

СПЕКТР ПИТАНИЯ, ТРОФИЧЕСКИЕ И РАЗМЕРНО-МАССОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЧУЖЕРОДНЫХ КОЛЬЧУЖНЫХ СОМОВ *Pterygoplichthys* spp. (Loricariidae) ВЬЕТНАМА

© 2021 г. И. А. Столбунов^{a, *}, В. А. Гусаков^a, Чан Дык Зьен^{b, c}, Нгуен Тхи Хай Тхань^c

^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^bВысший научно-технический университет Вьетнамской академии наук и технологий, Каугуй, Ханой, Вьетнам

^cПриморское отделение Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, пров. Кханьхоа, Вьетнам

*e-mail: sia@ibiw.ru

Поступила в редакцию 05.12.2020 г.

После доработки 19.04.2021 г.

Принята к публикации 26.04.2021 г.

Проведены исследования спектра питания, трофических и размерно-массовых характеристик видов-вселенцев — южноамериканских кольчужных сомов *Pterygoplichthys* spp. (Loricariidae) в водоемах и водотоках Вьетнама. Установлено, что спектр питания кольчужных сомов представлен растительной и животной пищей, а также органическим детритом. По преимущественному типу и характеру питания кольчужные сомы отнесены к детритофагам-собираателям. Выявлены отдельные экземпляры сомов с высокой долей содержания животной пищи в пищевых комках. Отмечено, что чужеродные кольчужные сомы в водоемах и водотоках Вьетнама могут составлять значительную пищевую конкуренцию местным видам рыб — детритофагам и, возможно, бентофагам.

Ключевые слова: кольчужные сомы, *Pterygoplichthys* spp., Loricariidae, питание, трофические характеристики, соотношение “длина–масса”, чужеродные виды, Вьетнам

DOI: 10.31857/S0320965221050211

ВВЕДЕНИЕ

В водоемах и водотоках тропических широт наблюдается большое разнообразие специализированных рыб-детритофагов, составляющих важное звено пищевой цепи и энергетического баланса водных экосистем (Lowe-McConnell, 1987). Наиболее массовые и типичные представители тропических рыб-детритофагов — виды семейств прохилодонтовых (Prochilodontidae), куриматовые (Curimatidae), кольчужные сомы (Loricariidae) из Южной Америки, а также некоторые виды семейств цихлидовых (Cichlidae) и карповые (Cyprinidae) из Африки и Азии (Lowe-McConnell, 1987).

Кольчужные, или лорикариевые, сомы считаются одной из крупнейших и наиболее специализированных групп отряда сомообразных (Siluriformes) (Gosline, 1947; Armbruster, 2011), включающей 163 рода, 1187 номинальных и 1171 валидный вид (Eschmeyer, 2020). Нативная часть ареала лорикарид — Неотропика: водоемы и водотоки Южной и Центральной Америки (Nelson, 2006; Armbruster, 2011).

Кольчужные сомы — одна из основных групп рыб-вселенцев, представляющих наиболее серьезную угрозу тропическим пресноводным экосистемам (Lowe et al., 2004; Liang et al., 2005; Godwin et al., 2016; Столбунов, Чан Дык Зьен, 2019). В Юго-Восточной Азии кольчужные сомы появились >30 лет назад (Weber, 1992; Kottelat et al., 1993; Welcomme, Vidthayanom, 2003; Page, Robins, 2006). Во внутренних водах Вьетнама первые локальные находки единичных экземпляров кольчужных сомов (*Pterygoplichthys* spp.) зарегистрированы сравнительно недавно: в 2003–2004 гг. в р. Меконг на юге страны (Welcomme, Vidthayanom, 2003; Serov, 2004) и в 2006 г. в р. Красная — на севере (Levin et al., 2008). Позже обнаружены уже самовоспроизводящиеся популяции лорикарид с высокой численностью в центральной части Вьетнама — в р. Зинь (Zwoykin, Budaev, 2013) и в водохранилище Еакао (Столбунов и др., 2015). В 2017–2019 гг. зарегистрированы многочисленные популяции *Pterygoplichthys* spp., населяющие бассейны всех относительно крупных рек Центрального и Южного Вьетнама (Столбунов и др., 2017; Gusakov et al., 2018; Stolbunov et al.,

2017, 2020, 2021). По данным фенетического, морфологического и молекулярно-генетического анализов выявлено, что в настоящее время в водоемах и водотоках Вьетнама достоверно обитают два вида кольчужных сомов: *P. pardalis* (Castelnaud, 1855) и *P. disjunctivus* (Weber, 1991), каждый представлен несколькими филогенетическими линиями, носители которых способны гибридизировать между собой (Stolbunov et al., 2021). Высокая адаптивная способность и плодовитость кольчужных сомов (Armbruster, 1998; Nico, Fuller, 1999; Mendoza et al., 2009; Rueda-Jasso et al., 2013) позволяют им в новых местообитаниях быстро осваивать пространственные и трофические ниши, вытесняя аборигенные виды рыб (Chaichana et al., 2011; Orfinger, Goodding, 2018; Столбунов, Чан Дык Зьен, 2019).

