

УДК 597.541.597.552.3.574.34(282.247.413.5)

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СНЕТКА – ФОРМЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ КОРЮШКИ *OSMERUS EPERLANUS* (OSMERIDAE) – И ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКОЙ ТЮЛЬКИ *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* (CLUPEIDAE) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В ПЕРИОД ИХ СОВМЕСТНОГО ОБИТАНИЯ

© 2023 г. Ю. В. Герасимов¹*, А. С. Комарова¹, А. Ф. Тарлева¹,
Ю. И. Соломатин¹, М. И. Базаров¹, Э. С. Борисенко²

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

²Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: gu@ibiw.ru

Поступила в редакцию 20.09.2022 г.

После доработки 07.12.2022 г.

Принята к публикации 19.12.2022 г.

Обобщены данные за 23-летний период (2000–2022) по динамике численности и распределению снетка (форма европейской корюшки *Osmerus eperlanus*) и черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* в Рыбинском водохранилище. Снеток доминировал в пелагиали водохранилища с 1950-х до середины 1990-х гг. В результате аномально низкого уровня воды в водохранилище в 1996 г. и аномального (для этого водоёма) в последующие годы прогрева воды вид в 2002 г. исчез из ихтиофауны водохранилища. Тюлька, вселившись в водохранилище в середине 1990-х гг., дала вспышку численности в начале 2000-х гг. (в период депрессивного состояния популяции снетка) и в настоящее время доминирует в пелагиали водохранилища. С начала 2000-х гг. отмечены два периода, когда снеток на фоне высокой численности тюльки встречался на большей части Рыбинского водохранилища. При высокой температуре воды в 2010 и 2021 гг. и низком её уровне в 2014 г. снеток опять исчезал. Для периодов совместного обитания тюльки и снетка отмечено значительное сходство в питании особей обоих видов размером до 80 мм. Снеток большего размера питался более крупным планктоном, а в летний период ещё и рыбой. В настоящее время основным лимитирующим фактором, негативно влияющим на восстановление популяции снетка в Рыбинском водохранилище, является аномальный прогрев водной толщи в отдельные годы.

Ключевые слова: снеток, тюлька, доминирование, распределение, плотность, питание, уровенный режим, температура воды.

DOI: 10.31857/S0042875223040082, **EDN:** RNFPWK

Снеток (форма европейской корюшки *Osmerus eperlanus*) и черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* – два мелких короткоцикло-вых вида-вселенца Рыбинского водохранилища. Снеток доминировал в пелагиали водохранилища с 1950-х до середины 1990-х гг., тюлька – с начала 2000-х гг. по настоящее время.

До зарегулирования р. Волга на её затопленном в настоящее время участке снеток периодически появлялся (Арнольд, 1925), но его натурализация в речных условиях не происходила. После зарегулирования первые сведения о появлении снетка в Рыбинском водохранилище поступили от рыбаков в 1943 г., т.е. он появился в первый же год после заполнения водохранилища и стал постоянно отмечаться в контрольных уловах. В 1949 г. был органи-

зован промышленный вылов снетка с применением мелкой орудий лова (Васильев, 1950). За всё время обитания вида в Рыбинском водохранилище трижды наступали периоды, когда популяция снетка резко снижала численность. Причиной этого становились аномально жаркие летние месяцы и низкие уровни заполнения водохранилища. Влияние температуры обусловлено тем, что снеток является холодноводным видом, верхнее (летальное) значение температуры воды для него составляет 26–27°C (Иванова, Лапкин, 1982). В аномально жарком 1972 г. в течение летних месяцев температура воды не опускалась ниже 25°C, среднемесячная температура в июле превысила многолетнюю норму (19.6°C) почти на 6°C. (Буторин и др., 1982). Столь высокие для Рыбинского водохранилища того периода летние значения

температуры воды привели к гибели большей части популяции снетка. Уловы сократились в 35 раз (Иванова, 1982).

Для популяции снетка, который является псаммофилом, критичными являются и очень низкие уровни заполнения водохранилища, когда остаются необводнёнными песчаные мелководья, на которых нерестится снеток. Так, в 1952 г. в период нереста снетка уровень воды оказался ниже среднемноголетнего на 1.58 м. При этом оказались не залитыми >700 км² побережья, т.е. все площади, пригодные для нереста снетка. В результате численность популяции вида резко сократилась, уловы упали в 10 раз — с 150 т в 1952 г. до 15 т в 1953 г. (Васильев, 1955).

Подобная ситуация сложилась и в 1996 г. при ещё более низком уровне заполнения водохранилища, чем в 1952 г. В мае 1996 г. оказались не залитыми 854 км² мелководий, поскольку на период нереста снетка уровень воды оказался ниже среднемноголетнего на 1.7 м. В результате осенью этого года в контрольных уловах было отмечено всего 19 особей в возрасте 1+ и 2+. Сеголетки в уловах отсутствовали. Уловы снетка уменьшились с 1045–2117 экз/10 мин траления в 1994–1995 гг. до 37 экз/10 мин траления в 1996 г. В 1998 г. при дальнейшем снижении численности вида изменилось и его распределение — впервые за несколько предшествующих десятилетий снеток был обнаружен лишь на 50% контрольных траловых станций, а в 2002 г. он полностью исчез из Рыбинского водохранилища.

Описанные события оказались критическими для популяции снетка, который до настоящего времени так и не восстановил свою численность в Рыбинском водохранилище (Рыбы ..., 2015).

Черноморско-каспийская тюлька впервые в Рыбинском водохранилище была обнаружена в 1993 г. в улове пелагического трала (три половозрелые особи в возрасте 3+) на контрольной станции у западного берега водоёма. В этом году снеток встречался на всех траловых контрольных станциях, а его улов за 10 мин траления пелагическим тралом составлял от 1000 до 2000 особей (Рыбы ..., 2015).

Начиная с года её обнаружения, а также на фоне снижения численности и встречаемости снетка после 1996 г. тюлька вплоть до 1998 г. включительно продолжала единично встречаться в уловах на одной или двух контрольных траловых станциях вдоль западного побережья Рыбинского водохранилища. В этот период в пелагиали Рыбинского водохранилища доминировала молодь ельцовых (*Leuciscidae*) и окунёвых (*Percidae*) видов рыб: леща *Abramis brama* (13.8%), синца *Balinerus ballerus* (14.4%), плотвы *Rutilus rutilus* (24.0%), судака *Sander lucioperca* (19.0%) и окуня *Perca fluviatilis* (6.0%). Их доля (по численности) в уловах

пелагического трала составляла ~80% (Герасимов и др., 2018а).

Заметное нарастание численности тюльки было отмечено в 1999 г. (до 33 экз/10 мин траления), при этом она образовывала пелагические скопления в затопленных руслах рек Молога и Шексна, а её встречаемость увеличилась до 60%. В 2000 г. она встречалась уже на всех контрольных траловых станциях, её уловы достигали в среднем 300 экз/10 мин траления, а в 2002 г. уже были отмечены уловы, достигавшие 1400 экз/10 мин траления (Рыбы ..., 2015).

Появление тюльки в водохранилище в первой половине 1990-х гг. совпало с развитием процесса потепления, в результате чего заметно повысилась температура воды в водоёмах верхней Волги, в том числе и в Рыбинском водохранилище (Литвинов, Законнова, 2012). Это, вероятно, стало одной из причин того, что популяция холодноводного снетка не смогла восстановиться после неблагоприятного для неё 1996 г. Тюлька, вселившаяся в водоём в период депрессивного состояния популяции снетка, с 2002 г. остаётся доминирующим видом в пелагиали Рыбинского водохранилища, составляя в некоторые годы до 99% общей численности рыб в уловах пелагического трала.

С 2000 г. отмечено два периода, когда снеток на фоне высокой численности тюльки в небольшом количестве начинал встречаться на большей части акватории Рыбинского водохранилища, что создаёт предпосылки для возможного восстановления популяции снетка в Рыбинском водохранилище при благоприятных климатических условиях.

