

УДК 597.556.331.1—153:574.587(470)

А. П. Стрельникова¹, Н. А. Березина², Н. Н. Жгарева¹

**ОСОБЕННОСТИ ЛЕТНЕГО ПИТАНИЯ И ПИЩЕВАЯ
СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ МОЛОДИ ОКУНЯ В ОЗ. КРИВОМ
(СЕВЕРНАЯ КАРЕЛИЯ)³**

В летний период 2004—2009 гг. исследовали состав пищевого комка окуня *Perca fluviatilis* на бентосоядной стадии (индекс наполнения, частоту встречаемости и массовую долю пищевых объектов) и соотношение биомасс основных групп макрозообентоса в олиготрофном субарктическом озере (оз. Кривое, Северная Карелия). Получено, что основным кормовым объектом окуня в озере были прибрежные амфиподы *Gammarus lacustris*. Выявлена четкая пищевая специализация окуня на крупных беспозвоночных (> 10 мм) и летняя смена предпочитаемых объектов питания (с амфипод *G. lacustris* на личинок насекомых), что связано с доступностью крупных доминантов в бентосе озера.

Ключевые слова: окунь, питание, индекс наполнения, зообентос, *Gammarus lacustris*, пищевая специализация, доступность.

Окунь *Perca fluviatilis* L. — один из типичных и массовых видов рыб во внутренних водоемах России, являющийся объектом промысла и любительского рыболовства. В современной РФ северная граница распространения окуня проходит почти по побережью Северного Ледовитого океана, от р. Пасвик до Колымы, на юге — до Черного моря, Северного Кавказа и до верховий сибирских рек [14].

Литературные данные по питанию окуня обширны, но для низкопродуктивных озер северных регионов они носят отрывочный характер [8, 9]. По типу питания окунь бентофаг — факультативный хищник. Установлено, что состав пищи окуня в водоемах разного типа сильно варьирует, но его основными кормовыми объектами всегда становятся наиболее массовые и легкодоступные виды жертв. Известно, что окунь характеризуется онтогенетическими изменениями питания, в результате которых рыбы среднего размера проходят через бентосоядную стадию [21]. А в случае, если в водоеме отсутствует рыбный корм, или по каким-то причинам он недоступен, окуни оста-

³ Работа выполнена при поддержке Министерства Науки и Высшего образования Российской Федерации и гранта РФФИ 19-04-01000, а также в рамках государственного задания № АААА-А 19-119020690091-0, а также при частичной поддержке темы Президиума РАН № 0122-2018-0001.

© А. П. Стрельникова, Н. А. Березина, Н. Н. Жгарева, 2019

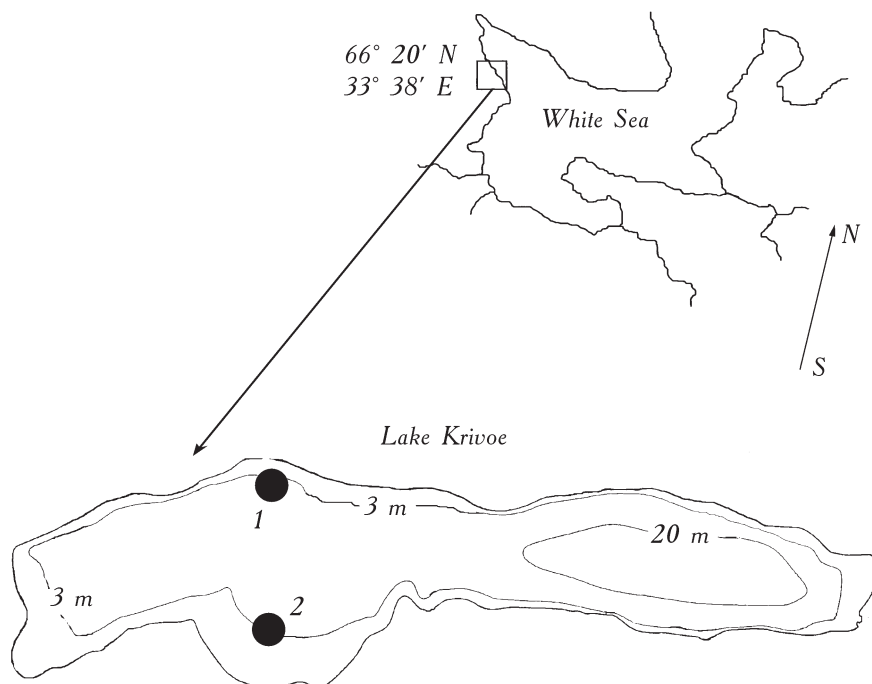
ются бентофагами. Во многих озерах России и других регионов окунь возрастной группы 0—3+ часто потребляет озерных амфипод [16, 19, 20]. Таким образом, спектр питания окуня на бентосоядной стадии может напрямую зависеть от состава зообентоса, доступности ценных в пищевом отношении групп и видов организмов и меняться циклически в соответствии с сезонной динамикой их численности и биомассы. В северных низкопродуктивных водоемах, при нестабильной численности, биомассе и структуре макрозообентоса, исследование питания окуня в летние месяцы, анализ характера и причин его изменчивости представляют особый интерес и позволяют раскрыть механизмы формирования избирательности питания в условиях ограниченности кормовых ресурсов.

