

УДК 597.585.1.591.53

ПОЕДАЕТ ЛИ РОТАН *PERCCOTTUS GLENII* (PERCIFORMES: ODONTOBUTIDAE) ИКРУ РЫБ И АМФИБИЙ?

© 2008 г. А. Н. Решетников

Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва

E-mail: anreshetnikov@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.05.2007 г.

Интродуцированная рыба ротан *Perccottus glenii* оказывает негативное влияние на аборигенные экосистемы. Проведено комплексное исследование с целью проверки предположения о питании ротана икрой рыб (*Rutilus rutilus*, *Abramis brama*, *Perca fluviatilis*) и амфибий (*Rana temporaria*, *R. arvalis*, *Bufo bufo*). Выяснено, что при интраоральном тестировании икры рыб ротан воспринимает ее как съедобный объект и проглатывает, но в экспериментальной обстановке этот хищник ограничен в возможностях обнаружения данной добычи вследствие ее неподвижности. На последних стадиях развития движения эмбрионов внутри икринок привлекают внимание ротана, что повышает уязвимость икры рыб. В крупном водоеме может иметь место пространственное биотопическое разделение мест откладки икры некоторых рыб (например, окуня) и мест концентрации ротанов, что делает икру недоступной для данного хищника. Икра амфибий, напротив, отвергается ротаном после интраорального тестирования, что обусловлено наличием мощной студенистой оболочки. В период развития икры лягушек и жабы в пруду, ротаны активно питаются (в питании обнаружены разнообразные беспозвоночные и взрослые тритоны), но игнорируют икру амфибий, которая благополучно развивается в водоемах, населенных ротаном.

Начиная с 1912 г. из бассейна р. Амур в разные районы Евразии несколько раз был завезен ротан *Perccottus glenii* (Odontobutidae). Его проникновение в пресные водоемы ведет к трансформации экосистем. Особенно уязвимыми оказались экосистемы малых водоемов, в которых ротан становится хищником высшего уровня, на котором сходятся практически все нити трофической сети. Вселение ротана в такие водоемы ведет к снижению видового богатства беспозвоночных, рыб и личиночных амфибий (Reshetnikov, 2003).

Ротан способен полностью истребить в водоеме некоторые виды рыб, например, золотого карася *Carassius carassius* и верховку *Leucaspis delineatus* (Спановская и др., 1964; Мантейфель, Решетников, 1997; Шляпкин, Тихонов, 2001). На примере золотого карася показано, что в присутствии ротана нарушается успешное размножение этого аборигенного вида, в то время как взрослые особи карася продолжают сосуществовать в водоеме с ротаном в течение ряда лет (Reshetnikov, 2003; Решетников, Петлина, 2007). Предполагается, что ротан негативно влияет на популяции других видов рыб вследствие хищничества, конкуренции и передачи заболеваний (Спановская и др., 1964; Litvinov, O'Gorman, 1996; Пронин и др., 1998; Reshetnikov, 2003).

Аборигенные виды амфибий оказались весьма уязвимыми к хищничеству ротана. Поедание ротаном головастика ведет к исчезновению множества локальных популяций амфибий, напри-

мер, *Rana temporaria*, *R. arvalis*, *R. lessonae*, *Triturus cristatus* и *T. (Lissotriton) vulgaris*. Личинки жабы *Bufo bufo*, напротив, устойчивы к хищничеству ротана, поскольку их кожные покровы содержат защитные детерrentы, останавливающие питание хищника (Мантейфель, Решетников, 2001; Решетников, 2001).

Гидробионты, находящиеся на разных стадиях онтогенеза, в разной степени подвержены риску хищничества со стороны ротана. Крупные рыбы, а также половозрелые лягушки и жабы мало уязвимы для ротана, в то время как виды с относительно мелкими размерами тела, например, горчак *Rhodeus sericeus* и тритон *T. vulgaris*, поедаются ротаном. Наиболее уязвимы личинки и мальки рыб, а у большинства амфибий – личинки (Спановская и др., 1964; Решетников, 2001). В научной литературе часто упоминается, что ротан уничтожает также икру рыб (Спановская и др., 1964; Назаренко, Арефьев, 1998; Яковлев и др., 2001; Ю.С. Решетников, 2002) и амфибий (Kuzmin et al., 1996; Семенов и др., 2000), несмотря на то, что специальных исследований по этому вопросу не было проведено. Объекты, идентифицируемые как икра рыб, исключительно редко обнаруживаются в питании ротана (Litvinov, O'Gorman, 1996; Федонюк, 2006), некоторые авторы считают указания на питание ротана икрой рыб необоснованными (Дмитриев, 1971; Бакланов, 2001).

