мальков рыб на биотопе определяли по результатам траления в разные часы суток. Молодь ловили стандартными орудиями лова. Ранних личинок отлавливали ихтиологическим сачком. В зоне разреженных зарослей протягивали мальковую волокушу. Ловушки ставили среди растительности на 12 ч (с 18 до 6 ч утра), располагая их по направлению от береговой линии вглубь водоема, по мере нарастания глубин. Камеральную обработку фиксированной молоди проводили в лаборатории: определяли видовую принадлежность и этап развития личинок рыб, используя «Определитель молоди рыб дельты Волги» [9] и материалы по этапности развития костистых рыб [10–12]. Анализ питания и пищевых взаимоотношений личинок и мальков рыб проводили по стандартным методикам [13, 14]. Интенсивность питания личинок рыб определяли по индексам потребления, выраженным в ‰.

Обязательным условием при выборе метода исследования была строгая синхронность во времени и пространстве сбора ихтиологических и планктонных проб. Общую численность и соотношение отдельных организмов в пробах зоопланктона определяли обычным счетным методом в камере Богорова. Отмеченные в зоопланктонных пробах организмы по возможности определяли до вида. Качественные и количественные показатели зоопланктона и структуру стай молоди рыб анализировали в период с конца мая до середины июля, что соответствовало в исследованные годы времени прохождения личиночного периода развития и перехода на мальковый. Именно в эти периоды (этапы развития C₁–G) происходят онтогенетические изменения в питании личинок рыб, характеризующиеся началом потребления зоопланктонных организмов (этап C₁), сменой размерной структуры кормовых объектов и выбором приоритетов по мере роста и развития, а также распределение молоди по микробиотопам в пределах одного биотопа.

Результаты исследования и их обсуждение

Маловодный год. В исследуемый нами год затопленным оказался лишь нижний горизонт прибрежной зоны водохранилища и несмотря на то, что зона временного затопления была все-таки покрыта наземной и земноводной растительностью (манник наплывающий, гречиха земноводная и полевица побегообразующая), условия нереста фитофильных видов рыб были неблагоприятны, а развитие фитофильной фауны кормовых организмов несколько задерживалось.

Первыми на мелководье появились личинки плотвы. В начале июня в уловах они были представлены особями на этапе C₁. Несколько позже, к концу первой декады, в стайках молоди стали появляться личинки синца на этапах C₁ и C₂.

Позднее появление личинок синца можно объяснить неблагоприятными условиями нереста для этого вида рыб. Особенностью маловодного года явилось также совпадение в сроках размножения леща и густеры и почти одновременное появление их личинок на нерестилище на этапе C₁ в середине июня (рис. 1).

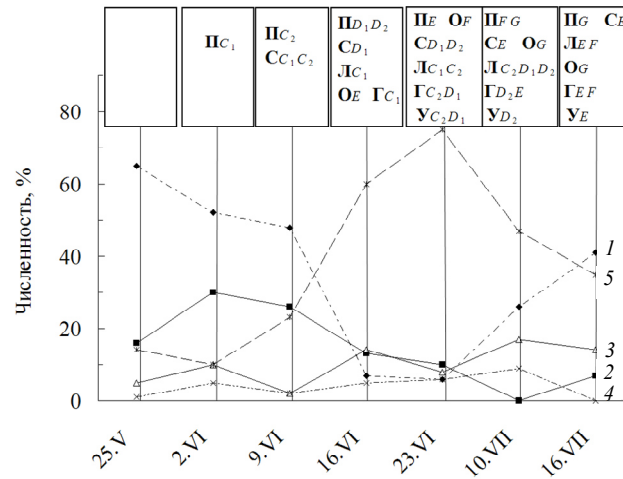


Рис. 1. Динамика качественного состава зоопланктона и структура стай молоди в защищенном прибрежье в маловодный год:
 1 – коловратки; 2 – молодь копепоид; 3 – молодь кладоцер; 4 – взрослые копепоиды; 5 – взрослые кладоцеры;
 С₁ – G – этапы развития личинок и мальков рыб: П – плотва; С – синец; Л – лещ; Г – густера; О – окунь; У – укляя.
 В рамках – видовой состав молоди рыб в стаях в отдельные дни наблюдений