На примере оз. Кривого, расположенного в приполярном регионе РФ, были изучены состав пищевого комка окуня *Perca fluviatilis* на бентосоядной стадии (индекс наполнения, частота встречаемости и массовая доля пищевых объектов) и соотношение биомасс основных групп макрозообентоса с целью определить наличие (или отсутствие) пищевой специализации окуня и возможную смену приоритетных кормовых объектов в летний период с учетом изменчивости биомасс основных групп зообентоса.

Материал и методика исследований. Озеро Кривое площадью 0,5 км² — типичное для Карелии малое ледниковое озеро — расположено в бассейне Чупинской губы Кандалакшского залива Белого моря, в 30 км южнее Полярного круга (рис. 1). По величине первичной продукции планктона и содержанию хлорофилла *a* оно является низкопродуктивным, приближаясь по трофическому статусу к верхней границе мезотрофных озер [11]. В настоящее время в озере обитает три вида рыб — окунь *Perca fluviatilis*, европейская ряпушка *Coregonus albula* (L.) и девятиглая колюшка *Pungitius pungitius* (L.). Из них окунь является наиболее массовым видом и преобладает по численности [7].

Общая биомасса макрозообентоса в озере существенно варьирует [18]. Ее величины на глубоких участках озера низки и, как правило, не превышают 3,6 г/м², а в литорали — значительно выше, изменяясь от 4 до 23 г/м² [18]. В зообентосе литоральной зоны озера (до 3 м глубиной) летом доминирует *Gammarus lacustris*. Вклад амфипод в общую биомассу макрозообентоса составляет 22—56% (в среднем 40%). Ручейники и другие водные насекомые (Trichoptera, Plecoptera, Megaloptera и Ephemeroptera) вместе вносят 30—40%, а мелкие двустворчатые моллюски — 14—37%. Относительная биомасса личинок хирономид и олигохет летом низка — < 5%.

Материал для анализа динамики спектра питания окуня был собран в процессе исследования структуры и продуктивности прибрежных зооценозов и их роли в формировании источников питания для рыб в период 2004, 2008 и 2009 гг. в юго-западной мелководной части озера (см. рис. 1). Отлов окуня осуществляли ставными жаберными сетями с размером ячеи 12, 18, 24 и 36 мм в течение летнего периода на двух станциях, которые совпадали с местами отбора бентосных проб. Экспозиция сетей составляла 8—12 ч. От-



1. Схема оз. Кривого с расположением станций отбора проб.

ловленных рыб помещали на лед, и после измерений и вскрытия желудка рыб немедленно фиксировали 4%-ным р-ром формальдегида.

Обработку собранного материала проводили по стандартным методикам [12]. Интенсивность питания окуня определяли по показателям индекса наполнения желудка (ИН — отношение массы пищевого комка к массе рыбы в прооцецимилле, ‰). Питание рыб регистрировали по месяцам (июнь, июль и август) по следующим показателям: по частоте встречаемости разных кормовых объектов, их относительным значениям в пищевом комке по количеству экземпляров и по массе, по степени доминирования отдельных групп беспозвоночных, количеству кормовых объектов в одном желудке и индексу наполнения желудка.