Настоящая работа выполнена с целью проверки предположений о возможности питания рота-

на икрой рыб и амфибий, для чего были изучены особенности восприятия ротаном икры (как съедобного или несъедобного объекта), а также сравнительная поедаемость икры разных видов рыб и амфибий. Особое внимание уделено анализу роли таких свойств потенциальной добычи, как ее неподвижность, а также наличие мощной студенистой оболочки, характерной для икры амфибий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для оценки возможности поедания ротаном икры водных позвоночных использованы несколько методических подходов. Во-первых, была проведена оценка сенсорного восприятия ротаном икры при тестировании добычи в ротовой полости (интраоральное тестирование), для чего в лабораторных условиях прирученным ротанам была предложена с пинцета икра разных видов. При этом регистрировали потребление/отвергание потенциальной добычи, а также время ее обработки в ротовой полости. Во-вторых, была изучена поедаемость неподвижной икры, разложенной на сутки в аквариумы с ротанами. В этом случае икру помещали в аквариумы под прикрытием пластинки из матового пластика, чтобы исключить реагирование рыб на движение объектов. Для регистрации поведения рыб использовали систему непрерывного видеоконтроля. В-третьих, были выполнены многодневные наблюдения за состоянием (числом и целостностью) кладок икры лягушек в водоеме, населенном ротаном, а также проведены наблюдения за поведением ротанов в водоеме в непосредственной близости от кладок. В-четвертых, был проведен опыт по изучению способности ротана к обнаружению неподвижных пищевых объектов. В-пятых, проведены эксперименты по выявлению защитной роли оводненной студенистой оболочки икринки лягушки. Наконец, было изучено содержимое пищеварительных трактов ротанов, отловленных в водоеме вблизи кладок икры лягушек.

Эксперименты выполнены на биостанции "Глубокое озеро" ИПЭЭ РАН в Рузском районе Московской области, полевые наблюдения – на водоеме № 13, входящем в систему нашего многолетнего мониторинга популяций гидробионтов. Работа проведена в 2005 и 2006 г. в одни и те же сроки: с 30 апреля по 10 мая.

Для экспериментов ротаны были отловлены 30 апреля на удочку (наживка – дождевой червь) в вышеупомянутом водоеме № 13. Из других видов рыб в этом пруду (площадь приблизительно 1570 м²; глубина до 1.3 м) в 2005–2006 гг. присутствовали только немногочисленные относительно крупные (с абсолютной длиной до 150 мм) серебристые караси *C. auratus* и единичные особи зо-

лотого карася *C. carassius*. Попытки размножения тритонов *T. vulgaris*, а также лягушек *R. temporaria*, *R. arvalis*, *R. lessonae* были безуспешными из-за хищничества ротана, однако в этом водоеме успешно размножается серая жаба *B. bufo* (Решетников, 2003).

В 2005 г. в экспериментах использовали 22 ротана (7 самок и 15 самцов) с абсолютной длиной тела 132.8 ± 3.1 мм (здесь и ниже приводятся средние значения и стандартная ошибка), массой 29.7 ± 2.3 г; в 2006 г. – 25 рыб (11 самок и 14 самцов) длиной 135.8 ± 2.6 мм, массой 33.6 ± 1.9 г. В лаборатории рыб размещали по одной в аквариумах емкостью 20 л, наполовину наполненных озерной водой. Ежедневно заменяли около 50% воды. Аквариумы были зрительно изолированы один от другого. Температура воды в аквариумах была в пределах 9–14°C в 2005 г., что соответствовало температуре в водоемах в период проведения экспериментов (9–14°C). Только в опытах с икрой *R. temporaria*, проведенных в 2006 г., температура в аквариумах поднималась до 14–17°C. Помещение было освещено через окно площадью 0.5 м², в ночное время использовали искусственное освещение, при этом освещенность аквариумов составляла от 40 до 55 лк. В таких условиях рыбы быстро привыкали к экспериментальной обстановке и через 2 сут. уже потребляли корм. Помимо предлагаемых в экспериментах объектов рыбам ежедневно скармливали по кусочку дождевого червя массой в среднем 1% массы рыбы.

Ротанам была предложена икра рыб (плотвы *Rutilus rutilus*, леща *Abramis brama*, окуня *Perca fluviatilis*) и амфибий (травяной лягушки *R. temporaria*, остромордой лягушки *R. arvalis*, серой жабы *B. bufo*). Икра плотвы была собрана в оз. Глубокое 4 мая 2005 и 2006 г. вместе с субстратом. Икра леща была взята непосредственно из яйцеводов самок, отловленных в том же озере. Икра окуня также собрана в оз. Глубокое 8 мая 2005 г. Икра лягушек была собрана на мелководье оз. Глубокое: остромордой – 3 мая 2005 г., травяной – 3 мая 2006 г.; икра серой жабы – 6 мая 2005 г. в водоеме № 13.

В экспериментах по изучению особенностей восприятия добычи при интраоральном тестировании икру леща и окуня предъявляли в виде небольшого комка, отделенного от основной массы икры. Масса комков икры леща составляла 0.7 ± 0.1 г ($n = 5$), икры окуня – 1.7 ± 0.1 г ($n = 5$). Икру амфибий предлагали в комке по 4 икринки.

