ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 10, с. 1115–1119

УДК 57.084(597.55)

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ФИЗИЧЕСКИХ СПОСОБНОСТЕЙ ОКУНЯ *PERCA FLUVIATILIS* (PERCIFORMES, PERCIDAE) И ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE)

© 2022 г. Ю. А. Шустов[a], *, В. В. Горбач[a]

[a] *Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, 185910 Россия*

**e-mail: shustov@petrsu.ru*

Поступила в редакцию 13.12.2021 г.
После доработки 05.01.2022 г.
Принята к публикации 08.01.2022 г.

В эксперименте по оценке физических способностей рыб показано, что по тяговой силе окунь превосходит плотву почти в два раза. На ранних стадиях межвидовые различия выражены слабо, но с увеличением размерно-весовых показателей дифференциация существенно возрастает. Быстрый рост бросковой скорости окуня обеспечивает возможность питания более подвижными объектами. С возрастом пищевые рационы рыб в значительной мере дивергируют: плотва питается в основном малоподвижными животными и растительной пищей, а окунь почти полностью переходит на питание рыбами и донными беспозвоночными. Это может снижать конкурентную напряженность при совместном обитании видов.

Ключевые слова: речной окунь, обыкновенная плотва, анодная реакция, тяговая сила, бросковая скорость, пищевые рационы

DOI: 10.31857/S0044513422100117

Речной окунь (*Perca fluviatilis* (Linnaeus 1758)) и обыкновенная плотва (*Rutilus rutilus* (Linnaeus 1758)) широко распространены и многочисленны в пресных водоемах Европы и Азии. Оба вида традиционно относят к эврифагам, но плотва питается в основном малоподвижными животными и растительной пищей, а окунь предпочитает рыб и донных беспозвоночных. Специфика пищевых предпочтений в условиях совместного обитания способствует разделению экологических ниш, снижая конкурентную напряженность (Shustov, Lesonen, 2020). Успешность пищевых адаптаций обычно связывают со строением челюстного аппарата и пищеварительной системы, но дивергенции подвергаются и качества, напрямую не связанные с питанием, например, форма тела и гидродинамические характеристики (Алеев, 1963; Дгебуадзе, 2001). Обычно виды, потребляющие подвижные объекты, обладают бóльшими физическими способностями. Для окуня и плотвы показана, в том числе и экспериментально, внутривидовая дифференциация экологических групп в пределах одного водоема (Столбунов, 2005; Stolbunov, Pavlov, 2006; Столбунов, Герасимов, 2008; Герасимов и др., 2015, 2015а), но насколько сильно различаются физические способности окуня и плотвы и каким образом наблюдаемая дивергенция связана с ростом рыб, неизвестно.

Цель настоящего исследования – оценить межвидовые различия физических способностей окуня и плотвы. Следуя общей логике, мы предположили, что (1) плотва, питающаяся менее подвижными организмами, в целом имеет более низкую бросковую скорость по сравнению с окунем и (2) межвидовая дифференциация по мере роста особей увеличивается, поскольку видовая специфичность в выборе объектов питания становится очевидной только у взрослых рыб.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Эксперимент проводили в полевых условиях на оз. Ангозере (Республика Карелия, Кондопожский р-н, 62.054° N, 34.051° E) летом 2020 г. Тяговую силу рыб измеряли в экспериментальной установке, состоящей из пластикового лотка размером 50 × 15 × 10 см, электродов (катода и анода), аккумуляторной батареи, регулятора для поддержания напряженности электрического поля 0.5 В/см, легкого сачка и рыболовной лески, соединяющей сачок с динамометром (Шустов и др., 1994; Чистяков и др., 2020). Окуней и плотву отлавливали удочкой и помещали в наполненный водой лоток между сачком и катодом головой к аноду. При пропускании электрического тока рыба устремлялась к аноду, толкая перед собой

