

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ХИЩНИК–ЖЕРТВА НА ПРИМЕРЕ СУДАКА *SANDER LUCIOPERCA* И ТЮЛЬКИ *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В УСЛОВИЯХ ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА

© 2020 г. М. Н. Иванова¹, А. Н. Свирская¹, *, М. И. Базаров¹

¹Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, Борок, Ярославская область, Россия

*E-mail: svirs@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 01.08.2019 г.

После доработки 06.11.2019 г.

Принята к публикации 08.11.2019 г.

Исследован состав пищи судака *Sander lucioperca* в Рыбинском водохранилище в период потепления климата в регионе и значительных колебаний уловов южного вселенца – тюльки *Clupeonella cultriventris*. В период относительно низкой численности тюльки (2007–2014 гг.) по сравнению со следующим после её массовой вспышки численности годом (2016) доля этого вида в пище судака была в два раза меньше (28.3 против 60.7% числа съеденных жертв). В 2007–2016 гг. тюлька занимала первое место в рационе судака: её доля в его рационе на русловых и пойменных участках водоёма составляла соответственно 39.5 и 33.9%. В 2010-е гг. период интенсивного нагула судака длился до декабря включительно. По сравнению с периодом климатической нормы у младших возрастных групп судака (3+–6+) изменились сроки и места нагула: они нагуливаются на биотопах открытой и закрытой литорали, питаются молодью плотвы *Rutilus rutilus*. Основным кормовым объектом особей старше 6+ остаётся тюлька – обитатель русловых зон речных плёсов.

Ключевые слова: судак *Sander lucioperca*, тюлька *Clupeonella cultriventris*, спектр питания, размерно-возрастной состав, потепление климата, русловые и пойменные участки, Рыбинское водохранилище.

DOI: 10.31857/S0042875220040074

Потепление климата в XXI в. становится важным фактором, влияющим в целом на экосистему Рыбинского водохранилища и на отдельные её звенья (Рыбы ..., 2015; Лазарева и др., 2018). Так, за 30-летний период (1976–2005) средняя температура поверхностного слоя воды в водоёме возросла на 3.1°C, при максимальной скорости повышения в июле – 0.7–1.2°C/10 лет (Литвинов, Рощупко, 2010). В 2000-е гг. средняя продолжительность вегетационного периода увеличилась на 20 сут (с 193 до 213) за счёт более позднего наступления ледостава (конец ноября) (Литвинов и др., 2012). На изменение климата среагировали все звенья экологических цепей водоёма и, прежде всего, первичное – фитопланктон (Девяткин и др., 2012; Литвинов и др., 2012, 2014; Минеева и др., 2016; Сахарова, Корнева, 2018). В зоопланктонном сообществе в 2004–2010 гг. зарегистрировано увеличение в 1.5–3.0 раза численности всех копепод, большинства крупных кладоцер, а также сдвиг структуры сообщества в сторону увеличения доли крупных организмов (Лазарева, Соколова, 2016). Вследствие потепления увеличилась продолжительность периода массового развития

летнего зоопланктона и сформировался мощный пик его обилия во второй половине лета. Это послужило важным фактором для успешной натурализации нового планктофага – тюльки *Clupeonella cultriventris* (Лазарева, Соколова, 2016).

Черноморско-каспийская тюлька появилась в Рыбинском водохранилище в конце 1990-х гг. Первые две фазы её натурализации (проникновение и начало воспроизводства) прошли в течение шести лет (Кияшко, Слынько, 2012). Третья фаза натурализация вселенца длилась три года (2000–2002); в течение этого периода наблюдался интенсивный рост его численности, в результате чего он стал доминирующим видом пелагиали (Рыбы ..., 2015). В эти годы тюлька стала одним из основных объектов питания всех хищных рыб в водоёме и, прежде всего, пелагического хищника – судака *Sander lucioperca* (Степанов, Кияшко, 2008). Она составляла 61% общего числа рыб-жертв судака, при этом значение двух традиционных местных видов (окуня *Perca fluviatilis* и ерша *Gymnocephalus cernuus*) в его пище уменьшилось (Герасимов и др., 2013; Иванова, Свирская, 2014). После 2003 г. популяция вселенца перешла в IV фазу развития,

когда динамика её численности приобрела колебательный характер. Межгодовые флуктуации численности были значительными: средние уловы тюльки в 2007 г., например, отличались от таковых в 2004 г. в 5.4 раза, в 2012 и 2015 гг. – в 12 раз. Но и в этот период тюлька по-прежнему сохраняла статус доминирующего вида, её доля в уловах составляла 34–78% (Герасимов и др., 2009, 2018; Кияшко и др., 2012).

Цель работы – изучить питание судака Рыбинского водохранилища в разных биотопах его обитания в условиях изменяющейся численности вселенца и продолжающегося потепления климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2007–2016 гг. в Рыбинском водохранилище на трёх русловых участках (Центральный, Шекснинский и Моложский плёсы) и в пойменном участке Волжского плёса. Центральный плёс представляет собой затопленное междуречье рек Шексна, Молога и Волга; Шекснинский плёс расположен в северо-западной части водохранилища в бывшей долине р. Шексна, Моложский – в северо-восточной его части вдоль русла р. Молога; Волжский – в южной части водохранилища. Русловые участки этих плёсов имеют глубину от 11 до 23–30 м; пойменный участок Волжского плёса – до 9 м (Рыбинское водохранилище ..., 1972).

На русловых участках водоёма судаков отлавливали донным (горизонтальное раскрытие 18 м, вертикальное – 2 м, ячея в кутке 22 мм) и разноглубинным (соответственно 17.3 и 1.8 м, 4 мм) тралом на глубине 10–14 м во время ежегодных осенних рейсов. Параллельно с тралением проводили гидроакустическую съёмку с целью определения обилия рыб на биотопе по методике, разработанной Юдановым с соавторами (1984). Горизонт лова определяли по данным эхолота. Всего на русловых участках выловлено 247 судаков (в Центральном плёсе 79 экз., в Шекснинском – 82, в Моложском – 86). На пойменном участке Волжского плёса, находящемся на расстоянии 500 м от затопленного русла Волги, судаков отлавливали ежегодно в марте–мае и сентябре–декабре сетями (ячея 40–80 мм), выставляемыми на глубине 5–10 м. Всего на пойме было выловлено 258 судаков.

У всех рыб измеряли стандартную длину (*SL*) и массу, определяли пол, стадию зрелости половых продуктов, возраст (Правдин, 1966); извлекали желудочно-кишечный тракт и замораживали. Камеральную обработку содержимого желудка хищника проводили по методике Фортунаковой и Поповой (1973). В пищевом комке подсчитывали число и видовой состав заглоченных рыб, их длину. Вид и размеры переваренных рыб-жертв определяли

по форме и величине глоточных зубов (для *Syngnathidae*) и предкрышечных костей (для *Percidae*) по таблицам Ковалева (1958). Всего исследовано содержимое желудков 505 судаков. Значение отдельных видов рыб в питании хищника оценивали в процентах общего числа съеденных жертв.