В экспериментах по сравнительной поедаемости икру плотвы (приблизительно 100 икринок на аквариум) помещали в аквариумы вместе с естественным субстратом (корни ивы *Salix* sp.), икру окуня – в виде комка. Икру амфибий также предъявляли в виде единого комка (лягушки) или шнура (жаба). В среднем помещали по 17 икри-

Таблица 1. Число ротанов *Perccottus glenii*, съевших или отвергнувших икру разных видов гидробионтов после ее захвата челюстями

Вид	Икра		Червь (контроль)		Значимость различий	
	съели	отвергли	съели	отвергли	χ^2 (df = 1)	p
<i>Abramis brama</i>	22	0	22	0	—	—
<i>Perca fluviatilis</i>	17	3	22	0	3.55	0.06
<i>Rana arvalis</i>	1	21	22	0	40.17	<0.001
<i>Bufo bufo</i>	1	21	22	0	40.17	<0.001

Примечание. Приведена оценка по критерию χ^2 значимости различий (p) в поедании ротаном икры и дождевого червя.

нок травяной лягушки (стадия 18 по Gosner, 1960), по 20 икринок остромордой лягушки (стадии 9–10) и ровно по 20 икринок жаб (стадия 11). Икру разных видов предъявляли в разные дни и раздельно, то есть в каждом опыте в аквариуме одновременно находилась только икра определенного вида.

За 10 дней экспериментов абсолютная длина ротанов увеличилась в 2005 г. в среднем на 0.4 мм (0.3%), масса тела уменьшилась на 0.5 г (1.7%), $n = 22$; в 2006 г. изменения за тот же период составили + 0.6 мм (0.4%) и –2.1 г (6.2%), $n = 12$.

Методические особенности отдельных опытов описаны ниже при рассмотрении результатов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Восприятие ротаном икры рыб и амфибий при интраоральном тестировании

Прирученным рыбам предлагали потенциальную добычу с пинцета, погружаемого в воду на 1–2 см, при этом провоцировали рыбу схватить икру. Спустя 30 мин аналогичным способом рыбам предлагали кусочки червей. Результаты, по-

лученные на рыбах, схвативших предложенную добычу, изложены в табл. 1, 2.

После схватывания большинство ротанов, а в некоторых случаях и все, потребляли икру рыб, но лишь один из них проглотил 3 из 4 икринки лягушки после обработки в ротовой полости в течение 80 с, и в другом опыте один проглотил участок икринного шнура жабы с 4 икринками через 33 с после схватывания. В целом, время обработки добычи, впоследствии отвергнутой, было короче времени, затраченного рыбой на обработку корма перед проглатыванием. Разница во времени обработки проглоченной и отвергнутой икры окуня составляет 42.2 с и является значимой по критерию Манна-Уитни ($n = 20$, $U < 0.0$, $p < 0.01$). Икру остромордой лягушки и икру жабы проглотили разные особи ротана. Все рыбы поедали дождевых червей, что подтверждает сохранение пищедобывательной мотивации.

Таким образом, при интраоральном тестировании ротан воспринимает икру рыб как съедобный объект, а икру амфибий – как несъедобный.

Поедаемость ротаном икры рыб при длительном предъявлении

В данных экспериментах икру плотвы и в отдельном опыте икру окуня оставляли в аквариумах с ротанами на сутки. Неподвижная икра рыб не сразу привлекала их внимание и длительное время оставалась нетронутой. Например, ротан № 14 схватил и съел икру окуня через 19 ч после ее помещения в аквариум. Через сутки во всех аквариумах оставалась икра плотвы, несмотря на то, что по окончании эксперимента все рыбы незамедлительно поедали дождевого червя ($n = 22$, $\chi^2 = 44$, $p < 0.001$). Поедаемость икры окуня была низкой: 8 из 22 ротанов не съели ее в течение суток. Различия в уровне потребления икры окуня и подвижных кусочков червей также значимы ($n = 22$, $\chi^2 = 10.96$, $p < 0.001$).

Таким образом, поедаемость ротаном икры рыб оказалась относительно низкой, несмотря на выраженную пищедобывательную мотивацию.

Таблица 2. Время обработки в ротовой полости икры рыб и амфибий ротаном *Perccottus glenii* в эксперименте по выявлению пищевых предпочтений

Вид	Время обработки икры в ротовой полости, с			
	для съевших икру		для отвергнувших икру	
	$x \pm s.e.$	lim	$x \pm s.e.$	lim
<i>Abramis brama</i>	31.3 $\pm$ 3.4	2–65	—	—
<i>Perca fluviatilis</i>	45.9 $\pm$ 6.4	15–105	3.7 $\pm$ 2.2	1–8
<i>Rana arvalis</i>	80.0	—	4.0 $\pm$ 0.8	1–15
<i>Bufo bufo</i>	33.0	—	4.5 $\pm$ 1.0	1–22

Примечание. x – среднее время обработки, $s.e.$ – стандартная ошибка среднего, lim – пределы варьирования показателя.