За 23-летний период доминирования тюльки в пелагиали Рыбинского водохранилища при значительных среднегодовых и сезонных изменениях температуры и уровня воды не отмечено негативного влияния этих факторов на её популяцию. Предполагается, что наиболее вероятным сценарием будет совместное обитание снетка и тюльки в пелагиали водохранилища. Для оценки возможного уровня конкуренции между этими видами требовалось исследовать их питание и распределение при совместном обитании. Впервые такая возможность представилась в 2019–2020 гг., когда численность и встречаемость снетка достигли максимальных значений за весь период доминирования тюльки.

Цель работы — исследовать распределение снетка и тюльки в Рыбинском водохранилище в период их совместного обитания с 2000 г., исследовать их питание в 2019 и 2020 гг. (когда для 2000-х гг. была отмечена наибольшая численность снетка) и оценить вероятность восстановления популяции снетка в водоёме.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Плотность распределения и размерно-видовой состав рыбного населения Рыбинского водохранилища определяли во время ежегодных (в июне, июле и октябре) судовых экспедиций методом тралово-акустической съёмки с борта научно-исследовательского судна ИБВВ РАН, оснащённого гидроакустической аппаратурой и разноглубинными тралами.

Траления проводили на 20 стандартных траловых станциях по всей акватории водохранилища. Отлов рыб в пелагиали осуществляли пелагическим тралом с горизонтальным раскрытием 17 м, вертикальным — 1.8 м, ячеей в кутке — 4 мм. Длина ваеров 75 м, продолжительность траления 10 мин, скорость судна ~ 4.5 км/ч.

На каждой станции проводили два траления. Одно — в поверхностном слое, второе — на горизонтах от 2 до 6 м в зависимости от вертикального распределения рыб, которое оценивали по данным гидроакустической съёмки, проводимой при каждом тралении.

Гидроакустическая аппаратура в 1980 г. была представлена научным эхолотом Simrad EY-M ("Simrad", Норвегия) (рабочая частота 70 кГц, диаграмма направленности 10°), в 2000-е гг. — научным эхолотом Simrad EY500 с антенной ES120-7C (рабочая частота 120 кГц, расщеплённый луч, круговая диаграмма направленности, угол луча 7°). Съёмки проводили согласно современным методикам и рекомендациям (Юданов и др., 1984, Simmonds, MacLennan, 2005; Parker-Stetter et al., 2009).

Снетка и тюлька для исследования питания отбирали во время съёмок 2019 и 2020 гг. из тех траловых уловов, в которых встречались одновременно оба вида. Средний размер, массу рыб и видовой состав скоплений определяли по траловым уловам, которые обрабатывали в судовой лаборатории согласно общепринятой методике (Правдин, 1966), кроме особей, отобранных на исследование питания.

Для последующего исследования питания особей тюльки и снетка замораживали целиком. Их биоанализ и исследование содержимого желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) проводили после разморозки в лабораторных условиях по окончании судовой экспедиции. Всего в 2019 г. в октябре было отловлено 122 экз. снетка, в 2020 г. в июне — 60, в июле — 47, в октябре — 23 экз. Все эти особи были взяты для исследования их питания. В таком же количестве из уловов отбирали и тюльку. В экспедициях 2021 и 2022 гг. снеток в уловах пелагического трала не обнаружен.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика численности и распределение. С 2000-х по 2020-е гг. численность снетка в акватории Ры-

бинского водохранилища оставалась на очень низком уровне (рис. 1). Его средняя численность в улове за 10 мин траления пелагическим тралом 0.8 ± 0.5 экз. (рис. 1а), при этом в период с 2005 по 2022 гг. она варьировала от 0 до 18 экз/мин траления. Доля снетка (по численности) в уловах пелагического трала в среднем составляла $0.18 \pm 0.12\%$ (рис. 1б). Максимальной численности после первого исчезновения в 2002 г. снеток достигал в 2018–2019 гг. В 2002–2004, 2010–2011 и 2021–2022 гг. снеток вообще не встречался в траловых уловах.

Во всех случаях исчезновение снетка происходило в годы с высокой среднемесячной температурой воды в июле (рис. 1д), что вполне согласуется с многолетними данными (с 1950-х по 1990-е) по зависимости урожайности популяции снетка Рыбинского водохранилища от июльской температуры воды (рис. 2). Максимальные уловы наблюдались в годы со среднемесячной температурой воды в июле 18–19°C.

Численность тюльки — вида, доминирующего в пелагиали с 2000-х по 2020-е гг., была на несколько порядков выше, чем у снетка, а её доля в уловах пелагического трала в среднем составляла $69 \pm 11\%$ (рис. 1в, 1г). Средняя численность тюльки в улове за 10 мин траления достигала 401 ± 208 экз. Как и у любого короткоциклового вида, её численность подвержена значительным колебаниям, максимум численности был отмечен в 2015 г., когда её средний улов составил 1873 экз/10 мин траления. Минимальный показатель за весь исследуемый период был в 2010 г. — 48 экз/10 мин траления. В этот год, как и во второй половине 1990-х гг., в пелагиали водохранилища доминировала молодь карповых (33%) и окунёвых (48%), но уже в следующем году тюлька восстановила доминирующее положение, её средний улов во время съёмки 2011 г. составил 583 экз/10 мин траления.

После полного исчезновения снетка в Рыбинском водохранилище (в 2002 г.) в последующие годы наблюдалось два периода, когда он опять появлялся в водоёме. Оба раза этому предшествовало появление снетка в верховьях Шекснинского плёса, поскольку водоёмом-донором как в 1950-е (Васильев, 1950; Поддубный, 1971), так и в 2000-е гг. является Белое озеро, из которого снеток проникает в Рыбинское водохранилище по р. Шексна. В последующие годы снеток распространялся до центральной части водохранилища, встречаясь в траловых уловах на 50% стандартных траловых станций. При этом корреляционный анализ не выявил статистически значимую связь между общей численностью снетка и тюльки ($r = -0.12$, $R^2 = 9\%$) с 2000 по 2022 гг.

После исчезновения в жарком 2002 г. (рис. 1б) снеток вновь появился в 2005 г., присутствуя в уловах пелагического трала на одной–двух станциях в верховьях Шекснинского плёса, а в 2008–