Кольчужные сомы характеризуются наличием вентрального ротового диска и челюстей, приспособленных для прикрепления к поверхности погруженных объектов и различных субстратов, а также донному питанию (Power, 1984a, 1984b; Schaefer, 1988). Трофическая специализация лорикарид обусловлена морфологической диверсификацией строения ротового и челюстного аппарата, особенностями пищевого поведения и пищеварительных процессов рыб (Gerking, 1994; Lujan, 2009; Lujan, Armbruster, 2012). Изучению функциональной морфологии, трофической специализации и пищевому поведению лорикарид посвящен целый ряд исследований (Angelescu, Gneri, 1949; Power, 1983; Py-Daniel, 1984; Schaefer, Lauder, 1986, 1996; Fugii, 1993; Buck, 1994; Buck, Sazima, 1995; Fugii et al., 1996; Armbruster, 1998; Lujan, 2009; Lujan, Armbruster, 2012). Лорикариды питаются, соскребая с поверхности субстрата, органическим детритом, перифитоном, остатками высших растений (включая древесные у некоторых видов), водными беспозвоночными, в основном, бентическими (Arcifa, Meschiatti, 1993; Castro et al., 2003; Chaichana et al., 2011; Lujan et al., 2011, 2012 и др.). Также кольчужные сомы могут потреблять икру и молодь других видов рыб (Cook-Hildreth, 2009; Chaichana, Jongphadungkiet, 2012; Chaichana et al., 2013). Корреляция между морфологическим сходством и сходством рациона симпатрических видов лорикарид свидетельствует о важности кормовой специализации в сегрегации трофических ниш рыб (Delariva, Agostinho, 2001). Отмечены случаи проявления кольчужными сомами отчетливо выраженного агонистического и территориального поведения по отношению к другим видам рыб, направленного на получение преимущественного доступа к наиболее энергетически ценным кормовым ресурсам: бентическим по сравнению с детрито-растительными (Lujan et al., 2012).

В настоящее время установлено, что кольчужные сомы *Pterygoplichthys* spp. населяют бассейны

фактически всех крупных речных систем Вьетнама, расположенных на разной высоте над уровнем моря, — от низменностей до горных районов: Меконг, Донгнай, Шерепок, Даранг, Кай и многие другие (Gusakov et al., 2018; Столбунов, Чан Дык Зьен, 2019; Stolbunov et al., 2017, 2020, 2021). Очевидно, многочисленные популяции кольчужных сомов вступают в тесные конкурентные взаимоотношения с аборигенными видами рыб, в том числе за пищевые ресурсы. Соответственно, возникает ряд вопросов: какие источники играют главную роль в питании вселенцев (лорикарид) в новых для них местах обитания, и как это может отразиться на аборигенных видах рыбного населения водных объектов Вьетнама?

Цель работы — исследовать спектр питания кольчужных сомов *Pterygoplichthys* spp. в водоемах и водотоках Вьетнама.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ихтиологический материал собирали в декабре—феврале 2016—2017 гг. в водохранилищах Еакао (12°36.554' с.ш., 108°2.439' в.д.) и Суоичау (12°30.302' с.ш., 109°2.694' в.д.), р. Зинь (12°29.740' с.ш., 109°7.686' в.д.), каналах Шерепок (12°49.000' с.ш., 107°51.045' в.д.) и Амчуа (12°7.436' с.ш., 109°6.063' в.д.). Рыб отлавливали с помощью ставных сетей (размер ячеи 22—40 мм), донными ловушками (ячея 20—30 мм) и рамной сетью-подъемником (сетью Киналева).

Измеряли общую длину тела, стандартную длину тела и длину желудочно-кишечных трактов рыб. Определяли массу рыб и массу их пищевого комка. Питание рыб изучали счетно-весовым методом (Методическое..., 1974). Для восстановления массы пищевых организмов использовали формулы зависимости массы тела от длины, таблицы стандартных весов и номограммы (Мордухай-Болтовской, 1954; Численко, 1968; Балущкина, Винберг, 1979; Курашов, 2007 и др.). Всего исследовано по размерно-массовым характеристикам — 155 экз., по питанию — 40 экз. рыб.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Размерно-массовые и трофические характеристики исследованных кольчужных сомов приведены в табл. 1. Рыбы, отловленные в период наблюдений, характеризовались отрицательным аллометрическим типом роста (Мина, Клевезаль, 1976) (рис. 1). Линейный рост лорикарид преобладал над массовым, причем в большей степени это проявлялось у рыб в лотических условиях (рис. 1а), чем в лимнических (рис. 1б).

Длина желудочно-кишечного тракта исследованных кольчужных сомов разного размера колебалась в широких пределах (табл. 1) и в 12—17 раз превышала общую длину рыб. Установлена до-

стоверная линейная зависимость между общей длиной тела и длиной желудочно-кишечного тракта рыб (рис. 2).

Спектр питания кольчужных сомов содержал компоненты минерального, растительного и животного происхождения (табл. 2). Основную часть пищевого комка составляли минерально-растительные компоненты, представленные мелкими фракциями донных отложений (глиной, пелитовыми и пылеватыми песками), микроскопическими и более крупными частицами детрита неопределенного происхождения, а также растительными остатками. Масса пищевого комка исследованных особей кольчужных сомов варьировала в широких пределах – от 0.04 до 34.35 г (в среднем, ~5 г) (табл. 1).

В составе пищи у преимущественного числа исследованных особей преобладали седименты и мелкий разнородный детрит. Однако у отдельных рыб в пищевом комке отмечено высокое содержание относительно крупных (>5 мм) остатков высшей прибрежно-водной и водной растительности, а также средне- и крупноразмерных фракций песка, составляющего 1–3% общей массы пищевого комка рыб.

Содержание животной пищи в желудочно-кишечных трактах кольчужных сомов было относительно низким. Отмечены донные (придонные), планктонные, амфибионтные группы организмов (рис. 3).

Обнаружен кольчужный сом (р. Зинь), у которого основную долю животной пищи по численности и биомассе составляли амфибионтные организмы, в отличие от остальных рыб. В пищевом комке данной особи отмечено 620 экз. амфибионтных личинок комаров-мокрецов (у остальных рыб 0–26 экз.) и 212 личинок двукрылых насекомых из сем. Dolichopodidae (0–5 экз. – у остальных рыб). Также встречались наземные клещи, муравьи и другие наземные беспозвоночные (табл. 2).