Роль подвижности пищевого объекта

Итак, было выявлено, что в процессе интраорального тестирования ротаны распознают икру окуня как съедобный объект и проглатывают. Однако лишь некоторые из ротанов съели неподвижную икру окуня, расположенную на дне аквариума. Возникло предположение, что возможности обнаружения ротанами съедобной добычи были ограничены. Ранее в наших экспериментах по изучению питания ротана подвижными объектами (головастиками) рыбы целенаправленно приближались к добыче с расстояния до 30 см (Мантейфель, Решетников, 2001). В экспериментах, рассматриваемых в настоящей работе, не было отмечено целенаправленного приближения ротанов к малозаметной (мелкая икра плотвы находилась среди корешков ивы, икра окуня прозрачна) и неподвижной добыче. Чаще всего ротаны схватывали икру окуня после того, как поток воды от движения плавников случайно шевелил икру. Мы предположили, что ротаны не могли отыскать съедобный корм из-за неподвижности последнего. Для проверки этого предположения в аквариум к ротану № 22 был помещен субстрат (ключевой мох *Fontinalis antipyretica*) с икрой плотвы, находящейся на этапе подвижного эмбриона (VII этап развития по Макеевой, 1992). По нашим наблюдениям, при температуре 21°C эмбрионы внутри прозрачной матовой бледно-желтой икринки (диаметр приблизительно 2 мм, масса 5 мг) совершали по 14–15 энергичных движений в минуту. При этом наиболее заметным было перемещение внутри икринки контрастных зачатков черных глаз. Ротан продемонстрировал способность отыскивать такие икринки и поедать, захватывая их вместе с листьями мха. Однако и в этом случае эффективность питания была относительно невысокой: индекс наполнения пищеварительного тракта был ниже средних показателей, характерных для ротанов, отловленных в водоеме (Дгебуадзе, Скоморохов, 2005). За 15 ч ротан с абсолютной длиной (TL) 78 мм и массой приблизительно 5 г съел 27 икринок плотвы. Плотные оболочки икринок были хорошо различимы в пищевом комке. Масса пищевого комка,

содержащего 27 икринок и 55 листьев мха, составила 126 мг.

Для выяснения роли подвижности пищевого объекта был также проведен специальный опыт. Рыбам были предложены подвижные (живые) и неподвижные (мертвые, выдержанные непосредственно перед опытом в течение 2 ч при отрицательной температуре) дождевые черви. Добычу предъявляли перекрестно двум подгруппам рыб с интервалом в 2 сут. Регистрировали потребление предлагаемых объектов в течение 30 мин. Подвижную добычу съели 23 из 24 рыб, то есть 95.8%, в то время как неподвижную – только 4 рыбы или 16.7%. Эти различия значимы: $\chi^2 = 30.56$, $df = 1$, $n = 24$, $p < 0.001$.

Таким образом, неподвижность пищевых объектов значительно снижает вероятность их обнаружения ротанами.

Защитная роль студенистой оболочки икринки лягушки

Для выяснения причин, по которым ротаны отказывались поедать схваченную икру амфибий, был поставлен эксперимент по выявлению защитной роли студенистой оболочки икринки лягушек. С этой целью рыбам были последовательно с интервалом в 1 сут. (перекрестно двум подгруппам рыб) предложены с пинцета как собранная в водоеме икра *R. arvalis* с разбухшими оболочками (стадии 10–12 по Gosner, 1960), так и икра с неразбухшими оболочками (приблизительно такого же объема), взятая непосредственно из яйцеводов самок, отловленных 2–4 мая 2006 г. в водоеме № 35 и в оз. Глубокое. Для снижения клейкости икру, взятую из яйцеводов, непосредственно перед предъявлением смачивали озерной водой. Большинство рыб отвергли икру с разбухшими оболочками. Ее съели лишь 3 ротана из 20 и только частично: в среднем по 2.7 ± 0.3 икринки из 4 предложенных. В то же время, все рыбы охотно поедали икру с неразбухшими оболочками. Различия по числу рыб, съевших добычу, значимы (табл. 3). Этот опыт наглядно продемонстрировал защитную роль разбухшей оболочки,

Таблица 3. Сравнительная поедаемость ротаном *Perccottus glenii* ($n = 20$) икры остромордой лягушки *Rana arvalis* с разбухшими и неразбухшими оболочками

Пищевой объект	Отвергнувшие икру			Проглотившие икру			Значимость различий	
	число рыб		$x \pm s.e., c$	число рыб		$x \pm s.e., c$		
	экз.	%		экз.	%		χ^2 df = 1	p
Икра с разбухшими оболочками	17	85	6.2 ± 0.8	3	15	10	29	<0.001
Икра с неразбухшими оболочками	0	0	—	20	100	12.3 ± 1.7		

Примечание как в табл. 2.