Отлов тюльки проводили во время тралово-акустической съёмки на тех же станциях, что и отлов судака. Численность тюльки в водоёме оценивали с помощью показателя улова на усилие исследовательского трала (экз/10 мин траления). Данные по уловам тюльки, собранные на 15 стандартных станциях, расположенных по всей акватории водоёма, суммировали и подсчитывали среднее значение показателя для водоёма в каждый год наблюдений. Плотность рыб (экз/м²) на отдельных станциях рассчитывали как по траловым уловам, так и по данным, полученным с эхолота EY-500 с помощью программы Echoview 5.0 методом эхоинтеграции.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика уловов тюльки (рис. 1). Вселившись в Рыбинское водохранилище, вид достиг высокой численности к 2002 г. (за 10 мин траления вылавливали в среднем 757 экз.). В течение последующих 12 лет (2003–2014) наблюдали значительные колебания уловов вселенца от 46 до 544 экз/10 мин траления. В 2015 г. была отмечена мощная вспышка численности тюльки в водоёме (1229 экз/10 мин траления), а на следующий год – её резкий спад (в 7.4 раза).

Скопления тюльки обычно имеют шаровидную форму, занимают наиболее продуктивные биотопы пелагиали, концентрируясь на горизонте 4–8 м (Рыбы ..., 2015). На эхограмме, сделанной в августе 2015 г. (рис. 2), отчётливо видны скопления тюльки, различающиеся по объёму (7.67, 27.25, 4.17 м³) и плотности (соответственно 75.83, 19.52, 28.51 экз/м²). Они находятся на расстоянии 5–10 м друг от друга. Рядом со скоплениями тюльки часто фиксировали эхоотметки крупных рыб. В годы с низкой численностью вселенца его скопления были расположены на большем расстоянии друг от друга.

Размерный и возрастной состав судака. На русловых участках водоёма встречались судаки *SL* 185–750 мм; основу улова (51.3%) составляли особи *SL* 300–499 мм (рис. 3а). Кривая распределения рыб по длине тела сильно вытянута вправо за счёт наличия крупных особей: *SL* 450–599 мм (23.4%) и ≥ 600 мм (6.5%). Доля мелких рыб (*SL* < 300 мм) составляла 18.8%. Размерный ряд судаков, выловленных на пойме, был менее широким – *SL* 167–600 мм – с модальным классом *SL* 350–399 мм (33.3%). На долю рыб *SL* 400–449 мм приходилось 16.7%, *SL* 300–349 мм – 24.3%. Более

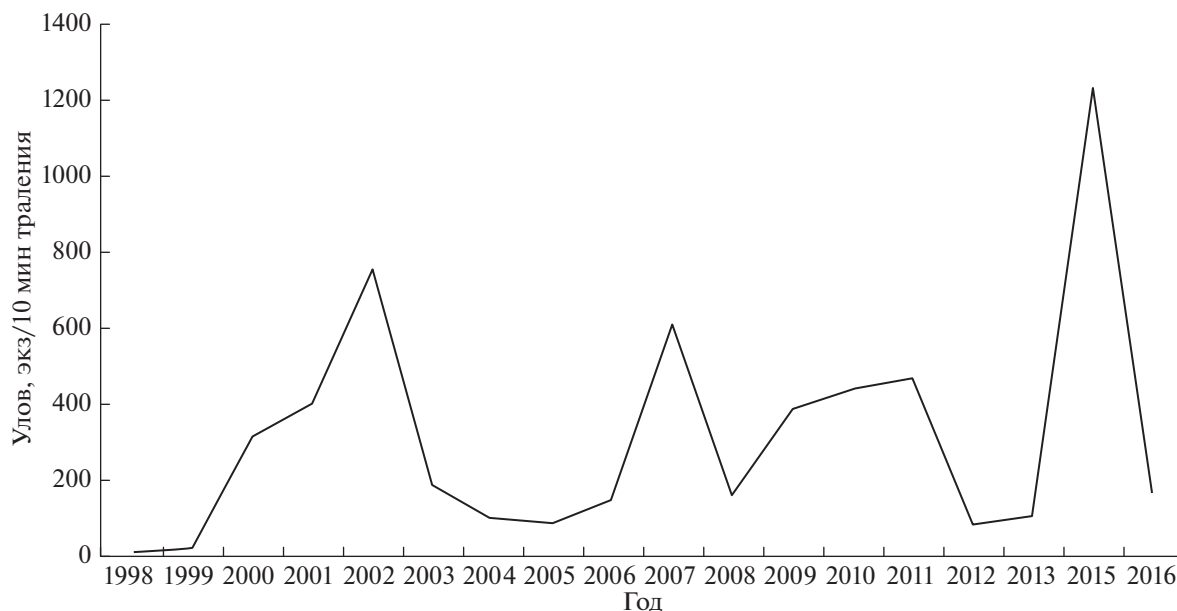


Рис. 1. Динамика уловов тюльки *Clupeonella cultriventris* в Рыбинском водохранилище в 1998–2016 гг.

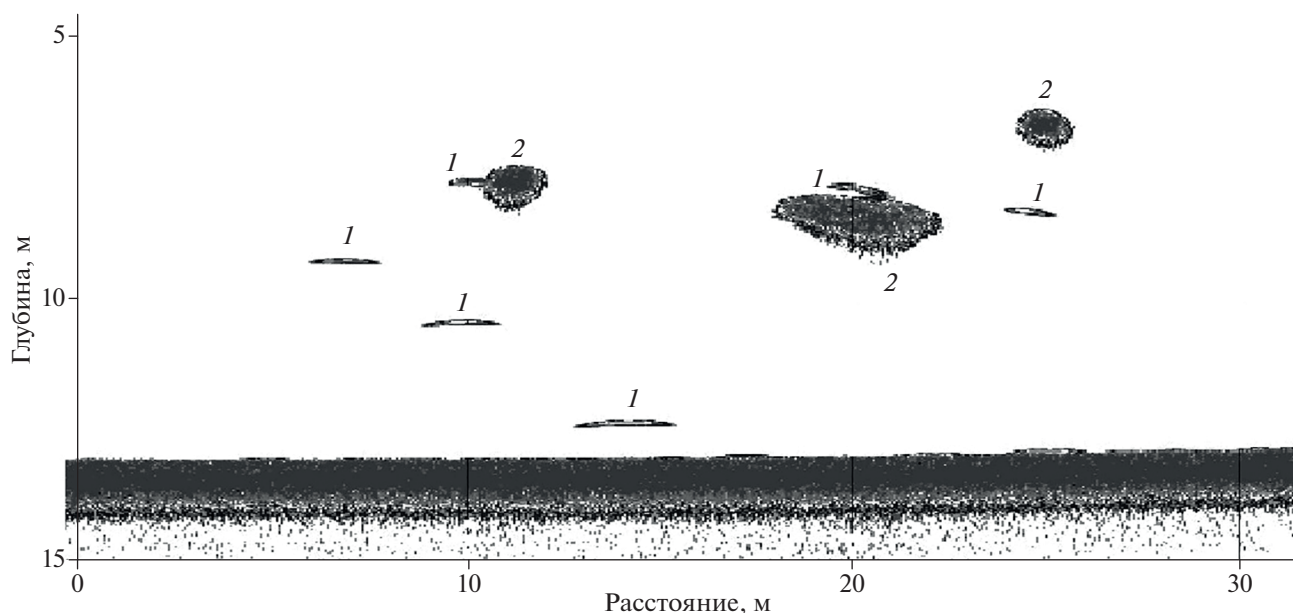


Рис. 2. Эхограмма распределения тюльки *Clupeonella cultriventris* в Рыбинском водохранилище в августе 2015 г.: 1 – эхоотметки крупных рыб, 2 – скопления тюльки.