Сопоставление сроков появления личинок рыб на мелководье с качественными и количественными показателями состава зоопланктона позволило сделать вывод, что в целом гидробиологическая ситуация, сложившаяся на мелководье, полностью отвечала пищевым потребностям молоди в отдельные периоды ее развития. Личинки плотвы перешли на питание зоопланктоном в начале июня, когда качественный состав зоопланктона характеризовался достаточно высоким разнообразием форм (рис. 1). Преобладающей группой организмов в этот период были коловратки *Keratella cochlearis* и *Polyarthra dolichoptera*. Их численность составляла 389,6 тыс. экз./м³. Из ветвистоусых отмечены *Bosmina longirostris* и *B. coregoni*, но их численность и биомасса были невысокими (17 тыс. экз./м³ и 0,102 г/м³). Веслоногие были представлены рачками на науплиальных и копепоидных стадиях развития. Личинки синца, наиболее требовательные к составу кормовых объектов и питающиеся на этапе С₁ коловратками и молодью веслоногих рачков [12], в момент перехода на внешнее питание также нашли для себя необходимую пищу. Относительная численность этих двух групп организмов в этот период составляла 80 %. Личинки густеры и леща перешли на экзогенное питание в середине июня, в период подъема численности ветвистоусых рачков, когда в результате интенсивного прогревания мелководий и появившейся к этому времени в зоне затопления растительности биомасса этих организмов была максимальной и составляла 3,6 г/м³. Кроме того, в этот период в планктоне появились личинки хирономид (II возрастной стадии), ведущие планктонный образ жизни. Личинки плотвы и леща способны питаться этими организмами уже на этапе развития С₂ [15].

В многоводный год гидробиологическая ситуация на мелководье была иная. В результате заливания больших площадей, заросших прошлогодней мягкой растительностью, и равномерного нарастания температуры воды копепоидно-коловраточный комплекс организмов заменился рачковым уже к концу первой декады июня. Уменьшение численности коловраток и веслоногих рачков происходило на фоне заметного увеличения числа ветвистоусых ракообразных.

Среди них в большом количестве отмечены *Polyphemus pediculus*, *Scapholeberis mucronata* и *Ceriodaphnia affinis*, образующие скопления в виде хорошо различимых пятен на участках открытой воды среди разреженной растительности. Их биомасса уже к концу первой декады июня составляла 1,9 г/м³. Помимо перечисленных видов кладоцер в планктоне в это время были отмечены *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*, *Chydorus sphaericus* и другие хидориды, а также типичные представители фитофильного комплекса гидробионтов *Sida crystallina*, *Simocephalus exspinosa*, *Eurycerus lamellatus*, *Camptocercus rectirostris* (рис. 2).

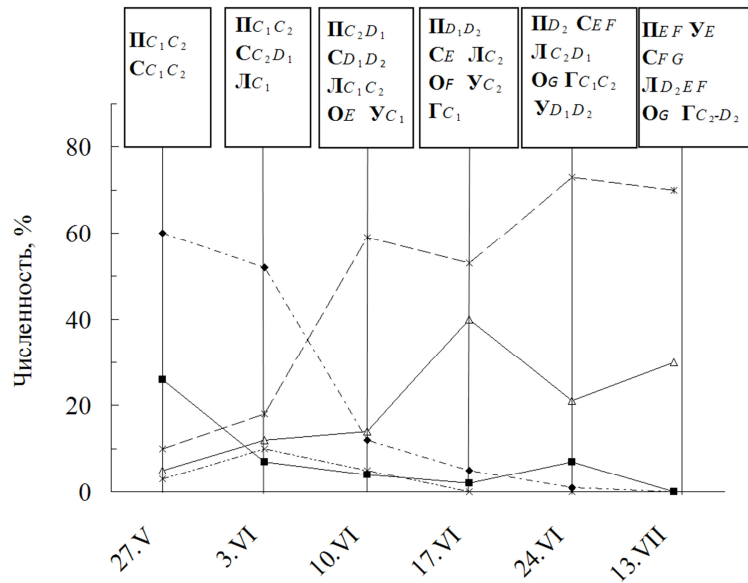


Рис. 2. Динамика качественного состава зоопланктона и структура стай молоди в защищенном побережье в многоводный год. Обозначения те же, что и на рис. 1

Их численность в этот период достигала 986,1 тыс. экз./м³, а биомасса 5,01 г/м³. Такое увеличение численности и биомассы произошло в основном за счет ветвистоусых рачков, массовому появлению которых способствовало повышение температуры воды, развитие высшей водной растительности и защищенность от волнения. Именно эти факторы определяют развитие и обилие фауны в прибрежье [16].

Наряду с рачковым планктоном в зоопланктонных пробах в июне-июле отмечены также личинки хирономид *Cricotopus silvestris*, *Corynoneura sp.*, *Ablabesmyia monilis*, *Glyptotendipes sp.* I–II возрастных стадий. Их относительная численность достигала более 4 %, а биомасса – от 1,9 до 2,6 г/м³. Эти организмы играли существенную роль в питании личинок леща, плотвы и густеры.