Таблица 4. Встречаемость и число пищевых объектов в кишечниках ротанов *Percottus glenii* ($n = 30$), отловленных вблизи развивающихся кладок лягушек

Объекты питания	Число ротанов		Число съеденных объектов*	
	экз.	%	экз.	%
Mollusca:				
Gastropoda	8	27	12	2
Crustacea:				
Copepoda	1	3	4	1
Cladocera	1	3	2	<1
Ostracoda	6	20	123	18
Chelicerata:				
Aranei	1	3	1	<1
Insecta:				
Diptera:				
Chironomidae (l.)	12	40	457	66
Ceratopogonidae (l.)	12	40	38	5
Culicidae (l.)	3	10	26	4
Ephemeroptera (l.)	2	7	2	<1
Coleoptera:				
Coleoptera (i.)	2	6	3	<1
Coleoptera (l.)	2	7	2	<1
Odonata (l.)	2	6	2	<1
Hemiptera (i.)	6	20	12	2
Insecta (i.) неидентифицированные	1	3	1	<1
Insecta (l.) неидентифицированные	4	13	6	1
Amphibia:				
тритон <i>Triturus vulgaris</i>	2	6	2	<1
Прочее:				
Растение (неидентифицированный фрагмент)	1	3	1	<1
Частица грунта	3	10	3	<1

Примечание. i. – imago, l. – larva. * – общее число объектов, обнаруженных в пищеварительных трактах 30 ротанов.

препятствующей поедаемости эмбриона лягушки рыбой.

Состояние кладок икры лягушек в водоеме и поведение ротанов вблизи кладок

Наблюдения выполнены в дневное время 30 апреля, 3, 7, 9 и 12 мая 2006 г. В этот период в пруду находились кладки икры лягушек (*R. arvalis* и *R. temporaria*), а с 7 мая – также шнуры икры серой жабы. Температура воды в дневное время со-

ставляла 11–13°C. В конце апреля в водоеме находились 122 кладки лягушек в 6 скоплениях, в течение последующих дней это число незначительно увеличилось. В период наблюдений почти все кладки были неповрежденными. Как исключение, в скоплении из 30 кладок у северного берега водоема целостность некоторых из крайних была нарушена, рядом с ними находились фрагменты с 5–30 икринками. Причины повреждения этих кладок установить не удалось. В некоторых других случаях вблизи кладок были отмечены ротаны длиной до 10 см. Мы наблюдали питание этих ротанов беспозвоночными, однако не было зафиксировано случаев поедания ими икры. В еще одном пруду (водоем № 35) с популяцией ротана 4 мая 2006 г. были найдены 68 кладок лягушек, все без признаков повреждений.

В водоеме № 13 по окончании срока эмбрионального развития, то есть с 7 мая 2006 г., головастики лягушек, а позже и головастики жабы в массе покинули кладки и были найдены в большом числе прикрепленными сначала на остатках оболочек, а затем и на вблизи расположенной водной растительности.

Питание ротана в водоеме в период развития икры лягушек

С целью изучения вероятного питания ротана икрой амфибий в природных условиях были отловлены ротаны вблизи развивающейся икры лягушек *R. temporaria* и *R. arvalis* (не далее 1.5 м от кладок), причем некоторые ротаны до поимки находились под кладками, очевидно используя их в качестве убежища. Отлов проводили со 2 по 12 мая в вечернее время (с 19 ч 30 мин до 22 ч) при помощи удочки и сачка (диаметр обода 40 см). Были отловлены 30 ротанов (16 самцов и 14 самок) $TL 78 \pm 7$ (31–131) мм и массой 10.2 ± 2.0 (0.3–30.0) г. Содержимое пищеварительных трактов этих рыб просмотрено под бинокляром не позднее 2 ч после поимки. Рыб с пустыми кишечниками в выборке не оказалось.

В питании ротанов, отловленных вблизи икры лягушек, были обнаружены разнообразные пищевые объекты (табл. 4). Большинство рыб поедали личинок Chironomidae и Ceratopogonidae, меньшее число – моллюсков (среди которых отмечены Planorbidae), ракушковых рачков Ostracoda и водных клопов Hemiptera. Другие объекты встречались значительно реже. По числу потребленных организмов преобладали Chironomidae, а у более мелких особей – Ostracoda. Примечательно, что в кишечнике у двух ротанов ($TL 118$ и 120 мм, масса 30 и 24 г) находилось по одному взрослому тритону *T. vulgaris*. Однако икры амфибий в пищеварительных трактах не было.

Таким образом, ротаны, собранные в водоеме в непосредственной близости от развивающейся икры лягушек, добывали корм, потребляли главным образом беспозвоночных, а некоторые крупные особи – и взрослых тритонов, но не поедали икру.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сенсорные основы пищевого поведения ротана изучены недостаточно, однако, судя по поведению этих рыб, можно предположить, что при поиске добычи важную роль играют сейсмочувствительная система, представленная, в частности, на голове ротана несколькими рядами невромастов (Wongrat, Miller, 1991), и зрительная система. Эти сенсорные системы особенно эффективны при обнаружении подвижных объектов. Теоретически не исключено также участие электрорецепции, которая у ротана пока не изучалась. По-видимому, выявленное нами ограничение возможностей при поиске ротаном неподвижной добычи обусловлено тем, что дистантное хеморецепторное восприятие у ротана в пищевом поведении если и участвует, то ограничено, что согласуется с современными представлениями о неучастии обоняния в пищевом поведении сумеречно-дневных хищников-засадчиков (Павлов, Касумян, 1990).

