

✓ С. А. Пивазян

К изучению питания лососевых рыб озера Севан

Понижение уровня оз. Севан вызвало большие изменения в его биологическом режиме. За годы спуска величина биомассы бентоса увеличилась вдвое, причем это увеличение произошло в основном за счет олигохет и хирономид. Численность же и биомасса бокоплавов—наиболее доступного корма для форелей и сигов—существенно сократилась. Общая направленность этих изменений в зообентосе и зоопланктоне указывает на повышение трофности водоема (Легович и др., 1973).

В сообществе лососевых рыб озера также произошли существенные изменения. Уловы форели, считавшейся до спуска главным объектом промысла, за время понижения уровня озера снизились с 6,0 (при улове всех видов рыб 11,0 тыс. ц) до 0,6 тыс. ц (при общем улове около 14,0 тыс. ц). Одновременно с уменьшением в озере поголовья форели произошло интенсивное увеличение численности сигов, уловы которых от нескольких центнеров возросли до 11,0 тыс. ц, что сделало их основной промысловый рыбой водоема.

В этих условиях можно было предполагать, что пищевая конкуренция между форелями и сигами, которая прослеживается с самого момента вселения в озеро сигов, в результате увеличения их численности станет еще более напряженной. Изучение питания форелей и сигов в 1975 г. позволило охарактеризовать их пищевые взаимоотношения в условиях изменения кормовой базы (как зообентоса, так и зоопланктона) и общей численности рыб, а также с большим основанием говорить о кормовых возможностях озера.

Материал и методика. Материал для характеристики питания форелей и сигов в период нагула (май-июнь) собран в 1975 г. В литорали из уловов закидными неводами кишечники взяты у сигов, а также у двух рас форели—летнего бахтака и гегаркуни, составляющих в последние годы в общем улове форелей 75—80%. В открытой части озера кишечники брались у гегаркуни, пойманных на глубине 25—30 м ставными сетями с ячеей 30—40 мм, при этом сети проверялись несколько раз в сутки. С началом применения кошелькового невода (1975) впервые удалось получить полноценный материал по питанию сигов в пелагии в нагульный период, что исключительно важно для понимания многих вопросов питания и уточнения характера пищевых взаимоотношений двух лососевых рыб озера в годовом аспекте. Всего проанализировано содержимое кишечников 1176 рыб, из них 579 форелей и 597 сигов.

Обработка материала велась по принятой методике (Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях, 1974).

Результаты исследований. В питании форелей, выловленных в мае-июне в прибрежной части озера, встретились зоопланктон, бокоплавы, моллюски, пиявки, хирономиды, ручейники, клопы и др. Основным кормом летнего бахтака и гегаркуни в период весенне-летнего нагула являются бокоплавы, составляющие по весу от 49,4 до 64,7% съедаемой пищи (табл. 1, 2). Из второстепенных кормов в питании этих рыб преобладали моллюски, пиявки, хирономиды и клопы. Количество второстепенного корма в пищевом комке у форелей в тече-

ние нагула заметно колеблется, что, по-видимому, объясняется изменением доступности этих организмов. Роль же других компонентов в питании—рученников, жуков и зоопланктона (цикlopов)—как в мае, так и в июне ничтожна. В питании летнего баhtaka за нагул из второстепенных компонентов бентоса преобладают моллюски *Limnaea*, *Valata*, *Planorbis* (26,6%) и пиявки (7,1%), у гегаркуни—клопы (11,9%) и хирономиды (10,9%).

Интересно отметить, что во многих кишечниках форелей были обнаружены «голые» моллюски *Limnaea* без раковин. Впервые на это обратила внимание А. И. Смолей (1968), объяснившая это явление тем, что моллюски были захвачены форелями мертвыми после выпадения из раковин. Г. И. Шпет (1961) подобное явление у карпов объясняет тем, что эти рыбы при захвате моллюсков сначала дробят глоточными зубами раковину, а затем осколки ее выплевывают. В нашем случае поедание форелями «голых» моллюсков остается непонятным.

В последние годы в кишечниках форелей обнаружены песок и мелкие камни, составляющие у летнего баhtaka в среднем за время нагула 18,0, у гегаркуни—10,0% веса пищевого комка, что ранее не наблюдалось. Захватывание рыбами песка и мелких камней, по всей вероятности, происходит вместе с бокоплавами, которые из-за значительного уменьшения высшей растительности в озере вынуждены теперь находить себе укрытие под камнями.