Таблица 1. Характеристики окуня и плотвы

Показатели	Окунь		p^*	Плотва, 2020 (n = 50)	p^{**}
	2015 (n = 36)	2020 (n = 55)			
Длина тела, см (L)					
lim	9.0–19.5	9.0–16.0	0.249	10.5–16.0	0.150
M	12.1 (11.4–12.9)	12.2 (11.7–12.7)	0.814	12. 6 (12.2–13.0)	0.326
S	2.4 (1.6–3.0)	1.9 (1.6–2.1)	0.780	1.4 (1.1–1.7)	0.072
Me	11.6 (10.8–12.5)	12.0 (11.0–13.0)	0.600	12.5 (12.0–13.0)	0.512
Масса тела, г (W)					
lim		8.0–43.0		9.0–39.0	0.099
M	Нет данных	19.2 (17.0–21.5)	–	16.7 (15.1–18.7)	0.389
S		8.7 (7.0–10.0)		6.6 (4.7–8.1)	0.077
Me		16.0 (13.5–23.0)		15.5 (12.8–17.0)	0.821
Тяговая сила, г (We)					
lim	10.0–120.0	10.0–100.0	0.609	5.0–50.0	**<0.001**
M	32.4 (26.7–39.7)	34.4 (28.9–40.0)	0.641	18.2 (15.7–20.8)	**0.002**
S	19.5 (10.2–28.6)	20.4 (13.0–25.4)	0.662	9.7 (7.5–12.5)	0.086
Me	30.0 (20.0–32.5)	30.0 (20.0–40.0)	0.999	20.0 (12.5–20.0)	**0.042**

Примечания. n – число рыб, lim – диапазон варьирования признака, M – средняя арифметическая, S – стандартное отклонение, Me – медиана, доверительные интервалы оценок получены бутстреп–методом, p^* – значимость различий показателей у окуней в 2015 и 2020 гг. (MCR–тест), в строках lim указана значимость различий распределений (MCR–тест по критерию λ Колмогорова–Смирнова), p^{**} – то же для окуня и плотвы в 2020 г. Жирным шрифтом выделены статистически достоверные различия между показателями.

сачок с определенным усилием, максимальную величину которого (тяговую силу) фиксировали с помощью динамометра. Затем особь извлекали из лотка, измеряли длину и массу тела и выпускали в озеро. Повторяемость результатов оценивали по выборке окуней, полученной в тех же условиях летом 2015 г. Использовали установку с иным способом фиксации рыбы – посредством зажима, прикрепляемого заднему спинному плавнику (Шустов и др., 2018). Используемое в эксперименте напряжение электрического поля не вызывало у рыб состояния электронаркоза.

Сопряженность связи тяговой силы рыб (We) с их длиной (L) и массой тела (W) моделировали степенными зависимостями $We = bL^a$ и $We = bW^a$. Коэффициент a в уравнениях является мерой скорости роста силы, равенство условий старта процесса в сравниваемых выборках обеспечивали назначением коэффициента b константой. Диапазоны варьирования показателей оценивали простым непараметрическим бутстрепом с числом испытаний B = 1000. Доверительные интервалы устанавливали методом процентилей. Показатели сравнивали с помощью рандомизационного теста (MCR – Monte Carlo Randomization) с тем же числом итераций B. Значимость отличий p при таком подходе представляет собой скорректированную долю нуль-модельных комбинаций (эмпирическая разность не больше рандомизированной, $|d_{obs}| \leq |d_{ran}|$) от общего числа испытаний B. Распределения частот сравнивали по формуле Колмогорова–Смирнова (критерий λ) с нуль-моделью $\lambda_{obs} \leq \lambda_{ran}$. Критической величиной для p принято стандартное значение $\alpha = 0.05$ (Шитиков, Розенберг, 2013).

Данные обрабатывали в среде MS Excel и R 4.0.1 (R Core Team, 2020) с использованием базовых функций.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Тяговую силу измерили у 105 рыб (табл. 1). Наблюдаемые различия основных параметров распределения размерно-весовых показателей не существенны (табл. 1). Сравнение выборок окуней указывает на хорошую воспроизводимость измерений – в 2015 и 2020 гг. они показали сходные физические способности, тяговая сила плотвы была значимо ниже. Линии трендов регрессионных моделей (рис. 1) иллюстрируют степенной рост тяговой силы у рыб с увеличением их размера. Рост массы тела близок к линейному. Сравнение скоростей a (табл. 2, MCR-тест: p <0.001) поддерживает предположение о межвидовой дифференциации физических способностей. У окуней по мере их роста физическая сила увеличивается быстрее, чем у плотвы.