После захвата потенциальной добычи челюстями тестирование в ротовой полости ротана предваряет последующий процесс ее механической обработки. На это указывают результаты ранее проведенных экспериментов, в которых после захвата добычи с негативными вкусовыми характеристиками (головастиков серой жабы) ротаны нередко отвергали их через некоторое время без видимых повреждений (Мантейфель, Решетников, 2001). В наших опытах для одного и того же вида корма время его нахождения в ротовой полости до отвергания было короче, чем время до проглатывания (см. табл. 2). Период обработки добычи до момента отвергания можно считать временем интраорального тестирования; его средняя продолжительность составляла 2–4 с и лишь в отдельных случаях достигала 22 с. После тестирования съедобной добычи следует механическая обработка с использованием глоточных зубов, средняя продолжительность которой вместе с предварительным тестированием составила для плотных комков икры леща и окуня 31–46 с, что существенно превышает время обработки относительно мягкой добычи, например, головастика лягушки (Мантейфель, Решетников, 2001). Таким образом, в наших экспериментах время тестирования было приблизительно на порядок короче времени механической обработки.

Рыбы, съевшие икру, в течение нескольких дней оставались под наблюдением: съевшие икру плотвы – 4, леща – 2, окуня – 2, острымордой ля-

гушки – 7, серой жабы – 4 сут. В течение указанного времени все рыбы остались живы. Очевидно, данная добыча не является ядовитой для ротана.

Икра рыб как потенциальная добыча ротана. Многие рыбы поедают икру других видов рыб, а иногда и собственную. Так, для пресноводной ихтиофауны России оофагия установлена, по крайней мере, для 48 из 284 видов, то есть для 17% видов, представляющих 18 из 32 (56%) семейств (посчитано по: Ю.С. Решетников, 2002). Наибольшее число видов, поедающих икру рыб, известно для карповых (13 видов, или 15% от карповых России), лососевых (7 видов, или 23%) и керчаковых (5 видов, или 33%).

В обширной литературе по питанию ротана есть указания на находки икры рыб в пищеварительных трактах (Litvinov, O'Gorman, 1996), но количественные показатели, видовая принадлежность икры или иные подробности не приводятся. Иногда пишут о питании ротана собственной икрой (Скрябин, 1988). Данные о находке икры в питании ротана в оз. Балхаш на юге Казахстана (Воробьева, 1974), по-видимому, в действительности относятся к морфологически похожему виду *Microperops cinctus*, поскольку инвазийный ареал ротана не включает указанный регион.

Результаты наших экспериментов показали, что икра трех видов рыб съедобна для ротана. Вероятно, относительно длительная обработка челюстями обусловлена плотностью и упругостью этой добычи. Однако опыты по поедаемости выявили, что ротан ограничен в возможностях обнаружения икры, что связано с сенсорными особенностями его пищевого поведения, направленного, прежде всего, на захват подвижных объектов. На примере икры плотвы продемонстрировано, что относительно уязвимыми являются лишь поздние стадии эмбрионального развития икры, когда внимание хищников привлекают движения эмбрионов. Кроме того, эти наблюдения подтвердили, что неподвижные объекты (листья растений) могут быть проглочены ротаном случайно при захвате подвижных (эмбрионы плотвы). В водоемах неподвижные объекты поедаются ротаном чрезвычайно редко: части растений, покоящиеся яйца рачков *Cladocera*, яйца комаров сем. *Culicidae*, трупы насекомых (Кирпичников, 1945; Reshetnikov, 2003).

В крупных водоемах (например, в оз. Глубокое – площадь 0.59 км², глубина до 33 м) к факторам, ограничивающим возможности ротана обнаруживать икру, помимо упомянутых выше, можно причислить его обитание в биотопах, отличных от мест откладки икры, по крайней мере некоторых видов рыб. Ротаны предпочитают густые заросли макрофитов, причем в данном водоеме распространение этих рыб приурочено к мелководью, до 0.6 м глубиной. В более или менее

открытых биотопах этого озера или на больших глубинах (до 0.8 м) ротаны встречаются значительно реже, только у дна или даже закапываются в ил. Такое распределение отличается от более равномерного распределения ротанов в прудах и, по-видимому, связано, прежде всего, с присутствием хищников (окуня и щуки), поедающих самих ротанов. С другой стороны, икра окуня, как правило, откладывается в верхних слоях воды (Крыжановский и др., 1953) и нами была найдена вне зарослей в средних слоях воды, прикрепленной к упавшим в воду ветвям деревьев. Глубина в местах откладки икры окунем была 1.0–1.5 м. Таким образом, для оз. Глубокое отмечено биотопическое разделение мест концентрации ротана и мест откладки икры окунем. В данном водоеме популяции ротана, леща, окуня, плотвы и некоторых других видов рыб сосуществуют, по крайней мере, в течение 30 лет, причем окунь и плотва являются наиболее многочисленными представителями ихтиоценоза.

