

УДК 597.56.591.53

ПИТАНИЕ НАЛИМА *LOTA LOTA* В СОВРЕМЕННЫХ УСЛОВИЯХ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2021 г. Ф. М. Шакирова¹, *, Ю. А. Северов¹, В. З. Латыпова²

¹Татарский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии – ТатарстанНИРО, Казань, Россия

²Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия

*E-mail: shakirovafm@gmail.com

Поступила в редакцию 21.02.2020 г.

После доработки 15.04.2020 г.

Принята к публикации 20.04.2020 г.

Исследовано питание налима *Lota lota* в современных условиях Куйбышевского водохранилища. Со снижением численности ерша *Gymnocephalus cernuus* в водохранилище началось постепенное освоение его ареала бычками (*Gobiidae*), которые в настоящее время составляют основу рациона налима. Доминирование чужеродных видов в питании налима свидетельствует о том, что он может выполнять роль регулятора численности вселенцев и биологического мелиоратора в водоёме.

Ключевые слова: налим *Lota lota*, спектр питания, трофические связи, чужеродные виды, адаптация, Куйбышевское водохранилище.

DOI: 10.31857/S0042875221010173

Проникновение чужеродных видов в водные и наземные экосистемы, наблюдаемое во многих районах Земного шара, стало причиной изменения не только их биогеографических границ, но также быстрого, нередко необратимого, преобразования видового разнообразия отдельных экосистем. Чужеродные виды, которым удаётся натурализоваться в новых условиях, нередко становятся доминантами в донных и пелагических сообществах водоёмов, значительно меняя их трофическую структуру и оказывая существенное воздействие на аборигенные виды (Яковлев, 1997; Биологические инвазии ..., 2004; Дгебуадзе, Павлов, 2007; Решетников, Попова, 2011). Вероятность того, что чужеродный вид заселит новый регион и создаст проблемы, зависит от ряда факторов и, в первую очередь, от биологических характеристик вида и условий среды в районе его внедрения. Дополнительными факторами являются климат, число проникающих видов, естественные конкуренты и наличие корма.

Учитывая активизацию вселения чужеродных видов в новые экосистемы в последние десятилетия, актуальность изучения этого процесса и выявление закономерностей протекания биологических инвазий очевидны. В настоящее время расширились и углубились исследования процессов инвазии и воздействия чужеродных видов на аборигенные (Гребневик ..., 2000; Биологические инвазии ..., 2004; Семенов, 2009; Слынько, Тер-

щенко, 2014; Шакирова и др., 2015). Результаты, полученные при исследовании видов-вселенцев в новых регионах, способствовали разработке методологии и способов контроля популяций натурализовавшихся видов и регулирования их численности с помощью аборигенных видов экосистем-реципиентов. Такой способ управления численностью видов-вселенцев является одним из действенных и перспективных (Дгебуадзе и др., 2007).

Цель работы – изучить спектр питания налима в Куйбышевском водохранилище после проникновения и натурализации в водоёме чужеродных видов, в первую очередь бычков (*Gobiidae*), и оценить их роль в питании налима.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по питанию налима собирали в Куйбышевском водохранилище в осенние и зимние периоды 2008–2018 гг. с судна-тральщика донным тралом, а также ставными сетями с ячейкой 36–80 мм. В местах траления глубины (по эхолоту) варьировали в пределах 18–31 м, в местах постановки сетей – 3–18 м.

Биологический анализ налима (63 экз.) проводили согласно общепринятой методике (Правдин, 1966): измеряли стандартную длину (*SL*) и массу тела, пол и стадию зрелости гонад, извлекали желудки. Пищевой комок взвешивали с точно-

Таблица 1. Состав пищи налима *Lota lota* Куйбышевского водохранилища (39 экз.), 2008–2018 гг.