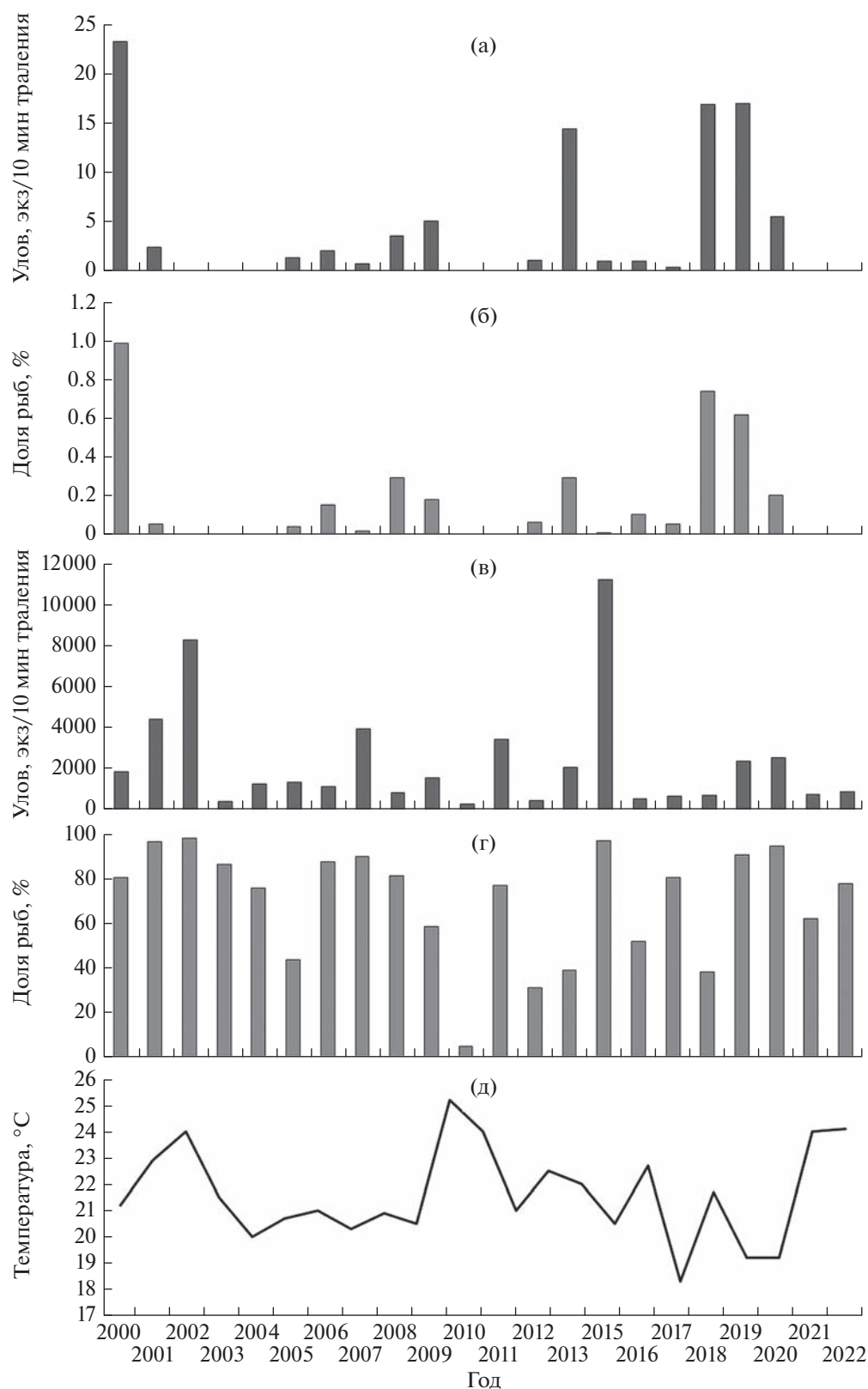


Рис. 1. Представленность снетка *Osmerus eperlanus* и тюльки *Clupeonella cultriventris* в уловах пелагического трала и температура воды в Рыбинском водохранилище в 2000–2020 гг.: а, в — средний улов соответственно снетка и тюльки; б, г — динамика доли соответственно снетка и тюльки в общей численности рыб в улове; д — среднемесячная температура воды в июле.

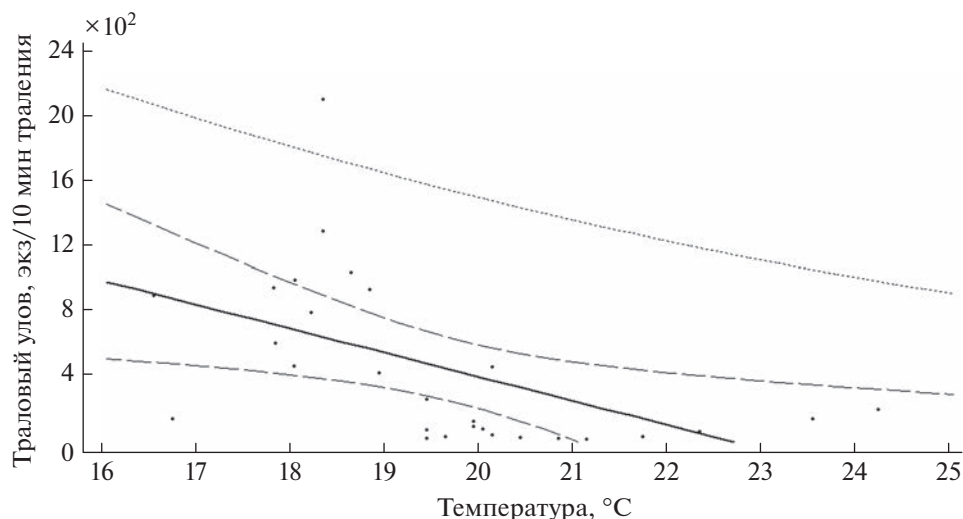


Рис. 2. Зависимость уловов сеголеток корюшки (снетка) *Osmerus eperlanus* Рыбинского водохранилища от летней (июльской) температуры воды ($r = -0.43$, $p = 0.01$) (по: Рыбы ..., 2015): (—) — кривая зависимости, (---) — доверительный интервал при уровне значимости 0.01, (···) — доверительный интервал при уровне значимости 0.05.

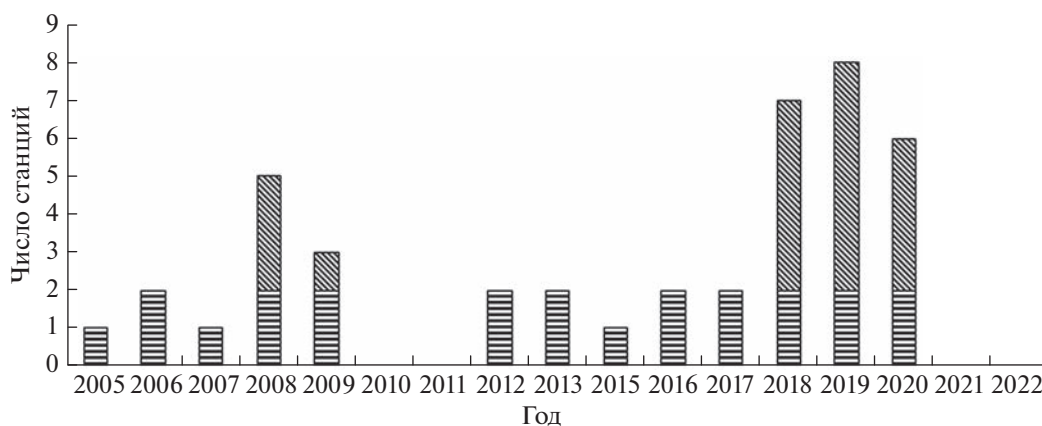


Рис. 3. Встречаемость снетка *Osmerus eperlanus* на траловых станциях в Рыбинском водохранилище в 2005–2020 гг. (общее число траловых станций — 18). Станции: (▨) — в центральной части водохранилища, (■) — в верховьях Шекснинского плёса.

2009 г. уже встречался в уловах на одной–трёх станциях в центральной части водохранилища (рис. 3). Сходная ситуация повторилась и после исчезновения снетка в 2010 г., который также характеризовался высокими значениями температуры воды в июле — до 29°C (Лазарева и др., 2012). Вновь снеток появился в 2012 г., в 2013 г. он встречался на двух станциях — в верховьях и в средней части Шекснинского плёса, но в 2014 г. повторилась ситуация 1996 г.: не залитыми оказались ~700 км² мелководий, поскольку на период нереста вида уровень воды оказался ниже среднеемноголетнего на 1.4 м. В 2015 г. ситуация с уровнем заполнения водохранилища повторилась, не залитыми оказались ~900 км² нерестилищ вида, так как на период

нереста снетка уровень воды оказался ниже среднеемноголетнего на 1.9 м. Ситуация со снетком в 2014 г. осталась неизвестной, так как осенний уровень водохранилища оказался ниже среднеемноголетнего на 2.2 м и обмеление не позволило исследовательскому судну ИБВВ РАН выйти в рейс. В 2015 г. в результате контрольных тралений было выловлено за 10 мин 30 особей в возрасте 3+ в приплотинной части центрального плёса водохранилища, в верховьях Шекснинского плёса снеток в уловах отсутствовал.