Икра амфибий как потенциальная добыча ротана. Рыбы, как правило, не питаются икрой амфибий (Jennings, Schaefer, 1978; Kats, Sih, 1992; Reshetnikov, Manteifel, 1997; Azevedo-Ramos, Magnusson, 1999). Лишь про очень немногие виды рыб известно, что они способны в ограниченных количествах поедать эту добычу: *Salmo clarki*, *Gambusia affinis*, *Gasterosteus aculeatus*, *Lepomis macrochirus*, (Light, 1968, 1969; Grubb, 1972; Semlitsch, 1988). Однако не известно, питаются ли эти виды икрой амфибий в природных условиях, поскольку все упомянутые наблюдения выполнены в лаборатории в отсутствие альтернативных кормов. Как было показано ранее, в таких условиях, то есть при голодании, рыбы могут поедать значительное количество “малосъедобных” объектов, от которых обычно отказываются (Мантейфель, Решетников, 2001). Только для золотой рыбки *C. auratus auratus* установлено, что даже при дополнительном питании она может стабильно потреблять до 25 икринок саламандры *Ambystoma macrodactylum* в день, поедая их вместе с оболочками (Monello, Wright, 2001).

В отличие от икры рыб, икра амфибий имеет более мощную студенистую оболочку, окружающую эмбрион. Принято считать, что студенистая оболочка выполняет несколько функций: способствует проникновению сперматозоида, действует как аккумулятор тепла, защищает эмбрион от возможного обсыхания, механических повреждений, ультрафиолетового излучения и некоторых токсичных химических соединений, от грибковых и других инфекций, от хищничества более крупных организмов (Savage, 1950; Габаева, 1962; Beattie, 1980; Сурова, Северцов, 1985; Grant, Light, 1995; Berrill et al., 1997). Как продемонстрировали наши эксперименты, после набухания студенистой оболочки икра лягушки воспринимается ро-

таном как несъедобный объект. Вместе с тем, ротаны с готовностью поедали икру с неоводненными оболочками. В последнем случае, как и при поедании икры рыб, ротаны могли раздавливать эмбрионов глоточными зубами и непосредственно воспринимать их вкус, после чего и заглатывали. Пока нет однозначной интерпретации вкусовой характеристики оболочек. Возможно, рыбы воспринимают внешнюю желеобразную капсулу икринки амфибии как “безвкусную”, а защитную роль этой капсулы можно определить как “инертный механический барьер” (Grubb, 1972). По-видимому, упругость студенистых оболочек затрудняет механическую обработку икры в ротовой полости рыбы. Необходимо также отметить клейкость и вязкость оболочек. Ротаны, съевшие икринки амфибий, нередко совершали внезапные энергичные выталкивающие движения жаберными крышками, встряхивания головой, вероятно, пытаясь освободиться от остатков оболочек, налипших на жаберные дуги и глоточные зубы. По окончании опытов у отдельных рыб на глоточных зубах были обнаружены сгустки желеобразной массы.

После удаления студенистых оболочек, рыбы, как правило, охотно поедают незащищенных эмбрионов амфибий (Werschkul, Christensen, 1977; Ward, Sexton, 1981; Semlitsch, 1988). Беспозвоночные хищники нередко поедают эмбрионов амфибий, оставляя студенистую оболочку (Murphy, 1961; Ляпков, Семенов, 1989). Однако в ряде случаев оболочка может служить удовлетворительной защитой не только от рыб, но и от беспозвоночных хищников (Ward, Sexton, 1981). Интересно, что американская норка *Mustela vison* при питании самками *R. temporaria*, скапливающимися осенью на зимовку в оз. Глубокое, часто оставляет несъеденными яйцеводы, содержащие неоводненный материал будущих студенистых оболочек.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, несмотря на съедобность икры рыб, ротаны ограничены в возможностях обнаружения этой неподвижной добычи, что обусловлено сенсорными особенностями пищевого поведения. Лишь на последних стадиях развития, движения эмбрионов внутри икринок привлекают внимание этого хищника, что повышает уязвимость икры рыб. Для окончательного выяснения возможного питания ротана икрой разных видов рыб в природе и оценки потенциального ущерба необходимо проведение специального исследования питания непосредственно на нерестилищах аборигенных видов. Вне зависимости от степени потребления икры ротан может оказывать влияние на популяции других видов рыб, по-

едая их молодь (Кирпичников, 1945; Спановская и др., 1964; Синельников, 1976; Reshetnikov, 2003).