Компонент пищи	Частота встречаемости, %	Доля, %	
		числа жертв	массы
Бычок-кругляк <i>Neogobius melanostomus</i>	67.7	43.8	58.4
Звёздчатая пугловка <i>Benthophilus stellatus</i>	3.2	0.6	3.2
Густера <i>Blicca bjoerkna</i>	9.7	1.9	2.3
Лещ <i>Abramis brama</i>	9.7	2.0	2.5
Судак <i>Sander lucioperca</i>	12.9	12.4	7.6
Бёрш <i>S. volgensis</i>	3.2	2.0	1.5
Переваренные рыбные остатки	22.6	–	15.1
Бокоплавцы (Amphipoda: Gammaridea)	16.1	21.6	6.3
Дрейссена <i>Dreissena</i> sp.	6.4	3.3	1.6
Речные раки <i>Pontastacus leptodactylus</i>	3.2	0.6	1.1
Мизиды <i>Paramysis</i> sp.	3.2	11.8	0.4

стью до 0.1 г. Всё содержимое разбирали по степени разрушения заглоченных объектов. Вид переваренных рыб-жертв определяли по парным костям равных размеров (глочные, нижнечелюстные и крышечные), собирая их попарно. Неопределённые рыбные остатки относили к группе рыбных остатков. Частоту встречаемости (ЧВ, %) пищевых компонентов вычисляли как отношение числа рыб, содержащих данную группу кормовых организмов, к общему числу питавшихся рыб (Руководство ..., 1961; Фортунатова, Попова, 1973; Методическое пособие ..., 1974).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованная выборка налима Куйбышевского водохранилища представлена особями *SL* 30–62 (в среднем 43.6) см и массой 234–2334 (651.9) г. Среди самцов 87.5% особей имели гонады IV стадии зрелости, 12.5% – II стадии; гонады 84.2% самок находились на IV стадии, а 15.8% – на II стадии.

В 15 желудках (из 63 исследованных) пищи не было, в 9 – пища была сильно переваренной, в остальных 39 в пищевом комке организмы были полупереваренные и не переваренные, что позволило определить видовой состав жертв и подсчитать их (табл. 1).

Доминирующим и наиболее часто встречающимся объектом питания налима был бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* – 67.7% ЧВ, 43.8% числа жертв и 58.4% массы, вклад звёздчатой пугловки *Benthophilus stellatus* был значительно меньше – соответственно 3.2, 0.6 и 3.2% (табл. 1). Эти бычки обнаружены в желудках 27 налимов, их число варьировало в пределах 3–6 (в среднем 5.1) экз. Молодь судака *Sander lucioperca* и бёрша *S. volgensis* (Percidae) отмечена в желудках 9 налимов; сеголетки леща *Abramis brama* и густеры *Blicca bjoerkna* (Cyprinidae) – 6. Доля окунёвых и кар-

повых рыб была существенно меньше в сравнении с бычками. У 6 налимов *SL* 30.0–42.5 см в пищевом комке обнаружены бокоплавцы (Gammaridea) – 1–11 экз/желудок; у одного налима *SL* 39 см – 18 мизид *Paramysis* sp. общей массой 0.25 мг.

По данным Аристовской (1935), в 1930-е гг. в средней Волге и пойменных озёрах Камы налим питался преимущественно беспозвоночными: во всех желудках налима *SL* 5.6–8.8 см (устье р. Свияги, август 1932 г.) обнаружено большое количество (до 79 экз.) хирономид (Chironomidae), остальные виды жертв встречались редко и единично. У молоди налимов (оз. Садок, апрель 1934 г.) и рыб *SL* 12.4–13.1 см (пойменное озеро на р. Ик, февраль 1934 г.) в желудках преобладали беспозвоночные животные (стрекозы (Odonata), *Cyclops* sp., *Acellus aquaticus*), характерные для прибрежных зарослей (Аристовская, 1935; Лукин, 1935). У более крупных налимов (р. Волга, январь 1934 г.) помимо большого количества Amphipoda (число не определено из-за высокой степени их переваренности) отмечены рыбы: в зимний период – подкаменщики *Cottus gobio*, а позже, в весенний, – караси *Carassius auratus gibelio* (Аристовская, 1935; Лукин, 1935).