В эти же годы проблемы с нерестом наблюдались и у фитофильных видов рыб, составляющих основу ихтиофауны Рыбинского водохранилища, поскольку при таком низком уровне воды не была

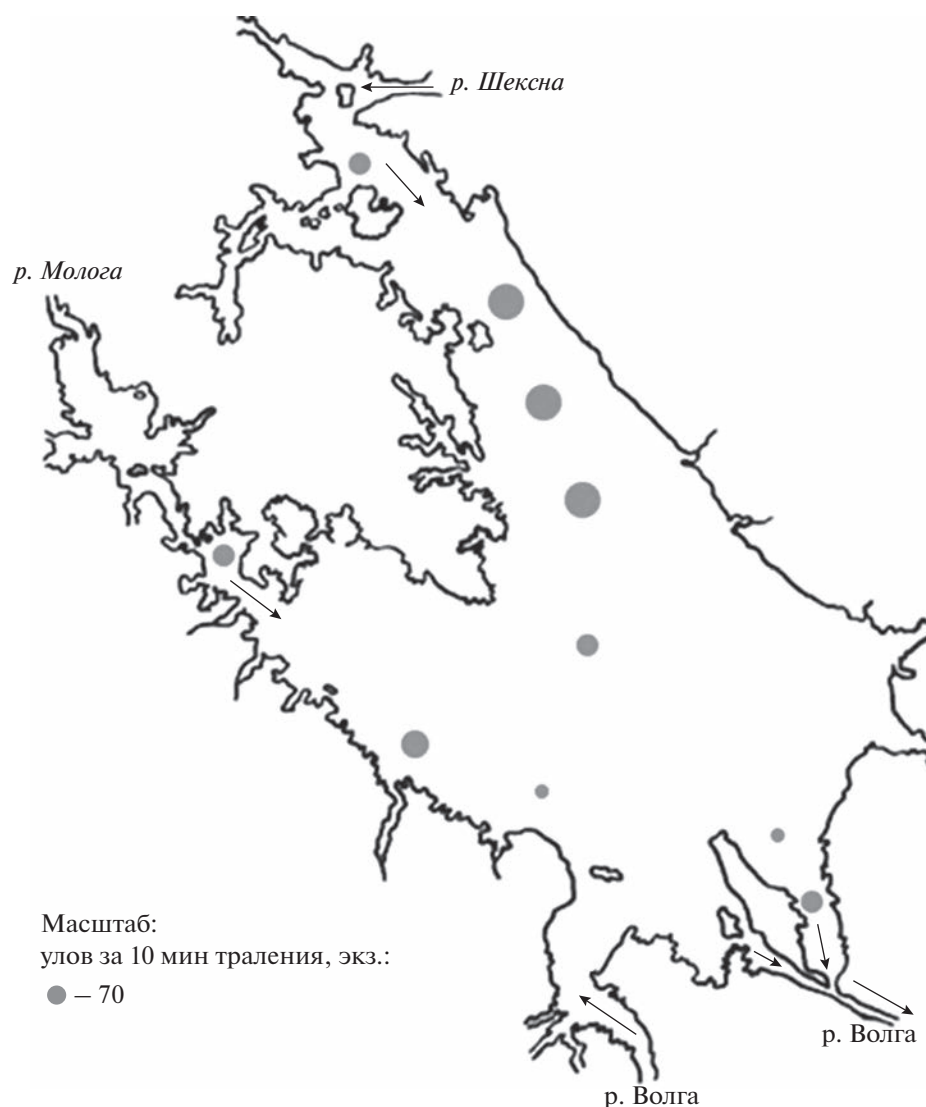


Рис. 4. Распределение снетка по акватории Рыбинского водохранилища (по уловам малькового трала) в 2018–2020 гг.: (→) — направление течения.

залита прибрежная растительность. В результате в 2014–2015 гг. их молодь в пелагиали отсутствовала и пелагические скопления рыб практически полностью состояли из тюльки — вида с пелагическим, не зависящим от уровня воды нерестом (рис. 1в). Как следствие, в 2015 г. была зарегистрирована максимальная численность тюльки за всё время её обитания в Рыбинском водохранилище (рис. 1г).

В 2016 г., когда ситуация с уровнем водохранилища стабилизировалась, в верховьях Шекснинского плёса в летний период при контрольных тралениях уловы снетка достигли 60 экз/10 мин траления. В октябре этого же года снетка уже отлавливали по всему Шекснинскому плёсу, средний улов составил 24 экз/10 мин траления. В 2017 г. он продолжал встречаться только в Шекснинском плё-

се, а с 2018 г. вид отлавливали уже на пяти–шести станциях в центральном плёсе водохранилища (рис. 3, 4).

Корреляционный анализ не выявил достоверной связи между численностью снетка и тюльки на контрольных траловых станциях, на которых в уловах встречались одновременно оба вида. В 2019 г. коэффициент корреляции составил -0.25 ($R^2 = 8\%$), в 2020 г. — -0.20 ($R^2 = 4\%$).

Последнее исчезновение снетка в результате летнего повышения температуры воды (рис. 1д) произошло в anomalно тёплом 2021 г. (рис. 1в, 3), когда средняя температура воды в июне составила 24°C , а в последнюю декаду июня и в первые дни июля превышала 26°C . Не был отмечен вид и в контрольных уловах пелагического трала в 2022 г.

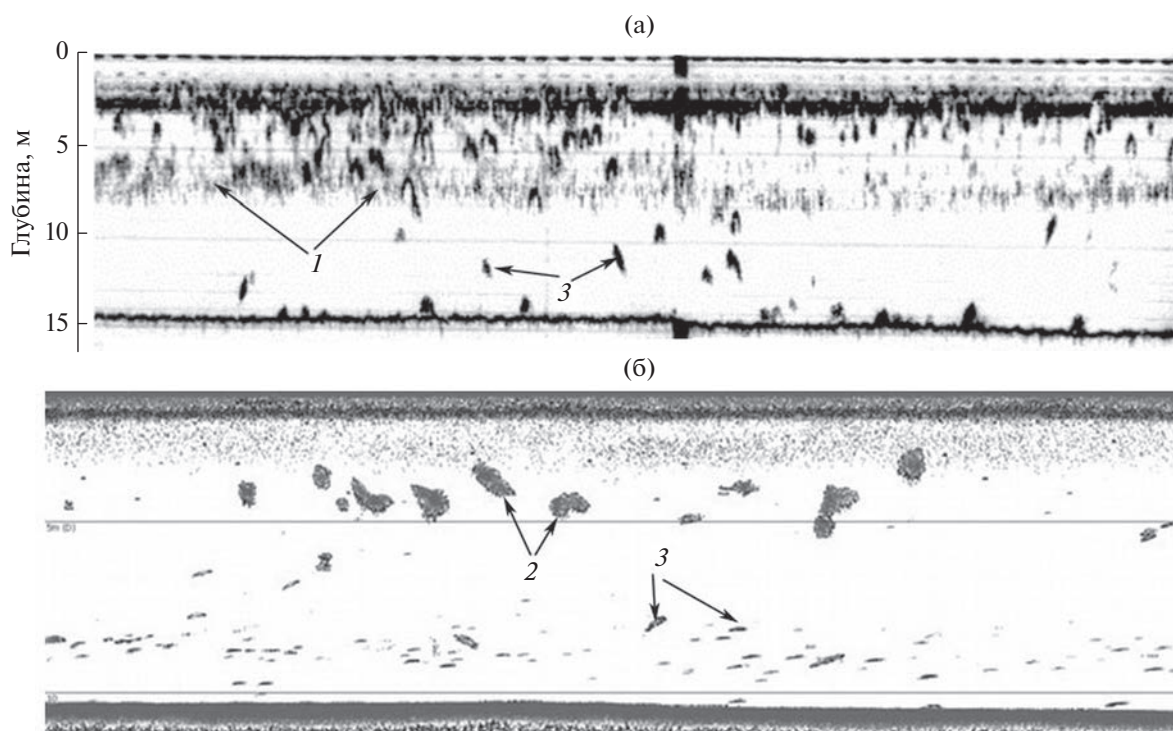


Рис. 5. Эхограммы вертикального распределения снетка *Osmerus eperlanus* (до вселения тюльки *Clupeonella cultriventris*) в 1980-е гг. (а) и тюльки (в отсутствие снетка) в 2000-е гг. (б): а — 1982 г., эхолот “Simrad EY-M”; б — 2016 г., эхолот “Simrad EY500”. 1 — скопления снетка и молоди других видов, 2 — стаи тюльки, 3 — эхометки от крупных рыб.