Результаты исследований

Анализ содержимого желудков исследуемых рыб свидетельствует о том, что окунь возрастных групп 2+ и 3+ в оз. Кривом в основном потребляет организмы макрозообентоса. Главным пищевым объектом для рыб являются прибрежные амфиподы *G. lacustris* (табл. 1). В начале июня (2004 г.) относительная численность гаммаруса в желудках окуня была высока, составляя более 90%. До конца июня рыбы продолжали потреблять гаммаруса, однако доля рачков в массе пищевого комка и частота их встречаемости снизились,

1. Динамика относительной численности организмов (%) зообентоса в пищевом комке окуня из оз. Кривого в разные годы

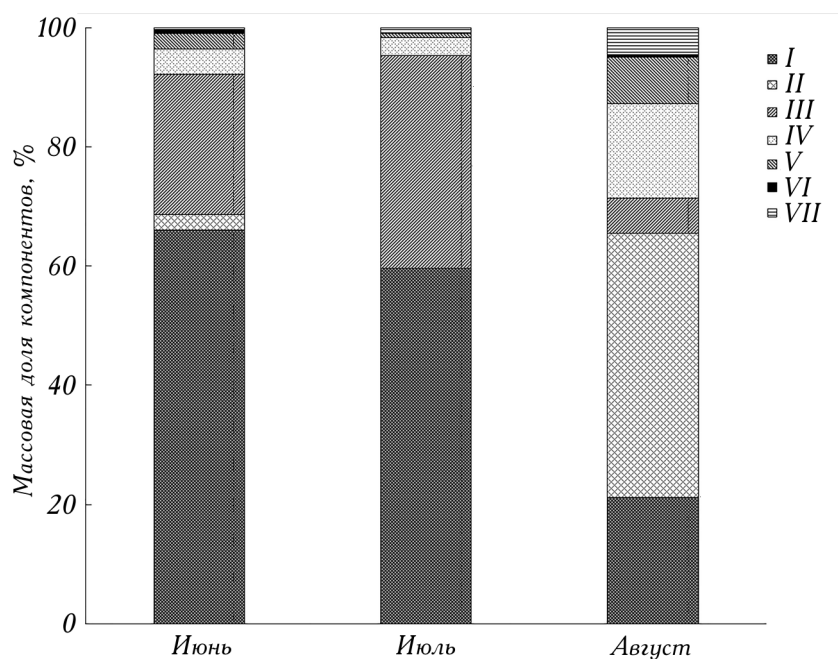
Группы животных	2004 г.			2008 г.			2009 г.		
	VI*	VI**	VIII	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII
Amphipoda	92,14	96,52	18,18	48,1	79,4	28,3	68,5	81,4	35,8
Ephemeroptera	0,00	1,20	0,65	3,3	6,4	1,9	0,9	4,0	1,9
Trichoptera	0,47	0,49	4,03	0,9	2,0	14,0	1,8	2,8	6,5
Megaloptera	0,00	0,16	0,00	2,4	1,0	7,7	0,2	0,9	7,7
Diptera (куколки)	4,16	0,49	26,6	2,5	0,0	1,2	0,2	0,0	16,4
Chironomidae	2,29	0,49	11,04	26,6	3,2	22,8	11,4	4,5	12,8
Ceratopogonidae	0,47	0,00	0,00	3,6	5,9	0,0	0,0	3,8	0,0
Odonata	0,47	0,00	0,00	0,6	0,0	6,2	1,4	0,0	6,5
Coleoptera	0,00	0,16	37,70	0,2	1,5	15,6	0,1	2,0	12,1
Nematoda	0,00	0,00	0,00	4,0	0,3	2,3	5,9	0,3	0,3
Hirudinea	0,00	0,00	0,00	0,3	0,1	0,0	9,6	0,0	0,0
Прочие	0,00	0,49	1,80	7,5	0,2	0,0	0,0	0,3	0,0

П р и м е ч а н и е: Прочие: Hemiptera, Acariformes, Cladocera, Copepoda, Ostracoda, Bivalvia, Oligochaeta. *11 июня; **30 июня.