Общая биомасса пищевых компонент животного происхождения кольчужных сомов в среднем составляла ~0.1% общей массы пищи рыб (у отдельных особей 0.3–1.0%). По частоте встречаемости в составе животной пищи кольчужных сомов преобладали нематоды, кладоцеры рода *Bosminopsis*, циклопы, ракушковые рачки *Cypria* cf. *furfuracea* и личинки хирономид. По численности в пищевых комках рыб преобладали веслоногие ракообразные и остракода *C.* cf. *furfuracea* (табл. 2). Средний размер беспозвоночных в пище рыб не превышал 3–5 мм.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты проведенного исследования спектра питания кольчужных сомов показали, что

Таблица 1. Размерно-массовые и трофические характеристики исследованных кольчужных сомов *Pterygoplichthys* spp.

Показатели	$M \pm SE$	min–max
Общая длина тела, см	25 ± 5	10–41
Стандартная длина тела, см	19 ± 4	8–31
Масса тела, г	148 ± 8	11–408
Масса пищевого комка, г	5.24 ± 0.94	0.04–34.35
Длина желудочно-кишечного тракта, см	277 ± 17	112–606

Примечание. $M \pm SE$ – среднее арифметическое и его стандартная ошибка; min–max – минимальные и максимальные значения.

большинство кормовых организмов, обнаруженных в пищевых комках рыб, – типичные компоненты гидрофауны водных объектов Вьетнама (Гусаков и др., 2014; Экология ..., 2014). Частота встречаемости гидробионтов, обнаруженных в

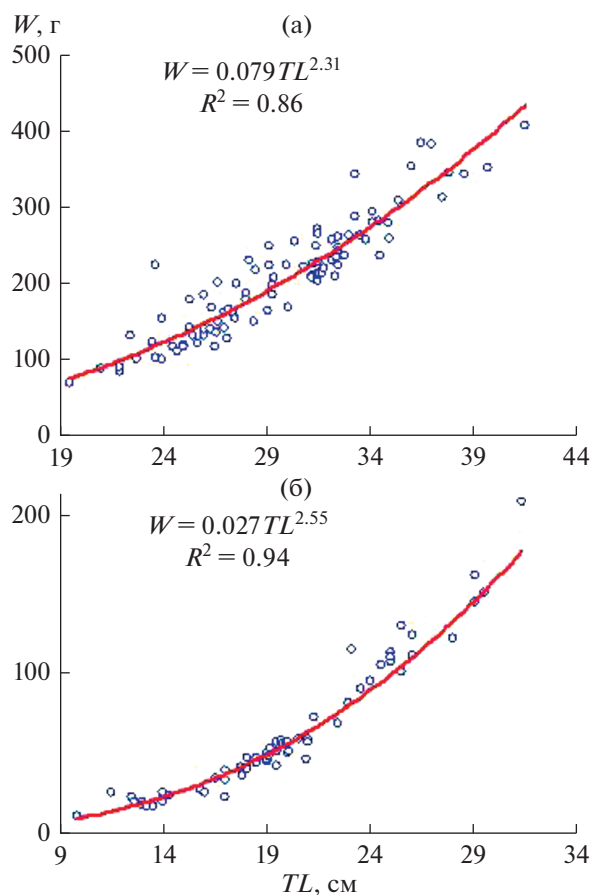


Рис. 1. Соотношение “длина–масса” кольчужных сомов в (а) лотических и (б) лимнических условиях: а – р. Зинь, каналы Шерепок и Амчуа ($n = 92$ экз.); б – водохранилище Суоичау, влхр. Еакао ($n = 63$ экз.). TL – общая длина тела, W – масса тела.

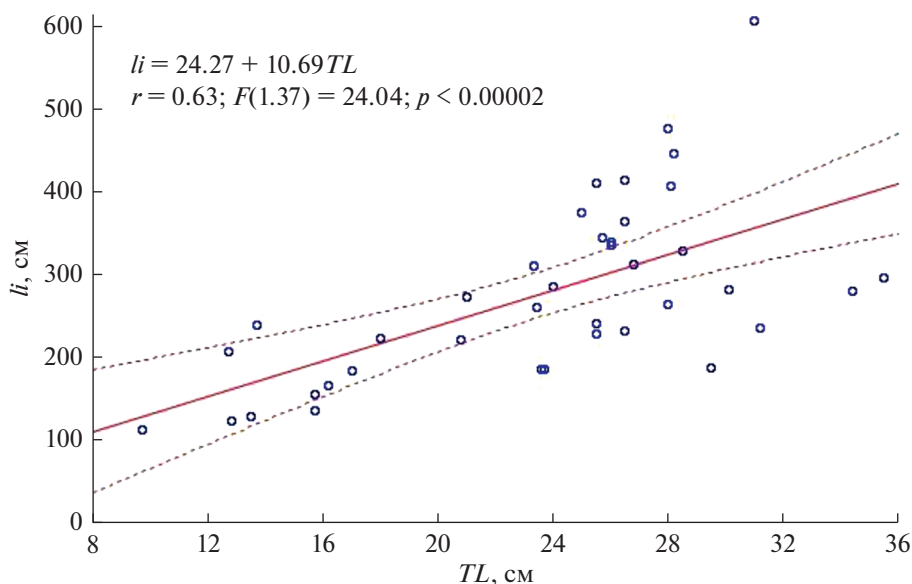


Рис. 2. Регрессионная зависимость длины кишечника (li , см) от общей длины тела (TL , см) кольчужных сомов. Пунктирная линия – 95%-ный доверительный интервал.