Вертикальное распределение. В 1980-е гг. при доминировании в Рыбинском водохранилище снетка наибольшие его уловы отмечены при тралении в среднем слое водной толщи на глубине 5–9 м. На эхограмме 1982 г. (рис. 5а) многовидовые скопления молоди рыб с доминированием снетка отмечены на глубине 5–8 м. Крупные эхометки (лещ, судак и синец) встречались по всей толще. В поверхностных горизонтах (до глубины 5 м) взрослый снеток в светлое время суток не встречался. Температура воды в слое, где держался снеток, не превышала 19.8°C. У поверхности она достигла 20.5°C, а ниже 9 м — 18.5°C.

В 2000-е гг., когда в Рыбинском водохранилище уже доминировала тюлька, её скопления отмечали ближе к поверхности. На эхограмме 2016 г. (рис. 5б) крупные округлые эхометки от моновидовых стай тюльки отмечены на глубине 3–6 м. При этом плотность пелагических скоплений рыб в 1980-е гг. при доминировании снетка по данным гидроакустики составляла 8.4 ± 4.7 г/м², а в 2000-е гг. при доминировании тюльки — 0.8 ± 0.4 г/м². Скопления снетка были более разреженными, а тюлька держалась в плотных стаях (рис. 5).

В 2019 и 2020 гг. при совместном обитании снетка и тюльки оба вида присутствовали в траловых уловах в слое от поверхности до глубины 7 м. При этом в слое от 0 до 4 м было выловлено 10%

общего улова снетка, в этом слое он был обнаружен только в 12% траловых уловов. В слое от 4 до 7 м, где наблюдались максимальные уловы снетка, его встречаемость достигала 42%. Вертикальное распределение тюльки в слое от 0 до 7 м было более равномерным. В поверхностном слое (0–4 м) вылавливали до 75% общего её улова, при этом встречаемость практически не зависела от глубины траления. В поверхностном слое встречаемость тюльки составляла 84%, а в слое 4–7 м — 79% траловых уловов.

Питание (рис. 6, 7). Максимальное сходство между снетком и тюлькой в отношении доминирующих в их пище видов летом наблюдалось только у особей размером <80 мм (возраст 0+...1+) (рис. 6а, 6д). У особей обоих видов с такими размерами наибольшую долю в содержимом ЖКТ составляли *Bosmina* sp., но у снетка второй группой были различные представители Daphniidae, а у тюльки — Cyclopoida (рис. 6). У обоих видов эти группы кормовых организмов по численности составляли >90% содержимого ЖКТ. Главное отличие в том, что у особей снетка длиной до 70 мм обнаружены неопределяемые фрагменты личинок поздно нерестящихся (конец мая–начало июня) рыб-пелагофилов (рис. 6а). В условиях Рыбинского водохранилища это могут быть чехонь *Pelecus cul-*

tratus или тюлька, икра и молодь которых развивается в поверхностных слоях воды.

У тюльки больших размеров спектр питания практически не менялся, в пище доминировала *Bosmina* sp. У крупного снетка на фоне снижения доли *Bosmina* sp. в содержимом ЖКТ появились более крупные объекты — *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii* и крупные *Daphniidae*, а у особей размером >100 мм отмечены личинки окуня и берша размером 19–20 и 13–14 мм соответственно (рис. 6г). Качественное сходство питания (коэффициент Жаккара) тюльки и снетка в летний период составляло 40–54%.

В осенний период (рис. 7) произошло обеднение видового состава содержимого ЖКТ обоих видов. У особей снетка всех отловленных размерных групп в пище доминировал *B. longimanus* с 15–25%-ной примесью *Bosmina* sp. и представителей *Daphniidae*. Рыбная пища у снетка в осенний период отсутствовала.

У тюльки всех размерных групп в пище доминировала *Bosmina* sp.; у мелких особей с 25%-ной примесью представителей *Cyclopoida*, а у крупных — *B. longimanus* и *L. kindtii*. Видовое сходство питания (коэффициент Жаккара) тюльки и снетка в осенний период, как и в летний, максимальным было у более мелких особей и составляло ~80%. У крупных рыб этот показатель не превышал 25%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение. Всё вышесказанное указывает на то, что в настоящее время основным лимитирующим фактором, негативно влияющим на расселение снетка по акватории Рыбинского водохранилища, является аномальный прогрев водной толщи и снижение уровня воды в нерестовый период в отдельные годы.

За 23-летний период доминирования тюльки в пелагиали Рыбинского водохранилища при значительных среднегодовых и сезонных изменениях температуры и уровня воды не отмечено негативного влияния этих факторов на её популяцию. Минимальный показатель её численности за весь исследуемый период был отмечен в 2010 г. — 48 экз/10 мин траления (рис. 1в, 1г). Основным отличием этого года была высокая среднемесячная температура воды в июле, достигавшая 29°C, при этом наблюдалось интенсивное развитие цианобактерий (Лазарева и др., 2012). Поскольку тюлька является южным вселенцем, летние значения температуры (даже аномальные для Рыбинского водохранилища) не могли оказать на неё критического воздействия ($r = -0.03$, $p = 0.86$). Скорее всего, причиной столь значительного снижения численности популяции тюльки в 2010 г. стали последствия интенсивного цветения воды и последующего гниения отмерших водорослей, которые в осенне-зимний период вызвали дефицит

кислорода, приведшего к элиминации части популяции тюльки (Карабанов, 2013).

У снетка расселение по акватории Рыбинского водохранилища с 2000 по 2022 гг. наблюдалось только при благоприятных температурном и уровне режимах, которые сохранялись в течение нескольких лет. Происходит это вне зависимости от численности тюльки. Например, в 2018–2020 гг. снеток встречался по всей центральной части Рыбинского водохранилища и отсутствовал только на станциях в верховьях Волжского и Моложского плёсов, куда он просто не успел расселиться из-за противодействия стокового течения и недостаточной численности.

Как и в 1980-е гг., в 2019–2020 гг. 90% общего улова снетка было выловлено на горизонте ниже 5 м, на этом же горизонте была отловлена только 1/4 общего улова тюльки. При этом температура воды во всех случаях в слое обитания снетка была ниже, чем у поверхности, и разница составляла ~1°C.

С 2018 по 2020 гг., когда в акватории Рыбинского водохранилища было выловлено наибольшее за 2000-е гг. количество снетка, отсутствовала статистически значимая связь между общей численностью снетка и тюльки на контрольных траловых станциях, на которых в уловах встречались одновременно оба вида. И это при том, что тюлька по сравнению со снетком демонстрирует более высокую конкурентную способность. Например, средний улов на усилие пелагического трала в 1980-е гг., когда доминировал снеток, достигал 7851 ± 5834 экз/10 мин траления, а в 2000-е гг., при доминировании тюльки, 2008 ± 1017 экз/10 мин траления. При этом доля молоди других видов рыб в этих уловах в 1980-е гг. составляла 33%, а в 2000-е гг. только 4%. Более высокую конкурентную способность тюльки по сравнению со снетком доказывает и то, что при относительной численности тюльки в улове пелагического трала (300–700 экз/10 мин траления) примесь молоди других видов рыб была единичной (6 ± 3 экз. на 100 экз. тюльки). В период доминирования снетка столь низкую плотность молоди других видов рыб наблюдали лишь при численности доминанта в улове >900 экз/10 мин траления (Герасимов, 2018б).

Отсутствие зависимости численности снетка от численности тюльки с 2018 по 2020 гг. при распространении снетка по акватории водохранилища, очевидно, было связано с наблюдаемой пространственной вертикальной сегрегацией, обусловленной различающимися термопреферендами этих видов.