Накормленность форелей, судя по общим индексам наполнения кишечников, у гегаркуни от мая к июню падает почти в 3 раза (от 73,0 до 27,4%), у летнего баhtaka она изменяется незначительно (от 82,3 до 62,2%). Но если учесть, что в июне 42% поедаемой пищи составляют моллюски, раковины которых почти не усваиваются форелями, то индексы наполнения кишечников летнего баhtaka в июне фактически будут намного меньше. У воблы при питании моллюсками 3/4 веса этой пищи, т. е. раковины, не усваивается (Шоргин, 1961).

Сравнивая питание форелей во время весенне-летнего нагула 1975 г. с подобными материалами за 1958 г. (Смолей, 1968) и 1968 г. (Пивазян, 1972), можно сказать, что в спектре питания рыб произошли заметные изменения. Содержание бокоплавов в пищевом комке форелей как по отдельным месяцам, так и в целом за нагул заметно уменьшилось: у летнего баhtaka в 1975 г. бокоплавы в пище составили в среднем 57,3 против 78,1% в 1958 г., у гегаркуни—59,7 против 82,4% (табл. 1, 2; рис. 1). С уменьшением доли бокоплавов произошло увеличение роли других компонентов питания у летнего баhtaka—моллюсков (от 8,9 до 26,6%), у гегаркуни—клопов (от 0 до 11,9%), хирономид (от 2,3 до 10,9%).

Накормленность форелей за сравниваемые годы также изменилась, у гегаркуни индексы наполнения кишечников упали почти в 2 раза (от 110,4 до 53,4%), у летнего баhtaka—на 1/3 (от 111,0 до 72,7%).

Уменьшение доли бокоплавов в питании форелей за нагульный период и расширение спектра питания за счет второстепенных компонентов при снижении индексов наполнения кишечников, безусловно, указывает на изменение условий их нагула, на уменьшение обеспеченности основным кормом (Никольский, 1947).

Рассматривая питание форелей, нагуливающихся в открытой части озера в весенне-летний период, можно сказать, что здесь наблюдается несколько иная картина питания, чем у рыб, которые кормятся в лitorали. Прежде чем приступить к анализу обработанного материала, необходимо оговорить, что здесь изучалось питание только ге-

Таблица 1

Питание летнего бахтака в литорали по годам (% в пище по весу)

Месяц	май			июнь			всего			
	Год	1958	1968	1975	1958	1968	1975	1958	1968	1975
Пища										
Зоопланктон		0,7			0,1		0,7			
Бокоплавы		83,3	88,3	64,7	76,8	60,0	49,4	78,1	74,7	57,3
Моллюски		5,6	1,1	12,5	9,8	7,5	41,8	8,9	4,2	26,6
Пиявки		3,1	6,5	12,3	3,0	12,8	1,5	3,4	9,5	7,1
Хирономиды		1,7	1,2	4,5	2,8	17,7	6,5	2,7	9,2	5,5
Ручейники				6,0			0,8	3,9		3,5
Прочие		5,6	2,9		6,7	1,9		2,3	2,4	
Ср. вес пищ. комка, г.		4,01	4,27	2,95	3,23	2,65	2,28	3,66	3,49	2,62
Общ. индексы наполн., %		122,8	118,5	82,3	104,2	86,3	66,2	111,0	103,0	72,7
Общее кол-во кишеч., шт.		98	179	108	93	104	110			

Таблица 2

Питание гегаркунни в литорали по годам (% в пище по весу)

Месяц	май			июнь			всего			
	Год	1958	1968	1975	1958	1968	1975	1958	1968	1975
Пища										
Зоопланктон		3,2		1,2		0,6		1,9	0,3	0,7
Бокоплавы		86,9	87,6	62,3	75,3	55,6	56,4	82,4	73,8	59,7
Моллюски		1,1	2,8	4,7	1,1	15,0	4,0	0,9	8,1	4,4
Пиявки		3,5	5,0	11,3	1,1	18,3	1,2	2,1	10,7	6,9
Хирономиды		1,3	0,5	11,4	4,7	5,0	10,1	2,3	2,4	10,9
Ручейники				6,3			0,6	3,4		3,9
Клопы						27,7				11,9
Прочие		5,6	4,1	2,8	14,1	5,5		7,0	4,7	1,6
Ср. вес пищ. комка, г.		4,11	3,62	2,43	3,05	2,91	0,88	4,10	2,97	1,77
Общ. индексы наполн., %		112,4	82,6	73,0	86,0	83,2	27,4	110,4	82,9	53,4
Общее кол-во кишеч.				шт.	75	181	108	99	136	114