Анализ видовой структуры стай молоди в рассматриваемый год показал, что уже в конце мая личинки плотвы и синца находились на этапах развития C₁ и C₂. Массовое появление личинок леща на этих же этапах развития наблюдалось в течение всей первой декады июня. Позже всех отмечены личинки густеры, к концу второй – началу третьей декады (рис. 2). В дальнейшем личинки указанных видов рыб держались все вместе, образуя то общие, то обособленные стайки. Особенностью этого года явилось появление в стаях к концу первой декады июня личинок окуня на этапе E (пятый личиночный этап развития), а несколько позже – и личинок уклей. Как показали наблюдения, в стае, как правило, преобладал какой-либо один вид, например плотва. Синец и лещ, а в более поздние сроки и уклей, представляли собой лишь дополнение. Мы наблюдали ситуацию, при которой стая на 81 % состояла из плотвы, на 5 % из синца и на 14 % из личинок леща. Однако постоянного доминирования какого-либо одного или двух видов не наблюдалось. В пределах одной зоны стайки все время переформируются, объединяются и дробятся.

Следует отметить, что на станциях защищенной литорали, среди растительности, нагуливаются и мальки щуки. Молодь этого вида достаточно мобильна и ловилась исключительно ловушками. О том, что мальки щуки нагуливаются в защищенном прибрежье в зоне обитания молоди карповых видов и окуня, свидетельствует состав их рациона при переходе на хищное питание [17]. Помимо щуки, в вечерние и ночные часы в заросли высшей водной растительности на защищенном прибрежье заходят мальки судака, начиная с этапа развития E и F.

Наблюдение за формированием стай совместно обитающей молоди фитофильных видов рыб (плотва, синец, лещ, густера, уклей), а впоследствии и личинок окуня, показало, что молодь разных видов держится на нерестилищах все лето. Пестрота обстановки, обусловленная различными глубинами (от 20 до 70 см) и наличием мелких островков, образованными кочками прошлогодней осоки, разная плотность прибрежно-водной растительности и полужатопленный

кустарник создают условия экологической изоляции. Это важно, учитывая тот факт, что по мере роста и развития личинок и мальков особи разных видов меняют места нагула в дневные и ночные часы, распределяясь на разных микробиотопах. Личинки плотвы и густеры находились ближе к зарослям водной растительности, в то время как молодь леща и синца держалась более открытых участков воды. Среди сравнительно редкой растительности и у затопленных кустов отмечены личинки окуня. При продвижении растительности вглубь водоема молодь отходила от береговой полосы, однако не покидала зону произрастания макрофитов. Наиболее характерно такое перемещение для молоди плотвы. Личинки густеры и леща до определенного времени не меняли своего положения относительно берега, а личинки синца отходили на более глубокие места (до 70 см) и занимали участки, расположенные вдоль края растительности. При этом они держались в поверхностных слоях воды. В конце личиночного/начале малькового периода развития и молодь леща меняла место своего обитания, опустившись на глубину 50–70 см. Молодь синца продолжала нагуливаться в толще воды. В дневные часы сеголетки концентрировались в небольших просветах между зарослями растений. Перемещение их вглубь водоема и обратно, в зону зарослей, было связано с изменением погодных условий.

Анализ возрастной структуры стай молоди в многоводный год с равномерным, без резких колебаний, ходом нарастания температуры воды показал, что личинки плотвы и синца уже в конце мая находились на этапах развития C_1 и C_2 , которые, как было сказано выше, характеризуются полным переходом на питание внешним кормом. В лещево-плотвичных стаях личинки леща на данных этапах развития отмечены лишь в первой декаде июня. Личинки густеры и уклеи этого возраста стали попадаться к концу второй/началу третьей декады.

Различия в размере и возрасте молоди в стаях обусловлены сроками и характером нереста отдельных видов рыб, продолжительностью развития икры и временем прохождения личинками отдельных этапов развития. Определяющими факторами при этом являются уровень и температурный режимы. В годы с крайне неблагоприятными условиями нереста, обусловленными поздним залитием мелководной зоны водохранилища и резким повышением температуры воды, сроки размножения рыб с разным температурным порогом нереста совпали. Наши наблюдения за формированием стай молоди в маловодный год показали, что в стаях одновременно присутствовали личинки леща и густеры на этапах развития C_1 , их переход на питание внешним кормом произошел в одно и то же время – середина второй декады июня. Нарушение темпов наращивания температуры воды во время нереста и выклева личинок привело к тому, что дифференциация особей разных видов молоди по возрастному принципу в данном случае не произошла. Не наблюдалось и расхождение спектров питания личинок.