Питание. Исследование питания снетка и тюльки в периоды их совместного обитания в акватории Рыбинского водохранилища при значительно более низкой численности снетка по сравнению с тюлькой показало, что они имеют определённое сходство в составе кормовых планктонных организмов, обнаруженных в их ЖКТ, особенно у особей размерами <80 мм (возраст 0+...1+). С

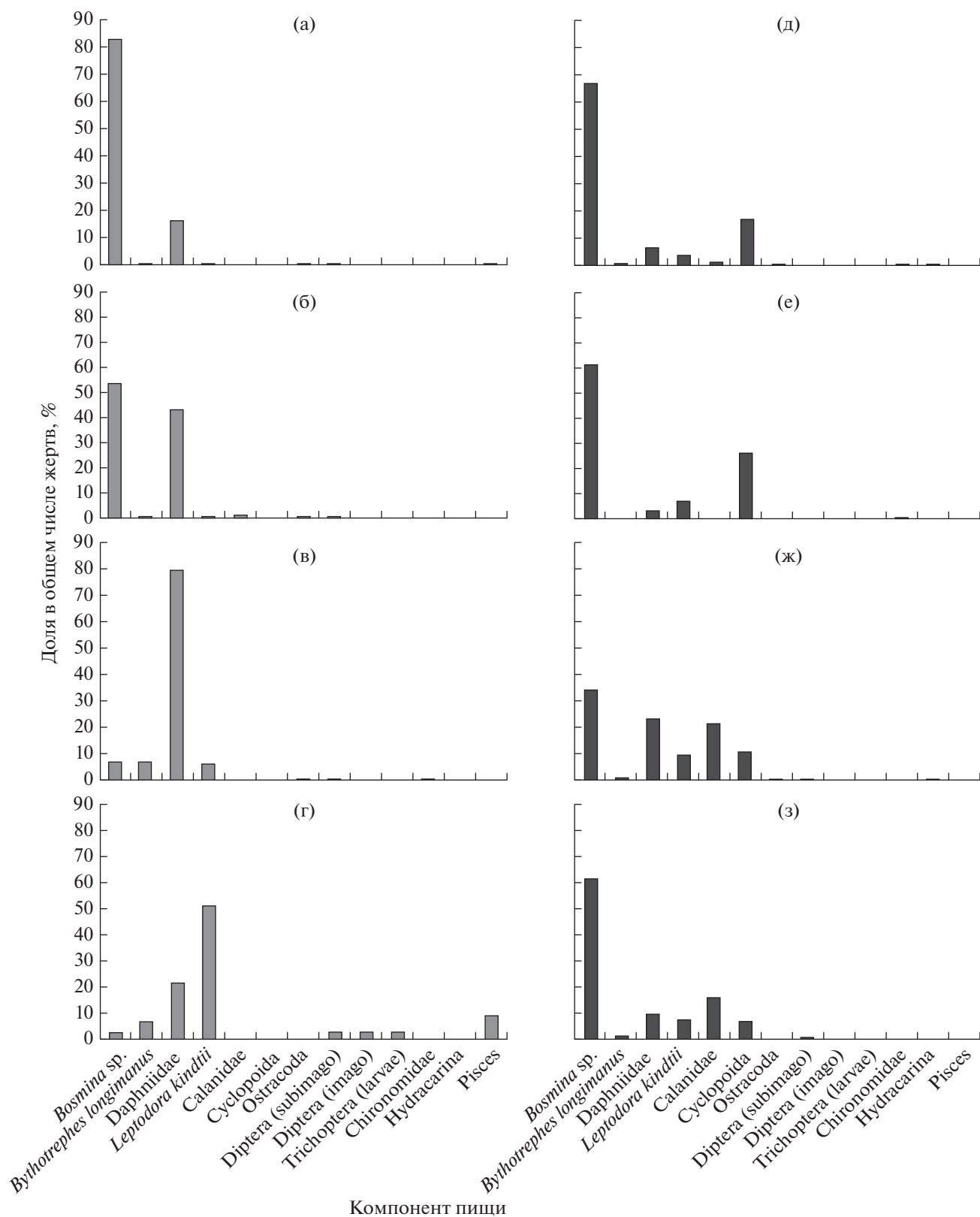


Рис. 6. Спектр питания сетка *Osmerus eperlanus* (а–г) и черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (д–з) в Рыбинском водохранилище летом 2020 г. Размерные группы рыб, мм: а, д – 60–69; б, е – 70–79; в, ж – 80–89; г, з – >90.

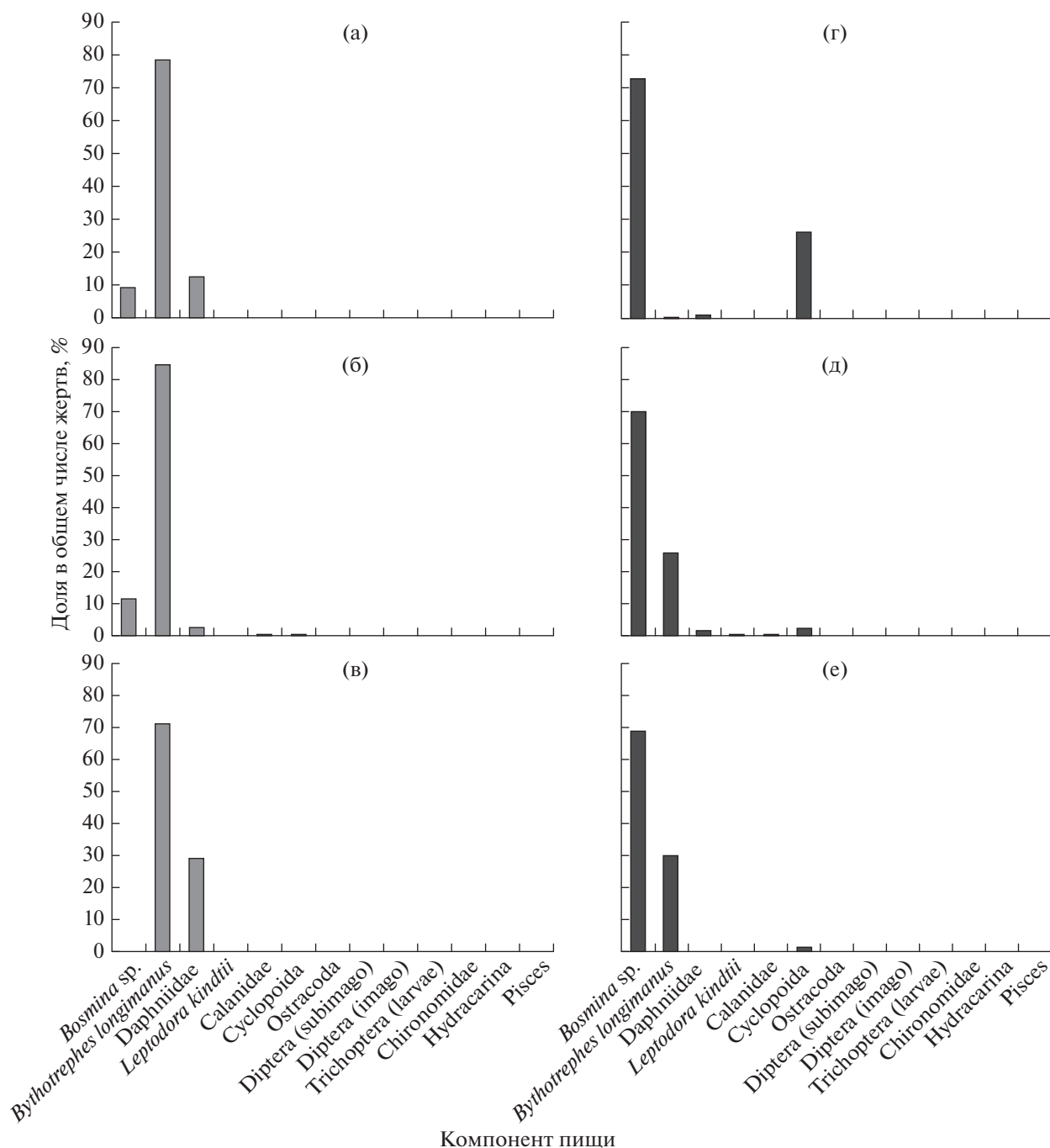


Рис. 7. Спектр питания снетка *Osmerus eperlanus* (а–в) и черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (г–е) в Рыбинском водохранилище осенью 2019–2020 гг. Размерные группы рыб, мм: а – 70–79; б, д – 80–89; в, е – >90; г – 50–59.