а относительная численность, наоборот, повысилась. Эта особенность изменения представленности рачков по массе и численности в пищевом комке рыб ярко проявилась и в 2008 г., когда относительная численность гаммаруса в пищевом комке в июле увеличилась в полтора раза по сравнению с июнем, то есть с 48,1 до 79,4% (см. табл. 1, рис. 2). К июлю в популяции *G. lacustris* также произошли изменения в размерном составе, стали преобладать мелкие рачки новой генерации (2—5 мм). В августе интенсивность потребления гаммаруса окунем снизилась.

В июне и июле 2008 г. (период интенсивного питания окуня гаммарусом) частота встречаемости *G. lacustris* в пищевом комке составила соответственно 92 и 75%, около 80% рачков в пищевых комках рыб было представлено крупными особями, длиной 12—14 мм и сырой массой 37 мг и более. Средний ИН достигал $141,9 \pm 32,8\text{‰}$. К концу лета ситуация существенно изменилась. В августе, когда размеры гаммаруса в озере были наименьшими, они утратили свое преобладающее значение в питании окуня (табл. 2). Это отразилось и на показателях ИН ($61,5 \pm 19,19\text{‰}$). Заметную роль в питании окуня в первой половине лета играли личинки поденок (Ephemeroptera). Их доля в питании увеличилась в июле, при спаде в интенсивности питания окуня гаммарусом.

Среди важных кормовых объектов окуня в оз. Кривом отмечались нематоды и пиявки, с частотой встречаемости соответственно 50 и 77%. В



2. Соотношение по массе разных компонентов пищи окуня в оз. Кривом летом 2008 г.: I — Amphipoda; II — Trichoptera; III — Odonata; IV — Megaloptera; V — Ephemeroptera; VI — Chironomidae; VII — прочие.

пищевом комке одного окуня насчитывалось от 1 до 11 экз. нематод и от 1 до 30 экз. пиявок. В частности, пиявка *Helobdella stagnalis* составляла 1/6 часть численности всех организмов в пищевом комке окуня (июнь 2009 г.). В то же время, многие другие группы организмов, такие как рачки Ostracoda, Cladocera, Сорепода, моллюски Bivalvia, водные клещи Acariformes и клопы Heteroptera лишь в незначительной степени дополняли рацион рыб. Представители Oligochaeta очень редко употреблялись окунем в пищу (единичные находки).

В течение лета пищевой спектр окуня постепенно расширялся: в июне в составе пищевого комка было отмечено 23 компонента, в июле — до 25, а в августе — до 29. С появлением новых кормовых объектов наблюдалось и изменение приоритетов в питании рыб. К августу возросло потребление личинок ручейников (Trichoptera) и крупных личинок стрекоз (Odonata). Их частота встречаемости увеличилась вдвое, по сравнению с первой половиной лета и теперь они составляли основную массу пищевого комка рыб (см. рис. 2). При этом наблюдалось существенное изменение размерно-массовых характеристик этих организмов (см. табл. 2). В это же время в составе пищевого комка рыб значительно повысилась относительная численность личинок вислокрылок (Megaloptera).

В питании окуня отмечены также личинки и куколки хирономид, особенно их доля заметна в конце лета, в период снижения доли гаммаруса в питании рыб. В августе 2004 г. пищевой комок рыб на четверть состоял из

2. Динамика встречаемости отдельных групп организмов в питании окуня в оз. Кривом в 2008 г. в зависимости от размерно-массовых характеристик кормовых объектов

Организмы	Длина, мм			Масса, мг			Встречаемость, %		
	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII
Amphipoda	5—12	11— 14	5—7	20— 31	37— 56	8	92,4	75,0	51,0
Ephemeroptera	—	20	6	18— 78	224	12— 14	41,5	62,5	20,7
Trichoptera	7—9	14— 16	—	9	44— 62	118	15,1	31,3	56,6
Megaloptera	10— 15	10— 12	15— 17	30— 85	20— 25	46	35,8	21,9	26,4
Chironomidae	—	—	—	—	—	—	79,2	25,0	62,3
Odonata	—	—	20— 30	—	—	270— 350	9,4	—	20,7

П р и м е ч а н и е. «—» — не определяли.

куколок хирономид. Из двукрылых (Diptera), помимо хирономид, во второй половине лета отмечены личинки слепней (сем. Tabanidae) и имаго Diptera. У некоторых рыб были обнаружены личинки поденок (Ephemeroptera).