гегаркуни, поскольку благодаря особенностям строения ротового и жаберного аппарата только эта рыба в отличие от остальных трех рас форелей может кормиться в различных участках озера не только бентосными, но и планктонными организмами.

Главным кормом гегаркунни в пелагиали в течение всего нагула является зоопланктон-цикlopы, составляющие от 65,9 до 96,2% поедаемой пищи (в среднем 84,1%) (табл. 3). Из бентосных организмов в основном поедаются хирономиды, бокоплавы и клопы. В кишечниках некоторых рыб были встречены моллюски (*Valvata*), жуки и воздушные насекомые, которые, однако, решающей роли в питании не играют.

Накормленность гегаркунни в пелагиали в мае и июне почти одногорядка.

М. Г. Дадикян (1955), изучая питание пелагической группы гегаркунни в 1950 г. в районе Сарыкая по материалам, полученным им из ставных сетей с глубины 10—18 м, также указывал, что основными компонентами питания являются зоопланктон-дафния, составляющая 60,7% от потребляемого корма, бокоплавы (38,9%). Индексы напол-

нения кишечников гегаркуни в 1950 г. были ниже, чем в 1975 г.—31,6 против 44,5%. Таким образом, в питании форелей как литоральной, так и пелагиальной групп значительно уменьшилась роль бокоплавов, увеличилась роль отдельных, смотря по месту и времени нагула, второстепенных компонентов при существенном снижении ин-

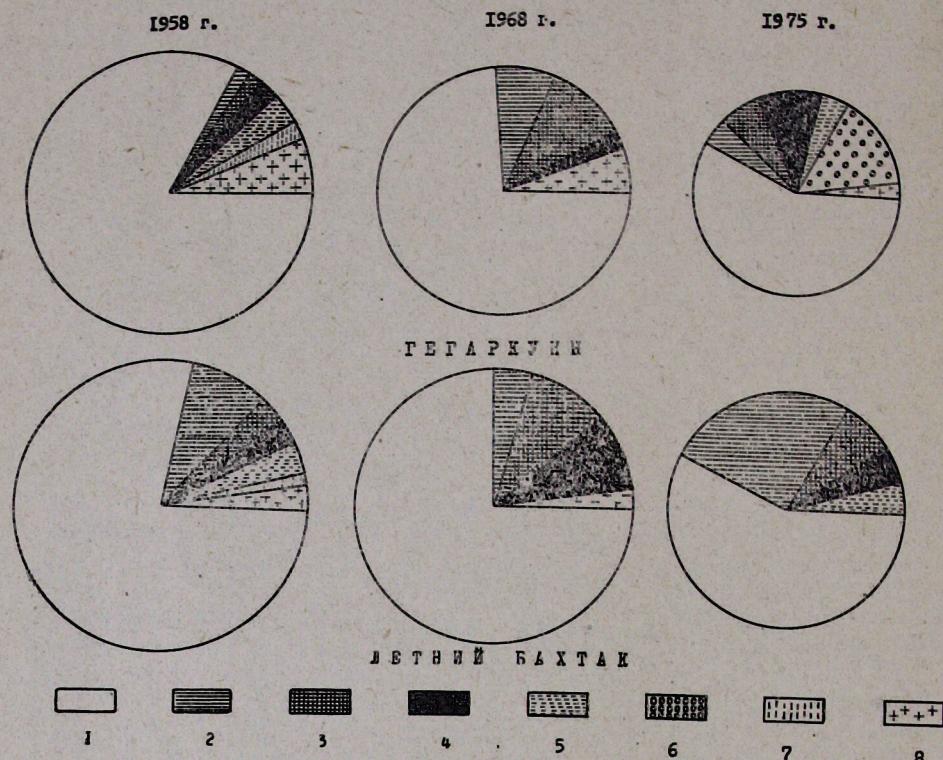


Рис. 1. Питание форелей в литорали по годам, % в пище по весу.
1—бокоплавы; 2—моллюски; 3—пиявки; 4—хирономиды; 5—ручейники; 6—клопы;
7—зоопланктон; 8—прочие.