составе пищи лорикарид, очевидно, определяется их доступностью – распространенностью и обилием.

Анализ относительной роли разных экологических групп животного происхождения в пищевом спектре кольчужных сомов показал, что они представлены, в основном, донными (придонными) и планктонными беспозвоночными. Также в составе пищи лорикарид встречались амфибионтные и наземные организмы. Сходный характер питания и состав пищи ранее отмечены и у других рыб-детритофагов, заглатывающих грунт вместе с его обитателями – нильской *Oreochromis niloticus* (L.) и мозамбикской *O. mossambicus* (Peters) тилапий в водных объектах разного типа Вьетнама (Столбунов и др., 2015; Столбунов, Гусаков, 2015).

Следует отметить, что период исследований пришелся на сезон дождей, когда все водоемы и водотоки были переполнены, вследствие чего оказались залитыми значительные прибрежные участки суши. Присутствие заметного количества амфибионтных и наземных животных в пище сомов объясняется тем, что часть исследованных рыб, очевидно, питалась на затопленных территориях, где вместе с грунтом и детритом в их пищу попадали обитающие на суше и во влажной прибрежной почве беспозвоночные. Так, в р. Зинь обнаружен экземпляр кольчужного сома, у которого ~95% животной пищи составляли амфибионтные организмы (личинки комаров-мокрецов и других двукрылых насекомых), а также наземные клещи (Acari), муравьи (Formicidae) и другие беспозвоночные (табл. 2). Учитывая большое количество и характер расположения кормо-

вых беспозвоночных в кишечнике рыбы (личинки амфибионтных насекомых и муравьи встречались группами по несколько экземпляров), можно предположить, что эта особь при питании выбирала “кормовые пятна” – участки с высокой концентрацией животных. Тем не менее, даже при подобном пищевом поведении сома, общая восстановленная масса его животной пищи была лишь 1% массы пищевого комка.

В сбросном канале водохранилища Шерепок, ниже плотины гидроузла, обнаружен кольчужный сом, в пищевом комке которого преобладающим компонентом животной пищи были планктонные ракообразные – циклопы, диаптомусы и клadoцеры (босминописис, сидиды и др.) (табл. 2). Численность Sididae gen. spp. в кишечнике этого сома достигала 668 экз., Cyclopoidae gen. spp. – 20177 экз., Diaptomidae gen. spp. – 315 экз. Также в пище обнаружены мейобентосные рачки (гарпактициды, остракоды) и нематоды. Общая восстановленная масса животной пищи этого экземпляра была 0.6% общей массы пищевого комка. Остальная часть содержимого пищеварительного тракта рыбы состояла из донных осадков (красной глины) и мелкого, преимущественно растительного, детрита. Известно, что в ряде случаев, планктонные организмы, попадающие в водозабор (водопропуск) гидротехнических сооружений, могут травмироваться и погибать (Логинов, Гелашвили, 2016). Мертвые зоопланктонные организмы по мере ослабления течения в зоне сброса оседают на дно (Экологические..., 2001; и др.). Вероятно, рассматриваемая особь кольчужного сома, обнаружив относительно богатое по содер-

Таблица 2. Встречаемость (P , %), средняя численность (N , экз.) и средняя восстановленная масса (w_i , мг) компонентов пищевого комка кольчужных сомов *Pterygoplichthys* spp. из разных местобитаний и в общей выборке рыб

Компонент	р. Зинь $n = 9$		Водохранилище Суиичау $n = 7$		Канал Амчуа $n = 7$		Канал Шерепок $n = 7$		Водохранилище Бакао $n = 10$		Общее по исследованным водным объектам $n = 40$	
	P	N	w_i	P	N	w_i	P	N	w_i	P	N	w_i
Детрит, минеральные, растительные и другие неопределенные остатки	100	—	5674	100	135	4987	100	—	3473	100	—	5511
Песок	22	—	31	—	5	7	—	—	—	8	—	8
Nematoda (ind.)	78	6	<1	14	<1	<1	43	22	<1	50	6	<1
Asari (водные; ind.)	11	<1	<1	—	—	—	—	—	—	3	<1	<1
(наземные; ind.)	56	9	<1	14	<1	—	14	<1	—	18	2	<1
Cladocera (<i>Bosminopsis</i> sp.)	11	<1	<1	57	3	<1	29	—	<1	40	5	<1
Cladocera (Chironidae gen. spp.)	—	—	—	43	1	<1	43	13	<1	18	3	<1
Cladocera (Macrothricidae gen. spp.)	11	1	<1	—	—	<1	14	<1	—	13	<1	<1
Cladocera (<i>Hyocryptus</i> spp.)	11	1	<1	29	1	<1	57	—	<1	25	1	<1
Cladocera (Sididae gen. spp.)	—	—	—	—	—	<1	43	95	<1	25	17	<1
Cladocera (ind.)	33	1	<1	—	—	—	14	1	<1	20	1	<1
Copepoda (Cyclopoidae gen. spp.)	100	4	<1	43	2	1	100	2897	<1	80	517	3
Copepoda (nauplii)	—	—	—	—	—	<1	14	1	—	5	<1	<1
Copepoda (Diaptomidae gen. spp.)	11	<1	<1	—	—	—	14	45	—	5	8	1
Copepoda (Harpacticoida; ind.)	11	<1	<1	—	—	—	29	<1	—	13	<1	<1
Ostracoda (<i>Cyprina</i> cf. <i>furfuracea</i>)	44	2	<1	86	1	1	57	14	4	75	139	1
Ostracoda (ind.)	22	3	1	43	<1	<1	29	1	<1	43	3	<1
Trichoptera (ind.)	11	1	<1	—	—	—	—	—	—	3	<1	<1
Ephemeroptera (ind.)	22	<1	<1	—	—	—	14	1	—	8	<1	<1
Hemiptera (Pleidae gen. sp.)	22	<1	<1	—	—	—	—	—	—	5	<1	<1
Hemiptera (<i>Micronecta</i> spp.)	11	<1	<1	14	<1	<1	29	1	<1	35	1	<1
Coleoptera (larvae; ind.)	22	1	<1	—	—	—	—	—	—	5	<1	<1
Culicidae gen. spp.	11	<1	<1	—	—	—	—	—	—	3	<1	<1
Ceratopogonidae gen. spp.	44	73	5	—	—	—	43	2	—	23	17	1
Chironomidae gen. spp.	67	13	2	71	6	<1	57	18	2	75	10	1
Chironomidae (pupae; ind.)	11	<1	<1	—	—	—	—	—	<1	5	<1	<1
Diptera (Dolichopodidae gen. spp.?)	11	11	4	—	—	—	—	—	—	3	2	1
Diptera (larvae; ind.)	33	20	4	—	—	—	—	—	—	8	5	1
Insecta (Formicidae)	22	4	<1	—	—	—	—	—	—	5	1	<1
Insecta (наземные; ind.)	11	<1	<1	—	—	—	—	—	—	3	<1	<1
Mollusca (<i>Hippertus</i> sp.?)	—	—	—	—	—	<1	—	—	—	3	<1	<1
Mollusca (Pisidiidae gen. spp.)	11	<1	<1	—	—	<1	—	—	—	5	<1	<1
Все животные компоненты: донные и придонные планктонные амфибонтные наземные	100	151	17	100	11	2	100	3111	6	98	739	10
	89	33	29	100	65	1	71	71	6	90	165	3
	100	5	<1	57	5	1	100	3039	<1	90	548	4
	33	100	13	—	—	—	—	—	—	8	22	3
	56	13	1	14	<1	—	14	<1	—	18	3	<1