Необходимо отметить, что именно к этому времени в результате интенсивного прогревания мелководной зоны произошло резкое снижение численности некоторых коловраток и молоди веслоногих рачков – основных пищевых объектов личинок рыб при переходе на экзогенное питание. Как следствие, у личинок леща наблюдалось некоторое замедление скорости прохождения отдельных этапов развития. В конце первой декады июля в стаях одновременно присутствовали личинки леща на этапах развития C_2 , D_1 и D_2 .

Различия в размерах молоди исследуемых карповых видов рыб из разных стай были невелики и наблюдались главным образом там, где зона зарослей широкая и сеголетки держались среди растительности разной плотности, не совершая дальних перемещений. На одном и том же этапе развития личинки леща вблизи берега были мельче, чем вдали от него, а у плотвы крупнее. По мере роста молоди увеличивалась ее размерная разнокачественность, т. к. все большее значение приобретали условия питания. При этом степень дифференциации молоди окуня по размерному принципу была более значительна, чем у молоди карповых видов рыб.

Первыми из карповых видов рыб на нерестилища приходят синец и плотва, за ними лещ и густера, последней нерестится уклея. Примерно в такой же последовательности происходит и появление личинок в водоеме. Поэтому к моменту перехода личинок леща на питание внешним кормом (этап C_1) синец, как правило, успевает пройти уже 4 личиночных этапа развития и находится на этапе D_2 . Следовательно, начало взаимоотношений на основе питания у личинок леща и синца происходит на разных уровнях развития, характеризующихся различными возможностями, связанными с разной степенью доступности кормовых объектов. Степень сходства состава пищи (СП-коэффициент) у личинок синца и леща в это время была невысокой. Личинки

синца потребляли взрослых особей ветвистоусых и веслоногих рачков, а также личинок хирономид, а у леща в это же время в питании отмечены коловратки и молодь кладоцер. В дальнейшем, по мере роста и развития личинок леща, значение СП-коэффициента возросло и достигло более 70 %. Общими объектами питания были представители родов *Bosmina*, *Polyphemus* и личинки хирономид, однако напряженных пищевых взаимоотношений не наблюдалось. Днем личинки нагуливались в общих стаях на участках открытой воды, в зоне разреженных зарослей, где наблюдались скопления ветвистоусых ракообразных. До определенного времени указанные виды ветвистоусых рачков доминировали в составе зоопланктона. А потребление личинок хирономид молодью леща и синца происходило на разных этапах развития. Личинки леща переходили на питание этим кормом уже на этапе C_2 , и к этапам развития D_1 и D_2 эта пища для них была обычна, синец же начинал поедать мелких личинок хирономид лишь на этапе D_1 . При этом интенсивность питания этим кормом у личинок различна и значение его у личинок леща выше, чем у синца. На одном и том же этапе развития (D_1), например, у леща потребление хирономид на единицу массы тела составляла от 54,1 до 432,3 ‰ (при температуре воды 18,5 и 23,2 °С соответственно). У личинок синца при той же температуре эти показатели были значительно ниже: 62,6 и 298,6 ‰.

В дальнейшем наблюдали расхождение спектров питания личинок этих видов рыб в связи с тем, что лещ, начиная с этапа E , уходил на более глубокие места, и в его питании были обнаружены организмы, ведущие придонный образ жизни, такие как *Leydigia* и *Alona*, которые в большей степени отмечены в дневные часы. Вечером молодь леща откармливалась в зоне зарослей и доминирующее значение в питании приобретали личинки хирономид. У синца, который не менял место своего обитания, т. е. продолжал оставаться в толще воды, преобладающими объектами питания были пелагические ракообразные.

В большей степени сходство состава пищи отмечено у личинок леща и плотвы. До определенного периода СП-коэффициент составлял 82,2 %. Это объясняется двумя причинами: во-первых, сроки нереста у леща и плотвы довольно близки, и продолжительность периода, когда личинки плотвы, появившиеся раньше, не контактируют на почве питания с личинками леща, незначительный – всего два этапа. Во-вторых, обитание молоди этих видов рыб на ранних этапах развития в зоне произрастания водной растительности определило потребление ими одних и тех же кормовых объектов и, в первую очередь, мелких личинок хирономид. В дальнейшем в питании личинок плотвы, продолжавшей нагуливаться среди зарослей макрофитов, доминировали личинки хирономид и других воздушных насекомых – *Chaoborus*, стрекоз и ручейников. В питании молоди плотвы были отмечены также велигеры дрейссены и водяные клещи. Личинки леща заняли иные микробиотопы и, нагуливаясь у кромки растительности в нижних слоях открытого водного пространства, потребляли придонные и пелагические виды ветвистоусых ракообразных – *Leydigia*, *Alona*, *Scaholeberis*, *Bosmina* и *Ceriodaphnia*, а также личинок хирономид.

