

# РИБОГОСПОДАРСЬКА ГІДРОБІОЛОГІЯ ТА ІХТІОЛОГІЯ

---

УДК 597.4/5

**Ю.А. ШУСТОВ**, д. б. н., проф.,  
Петрозаводський державний університет,  
пр. Леніна, 33, Петрозаводськ, 185910, Республіка Карелія  
e-mail: shustov@petsu.ru

**М.А. ЛЕСОНЕН**, аспірант,  
Петрозаводський державний університет,  
пр. Леніна, 33, Петрозаводськ, 185910, Республіка Карелія  
e-mail: lesonen@petsu.ru

**В.В. ГОРБАЧ**, д. б. н., доцент,  
Петрозаводський державний університет,  
пр. Леніна, 33, Петрозаводськ, 185910, Республіка Карелія  
e-mail: gorbach@petsu.ru

## ХАРЧОВА КОНКУРЕНЦІЯ РІЧКОВОГО ОКУНЯ І СИГА ЗВИЧАЙНОГО У ВОДОЙМАХ РЕСПУБЛІКИ КАРЕЛІЯ

---

Проведено порівняльний аналіз харчової конкуренції між окунем і сигом у водоймах Карелії (бас. Білого моря і Онезького озера). Встановлено, що у р. Оланга з найбільш низькими показниками активності живлення риб (загальний індекс наповнення шлунків риб 36 ‰, пустих шлунків 41,5 %), було відмічено і найнижчий індекс харчової конкуренції окуня і сига (подібність поживи — 23,5 %), а найбільша харчова конкуренція була лише за двома кормовими об'єктами — німфами одноденок і личинками хірономід. В оз. Сундозеро з низькою часткою пустих шлунків (5,5 %) і найбільшим загальним індексом наповнення шлунків (100,7 ‰), була відмічена і найбільш висока конкуренція (ПП — 53,6 %). При цьому конкуренція була вже за чотирма об'єктами живлення — зоопланктоном, німфами одноденок, молюсками і личинками волохокрильців. Зі зростанням індексу подібності живлення зростає і значення індексу наповнення шлунків риб, у окунів більшою мірою (коефіцієнт кореляції Кендалла  $\tau = 0,776$  ( $0,750 \pm 0,796$ );  $z = 17,39$ ;  $p < 0,001$ ), і меншою мірою у сигів ( $\tau = 0,324$  ( $0,245 \pm 0,403$ ),  $z = 7,25$ ;  $p < 0,001$ ).

З огляду на те, що спектри живлення досліджених риб співпадають за більшістю харчових об'єктів (зоопланктон, вищі ракоподібні, водні комахи, молюски), і лише окунь споживає також риб і земноводних, окуні і сига у водоймах Карелії є харчовими конкурентами. Ймовірно, є сенс оцінювати ступінь реальної харчової конкуренції не лише за фактичним рівнем індексу ПП, а й брати до уваги індекс наповнення шлунку. Чим більш високі значення індексу наповнення шлунків, тим менша реальна харчова конкуренція навіть при високій подібності харчових спектрів.

**Ключові слова:** окунь, сиг, спектри і активність живлення.

---

Ц и т у в а н н я: Шустов Ю.А., Лесонен М.А., Горбач В.В. Харчова конкуренція річкового окуня і сига звичайного у водоймах Республіки Карелія. *Гідробіол. журн.* 2021. Т. 57. № 5. С. 26—34.

Річковий окунь *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) є найбільш масовою рибою Карелії і населяє різноманітні водойми (їх тисячі) — від найбільших озер Європи (Ладога і Онего) до невеликих лісових [7]. Окунь належить до бореального рівнинного фауністичного комплексу і є виражено еврибіонтним видом. Звичайний сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) є представником арктичного прісноводного фауністичного комплексу і знайдений лише у трьох сотнях карельських озер, глибоких, з чистою і прозорою водою [7]. Сигові риби вузько адаптовані і слугують індикатором стану водойм, основні причини зниження їх чисельності — нераціональний вилов і евтрофікація. Спільно населяючи деякі водойми Карелії, окуні і сига живляться практично однаковою їжею. Це насамперед бентосні організми (реліктові ракоподібні, різноманітні водні комахи, молюски), зоопланктон, повітряні комахи, а у окунів ще риби і навіть іноді жаби [6, 3, 8, 2, 1, 10].