Примечание. n — размер выборки, “—” — отсутствие в пищевом комке. <1 — отсутствие и средняя численность и средняя восстановленная масса <1 экз. и <1 мг соответственно.

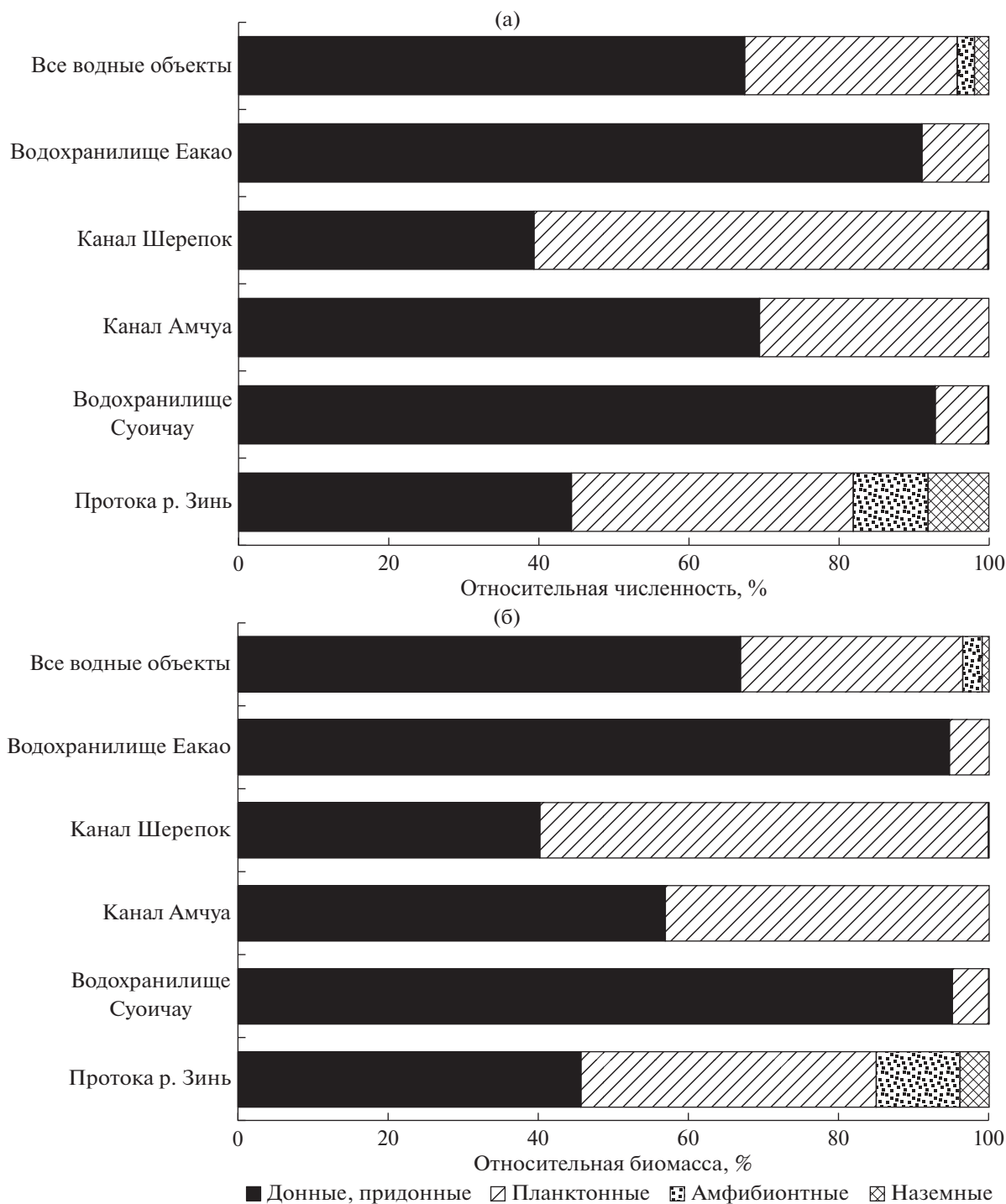


Рис. 3. Относительная численность (а) и биомасса (б) разных экологических групп беспозвоночных среди животных компонентов в пищевом комке кольчужных сомов из различных местообитаний.