Во второй половине лета в желудках рыб в значительном количестве присутствовали мелкие личинки жуков из семейства плавунцов (*Hydroporus*, или нырляки), незаметные в биомассе бентоса. Частота встречаемости личинок *Hydroporus* в пище окуня составила от 46,6 до 60,9%. В 2004 г., в период снижения интенсивности питания рыб гаммарусом, относительная численность личинок этих жуков увеличилась на несколько порядков, по сравнению с июнем и июлем, будучи даже выше, чем относительная численность куколок хирономид (см. табл. 1).

Обсуждение результатов исследований

Динамика биомассы основных групп макрозообентоса в прибрежье оз. Кривого в исследуемые годы носила сходный характер, как в межгодовом аспекте, так и в сравнении с 1968—1969 гг., когда максимальные величины биомассы отмечали в начале вегетационного сезона (июнь) и осенью [2—4, 17]. Такого рода закономерности изменения биомассы характерны и для других малых озер Карелии [1, 6]. Они обусловлены наибольшим нарастанием биомассы донных животных при низких температурах в течение осеннего и весеннего периодов и ее снижением при массовом вылете амфибиотических насекомых в первой половине лета. При этом снижении общей биомассы бентоса изменяется и соотношение его основных групп.

В дальнейшем, во второй половине лета, наблюдается снижение биомассы амфипод в связи с массовым появлением молоди новой генерации и уменьшением численности крупных особей, вызванное особенностями жизненного цикла доминирующего в прибрежье бокоплава *G. lacustris* [4].

Жизненный цикл *G. lacustris* в оз. Кривом описан ранее [17]. Продолжительность жизни гаммаруса в этом озере составляет около одного года. Первые самки с яйцами появляются к концу мая — началу июня. В течение июня — октября основная часть его популяции сосредоточена на мелководных участках глубиной 0,2—1,5 м, где есть благоприятные условия для питания, роста и размножения. В это время половозрелые особи гаммаруса имеют размеры 8—14 мм. Большинство самок *G. lacustris* выметывает молодь в начале июля, и репродукция полностью прекращается. К августу «старые» особи элиминируются, в то время как ювенильные особи (новое поколение) с длиной тела 2—5 мм составляют основу популяции, около 70% ее общей численности. В сентябре преобладают рачки длиной 3—8 мм, составляя 90—95% общей численности, тогда как крупные рачки (длиной > 12 мм) вообще не были зарегистрированы. В течение поздней осени и зимы в прибрежье устанавливается лед (до 70 см толщиной) и популяция амфипод мигрирует на зимовку в более глубокие районы озера (1,5—5 м) с температурой воды 2—4°C. К концу марта — апрелю следующего года амфиподы нового поколения достигают взрослого размера (8—14 мм).

С появлением потомства *G. lacustris* и последующим отмиранием зимующего поколения, в августе основу в популяции амфипод и в бентосе формируют мелкие особи новой генерации (3—5 мм), которые фактически не используются в пищу окунем. Определенную роль в сезонном изменении размерной структуры популяции *G. lacustris* в оз. Кривом играют не только особенности их жизненного цикла, но и выедание рыбами. Окунь показал положительную избираемость к рачкам размером >10 мм [8]. Оба фактора привели к снижению численности и, особенно, биомассы крупных амфипод во второй половине лета, в результате чего стала заметно ниже и степень их потребления окунем. Таким образом, смена объектов питания окуня в конце лета является циклической (повторялась год от года) и обусловлена недостаточным количеством крупных бокоплавов.

Интересно, что в оз. Кривом в период спада питания окуня гаммарусом отмечено активное потребление рыбами не личинок, а куколок хирономид. По данным некоторых авторов, куколки в большей степени доступны для рыб, чем личинки и в определенные периоды являются очень характерным дополнительным элементом в рационе многих видов рыб, и окуня в частности, в водоемах всех климатических поясов [5].

Другим важным пищевым объектом в это время были личинки мелких жуков *Hydroporus*. Высокая доля личинок жуков в рационе окуня в конце летнего сезона в оз. Кривом объясняется их преимущественной локализацией в литорали и хорошей доступностью, а также особенностями биологии этих организмов, позволяющими им к концу лета достигать достаточно высокой численности [13].