У карельських озерах окуні і сига часто ловляться разом в одних і тих же місцях (іноді у значній кількості), а це без сумніву означає, що вони вступають у конкурентні стосунки за їжу. У той же час, незважаючи на наявність значної кількості інформації про спектри живлення і раціони окуня і сига у прісних водоймах Карелії, дані про харчову конкуренцію цих риб відсутні.

Метою роботи було оцінити харчову конкуренцію окуня і сига у водоймах Карелії.

### Матеріали і методика досліджень

Живлення риб вивчали у трьох водоймах Карелії (рис. 1). Річка Оланга являє собою озерно-річкову систему і протікає по двом національним паркам — Оуланка (Фінляндія) і Паанаярві (Лоухський район, Карелія) і впадає в оз. Пяозеро (Кумське водосховище). Довжина річки 23 км, має багаточисленні порожисті ділянки і глибоководне плесо Вартіолампи глибиною до 5 м і довжиною близько 1 км, де виловлювали окунів і сигів. Мале лісове оз. Падашуккаярві багате рибою, входить до озерно-річкової системи р. Піста. Довжина озера становить близько 1,5 км, ширина не перевищує 0,6 км, глибина — 6 м. За характеристиками це типове оліготрофне озеро з прозорою чистою водою і кам'янистим дном, береги обривисті, піщано-галечникові, суцільно вкриті лісом. Оз. Сундозеро є одним з проточних озер системи р. Суни. Його довжина 15 км, ширина — 5 км, максимальна глибина 42 м. Береги переважно кам'яністі, скелясті, місцями піщані, переважно вкриті лісом. Відлов окуня у водоймах Карелії не регламентований. Сиг має незначну чисельність і на його відлов потрібен дозвіл Карелрибводу. Відлов сигів було здійснено рибалками у дозволені терміни під контролем уповноважених осіб.

Відлов риб здійснювали у р. Оланга у червні і липні 2014 р., в оз. Падашуккаярві — у травні 2016 р., в оз. Сундозеро — у червні 2017 р. Використовували стандартні зяброві сітки з розміром вічка 35 мм, глибиною близько 2 м і довжиною 25—40 м. Сітки ставили на 8 годин — з вечора до