жанию животных компонентов “кормовое пятно”, предпочла какое-то время питаться в этом месте. Для точного выяснения индивидуальных особенностей пищевого поведения кольчужных сомов требуются дальнейшие исследования, в том числе экспериментальные.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Первые исследования спектра и характера питания вселившихся в водоемы и водотоки Вьетнама чужеродных кольчужных сомов (*Pterygoplichthys* spp.) показали, что в новых местах обитания они ведут себя как типичные детритофаги-

собиратели подобно тому, что наблюдается в их первичном ареале обитания – в Южной и Центральной Америке, где за ними укоренилось название “рыба-дворник” (Janitor fish) (Lujan et al., 2012; Froese, Pauly, 2012). Анализ качественного и количественного составов пищевого комка у исследованных особей показал, что рыбы питаются преимущественно на заиленных, богатых разнообразным детритом и растительными остатками участках дна, заглатывая донные отложения вместе со встречающимися здесь беспозвоночными. Отдельные особи, по-видимому, отдают предпочтение участкам с повышенной концентрацией животной пищи, что больше свойственно факультативным зоофагам. Однако, исходя из незначительной массовой доли животной пищи в пищевых комках рыб и принимая во внимание микроскопические размеры кормовых объектов, маловероятно, что зоопланктонные и бентосные организмы потребляются кольчужными самцами избирательно. По-видимому, их стоит рассматривать лишь в качестве сопутствующей пищи лорикарид. Полученные результаты свидетельствуют, что при достижении высокой численности популяции кольчужные сомы способны составить значительную конкуренцию в потреблении пищевых ресурсов местным рыбам-детритофагам и, возможно, бентофагам.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны администрации и техническому персоналу совместного Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра за предоставленную возможность и содействие в проведении исследований. Особую благодарность выражаем местным рыбакам за помощь при сборе материала. Искренне признательны и благодарны Д.А. Павлову (Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова) за ценные советы и рекомендации при подготовке рукописи статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания 121051100104-6, а также по теме ЭКОЛАН-3.2 Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г.* 1979. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР. С. 58.
- Гусаков В.А., Гагарин В.Г. Семенова Л.М.* 2014. Таксономический состав и структура мейо- и макрозообентоса исследованных водоемов // Экология
- внутренних вод Вьетнама. Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 163.
- Курашов Е.А.* 2007. Методы и подходы для количественного изучения пресноводного мейобентоса // Актуальные вопросы изучения микро-, мейозообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С. 5.
- Логинов В.В., Гелашивили Д.Б.* 2016. Вред водным биологическим ресурсам водохранилищ Волжско-Камского каскада от воздействия гидроэлектростанций // Принципы экологии. № 4. С. 4. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2016.4681>
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. Москва: Наука.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.* 1976. Рост животных. Москва: Наука.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* 1954. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона // Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН. № 2. С. 223.
- Столбунов И.А., Гусаков В.А.* 2015. Спектр питания и особенности роста нильской тилапии *Oreochromis niloticus* (L., 1758) в нативных условиях: озера Вьетнама // Рыбное хоз-во. № 6. С. 91.
- Столбунов И.А., Чан Дык Зьен.* 2019. Массовые чужеродные виды в рыбном населении внутренних вод Центрального Вьетнама // Биология внутр. вод. № 4. Вып. 1. С. 101. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040351>
- Столбунов И.А., Гусаков В.А., Чан Дык Зьен, Нгуен Тхи Хай Тхань.* 2015. Отчет по теме ЭКОЛАН-3.2 “Таксономическое разнообразие, экология и поведение пресноводных гидробионтов”. Раздел: “Видовое разнообразие и биология рыб в континентальных и островных водоемах разного типа”. Нячанг: Российско-Вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр. Приморское отд.
- Столбунов И.А., Гусаков В.А., Чан Дык Зьен, Нгуен Тхи Хай Тхань.* 2017. Отчет по теме ЭКОЛАН-3.2 “Таксономическое разнообразие, экология и поведение пресноводных гидробионтов”. Раздел: “Видовое разнообразие и биология рыб в континентальных и островных водоемах разного типа”. Нячанг: Российско-Вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр. Приморское отд.
- Численко Л.Л.* Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Ленинград: Наука. 1968.
- Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Изд-во Ярославского гос. ун-та. Ярославль.
- Экология внутренних вод Вьетнама. 2014. Москва: То-во научных изданий КМК.
- Angelescu V., Gneri, F.S.* 1949. Adaptaciones del aparato digestivo al régimen alimenticio en algunos peces del río Uruguay y del río de la Plata // Instituto Nacional de la Investigación Ciencias Naturales. V. 1. P. 161.
- Arcifa M.S., Meschiatti A.J.* 1993. Distribution and feeding ecology of fishes in a Brazilian reservoir: lake Monte Alegre // Interciencia. V. 18. P. 302.