Наименьшее сходство состава пищи отмечено у личинок синца и плотвы. Средний СП-коэффициент у этих видов был равен 33,2 %, что было обусловлено тем, что по мере развития личинок этих видов рыб они распределялись и нагуливались на разных микробиотопах – плотва оставалась среди растительности, личинки синца ушли на более глубокие места открытых участков. В его питании доминировала *Bosmina*. Индексы избирания этого рачка доходили до 63,8 %. На втором месте был *Polyphemus*.

Высокая степень сходства питания личинок леща и густеры в значительной степени была обусловлена потреблением ветвистоусого рачка *Bosmina*. Личинки густеры вообще отличались от личинок других видов рыб стабильностью потребления пищи на всех этапах развития. Дело в том, что вследствие позднего нереста этого вида рыб и способности поедать на ранних этапах развития отдельных представителей рачкового планктона, личинки густеры попадают в лучшие условия питания, чем другие фитофильные виды рыб, что и определяет некоторую стабильность потребления пищи в течение всего личиночного периода развития. В исследуемый нами многолетний год личинки густеры перешли на питание зоопланктоном в период пика численности всех представителей отряда ветвистоусых ракообразных, когда в планктоне, помимо взрослых особей, в большом количестве присутствовала и их молодь.

Личинки уклей в многолетний год появились на исследуемом участке мелководной зоны на две недели раньше, чем в маловодном году – 10 и 23 июня соответственно. И в первом, и во

втором случае личинки попали в благоприятные условия обитания – доминирования численности веслоногих ракообразных в зоопланктоне – основного корма молоди этого вида рыб. Питание уклей весь период наблюдения состояло из рачкового зоопланктона, в основном из представителей пелагического комплекса. В дневное время личинки уклей выходили из участков заросшего мелководья и образовывали небольшие стайки на участках чистой воды в поверхностных ее слоях, где и нагуливались. Ночью, видимо, молодь уклей не так подвижна, как днем. На это указывает тот факт, что ее личинки ни разу не были обнаружены в ловушках.

Молодь окуня с момента появления на мелководье по численности занимала второе место после личинок плотвы. Несмотря на то, что окунь присутствовал на мелководье уже на 1-м и 2-м этапах малькового периода развития, характеризующихся переходом на хищничество, в его рационе за весь период исследования не было отмечено потенциальных жертв, например личинок уклей. Мальки питались ветвистоусыми рачками (*Daphnia*, *Bosmina*, *Limnosedidae*), личинками воздушных насекомых (стрекоз, хирономид, ручейников), а также куколками хирономид и вылетающими имаго. Днем стайки молоди окуня можно было наблюдать в толще воды у разреженных зарослей растительности, произрастающей на глубине немногим более 1 м. В ночные часы мальки окуня, видимо, подходили ближе к береговой линии, держались на небольшой глубине разрозненно и были обнаружены единичными экземплярами в ловушках на глубинах от 40–60–80 см.

Заключение

Исследование многовидовых стай молоди близкородственных видов рыб на мелководьях Рыбинского водохранилища показало, что в основе их организации и функционирования лежит принцип экологической дифференциации, в результате которой обеспечивается разобщенность во времени и пространстве потенциальных конкурентов одного трофического уровня, сопровождаемая расхождением особей разных видов по возрастному принципу и, как следствие, спектров их питания и подразделением пищевого ресурса. В водных экосистемах определяющими факторами подобной разобщенности являются уровенный и температурный режимы. Именно от времени и уровня заливания нерестилищ, а также от температуры воды на них зависят сроки выклева личинок разных видов рыб и скорость прохождения ими отдельных этапов развития. В годы с крайне неблагоприятными условиями нереста, обусловленными поздним залитием мелководной зоны водохранилища и резким повышением температуры воды, сроки размножения рыб с разным температурным порогом нереста совпадают. Это приводит к тому, что дифференциации личинок ранненерестующих видов рыб по возрастному принципу в стаях не происходит. Не происходит и расхождение спектров питания. В дальнейшем оно обеспечивается характером распределения личинок по микробиотопам в пределах своей экологической ниши.