крупные хищники ($SL \geq 450$ мм) составляли в уловах всего 7.6%, а мелкие ($SL < 300$ мм) – 18.1%.

Возрастной состав судака на сравниваемых биотопах тоже различался (рис. 3б). На русловых участках отмечены особи в возрасте 1+–13+. Кривая их распределения имеет два модальных класса – 4+ (25.5%) и 8+ (17.4%). Возрастные группы 1+–3+ составляли 15.2% улова, 5+–7+ – 31.9%, 8+–11+ – 26.2%, 12+–13+ – 1.2%. На пойме

встречались судаки в возрасте 1+–10+. Кривая их распределения была одновершинной с модальным классом 4+ (32.5%). По численности здесь доминировали особи в возрасте 5+–7+ (44%), более старые рыбы составляли 3.1%, а возрастные группы 1+–3+ – 20.4% улова.

Таким образом, в выборке из русла присутствовали более крупные по размерам и старшие по возрасту рыбы, чем в выборке из поймы.

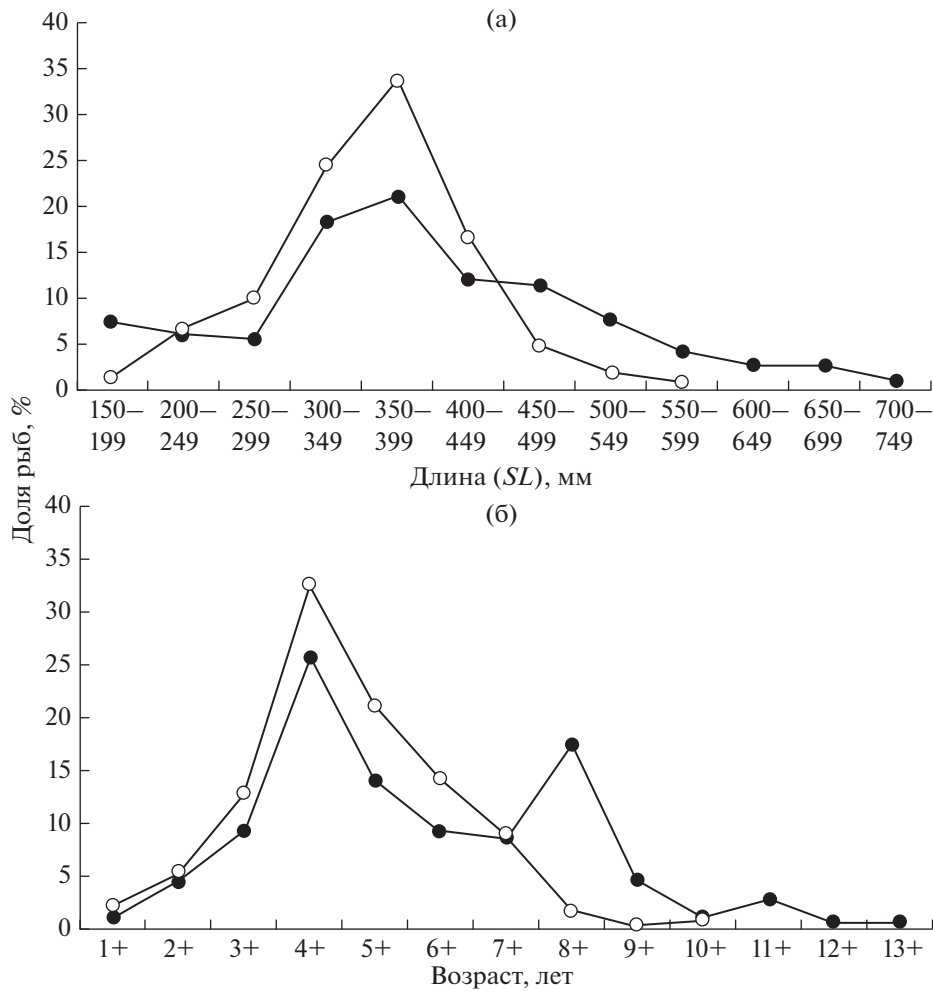


Рис. 3. Размерный (а) и возрастной (б) состав судака *Sander lucioperca* на русловых (●) и пойменных (○) участках Рыбинского водохранилища в 2007–2016 гг. Число исследованных рыб: русло – 247 экз., пойма – 258 экз.

Питание судака. Спектр питания судака Рыбинского водохранилища в 2007–2016 гг. включал 15 видов рыб: тюлька, окунь, ёрш, плотва *Rutilus rutilus*, синец *Abramis ballerus*, лещ *A. brama*, густера *Blicca bjoerkna*, чехонь *Pelecus cultratus*, карась *Carassius auratus*, уклейка *Alburnus alburnus*, молодь судака, бёрш *Sander volgensis*, щука *Esox lucius*, щиповка *Cobitis taenia*, ряпушка *Coregonus al-bula*.

На русловых участках водохранилища видовой состав пищи судака заметно различался. Так, в Центральном плёсе (рис. 4а) тюлька оставалась его постоянным и основным кормовым объектом (30–52% общего числа жертв) во все годы наблюдений¹, несмотря на значительные колебания её численности в уловах пелагического трала. Заметную роль в питании судака имели также два

вида местной фауны – ёрш и окунь. В Шекснинском плёсе тюлька входила в число основных кормовых объектов питания судака только в 2008, 2009 и 2016 гг. (рис. 4б). В 2011–2012 гг. потребление вселенца резко сократилось, несмотря на то, что самые высокие уловы тюльки в этом районе были зарегистрированы именно в 2011 г. На русловых участках Шексны хищники интенсивно откармливались местными видами: окунем, ершом и синцом, а лещ и плотва были второстепенными объектами питания. В Моложском плёсе (рис. 4в) тюлька вообще не встречалась в желудках судака (2008–2009 гг.) или была второстепенным объектом откорма (2011–2012 гг.). Состав его пищи характеризовался почти ежегодной сменой основных кормовых объектов: в 2008 г. доминировал окунь (63%), в 2009 г. – ёрш (75%), в 2011–2012 гг. – плотва (40–48%), в 2016 г. – ёрш (32%) и тюлька (29%).

Из приведённых на рис. 4 данных видно, что в отдельные годы численность тюльки в учётных

¹ По техническим причинам у нас отсутствуют данные по составу пищи судака в 2015 г. – во время массовой вспышки численности тюльки в водоёме.