- Armbruster J.W.* 1998. Modifications of the digestive tract for holding air in loricariid and scoloplacid catfishes // *Copeia*. V. 3. P. 663.
- Armbruster J.W.* 2011. Global Catfish Biodiversity // American Fisheries Society Symposium. V. 77. P. 15.
- Buck S.* 1994. Historia natural de uma comunidade de cascudos (Loricariidae) na Mata Atlantica: habitat, atividade e alimentacao. Rio Claro: UNESP. Master's Thesis, Instituto de Biociencia, Universidade Estadual Paulista.
- Buck S., Sajima I.* 1995. An assemblage of mailed catfishes (Loricariidae) in southeastern Brazil: distribution, activity, and feeding // *Ichthyological Exploration of Freshwaters*. V. 6. P. 325.
- Castro A.L.M., Abrecht M.P., Pellegrini-Caramaschi É.* 2003. Diet of *Hypostomus emarginatus* (Teleostei; Loricariidae) in the upper Tocantins river before and after impoundment by the Serra da Mesa Hydroelectric Dam // *Bio-ciências*, Porto Alegre. V. 11. P. 23.
- Chaichana R., Jongphadungkiet S.* 2012. Assessment of the invasive catfish *Pterygoplichthys pardalis* (Castelnau, 1855) in Thailand: ecological impacts and biological control alternatives // *Tropical Zoology*. V. 25. № 4. P. 173.
- Chaichana R., Pouangcharean S., Ruangvich Y.* 2011. Habitat, abundance and diet of invasive suckermouth armored catfish (Loricariidae *Pterygoplichthys*) in the Nong Yai Canal, East Thailand // *Tropical Zoology*. V. 24. P. 49.
- Chaichana R., Pouangcharean S., Yoonphand R.* 2013. Foraging effects of the invasive alien fish *Pterygoplichthys* on eggs and first-feeding fry of the native *Clarias macrocephalus* in Thailand // *Kasetsart J. (Nat. Sci.)*. V. 47. P. 581.
- Cook-Hildreth S.L.* 2009. Exotic armored catfishes in Texas: reproductive biology, and effects of foraging on egg survival of native fishes (*Etheostoma fonticola*, endangered and *Dionda diaboli*, threatened). San Marcos: Texas State University-San Marcos.
- Delariva R.L., Agostinho A.A.* 2001. Relationship between morphology and diets of six neotropical loricariids // *J. Fish Biol.* V. 58. P. 832. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2000.1499>
- Eschmeyer W.N.* 2020. Catalog of Fishes. California Academy of Sciences, San Francisco, USA. URL: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp> (Online version. Updated 4 May 2020).
- Froese R., Pauly D.* FishBase. 2012. World Wide Web electronic publication. URL: <http://www.fishbase.org>, version (12/2012).
- Fugi R.* 1993. Estrategias alimentares utilizadas por cinco espécies de peixes comedoras de fundo do alto rio Parana. PR-MS. Sao Carlos: UFSCar. Masters Thesis. Universidade Federal de Sao Carlos.
- Fugi R., Hahn N.S., Agostinho A.A.* 1996. Feeding styles of five species of bottom-feeding fishes of the high Parana River // *Environ. Biol. Fishes*. V. 46. P. 297.
- Gerking S.D.* 1994. Feeding Ecology of Fish. San Diego: Academic Press.
- Godwin J.C., Steen D.A., Werneke D., Armbruster J.W.* 2016. Two Significant Records of Exotic Tropical Freshwater Fishes in Southern Alabama // *Notes of the Southeastern Naturalist*. Issue 15/4. P. N57.
- Gosline W.A.* 1947. Contributions to the classification of the Loricariid catfishes // *Arquivos do Museu Nacional Rio de Janeiro*. V. 41. P. 79.
- Gusakov V.A., Stolbunov I.A., Tran Duc Dien.* 2018. Modern distribution of armored catfishes (Siluriformes: Loricariidae) in Central Vietnam // *Inland Water Biology*. V. 11. № 2. P. 187.
- Kottelat M., Whitten A.J., Kartikasari S.N., Wirjoatmodjo S.* 1993. Freshwater fishes of western Indonesia and Sulawesi. Hong Kong: Periplus Editions.
- Levin B.A., Phuong P.H., Pavlov D.S.* 2008. Discovery of the Amazon sailfin catfish *Pterygoplichthys pardalis* (Castelnau, 1855) (Teleostei: Loricariidae) in Vietnam // *J. Appl. Ichthyol.* V. 24. P. 715.
- Liang S.H., Wu H.P., Shieh B.S.* 2005. Size structure, reproductive phenology, and sex ratio of an exotic armored catfish (*Liposarcus multiradiatus*) in the Kaoping River of southern Taiwan // *Zool. Stud.* V. 44. 252.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M.* 2004. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species // A selection from the Global Invasive Species Database. Auckland: Invasive Species Specialist Group (ISSG) of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN).
- Lowe-McConnell R.H.* 1987. Ecological Studies in Tropical Fish Communities. New York: Cambridge University Press.
- Lujan N.K.* 2009. Jaw morpho-functional diversity, trophic ecology, and historical biogeography of the neotropical suckermouth armored catfishes (Siluriformes, Loricariidae): A dissertation submitted to the graduate faculty of Auburn university in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of philosophy. Auburn, Alabama. May 9, 2009.
- Lujan N.T., Armbruster J.W.* 2012. Morphological and functional diversity of the mandible in suckermouth armored catfishes (Siluriformes: Loricariidae) // *J. Morphol.* V. 273. P. 24.
- Lujan N.K., German D.P., Winemiller K.O.* 2011. Do wood grazing fishes partition their niche? Morphological and isotopic evidence for trophic segregation in Neotropical Loricariidae // *Functional Ecology*. V. 25. P. 1327.
- Lujan N.K., Winemiller K.O., Armbruster J.W.* 2012. Trophic diversity in the evolution and community assembly of loricariid catfishes // *BMC Evol. Biol.* V. 12. P. 124.
- Mendoza R.E., Cudmore B., Orr R. et al.* 2009. Trinational risk assessment guidelines for aquatic alien invasive species. Canada. Montreal: Commission for Environmental Cooperation.
- Nelson J.S.* 2006. Fishes of the World. New York: John Wiley & Sons.
- Nico L.G., Fuller P.L.* 1999. Spatial and temporal patterns of nonindigenous fish introductions in the United States // *Fisheries*. V. 24 (1). P. 16.
- Orfinger A.B., Goodding D.G.* 2018. The global invasion of the Suckermouth Armored Catfish genus *Pterygoplichthys* (Siluriformes: Loricariidae): annotated list of species, distributional dummy, and assessment of impacts // *Zool. Stud.* V. 57. P. 1.