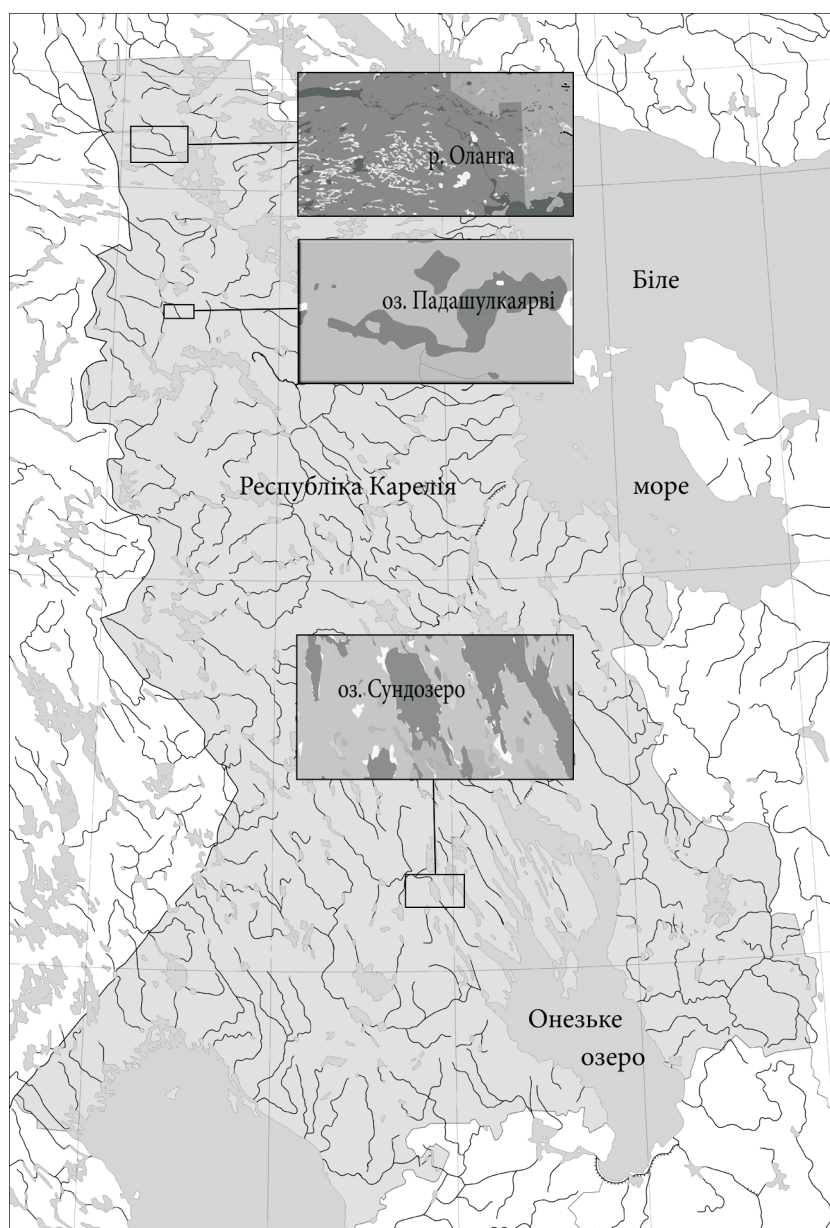


Рисунок. Карта-схема досліджених річок і озер

раннього ранку. У відловлених риб видаляли шлунки і фіксували 96 %-м спиртом.

Камеральну обробку проводили як традиційними, так і сучасними методами. У окуня і сига із шлунку видаляли харчову грудку, зважували і розраховували загальний індекс наповнення шлунку (ІНШ) у продецимілі ( $\text{‰}$ ) за формулою:

$$\text{ІНШ} = 10 \cdot \frac{m_i}{m_k},$$

де  $m_i$  — маса харчової грудки (мг),  $m_k$  — маса особини (г).

Підраховували кількість організмів у грудці — загальну і основних кормових об'єктів, визначали частоту їх зустрічання ( $F_i$ , %) і частку ( $P_i$ , %) у загальній масі харчових грудок кожної проби [5]. Отримані результати використовували для розрахунку індексу відносної значимості ( $IR$ , index of relative significance) за формулою:

$$IR = \left( \frac{F_i P_i}{\sum F_i P_i} \right) \times 100\%.$$

Такий метод враховує не лише масу кормових об'єктів, а й частоту їх зустрічання. Індекс  $IR$  збільшує значення організмів з високою частотою зустрічання і знижує значення тих організмів, які зустрічаються рідше, що дозволяє уникнути завищених оцінок великих організмів, які зустрічаються рідко, і нівелювати роль дрібних організмів, що зустрічаються дуже часто [9]. Ступінь подібності складу поживи між сигом і окунем (обсяг харчової конкуренції) розраховували методом Шоригіна [5] за формулою

$$\text{ПП} = \sum \min (p_{ik}; p_{ij}),$$

де  $p_{ik}$  і  $p_{ij}$  — значення  $IR$  кожного кормового об'єкта у порівнюваних списках  $k$  і  $j$  (%).