В первые годы после образования Куйбышевского водохранилища в разные сезоны молодь потребляла только беспозвоночных, в основном бокоплавцов, а также речных раков *Pontastacus leptodactylus*, личинок хирономид, стрекоз и ручейников (Trichoptera), пиявок (Piscicola) и моллюсков (Mollusca) (Махотин, 1960, 1964). Состав пищи налимов промысловых размеров в основном был представлен рыбой. В зимний период в спектре его питания преобладали окунёвые рыбы, в небольшой степени присутствовали карповые – плотва *Rutilus rutilus*, густера, лещ, уклейка *Alburnus alburnus*. В остальные сезоны основу питания составляли также окунёвые, и в первую очередь –

Таблица 2. Компоненты пищи ерша *Gymnocephalus cernuus*, бычка-кругляка *Neogobius melanostomus*, звёздчатой пугловки *Benthophilus stellatus* и бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* Куйбышевского водохранилища

Компонент пищи	Ёрш ¹	Бычок-кругляк ²	Звёздчатая пугловка ³	Бычок-цуцик ³
Cladocera	+	+	–	+
Amphipoda	+	+	+	+
Isopoda (<i>Asellus aquaticus</i>)	+	–	–	–
Chironomidae (личинки)	+	+	+	+
Oligochaeta	+	–	–	–
Trichoptera	+	–	–	–
<i>Dreissena</i> sp.	+	+	+	–
Молодь рыб	+	+	–	–
Макрофиты	+	–	–	–

Примечание. Источник информации: ¹Аристовская, 1935, 1954; Егерёва, 1958, 1964; Махотина, 1960; ²Никуленко, 2005, 2006; Никуленко и др., 2005; Кириленко, Шемонаев, 2007; ³Никуленко, 2006; Кириленко, Шемонаев, 2007.

ёрш *Gymnocephalus cernuus* (до 61% ЧВ и 53% массы) (Махотин, 1964). На то, что ёрш является предпочитаемой жертвой налима, указывают и другие авторы (Аристовская, 1935; Маркун, 1936; Гомазков, 1961; Иванова, 1965; Ермолин, 1979; Решетников и др., 1982; Сабанеев, 1982; Зусмановский и др., 1997). На наш взгляд, это объясняется многочисленностью ерша в водоёмах в тот период и сходством биотопов обитания этих видов.

Но с 1980-х гг. во многих водоёмах европейской части России наблюдается снижение численности ерша, обусловленное ухудшением условий его обитания в связи с загрязнением и эвтрофикацией вод (Обыкновенный ёрш ..., 2016). Для ерша характерны резкие флуктуации численности (Егерёва, 1964; Рыбы ..., 2015). Некоторые авторы связывают это с усиленным прессом хищников (Егерёва, 1964), другие (Рыбы ..., 2015) – с паразитарными инвазиями, которые повторяются с периодичностью 32–33 года, или дефицитом кислорода в придонных слоях водохранилища, особенно на его русловых участках. На наш взгляд, снижение численности ерша в Куйбышевском водохранилище связано с эвтрофикацией и загрязнением вод. На дне водохранилища образовались многоступенчатые наслоения загрязняющих отходов, проявилась аккумулялирующая роль водохранилища (Степанова и др., 2004). Уменьшение численности ерша в Куйбышевском водохранилище, доля которого в уловах в разные сезоны года колеблется от 0.3 до 0.6%, а масса составляет 0.1% всего улова (Михеев и др., 2011), должно было отразиться и на пищевом спектре налима.

Из-за снижения численности ерша в Куйбышевском водохранилище места его обитания стали осваивать бычки. Это подтверждается увеличением численности бычка-кругляка в Волжском плёсе Куйбышевского водохранилища (Галанин, 2012), играющего сегодня существенную роль в питании налима. При дальнейшем росте численности

бычков в Куйбышевском водохранилище они могут стать конкурентами в питании аборигенных рыб-бентофагов, в том числе и ерша. Анализ имеющихся литературных данных по питанию ерша, бычка-кругляка, звёздчатой пугловки и бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* Куйбышевского водохранилища выявил большое сходство в спектрах их питания (табл. 2).

Основной пищей ерша всех размерных групп являются личинки хирономид (преимущественно *Procladius* и *Glyptotendipes*, в меньшей степени *Polypedilum* и *Cryptochironomus*); на втором месте – амфиподы, олигохеты и ручейники, которые играют большую роль в питании мелких ершей (Аристовская, 1935, 1954; Егерёва, 1958). По данным Махотиной (1960), крупные ерши потребляют только молодь *Dreissena*, а её взрослые особи недоступны рыбам; при этом ёрш отдаёт явное предпочтение хирономидам и в меньшей степени амфиподам и олигохетам.