- Page L.M., Robins R.H. 2006. Identification of sailfin catfishes (Teleostei: Loricariidae) in Southeastern Asia // The Raffles Bulletin of Zoology. V. 54. P. 455.
- Power M.E. 1983. Grazing responses of tropical freshwater fishes to different scales of variation in their food // Environ. Biol. Fishes. V. 9. P. 103.
- Power M.E. 1984a. Depth distributions of armored catfish: predator-induced resource avoidance? // Ecology. V. 65. P. 523.
- Power M.E. 1984b. The importance of sediment in the grazing ecology and size class interactions of an armored catfish, *Ancistrus spinosus* // Environ. Biol. Fishes. V. 10. P. 173.
- Py-Daniel L.H.R. 1984. Sistemática dos Loricariidae (Ostariophysi, Siluroidei) do complexo de lagos do Janaúca, Amazonas e aspectos da sua biologia e ecologia. Manaus: INPA. Masters Thesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia.
- Rueda-Jasso R.A., Campos-Mendoza A., Arreguín-Sánchez F. et al. 2013. The biological and reproductive parameters of the invasive armored catfish *Pterygoplichthys disjunctivus* from Adolfo López Mateos El Infiernillo Reservoir, Michoacán-Guerrero, Mexico // Revista Mexicana de Biodiversidad. V. 84. P. 318.
- Schaefer S.A. 1988. Homology and evolution of the opercular series in the loricarioid catfishes (Pisces: Siluroidei) // Journal of Zoology. V. 214. P. 81.
- Schaefer S.A., Lauder G.V. 1986. Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding mechanisms in loricarioid catfishes // Systematic Biology. V. 35. P. 489.
- Schaefer S.A., Lauder G.V. 1996. Testing hypotheses of morphological change: biomechanical decoupling in loricarioid catfishes // Evolution. V. 50. P. 1661.
- Serov D. 2004. Harnischwelse in Süi dostasien. DATZ 2: 18.
- Stolbunov I.A., Gusakov V.A., Tran Duc Dien, Nguyen Thi Hai Than. 2017. Distribution, systematics, morphology and feeding of suckermouth armored catfishes (Siluriformes: Loricariidae) in Vietnam // The V International symposium "Invasion of alien species in Holarctic". Yaroslavl: Filigran. P. 124.
- Stolbunov I.A., Tran Duc Dien, Armbruster J.W. 2020. Suckermouth-armored catfish (Siluriformes: Loricariidae) of Central and Southern Vietnam // Inl. Water Biol. V. 13. № 4. P. 627.
<https://doi.org/10.1134/S1995082920040100>
- Stolbunov I.A., Tran Duc Dien, Karabanov D.P. 2021. Taxonomic Composition and Distribution of Alien Armored Catfishes (Siluriformes: Loricariidae) in South Vietnam // Inl. Water Biol. V. 14. № 3. P. 263.
<https://doi.org/10.1134/S1995082921030123>
- Weber C. 1992. Révision du genre *Pterygoplichthys sensu lato* (Pisces, Siluriformes, Loricariidae) // Revue Française d'Aquariologie Herpétologie. V. 19. P. 1.
- Welcomme R.L., Vidthayanom C. 2003. The impacts of introductions and stocking of exotic species in the Mekong Basin and policies for their control. MRC Technical Paper No. 9. Phnom Penh: Mekong River Commission.
- Zworykin D.D., Budaev S.V. 2013. Non-indigenous armored catfish in Vietnam: invasion and systematics // Ichthyological Research. V. 60. P. 327.

Food Spectrum, Trophic and Length-Weight Characteristics of Non-Indigenous Suckermouth Armored Catfishes *Pterygoplichthys* spp. (Loricariidae) in Vietnam

I. A. Stolbunov^{1, *}, V. A. Gusakov¹, Tran Duc Dien^{2, 3}, and Nguyen Thi Hai Thanh³

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

²Graduate University of Science and Technology, 18 Hoang Quoc Viet, Cau Giay, Hanoi, Vietnam

³Coastal Branch, Vietnam–Russia Tropical Center, 30 Nguyen Thien Thuat, Nha Trang, Khanh Hoa, Vietnam

*e-mail: sia@ibiw.ru

The food spectrum, trophic and length-weight characteristics of invasive species – South American suckermouth armored catfishes *Pterygoplichthys* spp. (Loricariidae) from lotic and lentic inland waters of Vietnam have been studied. It was found that the diet of suckermouth armored catfishes consists of plant and animal food, as well as organic detritus. According to the predominant type and pattern of feeding, suckermouth armored catfishes can be classified as detritivorous-gatherers. Some specimens of catfish with a high consumption of animal food have been identified. It was noted that the invasive suckermouth armored catfishes could present significant food competition for aboriginal fish species – detritivores and, possibly, benthophages in lotic and lentic inland waters of Vietnam.

Keywords: suckermouth armored catfishes, *Pterygoplichthys* spp., Loricariidae, nutrition, trophic characteristics, length-weight relationship, non-indigenous species, Vietnam