увеличением размеров различия увеличиваются, спектр питания тюльки меняется незначительно, а у снетка в пищу начинают преобладать крупные планктонные организмы: *B. longimanus*, *L. kindtii* и крупные Daphniidae, а у особей с возраста 1+ появляется рыбная пища. В результате сходство питания (коэффициент Жаккара) тюльки и снетка в 2020 г. у особей размером до 80 мм в летний пери-

од составляло 40–50%, а осенью возросло до 80%. У более крупных особей в летний период сходство питания составляло 45–54%, осенью – 23%.

Сходная возрастная изменчивость питания у снетка наблюдалась и в 1950–1990-е гг. до вселения тюльки, когда мелкие кормовые организмы по мере роста рыб заменялись более крупными (Иванова, 1982). Наиболее интенсивно снеток от-

кармливался в конце мая, июне и июле. Основу его пищевого комка в этот период составляли *Bosmina* sp., *L. kindtii*, *Daphnia* sp. и другие ветвистоусые рачки. У особей в возрасте 2+ такие крупные объекты, как *L. kindtii* и *B. longimanus*, составляли до 70% содержимого ЖКТ (соответственно 20 и 48%), и при этом 20% приходилось на рыбную пищу. У особей в возрасте 3+ доля беспозвоночных уменьшалась (20 и 8%), и до 70% содержимого ЖКТ составляла молодь рыб (Иванова, 1982).

Исследование питания тюльки после её вселения в Рыбинское водохранилище (Кияшко и др., 2012) показало, что у взрослых особей возрастает доля крупных рачков — *Heteroscope*, *L. kindtii* и *B. longimanus*, но их доля ниже, чем у крупного снетка. Мелкие представители планктона (*Bosmina*, *Chydorus*, *Cyclopoida*) качественно и количественно в пище более представлены у тюльки. Возрастные особенности питания тюльки Рыбинского водохранилища сохраняются в различные по гидрологическим условиям годы (Кияшко и др., 2012).

Сравнение наших данных с результатами более ранних исследований показывает, что спектр питания тюльки за весь период исследований практически не меняется. То же относится и к снетку, спектр питания которого в 1980-е гг. сходен с таковым по данным, полученным в 2019–2020 гг. У более крупных особей снетка, как и в 1980-е гг., доминируют *L. kindtii*, *B. longimanus* и появляется рыбная пища. Основу пищи крупных тюлек составляли массовые *Daphnia* и немногочисленные крупные рачки *Heteroscope*, *B. longimanus* и *L. kindtii*, а также крупные *Cyclopoida* длиной тела >1 мм (Кияшко и др., 2007).

Выявлено значительное качественное сходство питания снетка и тюльки. Определённые различия наблюдаются в долях потребляемых видов и в широте спектра питания. Очевидно, что высокая плотность тюльки приводит к интенсивному выеданию планктона, особенно таких крупных и менее обильных видов, как *L. kindtii* и *B. longimanus*. Индексы элективности этих видов для тюльки были положительными и достигали 0.8–0.9 (Кияшко и др., 2007). Кроме того, будучи хищником, эти виды могут проигрывать конкуренцию с тюлькой за более мелкие виды планктонных ракообразных (Herzig, 1995; Barbiero et al., 2004). На горизонте обитания снетка, менее населённом рыбами, плотности этих двух видов крупных рачков и их кормовых объектов выше (Кияшко и др., 2007, 2012). Очевидно, что разница в обилии *L. kindtii* и *B. longimanus* в слоях обитания снетка и тюльки обуславливает современную разницу в их долях в ЖКТ указанных видов. Это же объясняет более широкий спектр питания тюльки по сравнению со снетком за счёт более мелких представителей планктонных ракообразных.

Следовательно, можно предположить, что в случае значительного увеличения численности снетка указанные различия, скорее всего, исчезнут и воз-

растёт сходство качественных и количественных показателей питания тюльки и снетка старших возрастов, что приведёт к усилению конкуренции между ними. Особенно в годы с умеренными значениями температуры воды, когда различие в термопреферендах не будет способствовать образованию выраженной вертикальной сегрегации.

Хищное питание снетка. Для снетка в 1980-е гг. был обычен каннибализм по отношению к собственной ранней молоди первого года жизни, особенно в осенне-зимний период. Следовательно, снеток потенциально может выступать и в качестве хищника, активно потребляющего не только свою, но и раннюю молодь тюльки. Летом 2020 г. снетки-хищники составили 3% общего количества обследованных особей. Рыбная пища была обнаружена и у снетков длиной ~70 мм (возраст 1+), и у особей размером >100 мм (3+).

В 1950–1990-е гг. в пище снетка Рыбинского водохранилища рыба встречалась постоянно (Иванова, 1982; Герасимов и др., 2018а). Весной и летом (до сентября) доля особей, питающихся рыбой, варьировала от 6 до 15%. Впервые рыбная пища обнаруживалась у снетка в возрасте 1+ и составляла в среднем ~5%, у особей в возрасте 2+ — 20%, 3+ — до 70%. В мае–июле они потребляли преимущественно личинок ерша *Gymnocephalus cernua*, окуня, судака и собственную молодь. Во второй половине лета быстрорастущая молодь окунёвых выходила из-под воздействия хищников-снетков, и сеголетки своего вида становились основным кормом взрослых особей снетка.

Массовое потребление собственной молоди, по-видимому, объясняется высокой степенью её доступности, которая определяется размерными характеристиками и сходными местами обитания. При этом даже среди собственной молоди снетки выбирают отстающих в росте сеголеток (Иванова, 1982). Поэтому, с одной стороны, высокая доступность ранней молоди тюльки для снетка будет обусловлена её размерами и сходными местами обитания, поскольку тюлька — пелагофил и её икра и ранняя молодь развиваются в пелагиали, а с другой — молодь тюльки будет выходить из-под пресса снетка быстрее, чем его собственная молодь, из-за её высокотелости. В результате, как и в 1950–1990-е гг., во второй половине лета и в осенне-зимний период он будет вынужден переходить на питание собственной молодью. На это указывает отсутствие рыбной пищи у крупного снетка осенью 2020 г., поскольку подрастающая молодь тюльки и других видов рыб вышла к осени из-под его пресса, а собственная молодь в массовом количестве отсутствовала.

Вследствие этого можно предположить, что в случае достижения снетком численности, сравнимой с таковой тюльки, его хищничество и каннибализм могут снизить напряжённость конкурентных отношений за счёт активного потребления соб-

ственной молоди и молоди тюльки ранних стадий развития.