Таблица 3
Питание форелей и сигов в 1975 г. в пелагиали (% в пище по весу)

Рыба	Гегаркуни			Сиг			всего	
	Месяц	май	июнь	всего	апрель	май	июнь	
Пища								
Зоопланктон		96,2	65,9	84,1	93,8	100,0	46,4	86,8
Бокоплавы			9,2	3,7	6,2			1,9
Моллюски		0,5		0,2			20,9	6,5
Пиявки							4,2	0,9
Хирономиды			22,7	9,1			18,5	3,9
Клопы		3,3		2,0				
Прочие			2,2	0,9				
Ср. вес пищ. комка, г	май	1,40	1,86	1,58	100,0	2,87	1,90	2,09
Общ. индексы наполн., % ¹⁰⁰⁰		39,9	51,5	44,5	12,7	36,2	21,5	25,8
Общее кол-во кишеч., шт.		73	66	139	77	59	33	169

тенсивности откорма, определяемой величиной индексов наполнения кишечников.

Питание сигов в период нагула (май-июнь) на прибрежных кормовых площадях и в пелагиали заметно отличается. В литорали в мае главным кормом сигов являются бокоплавы, составляющие 37,6% поедаемой пищи (табл. 4). Из других представителей бентоса в большом количестве поедаются пиявки, составляющие 1/5 часть всей потребляемой пищи. Немаловажную роль в питании этих рыб имеют также хирономиды—16,5 и моллюски (*Pisidium*)—16,2%. В кишечниках у сигов часто попадалась развивающаяся сиговая икра, в основном уже на стадии «глазка». Однако она существенной роли по весу в питании нагульных сигов не играет, а является лишь примесью к главной пище. Потребление собственной икры уже отмечалось ранее для сигов оз. Севан (Смолей, 1964; Пивазян, 1972) и для других водоемов (Алешин, 1939; Берг, 1949).

Таблица 4

Питание сигов в литорали по годам (% в пище по весу)

Месяц	май		июнь		всего		
	Год	1968	1975	1968	1975	1968	1975
Пища							
Зоопланктон		22,8	7,8	56,1	9,3	36,8	8,7
Бокоплавы		44,2	37,6	22,2	23,8	35,0	29,0
Моллюски		12,6	16,2	4,6	42,9	9,2	32,0
Пиявки		15,6	21,7	3,1	2,1	10,4	10,1
Хирономиды		3,1	16,5	9,4	21,9	5,8	19,7
Икра сиговая			0,1	3,9			
Прочие		1,6	0,1	0,7		2,8	
Ср. вес пищ. комка, г		7,23	4,21	3,09	1,93	5,49	2,87
Общ. индексы наполн., %		101,1	65,0	69,3	41,5	98,8	51,2
Общее кол-во кишеч., шт.		280	243	233	185	513	428

Из зоопланктона сигами в небольшом количестве потребляются циклопы, которые по весу составляют около 8% пищевого комка. Необходимо отметить, что содержание диаптомусов в зоопланктоне озера, ранее активно выедавшихся сигами, в последние годы стало ничтожным, произошло резкое возрастание численности циклопов, что не замедлило привести к переходу сигов на питание именно циклопами.

Как и у форелей, в кишечниках сигов заметно возросло количество песка и мелких камней, которые иногда составляют до 8% веса пищевого комка. В Братском водохранилище для сигов характерным является заглатывание при питании дестрито-иловой массы, которая достигает 30% веса поедаемой пищи, состоящей в основном из бокоплавов и хирономид (Тугарина, 1969).

В июне основным кормом севанских сигов становится моллюски (по-прежнему *Pisidium*), составляющие в это время 42,9% веса поедаемой пищи. Значение бокоплавов и пиявок по сравнению с мае значительно сокращается, вместе с тем несколько возрастает роль личинок хирономид и циклопов. Накормленность нагуливающихся сигов в июне несколько ниже, чем в мае. Уменьшение в июне у сигов веса пищевого комка с одновременным снижением в нем доли бокоплавов позволяет говорить о значительных изменениях в питании в этом месяце.