В многоводный год с равномерным, без резких колебаний, ходом нарастания температуры воды личинки разных видов рыб появляются на мелководье с определенным промежутком времени. В результате в стаях молоди присутствуют разновозрастные личинки разных видов рыб. Благодаря этому осуществляется расхождение спектров питания – одно из главных условий сосуществования разных видов с одинаковыми экологическими потребностями.

На примере одного из структурно-функциональных элементов литорального биоценоза (многовидовых группировок личинок рыб) показана роль трофического фактора, обеспечивающего организацию и функционирование данной биологической системы и придающего ей сбалансированный и целостный характер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Елаев Э. Н.* Пространственно-временная организация сообществ птиц в зоне контакта тайги и степи: Юг Восточной Сибири: дис. ... д-ра биол. наук. Улан-Уде, 2005. 350 с.
2. *Бусарова Н. В.* Структурно-функциональная организация сообществ членистоногих ползающих насекомых в условиях лесостепной зоны: дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2006. 230 с.
3. *Грюнталь С. Ю.* Организация сообществ жуков (Coleoptera, Carabidae) лесов Восточно-Европейской (Русской) равнины: дис. ... д-ра биол. наук. М., 2010. 377 с.

4. *Виноградов В. В.* Пространственно-временная динамика сообществ мелких млекопитающих Приенисейской части Алтае-Саянской горной страны: дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2011. 300 с.
5. *Абрамов С. А., Виноградов В. В., Золотых А. С.* Экологическая дифференциация видов мелких млекопитающих (Rodentia) лесного пояса Алтае-Саянской горной страны // Вестн. Том. ун-та. Биология. 2013. № 2 (22). С. 115–126.
6. *Dawson N. A.* A comparative study of the ecology of eight species of Fenlan Carabidae (*Coleoptera*) // J. Anim. Ecol. 1965. V. 34. P. 299–314.
7. *Сергеева Т. К.* Трофические отношения, структура и механизм устойчивости сообществ хищных беспозвоночных: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 61 с.
8. *Стрельникова А. П.* Пространственно-временная организация многовидовых группировок личинок рыб с близкими экологическими потребностями в литоральной зоне Верхне-Волжских водохранилищ // Тез. докл. Всерос. конф., посв. 60-летию Ин-та систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, 15–22 сентября 2004 г.). Новосибирск: Изд-во ИСиЭЖ РАН, 2004. С. 332.
9. *Коблицкая А. Ф.* Определитель молоди рыб дельты Волги. М.: Наука, 1966. 166 с.
10. *Васнецов В. В.* Этапы развития костистых рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 207–218.
11. *Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н.* Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidae) // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. 1953. Вып. 10. С. 3–139.
12. *Володин В. М., Стрельникова А. П.* Этапы постэмбрионального развития синца *Abramis ballerus* (L.) (Cyprinidae) в прудовых условиях // Вопросы ихтиологии. 1985. Т. 25. Вып. 1. С. 105–115.
13. *Методическое* пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
14. *Шорыгин А. А.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 268 с.
15. *Стрельникова А. П.* Питание и пищевые взаимоотношения некоторых пресноводных рыб в раннем онтогенезе: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1987. 23 с.
16. *Мордохай-Болтовской Ф. Д.* К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища // Тр. Биол. ст. «Борок». 1958. Вып. 3. С. 7–20.
17. *Иванова М. Н., Лопатко А. Н., Мальцева Л.* Пищевые рационы и кормовые коэффициенты молоди щуки в Рыбинском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 1982. Т. 22. Вып. 2. С. 233–239.

Статья поступила в редакцию 15.06.2019

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Стрельникова Александра Павловна – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук; канд. биол. наук; старший научный сотрудник лаборатории экологии рыб; strela@ibiw.yaroslavl.ru.

Смирнов Алексей Константинович – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук; канд. биол. наук; старший научный сотрудник лаборатории экологии рыб; smirnov@ibiw.yaroslavl.ru.

Шляпкин Игорь Викторович – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук; научный сотрудник лаборатории экологии рыб; shiv@ibiw.yaroslavl.ru.

Стрельников Александр Сергеевич – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук; канд. биол. наук; научный сотрудник лаборатории экологии рыб; strela@ibiw.yaroslavl.ru.