В питании бычка-кругляка Куйбышевского водохранилища доминируют моллюски (*D. polymorpha* и *D. bugensis*) – 69.4% ЧВ и 88.3% массы пищи; вторую позицию занимают бокоплавы (в основном *Dikerogammarus* и *Pontogammarus*), третью – хирономиды (*Cricotopus*, *Polypedilum*, *Orthocladius*, *Psectrocladius*, *Cryptochironomus*, *Procladius* и др.) (Никуленко, 2006). Тогда как у других обитающих сегодня в Куйбышевском водохранилище бычков (звёздчатой пугловки, бычка-цуцика, бычка-головача *Neogobius gorlap*), как и у ерша, основными компонентами пищи по частоте встречаемости и по массе являются бокоплавы и хирономиды (Никуленко, 2006; Кириленко, Шемонаев, 2007).

Таким образом, благодаря необычайной эврибионтности бычки широко расселились в Куйбышевском водохранилище и стали доступным объектом питания налима, заменив ерша – некогда

основного компонента его питания. По всей видимости, по аналогичному сценарию в настоящее время происходит изменение спектра питания и налима Рыбинского водохранилища, в которое бычки проникли значительно позже, но уже становятся объектами питания этого хищника (Рыбы ..., 2015). На наш взгляд, смена основного трофического компонента у налима прошла без существенного воздействия на его популяцию (хотя следует оговориться, что в этом направлении комплексные исследования в Куйбышевском водохранилище ведутся в небольшом объёме). Натурализовавшиеся вселенцы становятся доступным кормом для аборигенных хищных видов, снижая тем самым пресс хищников на молодь ценных в промысловом отношении рыб. Однако поиск регуляторов численности видов-вселенцев остаётся весьма актуальным и требует комплексного изучения трофических связей вселенцев с аборигенными видами.

ВЫВОДЫ

1. Со снижением численности ерша в Куйбышевском водохранилище началось постепенное освоение его ареала бычками, проникшими в водоём. Широко расселившись в водохранилище, бычки стали важным и доступным объектом питания налима, потеснив ерша — некогда основного компонента его питания.

2. В настоящее время бычки составляют существенную долю рациона налима. При этом потеря налимом своего основного компонента питания (ерша) не сказалась отрицательно на его популяции, так как достаточно высокая численность бычков в водоёме и их доступность обеспечивают этого хищника пищей.

3. Новая цепь питания налима бычками в Куйбышевском водохранилище указывает на то, что налим может выполнять роль регулятора численности вселенцев (бычков) и биологического мелиоратора.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Правительства Республики Татарстан в рамках научного проекта № 18-44-160023.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристовская Г.В. 1935. К вопросу о питании некоторых волжско-камских рыб // Тр. Татар. отд. ВНИОРХ. Вып. 2. С. 45–74.
Аристовская Г.В. 1954. Питание рыб бентофагов Средней Волги и их пищевые взаимоотношения // Там же. Вып. 7. С. 76–133.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. 2004 / Под ред. Алимова А.Ф. и др. М.: Т-во науч. изд. КМК, 436 с.

Галантин И.Ф. 2012. К вопросу о расселении бычков родов *Neogobius* и *Proterorhinus* в прибрежье Куйбышевского водохранилища // Рос. журн. биол. инвазий. № 1. С. 32–38.

Гомазков О.А. 1961. Сезонные изменения интенсивности пищеварительных процессов у налима // Вопр. ихтиологии. Вып. 17. С. 75–82.

Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (*A. agassis*) в Азовском и Черном морях: биология и последствия вселения. 2000 / Под ред. Воловика С.П. Ростов н/Д.: БКН, 500 с.

Дгебуадзе Ю.Ю., Павлов Д.С. 2007. Вчера, сегодня и завтра инвазий чужеродных видов в Российской Федерации // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 337. С. 71–82.

Дгебуадзе Ю.Ю., Слынько Ю.В., Павлов Д.С. 2007. К разработке научных основ контроля чужеродных видов на территории РФ // Тез. докл. Междунар. конф. “Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем”. Ростов н/Д.: Изд-во ЮНЦ РАН. С. 347–348.

Егерова И.В. 1958. Питание молоди рыб в первый год существования Куйбышевского водохранилища // Тр. Татар. отд. ВНИОРХ. Вып. 8. С. 178–205.

Егерова И.В. 1964. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Куйбышевского водохранилища // Там же. Вып. 10. С. 142–162.