Відповідність розподілу частот у вибірках нормальному закону перевіряли за допомогою критерія Шапіро — Уїлка. Нормалізацію даних проводили за довжиною особин (АВ), покроково виключаючи чужорідні варіанти, починаючи з тих, що найбільш сильно відхилялись від середньої арифметичної. Всього з вибірок виключили 15 особин. Маса тіла і значення ІНШ більшою мірою визначаються впливом випадкових чинників, тому їх частоти можуть суттєво відхилятися від нормального розподілу. Оскільки емпіричні розподіли можуть бути нормалізовані не за всіма показниками, діапазони варіювання середніх арифметичних і стандартних відхилень визначали простим непараметричним бутстреп-аналізом з числом ітерацій  $B = 1000$ , достатнім для рівня ймовірності  $p = 0,95$ . Довірчі інтервали встановлювали методом процентилей [11]. Спряженість зв'язків між ПП і ІНШ у окунів і сигів з різних водойм оцінювали методом рангової кореляції Кендалла. Як значення ІНШ використовували відповідні ряди середніх арифметичних вибірок, отриманих бутстреп-методом. Дані обробляли у середовищі MS Excel і R 4.0.1 [12] із застосуванням базових функцій.

## Результати досліджень та їх обговорення

Наші дослідження харчування окуня і сига у прісних водоймах Карелії показали, що риби харчувалися досить інтенсивно, проте для них були характерні значні відмінності у наповненні шлунків. Порожніх шлунків у риб було мало, за винятком лише сигів і, особливо, окунів, пійманих на території національного парку Паанаярві (табл. 1).

Харчовий спектр риб з різних за гідрологічними характеристиками водойм був також дуже широким (табл. 2). У харчуванні окунів і сигів зустрічалися кормові об'єкти різних розмірів — від дрібних гиллястову-сих ракоподібних, частка яких доходила до чверті маси харчової грудки, до досить крупних жаб. Окунь і сиг у різних водоймах активно поїдали молюсків, вищих раків та різних водних і повітряних комах. У окунів із р. Оланга до третини вмісту шлунків складали дрібні риби, сига споживали також і водну рослинність.

У кожній водоймі у окунів і сигів були явні відмінності у виборі жертв. Так, наприклад, якщо у р. Оланга у харчуванні сигів значно переважали личинки волохокрильців, лялечки хірономід і молюски, то окуні надавали перевагу німфам одноденок і ридам. В оз. Падашулкаярві сига більш активно споживали молюсків і зоопланктон, а окуні — личинок волохокрильців, лялечок хірономід і личинок бабок. В оз. Сундозеро найбільша специфіка характерна для окунів, які у відносно великих кількостях споживали риб і жаб.

Таким чином, з аналізу харчового спектру риб можна зробити висновок, що у досліджених водоймах сига надають перевагу зоопланктону, водним осликам і бокоплавам, а окуні — личинкам бабок, ридам і земноводним. Найбільше значення ПП відмічене в оз. Сундозеро (див. табл. 2). Як об'єкти харчування, за які можлива конкуренція між окунем і сигом, тут можна розглядати зоопланктон, молюсків, німфи одноденок і личинки волохокрильців. В оз. Падашулкаярві спільність раціонів визначають зоопланктон, личинки і лялечки хірономід. Найменшу напруженість конкурентних відносин між окунем і сигом слід очікувати в умовах р. Оланга — тут у відносно великих кількостях обидва види споживали лише німф одноденок і личинок хірономід.

У той же час у досліджених водоймах Карелії вгодованість риб, яку зазвичай оцінюють за ступенем наповнення травних трактів, сильно розрізнялась — практично втричі. Так, найменші значення загального ІНШ і кількість порожніх шлунків були відзначені у окуня та сига з р. Оланга, а найбільше наповнення шлунків було в оз. Сундозеро (див. табл.1). Цікава закономірність — зі збільшенням значення ПП збільшується і значення ІНШ: більшою мірою у окунів (коефіцієнт кореляції Кендала:  $\tau = 0,776$  ( $0,750 \div 0,796$ );  $z = 17,39$ ;  $p < 0,001$ ), меншою у сигів ( $\tau = 0,324$  ( $0,245 \div 0,403$ ),  $z = 7,25$ ;  $p < 0,001$ ).