Пиявки, которые были значимы в питании окуня в оз. Кривом в отдельные периоды, отмечены среди кормовых объектов у других видов рыб [15]. По морфоэкологическим особенностям пиявки считаются доступными пищевыми объектами для рыб-бентофагов [10].

Заключение

Изучение динамики питания окуня *Perca fluviatilis* (на бентосоядной стадии) в летний период года в холодноводном и олиготрофном субарктическом озере (оз. Кривое, Северная Карелия) показало, что основным объектом его питания является гаммарус *Gammarus lacustris*. Сезонная динамика структуры популяции этих амфипод, которая проявляется в изменении их размерно-массовых характеристик (при появлении молодежи), инициирует циклические изменения и в характере питания окуня в озере. Доминирование в первой половине лета крупных половозрелых особей *G. lacustris* в составе бентоса обуславливает высокую интенсивность питания ими окуня в этот период. Массовое появление в июле молодежи новой генерации, а также отмирание и выедание рыбами крупных особей гаммаруса приводит к смене приоритетов в питании. Пищевой спектр формируется за счет других представителей бентофауны — личинок ручейников, стрекоз, водных жуков и двукрылых (включая куколок хирономид). Переход окуня в конце лета на питание другими организмами связан не только с недостаточным количеством крупных гаммарусов в прибрежье, но и с массовым развитием и высокой степенью доступности иных организмов макрозообентоса, обусловленными особенностями их жизненных циклов и летнего распределения в литорали. Полученные данные свидетельствуют о четкой связи пищевого спектра и специализации бентосоядных рыб с составом зообентоса и доступностью ценных в пищевом отношении групп и дополняют представления о продуктивности прибрежных зооценозов и их роли в формировании основных источников питания для рыб в водах северных широт.

**

У літній період 2004—2009 рр. вивчали склад харчової грудки окуня *Perca fluviatilis* на бентосоядній стадії (індекс наповнення, частоту трапляння і масову частку харчових об'єктів) і співвідношення біомаси основних груп макрозообентосу в олиготрофному субарктичному озері (оз. Криве, Північна Карелія). Встановлено, що основним кормовим об'єктом окуня в озері були прибережні амфіподи *Gammarus lacustris*. Виявлено чітку харчову спеціалізацію окуня на великих безхребетних (> 10 мм) і літню зміну об'єктів живлення, яким надається перевага, (з амфіпод *G. lacustris* на личинок комах), що пов'язано з доступністю великих домінантів у бентосі озера.

**

In the summer of 2004—2009 the composition of stomach content in *Perca fluviatilis* on the benthic-eating stage (fullness index, frequency of occurrence and mass fraction of food objects) and the biomass proportion of main macrozoobenthic groups were studied in oligotrophic subarctic lake (Lake Krivoe, North Karelia). The coastal amphipod *Gammarus lacustris* was the main food item in the diet of perch in the lake. A clear food specialization of perch on large invertebrates (> 10 mm) and a summer shift were revealed; summer shift in preferred food objects (from amphipods of *G. lacustris* to insect larvae) depend on availability of large dominants in the lake benthos.