Потребление снетка хищными рыбами. Лимитирование численности снетка в водохранилище возможно и в результате хищничества массовых видов хищных рыб, в первую очередь, окунёвых — судака и окуня. Кроме того, снеток будет более предпочтительной жертвой, чем тюлька, для неполовозрелых особей окуня и судака из-за более прогонистого тела (отношение длины тела к его высоте у тюльки 3.3 против 6.4 у снетка) (Герасимов и др., 2013). Известно, что соотношение длин сеголеток судака и его кормовых объектов тесно связано с формой тела последних. Так, у судака длиной 25 мм длина жертв — окуня, плотвы и снетка — составляла соответственно 50, 73 и 96% длины хищника (Романова, 1958). Это указывает на то, что наибольшую относительную длину имели рыбы прогонистые, т.е. с наименьшей высотой тела. Следовательно, снеток оставался доступным для большей части молоди судака в течение всего лета (Герасимов и др., 2013). До середины 1990-х гг. в её пище на долю молоди окуня приходилось до 43% числа съеденных рыб, снетка — 23%, ерша — 14% и плотвы — 13% (Герасимов и др., 2013). Другая часть сеголеток судака очень долго, вплоть до октября, питалась исключительно зоопланктоном. Соотношение планктофагов и хищников среди сеголеток судака во многом зависело от климатических условий. В отдельные годы доля хищников-сеголеток к осени возрастала до 60% (Романова, 1958). В годы с жарким летом доля особей, перешедших на хищное питание, снижалась. Причина заключалась в быстром росте молоди кормовых видов рыб при повышении температуры воды, в результате чего она быстрее становилась недоступной для молоди судака (Поддубный, 1971; Рыбы ..., 2015).

Замена снетка на тюльку ещё больше обострила проблему с переходом ранней молоди судака на питание рыбной пищей в Рыбинском водохранилище, поскольку тюлька значительно более высокотелая, чем корюшка. В результате в период её доминирования доля хищников среди сеголеток судака к осени не превышает 10%. В аномально жаркие годы (например, в 2010-м) перешедшие на хищное питание сеголетки судака в уловах вообще отсутствовали. Это повлияло на темп роста неполовозрелого судака. В период доминирования снетка особи судака в возрасте 1+ имели в контрольных траловых уловах среднюю длину 200 мм и массу 100 г, а во время доминирования тюльки — соответственно 150 мм и 70 г.

Следовательно, при массовом развитии снетка его будут активно потреблять наряду с тюлькой массовые виды хищных рыб всех размерных групп. Но следует учитывать, что в 2000-е гг. наблюдалось значительное снижение численности этих хищников в Рыбинском водохранилище. Например, судака (основного потребителя мелких пелагических рыб) в 1980-е гг. вылавливали во время промысла в среднем 257 т в год, в настоящее время

уловы снизились до 53 т в год (Герасимов и др., 2018б). Для окуня, наоборот, в связи со снижением запасов коммерчески более ценных видов рыб (лещ, судак, щука *Esox lucius*) промысловая нагрузка на его популяцию увеличилась в четыре раза (Герасимов и др., 2018б), что так же ведёт к уменьшению его численности. Всё это должно привести к потенциальному снижению пресса массовых хищников на популяцию снетка по сравнению с 1980-ми гг.

Следовательно, численность снетка будет лимитироваться за счёт его потребления массовыми хищниками, но их пресс будет слабее по сравнению с 1980-ми гг. Кроме того, тюльку так же активно используют хищники в качестве кормового объекта (Степанов, Кияшко, 2008; Герасимов и др., 2018а). Активное потребление массовыми хищниками снетка и тюльки, очевидно, станет основным фактором, способствующим снижению конкуренции между этими двумя видами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Можно предположить, что в случае длительного периода с отсутствием лет с аномально высокой летней температурой воды численность снетка в Рыбинском водохранилище может достичь значений, сравнимых с численностью тюльки.

Маловероятно, что снеток в этом случае сможет восстановить доминирование. Наиболее реально содоминирование с тюлькой, чему может способствовать формирование пространственной вертикальной сегрегации этих видов, обусловленной различающимися термопреферендами, и регулированием их численности хищником-снетком и другими массовыми видами хищных рыб.

Например, отсутствие зависимости численности снетка от численности тюльки с 2018 по 2020 гг. при распространении снетка по акватории водохранилища, очевидно, было связано с наблюдаемой пространственной вертикальной сегрегацией между этими видами.

С другой стороны, при значительном увеличении численности снетка возрастёт сходство качественных и количественных показателей питания тюльки и снетка старших возрастов, что приведёт к усилению конкуренции между ними. Особенно это будет проявляться в годы с умеренными значениями температуры воды, когда различие в термопреферендах не будет способствовать образованию вертикальной сегрегации.

Очевидно, что одним из факторов, способных снизить конкуренцию между тюлькой и снетком, станет активное потребление снетком собственной молоди и молоди тюльки ранних стадий развития, но основную роль в снижении конкуренции между этими видами сыграют массовые хищники (судак и окунь), активно потребляющие тюльку, поскольку её доля в их пище в настоящее время выше, чем доля снетка в 1980-е гг.

Восстановление популяции снетка принесёт определённую пользу популяциям массовых ви-

дов хищных рыб Рыбинского водохранилища, поскольку будет способствовать улучшению условий питания неполовозрелой части этих популяций, особенно на самых ранних стадиях развития, облегчая им переход с планктонного на хищное питание.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят С.М. Жданову (ИБВВ РАН) за помощь в определении зоопланктонных организмов в пище рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа проведена в рамках государственного задания (регистрационный № НИОКТР 121051100104-6) “Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоёмов и водотоков”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольд И.Н. 1925. Материалы по описанию рыболовства на Белом озере // Изв. Отд. прикл. ихтиологии и науч.-промысл. исследований. Т. 3. Вып. 1. С. 5–27.
- Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. 1982. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 221 с.
- Васильев Л.И. 1950. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение 1. Изменение видового состава ихтиофауны Верхней Волги в первые годы после образования водохранилища // Тр. биол. ст. “Борок”. Вып. 1. С. 236–255.
- Васильев Л.И. 1955. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941–1952 гг. // Там же. Вып. 2. С. 142–168.
- Герасимов Ю.В., Стрельников А.С., Иванова М.Н. 2013. Динамика структурных показателей популяции судака *Stizostedion lucioperca* (Percidae) 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. 2018а. 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>
- Герасимов Ю.В., Малин М.И., Базаров М.И. и др. 2018б. Распределение и структура рыбного населения в водохранилищах Волжского каскада в 1980-е и 2010-е гг. // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 82 (85). С. 82–106. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10014>
- Иванова М.Н. 1982. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек. Рыбинск: Изд-во ИБВВ АН СССР, 145 с.
- Иванова М.Н., Лапкин В.В. 1982. Влияние температуры на жизнедеятельность и распределение пресноводной корюшки в водоемах // Биология внутр. вод. Информ. бюл. № 55. С. 37–41.
- Карабанов Д.П. 2013. Генетические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae). Воронеж: Науч. книга, 179 с.
- Кияшко В.И., Халько Н.А., Лазарева В.И. 2007. О суточном ритме и элективности питания тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 389–398.
- 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 // Там же. Т. 52. № 5. С. 571–580.
- Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М. 2012. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволж. экол. журн. № 4. С. 394–407.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. 2012. Термический режим Рыбинского водохранилища при глобальном потеплении // Метеорология и гидрология. № 9. С. 91–96.
- Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 312 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Романова Г.П. 1958. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. “Борок”. Вып. 3. С. 273–303.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015. Ярославль: Филигрань, 418 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.
- Юданов К.И., Калихман И.Л., Теслер В.Д. 1984. Руководство по проведению гидроакустических съемок. М.: Изд-во ВНИРО, 124 с.
- Barbiero R.P., Tuchman B.L., Tuchman M.L. 2004. Changes in the crustacean communities of Lakes Michigan, Huron, and Erie following the invasion of the predatory cladoceran *Bythotrephes longimanus* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 61. № 11. P. 2111–2125. <https://doi.org/10.1139/f04-149>
- Herzig A. 1995. *Leptodora kindtii*: efficient predator and preferred prey item in Neusiedler See, Austria // Hydrobiologia. V. 307. № 1–3. P. 273–282. <https://doi.org/10.1007/BF00032021>
- Parker-Stetter S.L., Rudstam L.G., Sullivan P.J., Warner D.M. 2009. Standard operating procedures for fisheries acoustic surveys in the Great Lakes. Ann Arbor: Great Lakes Fish. Com., 170 p.
- Simmonds J., MacLennan D. 2005. Fisheries acoustics. Theory and practice. Oxford: Blackwell, 437 p. <https://doi.org/10.1002/9780470995303>