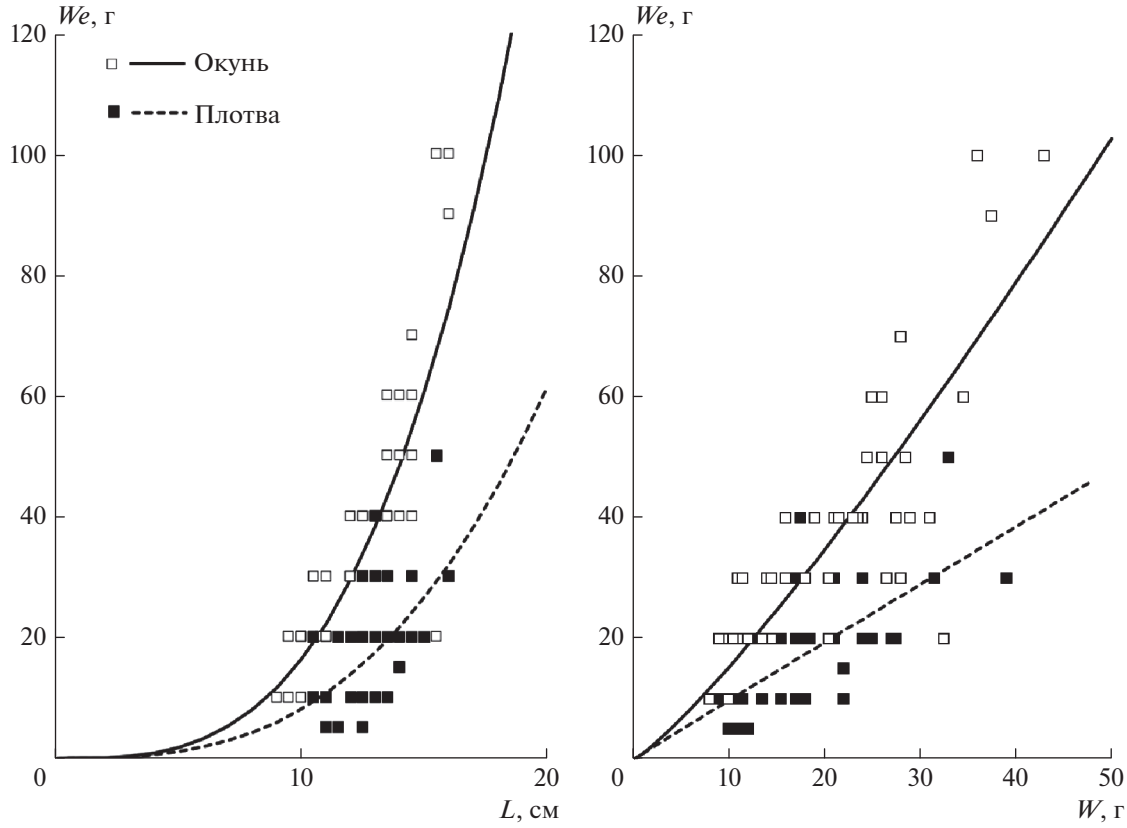

Рис. 1. Ординация особей и линии трендов моделей зависимости тяговой силы (*We*) от длины (*L*) и массы тела (*W*) рыбы. Параметры моделей даны в табл. 2.

ОБСУЖДЕНИЕ

Плавательную способность рыб традиционно оценивают по времени сопротивления особей току воды (Green, 1964; Brett, 1967; Alsop, Wood, 1997; Wolter, Arlinghaus, 2003; Thorarensen, Farrell, 2006; Fu et al., 2013; Смирнов, Смирнова, 2020 и др.). Экспериментальные установки, основанные на этом принципе, в силу объективных причин используют для изучения плавательных характеристик молоди рыб (Stolbunov, Pavlov, 2006; Столбунов, Герасимов, 2008; Смирнова, 2010 и др.). В основу работы нашего прибора положен принцип влияния электрического поля на двигательную активность рыб (Протасов, 1972) и идея использования динамометра для фиксации максимальных усилий особи (Nachimoto, 1980). Напряжение электрического поля подобрано опытным путем для измерения бросковой скорости,

Таблица 2. Параметры моделей зависимости тяговой силы от длины и массы тела рыбы

Модель	a	t	df	p	R^2	lim a
$We = 0.01L^a$						
Окунь, 2015	3.21	124.5	35	<0.001	0.408	3.16–3.26
2020	3.22	208.3	54	<0.001	0.711	3.19–3.25
Плотва, 2020	2.91	105.8	49	<0.001	0.350	2.86–2.97
$We = W^a$						
Окунь, 2020	1.18	84.55	54	<0.001	0.680	1.15–1.21
Плотва, 2020	0.99	40.10	49	<0.001	0.361	0.95–1.04

Примечание. *We* – тяговая сила (г), *L* – длина (см) и *W* – масса тела (г), *a* – скорость роста, *t* – критерий Стьюдента, df – число степеней свободы, *p* – значимость отличий коэффициента a от нуля, R^2 – коэффициент детерминации, lim *a* – доверительные интервалы коэффициента *a* получены бутстреп-методом.

которую рыба развивает в погоне за пищевым объектом либо в экстремальных ситуациях.