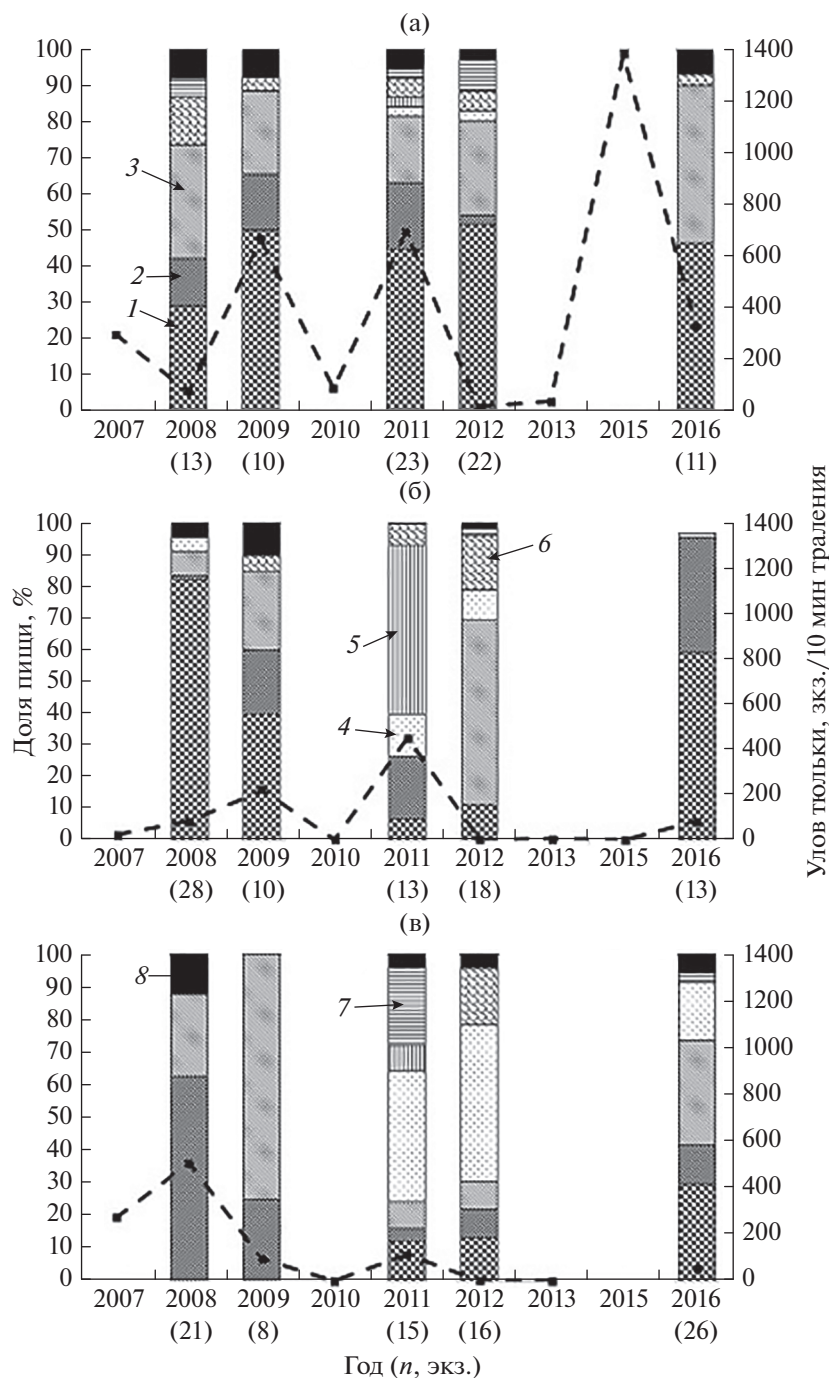


Рис. 4. Состав пищи судака *Sander lucioperca* на русловых участках Рыбинского водохранилища, осень 2007–2016 гг.: а – Центральный плёс, б – Шекснинский плёс, в – Моложский плёс; 1 – тюлька *Clupeonella cultriventris*, 2 – окунь *Perca fluviatilis*, 3 – ёрш *Gymnocephalus cernuus*, 4 – плотва *Rutilus rutilus*, 5 – синец *Abramis balerus*, 6 – лещ *A. brama*, 7 – судак, 8 – прочие виды рыб; (■) – уловы тюльки; (n) – число исследованных рыб.

уловах малькового трала не совпадала с её долей в рационе судака. Это свидетельствует о его избирательности по отношению к тюлке, поскольку она встречалась в желудках хищников в годы минимальных уловов и, наоборот, отсутствовала в годы относительно высокой численности. На ви-

довой состав пищи судака вспышка численности вселенца в 2015 г. продолжала оказывать влияние и на следующий год, особенно в Моложском и Шекснинском плёсах.

На пойменном участке Волжского плёса спектр питания судака более изменчивый и разнообраз-

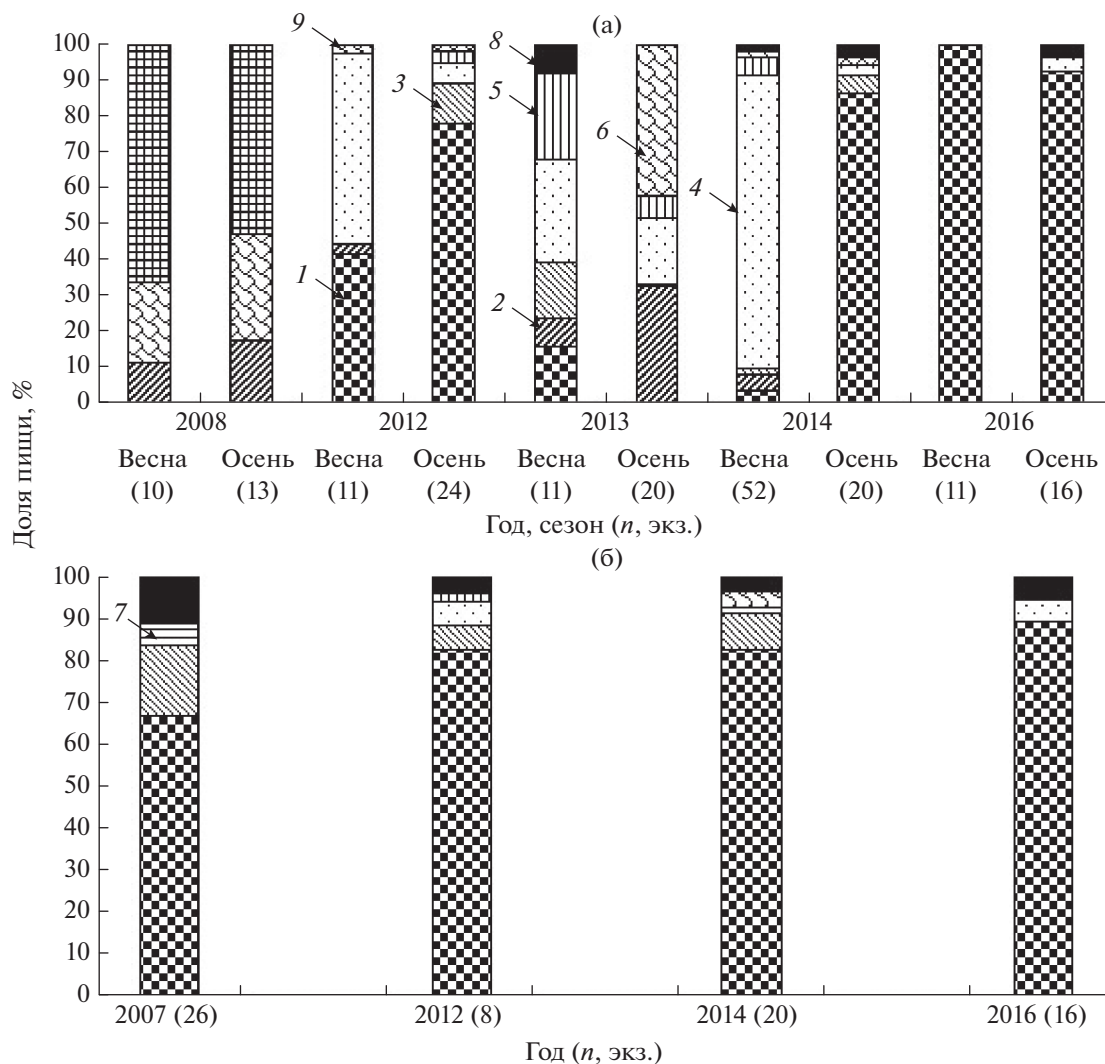


Рис. 5. Состав пищи судака *Sander lucioperca* в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища в весенний и осенний сезоны (а) и в декабре (б) 2007–2016 гг.; 9 – густера *Blicca bjoerkna*; 1–8 – см. на рис. 4.