С другой стороны, результаты экспериментов и полевые наблюдения показали, что, вопреки существующему мнению, икра амфибий малосъедобна для ротана благодаря защитной роли мощной студенистой оболочки и, по-видимому, не потребляется им в природных условиях. Икра лягушек и жаб в массе успешно развивается в водоемах, населенных ротаном. Однако, несмотря на относительную защищенность икры амфибий, большинство малых водоемов, в которые проник ротан, непригодны для размножения тритонов и лягушек главным образом из-за полного выедания ротаном их личинок до наступления стадий метаморфоза, что было показано ранее (Мантейфель, Решетников, 2001; Решетников, 2001).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Ю.Б. Мантейфелю и В.Н. Михееву за критическое прочтение текста рукописи, И.А. Решетникову и Н.А. Решетникову за помощь в сборе и содержании экспериментальных животных.

Исследования поддержаны Программой Президиума РАН "Биоразнообразие и динамика генотипов" (проект 5.2.1.), Программой ОБН РАН "Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакланов М.А. 2001. Головешка-ротан *Perccottus glenii* Dyb. в водоемах г. Перми // Вестн. Удмуртск. ун-та. Биол. № 5. С. 29–41.
- Воробьева Н.Б. 1974. Значение бентоса в питании рыб озера Балхаш // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата: Кайнар. С. 62–67.
- Габаева Н.С. 1962. Об антибиотических свойствах студенистой оболочки яиц *Rana temporaria* // Вестн. Ленинград. гос. ун-та. Вып. 15. С. 25–32.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О. 2005. Некоторые данные по образу жизни ротана *Perccottus glenii* Dyb. (Odontobutidae, Pisces) озерной и прудовой популяций // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. Т. 9. М.: КМК. С. 212–231.
- Дмитриев М. [Махлин М.Д.]. 1971. Осторожно – ротан // Рыбоводство и рыболовство. № 1. С. 26–27.
- Кирпичников В.С. 1945. Биология *Perccottus glehni* Dyb. (Eleotridae) и перспективы его использования против японского энцефалита и малярии // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 50. Вып. 5–6. С. 14–27.
- Крыжановский С.Г., Дислер Н.Н., Смирнова Е.Н. 1953. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidei) // Работы по экологической морфологии рыб. М.: Изд-во АН СССР. С. 3–138.
- Ляпков С.М., Семенов Д.В. 1989. Планария поедает яйца бурых лягушек. Земноводные и пресмыкающиеся Московской области // Мат-лы совещ. по герпетофауне Москвы и Моск. обл. Москва, 9–10 ноября 1987 г. М.: МОИП. С. 162–164.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. Москва: Изд-во МГУ, 216 с.
- Мантейфель Ю.Б., Решетников А.Н. 1997. Трансформация метапопуляций тритонов в районе заказника "Озеро Глубокое" (Московская обл.) в результате вселения хищной рыбы ротана *Perccottus glenii* Dybowski // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. Т. 7. М.: Аргус. С. 56–72.
- Мантейфель Ю.Б., Решетников А.Н. 2001. Избирательность потребления хищниками головастиков трех видов бесхвостых амфибий // Журн. общ. биол. Т. 62. № 2. С. 150–156.
- Назаренко В.А., Арефьев В.Н. 1998. Ихтиофауна малых рек Ульяновской области. Ульяновск: Дом печати, 119 с.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1990. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 5. С. 720–732.
- Пронин Н.М., Селгеби Д.Х., Литвинов А.Г., Пронина С.В. 1998. Сравнительная экология и паразитофауна экзотических вселенцев в Великие озера мира: ротана-головешки (*Perccottus glehni*) в оз. Байкал и ерша (*Gymnocephalus cernuus*) в оз. Верхнее // Сибирский экол. журн. Т. 5. № 1. С. 397–406.
- Решетников А.Н. 2001. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмоскovie // Журн. общ. биол. Т. 62. № 4. С. 352–361.
- Решетников А.Н. 2003. Влияние ротана, *Perccottus glenii*, на амфибий в малых водоемах. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 24 с.
- Решетников А.Н., Петлина А.П. 2007. Распространение ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) в реке Оби // Сибирский экол. журн. Т. 4. С. 551–555.
- Решетников Ю.С. (ред.). 2002. Атлас пресноводных рыб России. Т. 2. М.: Наука, 253 с.
- Семенов Д.В., Леонтьева О.А., Павлинов И.Я. 2000. Оценка факторов, связанных с существованием популяций земноводных (Vertebrata: Amphibia) на урбанизированных территориях г. Москва // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 105. № 2. С. 3–9.
- Синельников А.М. 1976. Питание ротана в пойменных водоемах бассейна р. Раздольная (Приморский край) // Биология рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДГУ. С. 96–99.
- Скрябин А.Г. 1988. Характеристика популяций ротана – нового вида в фауне Байкала // Тез. докл. 3-й Всесоюз. науч. конф. Проблемы экологии Прибайкалья. 5–10 сентября 1988, Иркутск. С. 142.
- Спановская В.Д., Савваитова К.А., Потапова Т.Л. 1964. Об изменчивости ротана (*Perccottus glehni* Dyb. fam. Eleotridae) при акклиматизации // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 4. С. 632–643.