**

1. Алимов А.Ф. Продуктивность сообществ беспозвоночных макробентоса в континентальных водоемах СССР (обзор) // Гидробиол. журн. — 1982. — Т. 18, № 2. — С. 7—18.
2. Алимов А.Ф., Финогенова Н.П. Биоценозы и продуктивность бентоса // Биологическая продуктивность северных озер. 1. Озера Кривое и Круглое. — Л.: Наука, 1975. — С. 156—159.
3. Березина Н.А., Петухов В.А., Иванова Т.С. и др. Структура и продуктивность прибрежных сообществ зообентоса двух озер Карельского Севера // Экологическое состояние континентальных водоемов северных территорий. — СПб.: Наука, 2005. — С. 97—104.
4. Березина Н.А., Голубков С.М., Стрельникова А.П. и др. Значение литоральных зооценозов в формировании биоресурсов и круговороте фосфора в озерах разного типа // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. — СПб.: Наука, 2012. — С. 55—67.
5. Берестовский Е.Г., Фролов А.А. К биологии речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) малых озер // Ихтиофауна малых рек и озер Восточного Мурмана. — Апатиты: Изд. Кольск. науч. центра РАН, 2005. — С. 207—213.
6. Винберг Г.Г. Общая характеристика экосистем озера Кривого и озера Круглого // Биологическая продуктивность северных озер. 1. Озера Кривое и Круглое. — Л.: Наука, 1975. — С. 207—218.
7. Иванова Т.С. Многолетние изменения структуры популяций и роста массовых видов рыб оз. Кривое (Карельский берег, Белое море) // Материалы VI науч. семинара «Чтения памяти К. М. Дерюгина». — СПб: Изд. СПб. ун-та, 2005. — С. 91—101.
8. Иванова Т.С., Березина Н.А., Мовчан Е.А., Шатских Е.В. Питание окуня (*Perca fluviatilis* L.) в прибрежной зоне оз. Кривое (Карельский берег Белого моря) // Вестн. СПб. ун-та. Сер. 3. Биол. — 2006. — Т. 4. — С. 79—90.
9. Ильмаст Н.В., Кучко Я.А. Байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) как кормовой объект окуня литоральной зоны Онежского озера // Вопросы рыболовства. — 2012. — Т. 13, № 1. — С. 35—40.
10. Лукин Е.И. Новые данные о составе фауны пиявок Коми ФССР и о роли этих червей в питании рыб // Изв. Коми фил. Всесоюзн. геогр. общ-ва. — 1957. — Вып. 4. — С. 111—118.
11. Максимов А.А., Березина Н.А., Петухов В.А. Соотношение мейо- и макробентоса в озерном бентическом сообществе: динамический аспект // Докл. АН. — 2017. — Т. 473, № 5. — С. 618—621.
12. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Задачи и методы изучения кормовой базы рыб. — Л.: Промрыбвод, 1984. — 19 с.
13. Роговцева Е.К. Водные жуки (Coleoptera) Республики Коми // Эколого-фаунистические исследования на европейском Северо-Востоке России // Тр. Коми науч. Центра УрО РАН. — 1998. — Вып. 157. — С. 138—150.

14. Семенов Д.Ю. Экология окуня (*Perca fluviatilis* L.) Центральной части Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Ульяновск: Ульянов. гос. ун-т, 2004. — 22 с.
15. Стрельникова А.П. Питание молоди стерляди *Acipenser ruthenus* (Acipenseridae) в среднем течении реки Дунай // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, № 1. — С. 90—95.
16. Berezina N.A. Perch-mediated shifts in reproductive variables of *Gammarus lacustris* (Amphipoda, Gammaridae) in lakes of northern Russia // Crustaceana. — 2011. — Vol. 84, N 5. — P. 523—542.
17. Berezina N.A., Maximov A.A., Umnova L.P. et al. Excretion by benthic invertebrates as important source of phosphorus in oligotrophic ecosystem (Lake Krivoe, Northern Russia) // J. Siberian Federal Univ. Biology. — 2017. — Vol. 10, N 4. — P. 485—501.
18. Berezina N.A., Strelnikova A.P. The role of the introduced amphipod *Gmelinoides fasciatus* and native amphipods as fish food in two large-scale north-western Russian inland water bodies: Lake Ladoga and Rybinsk Reservoir // J. Appl. Ichthyol. — 2010. — Vol. 26. — P. 89—95.
19. Berezina N.A., Strelnikova A.P., Maximov A.A. The benthos as the basis of vendace and herch diets in an oligotrophic subarctic lake // Polar Biol. — 2018. — Vol. 26, N 2. — P. 1—7.
20. Eckmann R., Mortl M., Baumgartner D. et al. Consumption of amphipods by littoral fish after the replacement of native *Gammarus roeseli* by invasive *Dikerogammarus villosus* in Lake Constance // Aquat. Invasions. — 2008. — Vol. 3, N 2. — P. 187—191.
21. Eklöv P., Persson L. Species-specific antipredator capacities and prey refuges: interactions between piscivorous perch (*Perca fluviatilis*) and juvenile perch and roach (*Rutilus rutilus*) // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1995. — Vol. 37. — P. 169—178.

¹ Институт биологии внутренних вод РАН,
Борок, РФ

² Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург, РФ

Поступила 15.07.19