ный, чем в русловых зонах водохранилища. Соотношение видов жертв в рационе судака в значительной степени зависит от обилия сеголеток того или иного вида в водоёме. По данным Столбунова (2016), в многоводные годы численность всей молоди и отдельных её видов в уловах в 1.5–2.0 раза выше, чем в маловодные; например, плотность рыб в скоплениях в многоводном 2013 г. превышала таковую в маловодном 2014 г. в 1.9 раза (3.9 против 2.1 экз/м²). В 2008 г. в связи с поздним нерестом фитофилов (акватории большинства прибрежных нерестилищ оказались незалитыми из-за низкого уровня воды в водоёме) наиболее многочисленными в стаях молоди были лещ и густера. Эти два вида и доминировали в пище судака в тот год, составляя в сумме >82%. Кроме них в его желудках встречался только окунь (рис. 5а). В многоводные годы, которые характеризуются ранним и эффек-

тивным нерестом фитофилов, спектр питания хищников был более широким: лещ, окунь, плотва, синец (2013 г.). В маловодный 2014 г. отчетливо прослеживалась сезонная смена рыб-жертв в рационе судака: весной он откармливался преимущественно на стаях плотвы, а осенью – на скоплениях тюльки, которая в это время проходила по русловому участку Волжского плёса на зимовку. Весной и осенью 2016 г. судак питался только тюлькой.

Определённый интерес представляют наши данные по питанию судака в декабре (рис. 5б). В 2007 г. пища была обнаружена в желудках 73% судаков, в 2012 г. – 75%, в 2014 г. – 100%, в 2016 г. – 92%. Среди жертв во все годы наблюдений доминировала тюлька (67–89%), преимущественно её 2-летки SL 60–80 мм; другие виды рыб имели второстепенное значение. Осенью тюлька начинает

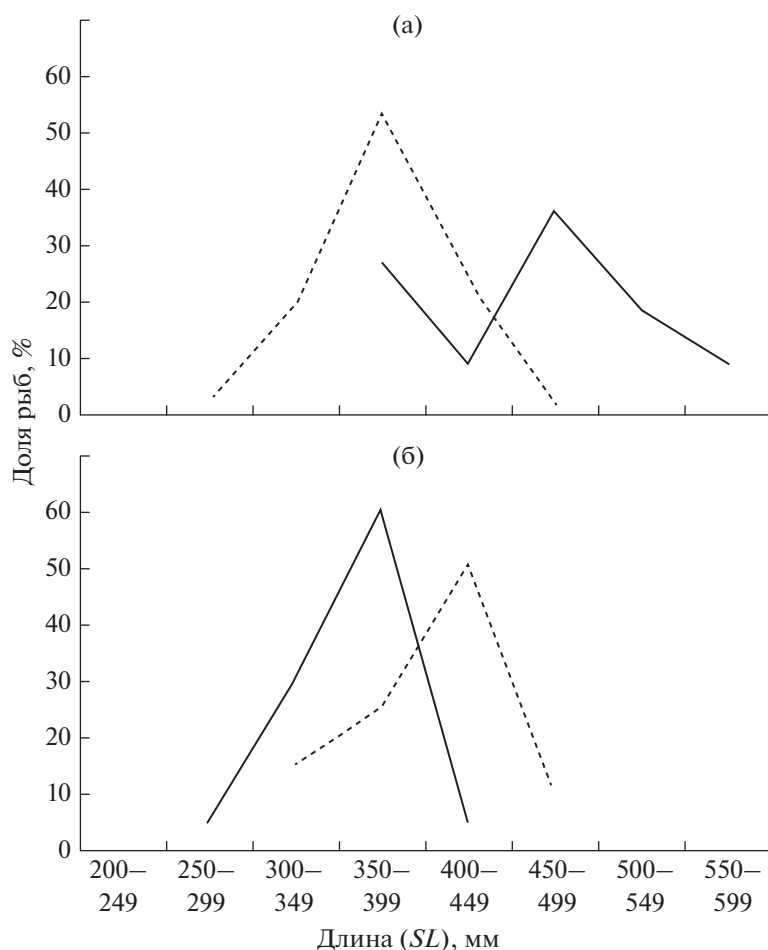


Рис. 6. Размерный состав судака *Sander lucioperca* в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища в многоводный 2013 (—) и маловодный 2014 (---) гг.: а — весна (соответственно 11 и 52 экз.), б — осень (20 и 20 экз.).

перемещаться к местам зимовки — в глубоководные районы речных плёсов с наличием стокового течения (Степанов, 2011). Во время перехода тьюльки к местам зимовки, а также в декабре судак откармливался на её скоплениях. Питались тьюлкой преимущественно крупные судаки ($SL > 400$ мм).

Размерный состав судака в годы разной водности. Весной многоводного 2013 г. (рис. 6а) на биотопах поймы доминировали по численности (72.8%) крупные (>400 мм) и старшие ($\geq 7+$) особи судака. Эту группу составляли уже отнерестившиеся самки (56%) и самцы (44%) с половыми продуктами VI–II стадии зрелости. Все они питались, но не очень активно. В их желудках находили по одному (редко два) экземпляру плотвы (33.2%), а также ерша, синца, карася и окуня (каждый вид по 16.7%).

Молодые судаки (SL 300–400 мм, 4+–6+) в большом количестве (90%) встречались на биотопах поймы осенью 2013 г. (рис. 6б). Они начали интенсивно питаться молодью рыб в конце сентября, когда сеголетки достигли $SL \geq 30$ мм, при

этом в одном желудке хищника встречалось по пять–семь жертв. В сентябре–октябре основу их рациона составили лещ (41.8%), окунь (32.7%) и плотва (18.2%). Весной следующего 2014 г. хищники этой размерной группы откармливались преимущественно годовиками плотвы (81.5%). Размеры годовиков плотвы, в стаях которой судак выбирал жертв, варьировали от 50 до 80 мм. В основном хищники поедали рыб SL 60–70 мм (80.3%). Более мелкую (SL 50–60 мм) и крупную плотву (SL 80–100 мм) судак захватывал в меньшем количестве (соответственно 3.6 и 16.1%).

Весной маловодного 2014 г. крупных судаков ($SL > 400$ мм, $\geq 7+$) в литорали водоёма не было (из-за низкого уровня воды).

Размеры жертв судака. На русловых участках водоёма в желудках судака была обнаружена тьюлька SL 20–100 мм (рис. 7а). Чаще всего они потребляли рыб SL 40–79 мм (89%), это взрослые особи возрастом 1+–2+. Мелкими ($SL < 40$ мм, масса 1–3 г) и крупными экземплярами ($SL \geq 80$ мм, 6–10 г), достигшими предельного возраста 3+

вселенца в водохранилище (Осипов, Кияшко, 2006; Кияшко и др., 2012), судаки питались крайне редко. На пойменных участках водоёма хищники потребляли тюльку SL 40–89 мм, доминировали среди них рыбы SL 60–79 мм (67.6%). Следует подчеркнуть, что мелкие особи этого вида (сеголетки $SL < 50$ мм) встречались в пище судаков ежегодно.