Відомостей щодо кормової бази і чисельності риб на досліджених водоймах немає, проте ми припускаємо, що у р. Оланга, розташованій на території національного парку Паанаярві, де вилов риб практично заборо-

Таблиця 1

## Основні розмірно-масові параметри і значення ІНШ риб досліджених водойм

Показники	р. Оланга		оз. Падашулкаярві		оз. Сундозеро			
	Окунь	Сиг	Окунь	Сиг	Окунь	Сиг		
Кількість особин	22	19	41	20	35	20		
Довжина тіла (АВ), см	<i>lim</i>	24,5—	29,7—	12,3—	24,1—	8,0—	17,0—	
		34,9	47,0	27,0	35,0	25,0	50,0	
		<i>W</i>	0,978	0,926	0,975	0,933	0,980	0,908
		<i>p</i>	0,876	0,169	0,500	0,251	0,754	0,159
		<i>M</i>	28,8 (27,7— 29,7)	40,4 (38,3— 42,3)	19,9 (18,7— 21,0)	30,2 (28,8— 31,4)	16,5 (15,1— 18,0)	32,6 (28,4— 36,9)
Маса тіла, г	<i>lim</i>	2,4	4,4	3,7	3,1	4,6	10,3	
		(1,6— 3,1)	(2,7— 5,6)	(3,0— 4,3)	(2,1— 3,8)	(3,6— 5,3)	(7,7— 11,9)	
		<i>W</i>	0,913	0,972	0,852	0,947	0,782	0,940
		<i>p</i>	0,054	0,806	<0,001	0,330	<0,001	0,237
		<i>M</i>	236,7 (204,0— 268,9)	571,7 (478,6— 659,8)	97,2 (91,3— 103,7)	216,7 (191,3— 241,8)	75,4 (52,3— 102,2)	433,9 (342,1— 530,5)
ІНШ, ‰	<i>S</i>	83,9	204,3	20,5	56,9	79,0	214,8	
		(40,9— 116,9)	(131,8— 255,7)	(12,3— 27,2)	(39,4— 70,3)	(47,7— 103,8)	(151,7— 258,6)	
		<i>lim</i>	0,0—	0,0—	0,0—	0,0—	0,0—	3,9—
		207,0	66,9	85,0	117,0	247,0	49,0	
		<i>W</i>	0,483	0,836	0,921	0,657	0,868	0,935
Кількість пустих шлунків	<i>p</i>	<0,001	0,004	0,007	<0,001	<0,001	0,193	
		<i>M</i>	19,3 (5,1— 40,3)	16,7 (7,8— 25,8)	32,8 (25,1— 41,4)	25,8 (17,4— 37,8)	77,5 (60,6— 97,3)	23,2 (18,1— 29,3)
		<i>S</i>	45,7	19,7	27,0	23,9	53,8	13,3
		(11,3— 71,7)	(11,9— 25,0)	(22,3— 30,5)	(8,0— 37,6)	(31,4— 70,4)	(9,5— 15,7)	
		<i>W</i>	13	4	7	4	3	0

П р и м і т к а. *W* — критерій Шапіро-Уїлка; *p* — значимість різниці емпіричних розподілів від нормального (значимі виділені жирним шрифтом); *M* — середнє арифметичне; *S* — стандартне відхилення; у дужках вказані діапазони варіювання показників, отримані бутстреп-методом з числом ітерацій  $B = 1000$ .