В целом за весь период нагула в литорали в питании сигов в ос-

новном представлены бентосные организмы—бокоплавы, моллюски, хирономиды, пиявки, составляющие 91,3% пищевого комка. Зоопланктон (цикlopиды) являются лишь примесью к бентосной пище.

Сопоставляя питание сигов в среднем за время нагула в 1975 г. с соответствующим периодом 1968 г. (Пивазян, 1972), можно отметить, что содержание бокоплавов в пищевом комке почти не изменилось, но вместе с тем заметно возросла роль моллюсков (от 9,2 до 32,0%) и хирономид (от 5,8 до 19,7%) с одновременным уменьшением значения зоопланктона (от 36,8 до 8,7%). Индексы наполнения кишечников сигов за исследуемые годы стали почти в два раза меньше (51,2 против 98%).

Анализ питания сигов в пелагиали озера приведен ранее в работе С. А. Пивазяна (1977), где отмечалось, что сиги в этой зоне озера питаются в основном зоопланктоном (цикlopами), содержание которых в пищевом комке колеблется от 46,4 до 100,0%. Из бентосных организмов в питании встречались моллюски, хирономиды, бокоплавы и пиявки.

Сравнение характера питания форелей и сигов, кормящихся одновременно в прибрежной зоне озера, показывает, что в начале нагула, при большом содержании на кормовых участках бокоплавов, в пищевом комке обоих видов рыб наблюдается высокий их процент (табл. 1, 2, 4; рис. 2). В июне, в конце нагула, при значительном

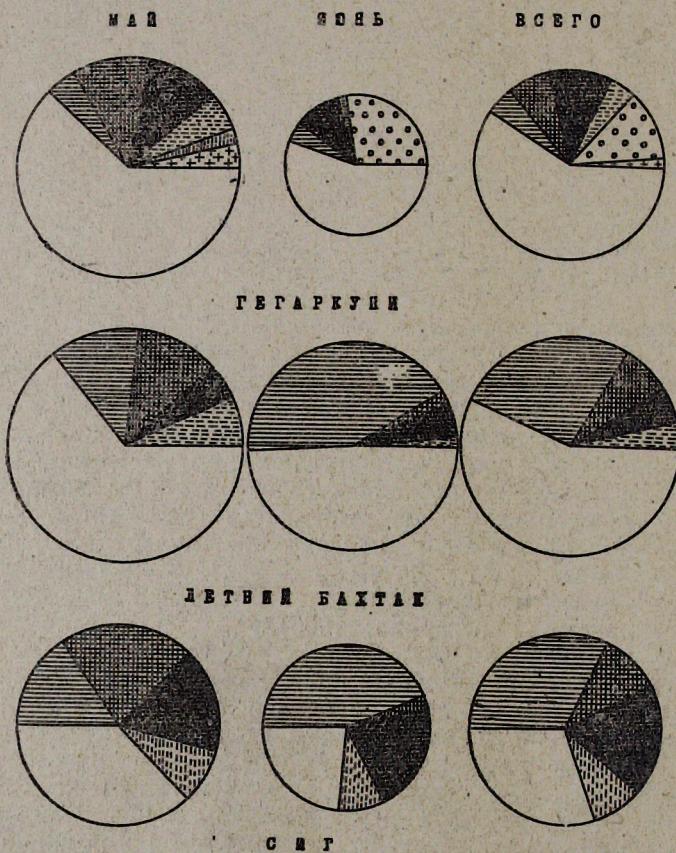


Рис. 2. Питание форелей и сигов в литорали, % в пище по весу.

Условные обозначения см. рис. 1.

уменьшении количества бокоплавов на пастбищах, форели начинают больше поедать моллюсков, клопов и других компонентов бентоса, ранее составляющих значительно меньшую часть поедаемого корма. В пищевом комке сигов с уменьшением значения бокоплавов и пиявок резко возрастает роль моллюсков, которые и становятся их основным кормом. Кроме того, наблюдается некоторое увеличение в питании количества хирономид и зоопланктона.