ENVIRONMENTAL ASPECTS OF ORGANIZATION
OF MULTI-SPECIES GROUPS OF FISH LARVAE
IN LITTORAL OF THE RYBINSK RESERVOIR

A. P. Strelnikova, A. K. Smirnov, I. V. Shliapkin, A. S. Strelnikov

Papanin Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Yaroslavl region, Russian Federation

Abstract. The paper presents the results on the study of specific, spatial-temporal, age and trophic structures of groups of fish larvae feeding in the littoral zone of the Rybinsk Reservoir. The species composition and distribution of fish larvae were determined in biotopes of the protected vegetated coastal area in years of different water content. It has been pointed out that the dynamics of zooplankton in the spring period corresponds to the age-related changes in consumption of different groups of hydrobionts by fish larvae. There have been investigated the environmental factors ensuring the dissociation in time and space of potential competitors of the same trophic level accompanied by the divergence of food spectra and the division of food resources. Using as the example one of the structural and functional elements of the littoral biocenosis (multi-species groups of fish larvae), the role of the trophic factor which provides the organization and functioning of this biological system and gives it a balanced and integral character has been demonstrated. At the same time, the balance of food relationships was provided by such mechanisms as differentiation of individuals of different species of fish larvae according to the age principle, change of food objects during ontogenesis, and spatial separation.

Key words: structure, microbiotope, distribution, zooplankton, fish larvae, food spectrum, food resource, environmental differentiation.

For citation: Strel'nikova A. P., Smirnov A. K., Shliapkin I. V., Strel'nikov A. S. Environmental aspects of organization of multi-species groups of fish larvae in littoral of the Rybinsk Reservoir. *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry.* 2019;3:51-60. (In Russ.) DOI: 10.24143/2073-5529-2019-3-51-60.

REFERENCES

1. Elaev E. N. *Prostranstvenno-vremennaia organizatsiia soobshchestv ptits v zone kontakta taigi i stepi: Iug Vostochnoi Sibiri. Dissertatsiia ... d-ra biol. nauk* [Spatial-temporal organization of bird communities in contact zone of taiga and steppe: south part of Eastern Siberia. Diss. ... Dr. Biol.Sci.]. Ulan-Ude, 2005. 350 p.
2. Busarova N. V. *Strukturno-funktsional'naiia organizatsiia soobshchestv chlenistonogikh polezashchitnykh polos v usloviakh lesostepnoi zony. Dissertatsiia ... kand. biol. nauk* [Structural and functional organization of arthropod communities of field-protective belts in forest-steppe zone. Diss. ... Cand.Biol.Sci.]. N. Novgorod, 2006. 230 p.
3. Griuntal' S. Iu. *Organizatsiia soobshchestv zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) lesov Vostochno-Evropeiskoi (Russkoi) ravniny. Dissertatsiia ... d-ra biol. nauk* [Organization of ground beetle communities (Coleoptera, Carabidae) of forests of the East European (Russian) plain. Diss. ... Dr. Biol.Sci.]. Moscow, 2010. 377 p.
4. Vinogradov V. V. *Prostranstvenno-vremennaia dinamika soobshchestv melkikh mlekopitaiushchikh Prieniseiskoi chasti Altae-Saianskoi gornoj strany. Dissertatsiia ... d-ra biol. nauk* [Spatio-temporal dynamics of small mammal communities in the Yenisei part of the Altai-Sayan mountain area. Diss. ... Dr. Biol.Sci.]. Novosibirsk, 2011. 300 p.
5. Abramov S. A., Vinogradov V. V., Zolotykh A. S. *Ekologicheskaia differentsiatsiia vidov melkikh mlekopitaiushchikh (Rodentia) lesnogo poiasa Altae-Saianskoi gornoj strany* [Ecological differentiation of species of small mammals (Rodentia) in forest belt of the Altai-Sayan mountain ecoregion]. *Vestnik Tomskogo universiteta. Biologiya*, 2013, no. 2 (22), pp. 115-126.
6. Dawson N. A. A comparative study of the ecology of eight species of Fenlan Carabidae (Coleoptera). *J. Anim. Ecol.*, 1965, vol. 34, pp. 299-314.
7. Sergeeva T. K. *Troficheskie otnosheniia, struktura i mekhanizm ustoichivosti soobshchestv khishchnykh bespozvonochnykh. Avtoreferat dissertatsii ... d-ra biol. nauk* [Trophic relations, structure and mechanism of stability of predatory invertebrate communities. Diss. Abstr. ... Dr. Biol.Sci.]. Moscow, 1994. 61 p.
8. Strel'nikova A. P. *Prostranstvenno-vremennaia organizatsiia mnogovidovykh gruppirovok lichinok ryb s blizkimi ekologicheskimi potrebnoostiami v litoral'noi zone Verkhne-Volzhsikh vodokhranilishch* [Spatial-temporal organization of multi-species groups of fish larvae with similar environmental needs in littoral zone of the Upper Volga reservoirs]. *Tezisy dokladov Vserossiiskoi konferentsii, posviashchennoi 60-letiiu Instituta sistematiki i ekologii zhivotnykh SO RAN (Novosibirsk, 15-22 sentiabria 2004 g.)*. Novosibirsk, Izd-vo ISIEZh RAN, 2004. P. 332.