нено, складаються досить погані кормові умови. Причиною цього може бути дуже висока чисельність окуня на плесі Вартіолампі, що підтверджується результатами наших неодноразових літніх і зимових контрольних обловів цієї ділянки — відловити окунів у будь-якій кількості завжди не складало жодних труднощів, і як результат у р. Оланга, де значення ПП найнижче (24,5 %), реальна конкуренція за їжу між рибами була лише за дві групи — німф одноденок (12,8 %) і лялечок хірономід (7,6 %), яких у зообентосі плеса ймовірно було досить багато. Припускаємо, що аналогічна ситуація характерна і для інших водойм національного парку. Так, наприклад, наші дослідження харчування сига в озерах Верхній і Нижній Неріс у вересні 1997 р. показали, що у цих водоймах, що суворо охороняються егерами, значення ІНШ були дуже низькими — відповідно 14 і 1,7 [4]. В озерах північної Карелії, де завжди був дозволений аматорський лов риб, наповнення шлунків було значно вищим [8]. Так, у оз. Кам'яному середнє значення ІНШ становило 58 ‰, оз. Контоккі — 25 ‰, а оз. Нюк — 29 ‰; хоча були озера і з низьким ІНШ (оз. Кімасозеро — 12 ‰).

Таблиця 2

Відносна значимість об'єктів у харчуванні окуня і сига у водоймах Карелії (ІР, %)

Харчові об'єкти	р. Оланга		оз. Падашуккаярві		оз. Сундозеро	
	Окунь	Сиг	Окунь	Сиг	Окунь	Сиг
Cladocera	0,2	0,3	11,0	24,0	13,0	17,0
<i>Asellus aquaticus</i>	1,3	12,0	0,0	0,0	3,5	7,0
<i>Gammarus lacustris</i>	0,2	1,0	0,0	0,0	0,0	15,0
Chironomidae (L)	0,2	1,0	6,0	6,0	3,5	1,0
Chironomidae (P)	7,6	18,0	19,0	6,0	0,1	0,3
Coleoptera (L)	0,0	0,5	0,0	0,0	4,0	6,0
Ephemeroptera (N)	51,8	12,8	6,0	1,0	10,0	20,8
Heleidae (L)	0,0	0,0	1,0	1,0	0,0	0,3
Mollusca	0,0	17,8	1,0	56,0	10,0	20,6
Odonata (L)	0,0	0,0	19,0	4,0	6,7	2,0
Trichoptera (L)	0,5	34,6	24,0	1,0	10,0	7,0
Риби	37,5	0,0	0,0	0,0	22,0	0,0
Земноводні	0,0	0,0	0,0	0,0	12,2	0,0
Повітряні комахи	0,7	2,0	13,0	1,0	5,0	3,0
ПП (%)	23,5		32,0		53,6	

П р и м і т к а. L — личинки; P — лялечки; N — німфи; ПП — подібність поживи.

З огляду на значення ІНШ і кількість пустих шлунків, в оз. Падашулкаярві окуні і сига харчувались дещо краще, а реальна харчова конкуренція була вже за три групи кормових об'єктів: зоопланктон (ПП = 11 %), личинки (ПП = 6 %) і лялечки хірономід (ПП = 6 %). Найбільш сприятлива ситуація із забезпеченістю поживою складалась в оз. Сундозеро. Ми не можемо з впевненістю стверджувати, чи це було спричинено багатою кормовою базою або ж незначною кількістю риб, але тут відмічені найвищі значення ІНШ і найменша частка пустих шлунків. Тут окунь і сиг конкурували вже за чотири об'єкти: зоопланктон (ПП = 13 %), німфи одноденок (ПП = 10 %), молюски (ПП = 10 %) і личинки волохокрильців (ПП = 7%).

### Висновки

Наші дослідження харчування окуня і сига показали, що спектри харчування риб співпадають за більшістю харчових об'єктів (зоопланктон, вищі ракоподібні, водні комахи, молюски) і лише окунь споживає риб і земноводних. Таким чином, ці види риб, спільно мешкаючи у водоймах Карелії, є потенційними харчовими конкурентами. Проте наші дослідження достовірно показали, що навіть висока фактична харчова конкуренція між рибами, оцінена за індексом подібності поживи, за достатньої забезпеченості кормом (з огляду на високі значення ІНШ і незначну частку порожніх шлунків), дозволяє дослідженим риbam активно харчуватися досить широким набором кормових об'єктів.