Степень пищевого сходства (Шорыгин, 1952) форелей и сигов в 1975 г. в начале нагула равнялась 61,7, в его конце—35,1% (в среднем за май—июнь—48,0%). В 1968 г. степень пищевого сходства этих рыб составляла в мае—54,1, в июне—37,2% (в целом за нагул—49,3%), т. е. существенных изменений в пищевом сходстве форелей и сигов за исследуемые годы не произошло. По-прежнему основная конкуренция между форелями и сигами при питании в литорали возникает из-за бокоплавов, уменьшившаяся биомасса которых (в Б. Севане в 1947 г. она равнялась 1,5, в 1975 г.—лишь 0,2 г/м²) не в состоянии обеспечить оставшихся форелей и возросшее поголовье сигов.

Напряженность пищевой конкуренции форелей и сигов в большой степени усиливается еще и тем, что интенсивность потребления одного и того же корма этими рыбами в течение суток почти полностью совпадает (Пивазян, 1977).

Таким образом, напряженность пищевых отношений между двумя видами лососевых рыб в течение всего периода нагула остается высокой. Некоторое ослабление пищевой конкуренции наблюдается лишь в том случае, когда сиги, кроме бокоплавов, начинают потреблять в большом количестве моллюсков *Pisidium* и зоопланктон, которыми форели не питаются.

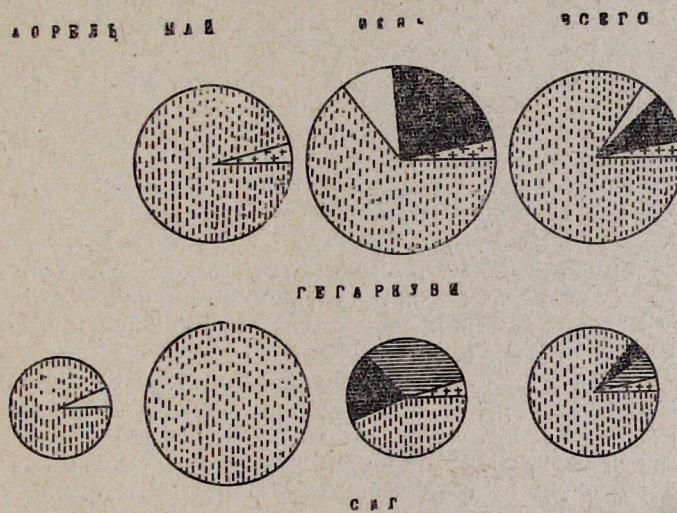


Рис. 3. Питание форелей и сигов в 1975 г. в пелагиали, % в пище по весу. Условные обозначения см. рис. 1.

Сравнение характера питания форелей и сигов, нагуливающихся в открытой части озера, показывает, что в первые месяцы нагула (апрель—май) эти рыбы интенсивно питаются зоопланктоном, который в пищевом комке составляет почти 100% (табл. 3; рис. 3).

В конце нагула как у форелей, так и у сигов значение зоопланктона в их питании значительно падает. Одновременно с уменьшением

в питании циклопов эти рыбы начинают поедать в большом количестве куколок и имаго хирономид, которые более доступны им в это время года (Шаронов, 1952). Из других представителей бентоса форелями, кроме хирономид, потребляются бокоплавы, моллюски, клопы, а также воздушные насекомые, которые в данном случае являются второстепенными кормовыми объектами. В питании сигов из бентоса доминируют моллюски (*Pisidium*), которые составляют 1/3 часть съедаемого корма, в небольшом количестве потребляются пиявки.

Пищевое сходство форелей и сигов, кормящихся в пелагиали в мае, равняется 96,2, в июне—64,9% (в среднем за нагул—90,1%).

Заканчивая обсуждение вопроса о размерах пищевого сходства двух лососевых рыб озера, можно утверждать, что пищевая конкуренция между форелями и сигами в нагульный период в литорали происходит из-за бентосных организмов—бокоплавов, хирономид, пиявок и моллюсков (кроме рода *Pisidium*, который, как уже отмечалось, форелями не поедается).

В пелагиали пищевая конкуренция между лососевыми рыбами происходит в основном из-за зоопланктона, несмотря на то, что общее количество его в озере превышает пищевые потребности в нем этих рыб.