На русловых участках водоёма судак питался окунем разных размерных групп (SL 30–110 мм) и возраста (от сеголеток до взрослых рыб); с увеличением размеров жертвы её доля в пище хищника плавно уменьшалась (рис. 7б). Так, рыбы SL 40–49 мм составляли 23.5% общего числа съеденных окуней, SL 50–59 мм – 15.6%, SL 80–89 мм – 10.9%. Более крупные окуни (SL 90–110 мм) встречались в пище хищника в меньшем количестве (3.1–4.7%). На пойме судак питался в основном сеголетками окуня SL 50–59 мм (45.3%) и SL 60–69 мм (24.5%), а также его двухлетками SL 90–99 мм (17%).

Длина ерша в пище судака на русловых участках варьировала в пределах 30–130 мм (рис. 7в). Чаще всего в желудках хищников встречались особи SL 40–69 мм (68.9%). Размерный ряд ерша, изъятый из желудков судака, выловленного на пойменном участке, имеет сильно выраженную правостороннюю асимметрию с модальным классом SL 40–59 мм (58.3%). Доля более крупных ершей ($SL \geq 60$ мм) в рационе хищника была в 5.4 раза меньше, чем на русле (8.4 против 45.6%).

Наиболее широкий размерный ряд у плотвы – SL 30–180 мм (рис. 7г). На русловых зонах обитания судак выбирал не только двухлеток плотвы SL 80–89 мм (16.4%), но и более крупных особей SL 120–149 мм (33.3%) в возрасте от 3+ и старше. А на пойменном участке от предпочитал (73.6%) сеголеток и годовиков плотвы SL 47–99 мм, ведущих стайный образ жизни. Модальный класс составляли особи SL 50–69 мм (42.3%), ими питался судак в литорали водохранилища. Крупные жертвы ($SL \geq 100$ мм, возраст 2+ и 3+) встречались как в русловой зоне, так и на пойме; они, как правило, находились в желудках хищников поодиночке (редко по 2 экз.). Большей частью крупные жертвы разных видов встречались в желудках судака весной (после нереста) или летом, когда активность хищников понижена.

Приведённые на рис. 7 данные показывают, что на обоих исследованных биотопах водохранилища судак предпочитает поедать относительно мелкие кормовые объекты. Среди рыб-аборигенов жертвами хищника становились рыбы младших возрастных групп (наиболее многочисленная часть их популяций): среди окунёвых преобладали сеголетки, среди карповых – годовики. В скоплениях тюльки судаки поедали преимущественно взрослых особей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Судак – пелагический хищник, обитающий в открытой зоне озёр, рек и водохранилищ, подстерегающий и преследующий добычу (Фортунова, Попова, 1973; Попова, 1979). В Рыбинском водохранилище в период климатической нормы (1960–1970 гг.) судак образовывал многочисленные скопления вдоль затопленных русел рек, в эстуарных участках речных плёсов с глубинами до 14 м (Поддубный, 1971). Его основными кормовыми объектами в те годы были молодь окуня и ёрш, которыми питались особи всех размерных групп; важную роль в питании играли также плотва и корюшка *Osmerus eperlanus* (северный вселенец). В 1960-е гг. на долю этих четырёх видов приходилось 92% общего числа съеденных рыб-жертв (табл. 1). В этот период наблюдался рост численности данных видов рыб в водоёме (Рыбы ..., 2015). Местом откорма судаков была пелагиаль Центрального и всех речных плёсов. Наиболее интенсивно питался хищник в летне-осенние месяцы (Иванова, 1966).

В годы наших наблюдений (2007–2016 гг.) первое место в рационе судака Рыбинского водохранилища заняла тюлька (35.7%), которая стала доминирующим видом в пелагических скоплениях рыб с 2002 г. (Рыбы ..., 2015). Увеличение её численности произошло на фоне заметного снижения обилия таких значимых для судака видов жертв, как ёрш и молодь окуня (Герасимов и др., 2018). И, как следствие, их доли в пище хищника сократились соответственно в три и два раза по сравнению с годами климатической нормы (табл. 1). Судак интенсивно откармливался тюлькой как на русловых, так и на пойменных участках водоёма (соответственно 39.5 и 33.9% общего числа жертв). Доля представителей местной фауны изменялась в зависимости от района его нагула: в пелагиали судак в большей степени поедает окунёвых рыб (особенно ерша), а на пойме – плотву.

Пелагиаль Центрального и эстуарии речных плесов являются основным местом обитания и нагула особей судака старшего возраста (Рыбы ..., 2015). Тюлька в составе пищи судака русловых участков Центрального плёса встречалась ежегодно и в большом количестве (30–52% общего числа съеденных рыб). В то время как в Шекснинском плёсе она входила в число основных кормовых объектов хищника лишь трижды (в 2008, 2009 и 2016 гг.), в Моложском – один раз (в 2016 г.). В остальные годы вселенец становился второстепенным объектом откорма судаков или же вообще не встречался в спектре их питания (рис. 4). Важную роль в рационе хищников в такие годы играли рыбы-аборигены: ёрш, окунь, плотва, синец и другие.

Доля тюльки в составе пищи судаков не всегда находилась в прямой корреляции с её численно-