Метод многократно апробирован (Шустов, Тыркин, 2019), в том числе и для практических целей – оценки качества заводской молоди лососевых рыб, предназначенной для выпуска в водоемы и для производства товарной рыбы в садках, и позволяет оценивать тяговую силу у более крупных рыб с длиной тела до 20 см и более при увеличении размера лотка. Первоначальный способ фиксации рыбы с помощью зажима спинного плавника (Шустов и др., 1994), показавший хорошие результаты с лососевыми рыбами и окунем, оказался непригодным для более чувствительным к такой манипуляции видам, в том числе и плотве, поэтому в используемой модели прибора зажим был заменен на легкий сачок, который рыба, двигаясь к аноду, толкает головой (Чистяков и др., 2020).

Экспериментальные выборки окуней и плотвы однородны по размерно-весовым характеристикам, в том числе и по распределению частот. В ходе эксперимента все рыбы независимо от их размера активно совершали бросок в направлении анода. У окуня тяговая сила в среднем была почти в два раза больше, чем у плотвы, что дает преимущество в питании подвижными объектами. Физические качества, и прежде всего бросковая скорость, играют важнейшую роль в пищевой адаптации рыб. Так, ранее, изучая жизнестойкость дикой и заводской молоди атлантического лосося (*Salmo salar* (Linnaeus 1758)) на европейском севере России, мы установили, что заводские рыбы, которых выращивали в бассейнах без течения, значительно уступали по физической силе дикой молоди (Shustov, Shchurov, 1988) и вследствие этого были не в состоянии активно питаться дрифтом донных беспозвоночных сразу после выпуска на пороги и перекаты лососевых рек. Период адаптации заводских рыб обычно растягивался на несколько недель (Шустов и др., 1980).

Показанный степенной характер зависимости бросковой скорости от длины тела согласуется с результатами изучения плавательных способностей лососевых, карповых и других рыб длиной до 6 см (Wolter, Arlinghaus, 2003). Так же как и у этих рыб, в нашем эксперименте бросковая скорость молоди окуня и плотвы различается слабо, но с увеличением размерно-весовых показателей дифференциация существенно возрастает, подобно тому, как изменяется весь комплекс признаков и качеств в ходе онтогенеза (Kopf et al., 2014; Abramiuk, Afanasyev, 2017). Основной причиной межвидовой дивергенции, по-видимому, является усиление пищевой специализации. Молодь питается в основном планктоном, с возрастом в рационе плотвы начинает преобладать водная растительность, а у окуня – крупные, подвижные бентосные беспозвоночные и рыба, сходство содержимого желудков меняется от 88% в младших возрастных группах до 10% в старших (Shustov, Lesonen, 2020). Длина тела является более надежным признаком для оценки физических способностей рыб, чем масса тела, поскольку меньше зависит от случайных причин, например наполненности желудка у особи в момент эксперимента.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При работе с рыбами руководствовались правилами проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР № 12000-496 от 02.04.1980 и приказом Минвуза СССР № 22 от 13.09.1984.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алеев Ю.Г., 1963. Функциональные основы внешнего строения рыб. М.: Издательство АН СССР. 247 с.

Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Столбунов И.А., Павлов Д.Д., 2015. Окунь // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ред. Герасимов Ю.В. Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Ярославль: Филигрань. С. 331–348.

Герасимов Ю.В., Столбунов И.А., Лёвин Б.А., Лёвина М.А., Комова Н.И., Касьянов Н.А., Изюмов Ю.Г., 2015а. Плотва // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ред. Герасимов Ю.В. Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Ярославль: Филигрань. С. 263–294.

Дгебуадзе Ю.Ю., 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука. 276 с.

Протасов В.Р., 1972. Биоэлектрические поля в жизни рыб. М.: Центральный научно-исследовательский институт информации и технико-экономических исследований рыбного хозяйства. 228 с.

Смирнов А.К., Смирнова Е.К., 2020. Влияние температуры на двигательную активность и плавательную способность молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 60. № 2. С. 219–228.

Смирнова Е.С., 2010. Влияние условий выращивания на поведение молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) // Биология внутренних вод. № 3. С. 75–81.

Столбунов И.А., 2005. Морфологическая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. № 4. С. 67–71.

Столбунов И.А., Герасимов Ю.В., 2008. Морфологическая и поведенческая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) из разных биотопов Рыбинского водохранилища // Вопросы ихтиологии. Т. 48. № 2. С. 255–265.

Чистяков А.Б., Шустов Ю.А., Онищенко Н.А., 2020. Устройство для оценки физической силы рыбы // Патент № 196960 от 23.03.2020.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., 2013. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра. 314 с.