Ймовірно, така ситуація можлива лише у водоймах з багатою кормовою базою. Тому оцінювати харчову конкуренцію слід не лише за значеннями індексу ПП, а й враховувати ступінь забезпеченості риб кормом (високий чи низький) за значеннями ІНШ. Чим вони вищі, тим кращі кормові умови у водоймі і менше реальна харчова конкуренція.

### Список використаної літератури

1. Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2008. 273 с.
2. Дятлов М.А. Рыбы Ладозского озера. Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2002. 281 с.
3. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемых водоемов. Москва : Наука, 1982. 248 с.
4. Ильмаст Н.В., Хренников В.В., Шустов Ю.А. Питание малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* (L.) малых водоемов национального парка «Паанаярви». *Тр. КарНЦ РАН. Серия Б.* 2003. Вып. 3. С. 139—144.
5. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. Москва : Наука, 1974. 254 с.
6. Озера Карелии: природа, рыбы и рыбное хозяйство. Справочник. Петрозаводск : Гос. изд-во КАССР, 1959. 618 с.
7. Озера Карелии. Справочник. Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2013. 464 с.
8. Первозванский В.Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения (экология, воспроизводства, использования). Петрозаводск : Карелия, 1986. 216 с.
9. Попова О.А., Решетников Ю.А. О комплексных индексах при изучении питания рыб. *Вопр. ихтиологии.* 2011. Т. 51, № 5. С. 712—717.
10. Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Савосин Д.С. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2016. 224 с.



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

12. R Core Team. 2020. R: a language and environment for statistical computing. R version 4.0.1. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. [Электронный ресурс] URL: <http://www.r-project.org/>.

Надійшла 22.03.21

*Yu.A. Shustov*, Dr. Sci (Biol.), Prof.,  
Petrozavodsk State University (PetrSU),  
Lenin Ave., 33, Petrozavodsk, 185910, Republic of Karelia  
e-mail: [shustov@petrsu.ru](mailto:shustov@petrsu.ru)

*M.A. Lesonen*, postgraduate student,  
Petrozavodsk State University (PetrSU),  
Lenin Ave., 33, Petrozavodsk, 185910, Republic of Karelia  
e-mail: [lesonen@petrsu.ru](mailto:lesonen@petrsu.ru)

*V.V. Gorbach*, Dr. Sci (Biol.), Assist. Prof.,  
Petrozavodsk State University (PetrSU),  
Lenin Avenue, 33, Petrozavodsk, 185910, Republic of Karelia  
e-mail: [gorbach@petrsu.ru](mailto:gorbach@petrsu.ru)

#### FOOD COMPETITION OF RIVER PERCH AND WHITEFISH IN THE WATER BODIES OF THE REPUBLIC OF KARELIA

The paper deals with the trophic competition between perch *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) and whitefish *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) in the water bodies of Karelia (basins of the White Sea and Onega Lake). It was stated, that in the Olanga River, were feeding activity was low (general index of stomach filling 36 ‰, portion of empty stomachs 41,5 %), the lowest degree of the trophic competition was registered (food similarity — 23,5 %), maximal competition was in terms of two feeding objects — Ephemeroptera nymphs and Chironomidae larvae. In the Sundozero lake portion of empty stomachs was low (5,5 %) and general index of stomach filling was maximal (100,7 ‰), competition degree was also maximal (53,6 %). The species competed by four feeding objects — zooplankton, Ephemeroptera nymphs, mollusks and Trichoptera larvae.

The conclusion was made, that it is reasonable to evaluate the trophic competition not only by actual value of the food similarity, index of the stomach filling should be accounted as well. The more stomach filling index is, the lesser real trophic competition is, even at high similarity of feeding spectra.

**Key words:** perch, whitefish, feeding spectra and activity.