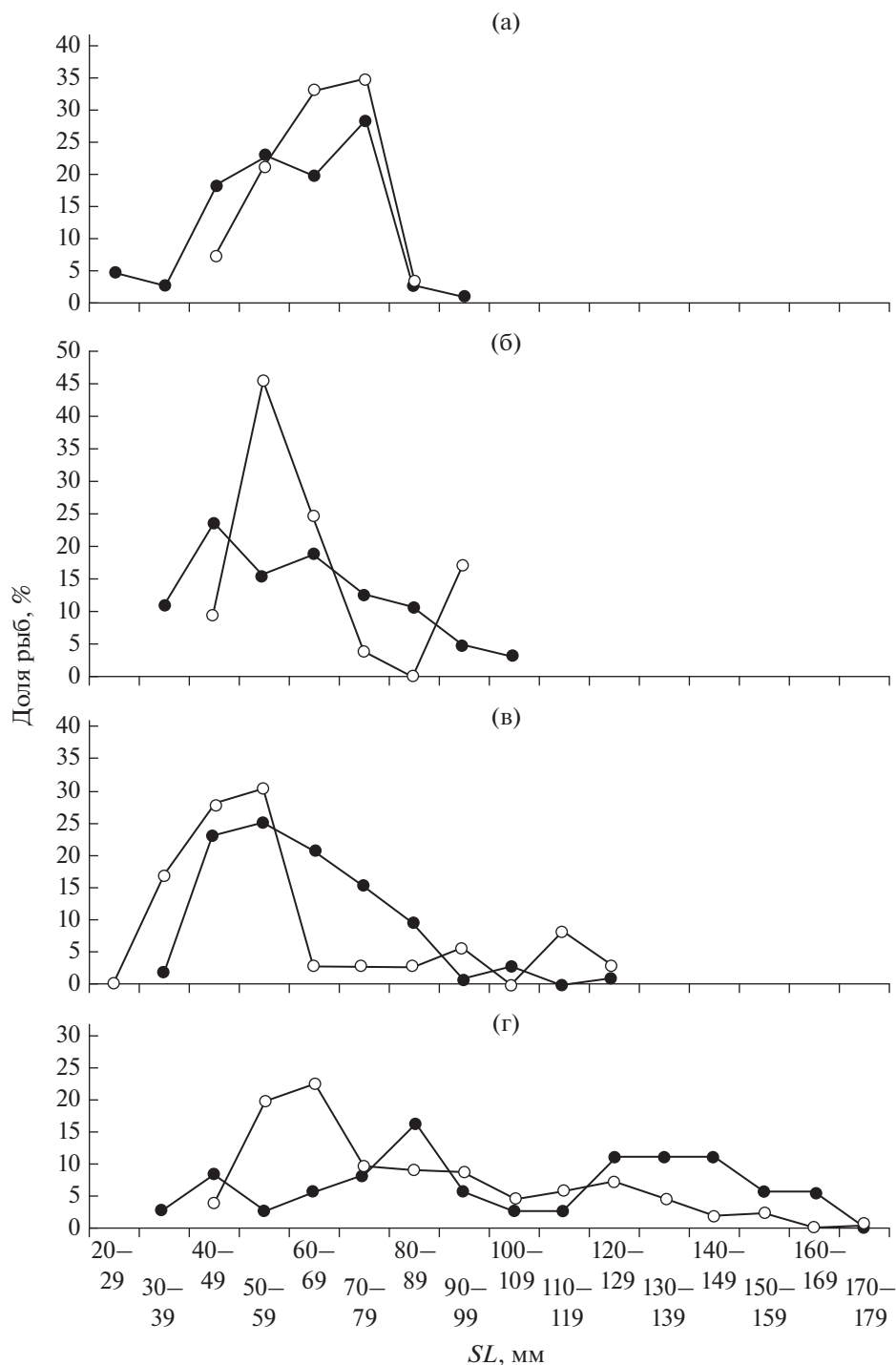


Рис. 7. Размеры (SL) жертв судака *Sander lucioperca* на русловых (—●—) и пойменных (—○—) участках Рыбинского водохранилища: а — тюлька *Clupeonella cultriventris*, б — окунь *Perca fluviatilis*, в — ёрш *Gymnocephalus cernuus*, г — плотва *Rutilus rutilus*.

стью в уловах малькового трала. Вселенец, например, встречался в желудках хищников и в годы минимальных уловов, что свидетельствует о наличии избирательности у судака по отношению к тюльке.

По мнению Карабанова (2013. С. 132) в отдельные годы в пелагиали Рыбинского водохранилища сохраняются зоны, на которых “могут нереститься тяготеющие к ним местные стада производителей”. Размножение даже незначительной

Таблица 1. Состав пищи судака *Sander lucioperca* Рыбинского водохранилища в разные периоды, % общего числа жертв

Компонент пищи	Годы наблюдений			
	1960–1962 (климатическая норма)	2007–2016 (потепление климата)		
	Весь водоём	Весь водоём	Русло	Пойма
Тюлька	–	35.7	39.5	33.9
Окунь	31.1	10.5	12.4	9.1
Ерш	28.0	13.3	24.7	5.0
Плотва	18.2	22.4	8.0	33.0
Корюшка	14.6	–	–	–
Прочие виды рыб	8.1	18.1	15.4	19.0

части тюльки в отдельных точках пелагической зоны способствует сохранению всей популяции, а также объясняет появление инвазийного вида в пище судака в разных плёсах то в одном, то в другом году. Подтверждает это предположение ежегодное наличие мелких сеголеток тюльки (*SL* 30–50 мм) в желудках судаков, выловленных в Центральном плёсе. На долю этой возрастной группы приходилось от 20 (2016 г.) до 100% общего количества тюльки, съеденной хищниками, что свидетельствует о регулярном размножении вселенца в самом глубоководном участке водоёма.

В спектре питания судака тюльку начали отмечать ещё в 1996–1999 гг., несмотря на её низкую встречаемость в уловах (Герасимов и др., 2018). В 2000–2003 г., когда вселенец достиг первого пика своей численности, он стал основным объектом питания не только судака (61% общего числа съеденных рыб), но и других хищных рыб (Степанов, Кияшко, 2008).

Тюлке как короткоцикловому раносозревающему виду рыб свойственны межгодовые флуктуации численности (Никольский, 1974; Рыбы ..., 2015). Период наших наблюдений охватывает годы как с относительно небольшими, так и с очень высокими уловами тюльки в 2015 г. (рис. 1), что позволяет сопоставить соотношение отдельных видов жертв в пище судака в годы с разной численностью излюбленного кормового объекта в водоёме (табл. 2). В период невысокой численности тюльки (2007–2014 гг.) её доля в питании судака уменьшилась одновременно с ершом, но значительно увеличилась доля плотвы (30%), что свидетельствует об изменении мест нагула судака. На следующий год после самой мощной вспышки численности вселенца в Рыбинском водохранилище (в 2016 г.) в составе пищи судака доминирующая роль тюльки (60.7%) снова восстановилась; второе место занимал ёрш. Ранее временную замену тюльки в рационе судака на плотву и окуня отмечали Степанов и Кияшко

(2008) летом 2003 г., когда резко сократилась численность вселенца в водоёме. Холодная зима 2002–2003 гг. в сочетании с низким уровнем воды привели к повсеместным заморам рыб, в том числе и тюльки; только к осени восстановилась её высокая доля в пище судака за счёт многочисленного поколения 2003 г. рождения.

Пойменные биотопы водохранилища, в которых размножаются фитофильные аборигенные виды рыб, являются важным источником кормовой базы судака. Сеголетки этих видов нагуливаются в районах нереста всё лето и отходят на глубину с падением уровня воды (Столбунов, 2007, 2016). Наиболее многочисленным видом в прибрежных группировках молоди является плотва, составляющая в отдельные годы до 90% скопления (Столбунов, 2016). Особи младших возрастных групп судака (4+–6+, *SL* 300–400 мм) интенсивно питаются сеголетками фитофильных рыб в сентябре–октябре и годовиками плотвы апреля–мае. В результате биотопы открытой и закрытой литорали стали местом откорма самой многочисленной группы рыб (58–68%) в популяции судака (рис. 3) как осенью, так и весной, независимо от уловленного режима отдельных лет. Таким образом, интенсивный откорм судака прибрежной молодью (мелкими формами плотвы, окуня и других видов), не имеющими коммерческой ценности, включает этого хищника в потребители прибрежного зоопланктона по цепочке: прибрежный зоопланктон → молодь рыб → судак (Гостев, Козловский, 1986).