9. Koblitskaia A. F. *Opredelitel' molodi ryb del'ty Volgi* [Determinant of fish juveniles of the Volga delta]. Moscow, Nauka Publ., 1966. 166 p.
10. Vasnetsov V. V. *Etapy razvitiia kostistykh ryb. Ocherki po obshchim voprosam ikhtiologii* [Stages of development of bony fish. Essays on general ichthyological issues]. Moscow, Izd-vo AN SSSR, 1953. Pp. 207-218.
11. Kryzhanovskii S. G., Disler N. N., Smirnova E. N. *Ekologo-morfologicheskie zakonomernosti razvitiia okunevidnykh ryb (Percoidei)* [Ecological and morphological patterns of development of perch-like fish (Percoidei)]. *Trudy Instituta morfologii zhivotnykh AN SSSR*, 1953, iss. 10, pp. 3-139.
12. Volodin V. M., Strel'nikova A. P. *Etapy postembrional'nogo razvitiia sintsa Abramis ballerus (L.) (Cyprinidae) v prudovykh usloviakh* [Stages of postembryonic development of *Abramis ballerus* (L.) (Cyprinidae) bivalve in pond conditions]. *Voprosy ikhtiologii*, 1985, vol. 25, iss. 1, pp. 105-115.
13. *Metodicheskoe posobie po izucheniiu pitaniia i pishchevykh otnoshenii ryb v estestvennykh usloviakh* [Teaching guide on nutrition and nutritional relationships of fish in vivo]. Moscow, Nauka Publ., 1974. 254 p.
14. Shorygin A. A. *Pitanie i pishchevye vzaimootnosheniia ryb Kaspiiskogo moria* [Nutrition and nutritional relationships of fish of the Caspian Sea]. Moscow, Pishchepromizdat, 1952. 268 p.
15. Strel'nikova A. P. *Pitanie i pishchevye vzaimootnosheniia nekotorykh presnovodnykh ryb v rannem ontogeneze. Avtoreferat dissertatsii ... kand. biol. nauk* [Nutrition and food relationships of freshwater fish in early ontogenesis. Diss. Abstr. ... Dr. Biol. Sci.]. Irkutsk, 1987. 23 p.
16. Mordukhai-Boltovskoi F. D. *K voprosu o produktivnosti Rybinskogo vodokhranilishcha* [On the problem of productivity of the Rybinsk Reservoir]. *Trudy Biologicheskoi stantsii «Borok»*, 1958, iss. 3, pp. 7-20.
17. Ivanova M. N., Lopatko A. N., Mal'tseva L. *Pishchevye ratsiony i kormovye koeffitsienty molodi shchuki v Rybinskom vodokhranilishche* [Food rations and feed ratios of pike juveniles in the Rybinsk Reservoir]. *Voprosy ikhtiologii*, 1982, vol. 22, iss. 2, pp. 233-239.

The article submitted to the editors 15.06.2019

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Strelnikova Alexandra Pavlovna – Russia, 152742, Yaroslavl Region, Borok; Papanin Institute of Biology of Inland Waters, the Russian Academy of Sciences; Candidate of Biology; Senior Researcher of the Laboratory of Fish Ecology; strela@ibiw.yaroslavl.ru.

Smirnov Alexey Konstantinovich – Russia, 152742, Yaroslavl Region, Borok; Papanin Institute of Biology of Inland Waters, the Russian Academy of Sciences; Candidate of Biology; Senior Researcher of the Laboratory of Fish Ecology; smirnov@ibiw.yaroslavl.ru.

Shlyapkin Igor Victorovich – Russia, 152742, Yaroslavl Region, Borok; Papanin Institute of Biology of Inland Waters, the Russian Academy of Sciences; Researcher of the Laboratory of Fish Ecology; shiv@ibiw.yaroslavl.ru.

Strelnikov Alexandr Sergeevich – Russia, 152742, Yaroslavl Region, Borok; Papanin Institute of Biology of Inland Waters, the Russian Academy of Sciences; Candidate of Biology; Researcher of the Laboratory of Fish Ecology; strela@ibiw.yaroslavl.ru.