Ермолин В.П. 1979. Воздействие хищников на популяции рыб в Саратовском водохранилище // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 3(116). С. 476–481.

Зусмановский Г.С., Назаренко В.А., Алеев Ф.Т., Сухов С.Ю. 1997. К вопросу о питании налима (*Lota lota* L.) в Куйбышевском водохранилище // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 151–152.

Иванова М.Н. 1965. Сезонные изменения в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 5. Вып. 1(34). С. 127–134.

Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В. 2007. Состав пищи некоторых рыб-вселенцев в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах // Матер. Междунар. науч. конф. “Ихтиологические исследования на внутренних водоёмах”. Саранск: Изд-во МГУ. С. 77–78.

Лукин А.В. 1935. К биологии волжского налима // Тр. Татар. отд. ВНИОРХ. Вып. 2. С. 75–86.

Маркун М. И. 1936. К систематике и биологии налима р. Кама // Изв. Биол. НИИ при ПГУ. Т. 10. Вып. 6. С. 211–237.

Махотин Ю.М. 1960. Рост, питание и плодовитость налима Куйбышевского водохранилища // Тр. Татар. отд. ГосНИОРХ. Вып. 9. 291–296.

Махотин Ю.М. 1964. О питании налима Куйбышевского водохранилища // Там же. Вып. 10. С. 163–165.

Махотина М.К. 1960. Питание ерша Куйбышевского водохранилища в 1959 году // Там же. Вып. 9. С. 188–194.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых взаимоотношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 244 с.

Михеев В.А., Назаренко В.А., Саблин С.Г. 2011. Динамика ихтиофауны Старомайнского залива Куйбышевского водохранилища // Матер. Всерос. науч. конф.

- “Экологические проблемы пресноводных рыбохозяйственных водоёмов России”. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 238–241.
- Никуленко Е.В. 2005. Питание бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах // Тез. докл. II Междунар. симп. “Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Борок: Изд-во ИБВВ РАН. С. 157–158.
- Никуленко Е.В. 2006. Особенности питания рыб-вселенцев понто-каспийского комплекса (сем. Gobiidae Bonaparte, 1832) в водоёмах Средней и Нижней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВВ РАН, 20 с.
- Никуленко Е.В., Шемонаев Е.В., Евланов И.А. 2005. Экология бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Gobiidae) в водоёмах Средней Волги // Изв. СамарНЦ РАН. Вып. 4. С. 302–305.
- Обыкновенный ёрш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758). Систематика, морфология, образ жизни и роль ерша в экосистемах. 2016 / Под ред. Решетникова Ю.С., Поповой О.А. М.: Т-во науч. изд. КМК, 279 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Решетников Ю.С., Попова О.А. 2011. Влияние вида-вселенца на экосистему реки Пасквик // Матер. Всерос. науч. конф. “Экологические проблемы пресноводных рыбохозяйственных водоёмов России”. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 294–298.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 246 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР, 263 с.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015 / Под ред. Герасимова Ю.В. Ярославль: Фелигрань, 418 с.
- Сабанеев Л.П. 1982. Рыбы России: жизнь и ловля (уже-ные) наших пресноводных рыб. Т. 1. М.: Физкультура и спорт, 384 с.
- Семенов Д.Ю. 2009. Роль чужеродных видов в питании хищных рыб Куйбышевского водохранилища // Изв. СамарНЦ РАН. Т. 11. № 1. С. 181–184.
- Слынько Ю.В., Терещенко В.Г. 2014. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна (разнообразии, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптации). М.: Полиграф-Плюс, 238 с.
- Степанова Н.Ю., Латыпова В.З., Яковлев В.А. 2004. Экология Куйбышевского водохранилища: донные отложения, бентос и бентосоядные рыбы. Казань: Изд-во АН РТ, 227 с.
- Фортунатова К.Р., Попова О.А. 1973. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М.: Наука, 298 с.
- Шакирова Ф.М., Северов Ю.А., Латыпова В.З. 2015. Современный состав чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища и возможности проникновения новых представителей в экосистему водоёма // Рос. журн. биол. инвазий. № 3. С. 77–98.
- Яковлев В.Н. 1997. Неогенез (быстрое формообразование) у рыб бассейна Волги // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 31.