Старшие возрастные группы судака (≥ 6 лет, *SL* > 400 мм) нагуливаются в пелагиали Центрального и речных плёсов, куда они возвращаются после нереста. Наибольшая интенсивность откорма рыб этой группы наблюдается с сентября по декабрь включительно, когда тюлька после окончания нагула поднимается в речные плёсы (Степанов, 2011). Для сравнения: в 1960–1970-е гг. (годы климатической нормы по: Литвинов, Ро-

Таблица 2. Состав пищи судака *Sander lucioperca* Рыбинского водохранилища в годы с разной численностью тюльки *Clupeonella cultriventris*, % общего числа жертв

Компонент пищи	Годы наблюдений			
	1996–1999	2000–2003	2007–2014	2016
	Герасимов и др., 2018	Степанов, Кияшко, 2008	Наши данные	
Тюлька	9.0	60.9	28.3	60.7
Окунь	28.0	5.3	13.0	9.7
Ёрш	2.0	27.0	14.7	18.1
Плотва	18.0	2.3	29.7	6.5
Судак	38.0	–	1.6	1.3
Прочие виды	5.0	4.5	12.7	3.7

щупко, 2010) судак интенсивно питался в августе–сентябре, в октябре–ноябре с понижением температуры воды активность его питания заметно ослабевала (Иванова, 1968). Например, в декабре 1960 г. из 127 выловленных особей питались 54 (42.5%), тогда как в декабре 2007–2016 гг. доля питающихся рыб была существенно выше – 73–100%. Подобное явление было отмечено в эти годы и для молоди рыб (Столбунов, 2016). Потепление климата в регионе (Литвинов, Законнова, 2012; Законнова, Литвинов, 2016) привело к более поздним срокам наступления ледостава и соответственно к увеличению продолжительности вегетационного периода. Удлинение вегетационного периода в водохранилище способствует продлению откорма старших особей в популяции хищников на скоплениях вселенца даже в зимний месяц.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о расхождении в сроках и местах откорма разных размерно-возрастных групп судака в середине второго десятилетия XXI в., что позволяет виду наиболее полно использовать кормовую базу водоёма. Занимая различные пищевые ниши, отдельные группы судака используют “имеющиеся в водохранилище разнообразие местообитаний, что способствует устойчивому функционированию водных сообществ” (Герасимов и др., 2005. С. 108) в меняющихся условиях среды при продолжающемся потеплении климата в регионе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690102-9 и № АААА-А18-118012690222-4 при частичной поддержке темы Президиума РАН № 0122-2018-0001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России. 2002. Т. 2 / Под редакцией Решетникова Ю.С. М.: Наука, 253 с.

Герасимов Ю.В., Столбунов И.А., Павлов Д.Д. 2005. Роль поведенческого полиморфизма в процессе внутрипопуляционной сегрегации экологических ниш у рыб // Матер. докл. Междунар. конф. “Поведение рыб”. М.: Акварос. С. 104–109.

Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Стрельников А.С. 2009. Динамика пелагических скоплений рыб и изменения в составе пищи окуневых на разных этапах формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища (1950–2008 гг.) // Матер. XXVIII Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Петрозаводск. С. 142–145.

Герасимов Ю.В., Стрельников А.С., Иванова М.Н. 2013. Динамика структурных показателей популяции судака Рыбинского водохранилища за период 1954–2010 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 1. С. 57–68. <https://doi.org/10.7868/S0042875213010050>

Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2018. Многолетние изменения роли местных и инвазийных видов рыб в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Там же. Т. 58. № 5. С. 507–522. <https://doi.org/10.1134/S0042875218040045>

Гостев С.Н., Козловский С.В. 1986. К вопросу о роли тюльки в питании судака Куйбышевского водохранилища // Биология внутр. вод. № 69. С. 33–36.

Девяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Вайновский П.А. 2012. О роли фитопланктона в формировании кислородного режима в связи с климатическими вариациями // Вода: химия и экология. № 12 (54). С. 68–74.

Законнова А.В., Литвинов А.С. 2016. Многолетние изменения гидроклиматического режима Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 75 (78). С. 16–22. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2016-10016>

Иванова М.Н. 1966. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ЛГПИ, 17 с.

Иванова М.Н. 1968. О воздействии судака на популяции некоторых видов рыб // Тр. ИБВВ АН СССР. № 16 (19). С. 166–181.

Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2014. Динамика питания хищных рыб Рыбинского водохранилища за период 1949–2012 гг. // Матер. докл. II Всерос. конф. “Совре-

- менное состояние биоресурсов внутренних водоемов”. Т. 1. М.: Полиграф-Плюс. С. 204–212.
- Карабанов Д.П. 2013. Генетические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae). Воронеж: Науч. книга, 179 с.
- Кияшко В.И., Слынько Ю.В. 2012. Динамика структуры и состояния популяций черноморско-каспийской тюльки верхневолжских водохранилищ // Матер. докл. Всерос. конф. “Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ”. Борок: Изд-во ИБВВ РАН. С. 117–119.
- Кияшко В.И., Карабанов Д.П., Яковлев В.Н., Слынько Ю.В. 2012. Становление и развитие популяции черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 5. С. 571–580.
- Ковалев И.Н. 1958. Справочные материалы по определению веса и длины тела некоторых видов рыб Дельты Волги по нижнеглоточным и нижнечелюстным костям // Тр. Астрахан. заповедника. Вып. 4. С. 237–267.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А. 2016. Обеспеченность пищей планктофагов в Рыбинском водохранилище в условиях потепления климата: динамика и продуктивность зоопланктона // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 74 (77). С. 77–92.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2016-10012>
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И. и др. 2018. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Там же. № 81 (84). С. 47–84.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10005>
- Литвинов А.С., Законнова А.В. 2012. Термический режим Рыбинского водохранилища при глобальном потеплении // Метеорология и гидрология. № 9. С. 91–96.
- Литвинов А.С., Роцупко В.И. 2010. Многолетние изменения гидрометеорологического режима Рыбинского водохранилища // Там же. № 7. С. 75–84.
- Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В. и др. 2012. Изменение термического режима и продуктивности фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата // Матер. докл. Всерос. конф. “Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ”. Борок: Изд-во ИБВВ РАН. С. 167–169.
- Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В. и др. 2014. Термический режим и продуктивность фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях изменения климата // Вода: химия и экология. № 12 (78). С. 108–112.
- Минеева Н.М., Корнева Л.Г., Соловьева В.В. 2016. Влияние факторов среды на фотосинтетическую активность фитопланктона водохранилищ реки Волга // Биология внутр. вод. № 3. С. 47–56.
<https://doi.org/10.7868/S0320965216030165>
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высш. шк., 357 с.
- Осинов В.В., Кияшко В.И. 2006. Особенности воспроизводства тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeiformes Clupeoidei) при вселении в пресноводные водоемы // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 4. С. 574–576.
- Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 312 с.
- Попова О.А. 1979. Питание и пищевые взаимоотношения судака, окуня и ерша в водоемах разных широт // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука. С. 93–112.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. 1972. Л.: Наука, 364 с.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015. Ярославль: Филигрань, 418 с.
- Сахарова Е.Г., Корнева Л.Г. 2018. Фитопланктон литорали и пелагиали Рыбинского водохранилища в годы с разными температурным и уровнем режимом // Биология внутр. вод. № 1. С. 11–18.
<https://doi.org/10.7868/S0320965218010023>
- Степанов М.В. 2011. Морфобиологическая характеристика черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordman) в Рыбинском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 23 с.
- Степанов М.В., Кияшко В.И. 2008. Роль тюльки (*Clupeonella cultriventris* Nordman) в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 4. С. 86–89.
- Столбунов И.А. 2007. Особенности распределения молоди рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Там же. № 4. С. 55–61.
- Столбунов И.А. 2016. Распределение, видовой состав и численность молоди рыб в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в разные по уровню режиму годы // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 2. С. 64–69.
- Фортунатова К.Р., Попова О.А. 1973. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М.: Наука, 298 с.
- Юданов К.И., Калихман И.Л., Теслер В.Д. 1984. Руководство по проведению гидроакустических съемок. М.: Изд-во ВНИРО, 124 с.