Шустов Ю.А., Горбач В.В., Тыркин И.А., 2018. Сезонные особенности физических способностей речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Труды Карельского научного центра РАН. № 6. С. 51–58.

Шустов Ю.А., Щуров И.Л., Смирнов Ю.А., 1980. О сроках адаптации заводской молоди семги *Salmo salar* L. к речным условиям // Вопросы ихтиологии. Т. 20. № 4. С. 758–761.

Шустов Ю.А., Щуров И.Л., Шемякин А.П., 1994. Способ определения жизнестойкости молоди лососевых рыб // Авторское свидетельство СССР № 1264881. Бюллетень № 6.

Шустов Ю.А., Тыркин И.А., 2019. Оценка физической силы рыб (итоги исследований, перспективы) // Труды Карельского научного центра РАН. Петрозаводск. № 12. С. 102–108.

Abramiuk I.I., Afanasyev S.A., 2017. Swimming performance of some freshwater fishes as index of transition to nekton mode of life // Hydrobiological Journal. V. 53. № 1. P. 37–44.

Alsop D.H., Wood C.M., 1997. The interactive effects of feeding and exercise on oxygen consumption, swimming performance and protein usage in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Journal of Experimental Biology. V. 200. P. 2337–2346.

Brett I.R., 1967. Swimming performance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to fatigue time and temperature // Journal of the Fisheries Research Board Canada. V. 24. № 8. P. 1731–1741.

Green D.M.J., 1964. A comparison of stamina of brook trout from wild and domestic parents // Transactions of the American Fisheries Society. V. 93. № 1. P. 96–100.

Fu C., Cao Z.–D., Fu S.–J., 2013. The effects of caudal fin loss and regeneration on the swimming performance of three cyprinid fish species with different swimming capacities // Journal of Experimental Biology. V. 216. P. 3164–3174.

Kopf S.M., Humphries P., Watt R.J., 2014. Ontogeny of critical prolonged swimming performance for the six Australian freshwater fish species // Journal of Fish Biology. V. 84. № 6. P. 1820–1841.

Nashimoto K., 1980. The maximum swimming force of rainbow trout // Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries. V. 46. № 8. P. 949–954.

R Core Team, 2020. R: a language and environment for statistical computing. R version 4.0.1. (2020–06–06). Vienna: R Foundation for Statistical Computing. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.r–project.org/. Дата обновления: 14.05.2021.

Shustov Yu.A., Lesonen M.A., 2020. Food competition of roach and perch in the water bodies of the republic of Karelia // Hydrobiological Journal. V. 56. № 1. P. 17–26.

Shustov Yu.A., Shchurov I.L., 1988. Quantitative estimation of stamina of wild and hatchery – reared Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Aquaculture. V. 71. № 1. P. 81–87.

Stolbunov I.A., Pavlov D.D., 2006. Behavioral differences of various ecological groups of roach *Rutilus rutilus* and perch *Perca fluviatilis* // Journal of Ichthyology. V. 46. Suppl. 2. P. 213–219.

Thorarensen H., Farrell A.P., 2006. Postprandial Intestinal Blood Flow, Metabolic Rates, and Exercise in Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Physiological and Biochemical Zoology. V. 79. № 4. P. 688–694.

Wolter C., Arlinghaus R., 2003. Navigation impacts on freshwater fish assemblages, the ecological relevance of swimming performance // Reviews in Fish Biology and Fisheries. V. 13. № 1. P. 63–89.

COMPARATIVE ESTIMATION OF THE STAMINA OF THE PERCH, *PERCA FLUVIATILIS* (PERCIDAE), AND THE ROACH, *RUTILUS RUTILUS* (CYPRINIDAE)

Yu. A. Shustov[1, *], V. V. Gorbach[1]

[1]*Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, 185910 Russia*

**e-mail: shustov@petrsu.ru*

An experimental assessment of the stamina of fish shows the Perch to be almost twice as strong as the Roach in terms of swimming power. In the early stages, interspecific differences are weakly expressed, but, with an increase in body size and weight, differentiation increases significantly. The rapid growth rate of burst swimming speed of the Perch provides the ability to feed on more mobile objects. With age, the diet of fish is diverged to a large extent, roach feeding mainly on sedentary animals and plant food, *vs* perch almost completely switching to feeding on fish and benthic invertebrates. This allows for the potential competitive tensions in the cohabiting species to be reduced.

Keywords: river perch, common roach, anodic reaction, swimming force, burst swimming speed, diet