Изучение питания и пищевых взаимоотношений форелей и сигов в 1975 г. и сравнение полученных данных с материалами более ранних годов позволяет прийти к следующему заключению.

В питании лососевых рыб озера уменьшилось процентное значение бокоплавов с одновременным снижением накормленности их почти в 2 раза. Указанное явление имело место, с одной стороны, в результате уменьшения численности бокоплавов в озере, с другой—существенного роста стада сигов, предпочитающих в литорали питаться именно бокоплавами. В условиях отсутствия бокоплавов переход на другие компоненты бентоса не всегда может их заменить из-за неравнозначной калорийности, а также из-за меньшей доступности.

Как отмечалось выше, в пелагиали как форели (гегаркуни), так и сиги питаются в основном зоопланктоном. В условиях эвтрофикации озера количество зоопланктона в нем заметно увеличилось, об этом говорит хотя бы тот факт, что значительно возросшее стадо сигов определенную часть года по-прежнему питается исключительно зоопланкtonом, и после этого остаточная биомасса зоопланктона превышает аналогичные показатели двадцатилетней давности в полтора-два раза. В связи с этим можно уверенно говорить о том, что более узким местом в обеспечении лососевых рыб пищей в условиях оз. Севан является не состояние зоопланктона, а бентоса, причем наиболее доступных его компонентов для питания лососевых рыб в прибрежной, наиболее продуктивной зоне озера. Как уже отмечалось (Пивазян, 1977), в озере существуют две четко обособленные популяции сигов, нагул которых происходит или только в литорали, или в пелагиали.

В условиях заповедности севанской форели лов ее, а также сигов в прибрежной зоне озера в настоящее время не проводится.

В дальнейшем это может усугубить напряженность пищевых отношений лососевых рыб в литоральной зоне, что отрицательно скажется на состоянии их кормовой базы.

С целью ликвидации создавшегося положения совершенно необходимо проведение лова сигов в период нагула в прибрежной зоне озера.

ЛИТЕРАТУРА

- Алешин Г. В. Материалы по сигу и ряпушке, акклиматизированных в озерах Урала. Труды Уральского отд. ВНИИ оз. и речн. рыбн. х-ва, 1935, т. I, с. 142—178.
- Берг З. Н. Некоторые данные по питанию сигов и рипуса в оз. Таватуй. Труды Уральск. отд. ВНИИ оз. и речн. рыбн. х-ва, 1949, т. 4, с. 65—74.
- Дадикян М. Г. Питание севанских форелей. Труды Севанска. гидробиол. станции, 1955, т. 14, с. 5—76.
- Легович Н. А. и др. Физико-химический режим и биопродукционные процессы в оз. Севан в условиях перехода от олиготрофии к эвтрофии. Труды Международной ассоциации теорет. и прикладной лимнологии, 1973, № 18, Л., с. 1839—1842.
- Пивазян С. А. Питание и пищевые взаимоотношения форелей и сига сз. Севан. «Вопр. ихтиол.», 1972, т. 12, вып. 6 (77), с. 1086—1093.
- Пивазян С. А. Суточный ритм питания форели и сига оз. Севан. Биол. журнал Армении, 1977, т. XXX, № 6.
- Пивазян С. А. Питание и пищевые взаимоотношения лососевых рыб оз. Севан в годы запрета их лова в период нагула и после снятия его. Биол. журн. Армении, в 1977, т. XXX, № 2.
- Смолей А. И. Биология и запасы форелей в условиях понижения уровня оз. Севан. Автореф. канд. дис. Севан, 1968.
- Смолей А. И. О питании сигов оз. Севан. Изв. АН Арм. ССР, биол. науки, 1964, т. 17, вып. 6, с. 49—58.
- Тугарина П. Я. Пищевые взаимоотношения промысловых рыб водоемов Байкало-ангарского бассейна. В кн.: «Биол. продуктивность водоемов Сибири», М., «Наука», 1969, с. 57—63.
- Шаронов И. В. Личинки тендинпедид оз. Севан. Труды Севанска. гидробиол. станции, 1951, т. 12, с. 25—91.
- Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат, 1952.
- Шпет Г. И. О поедании моллюсков карпами. Зоол. журн., 1961, т. 40, № 6, с. 939—941.