

УДК 591.53:597.4/5

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПИТАНИИ ЛЕЩА *Abramis brama* В СРЕДНЕМ И НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ р. СЕВЕРНАЯ ДВИНА

© 2023 г. А. П. Новоселов^а, *, В. А. Лукина^а, Н. Ю. Матвеев^а, А. Д. Матвеева^а

^аФедеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. Академика Н.П. Лаверова
Уральского отделения Российской академии наук, Архангельск, Россия

*e-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

Поступила в редакцию 15.05.2022 г.

После доработки 09.06.2022 г.

Принята к публикации 05.07.2022 г.

Представлены данные по пространственно-возрастным изменениям качественного состава пищевых спектров (видовое и таксономическое разнообразие беспозвоночных, используемых лещом *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) в качестве пищевых объектов) и количественным характеристикам (доминирующие виды корма). Выявлены изменения в питании и соотношений преобладающих таксономических групп у леща разного возраста на участках среднего и нижнего течения р. Северная Двина. Состав пищевого комка представляли донные и планктонные организмы. Среди кормовых объектов наиболее многочисленны были амфибиотические личинки насекомых, моллюски и водная растительность. Также в пищевом комке некоторых возрастных групп присутствовала молодь рыб. Возрастная изменчивость в питании леща отражается на размере и широте пищевого спектра — у молоди и более старших особей компонентов питания значительно меньше, чем у рыб средних возрастов. Установлено, что лещ на разных участках бассейна р. Северная Двина проявляет себя как типичный бентофаг с выраженными признаками эврифагии, употребляя в пищу растительность, планктонные организмы, а также ихтиофагии.

Ключевые слова: Северная Двина, лещ *Abramis brama*, питание рыб, пищевой спектр, качественный и количественный состав пищи, доминирующие кормовые объекты, пространственная и возрастная изменчивость питания

DOI: 10.31857/S0320965223010138, EDN: KTEMLM

ВВЕДЕНИЕ

При экосистемном подходе к анализу изменений, происходящих в структуре рыбной части сообществ под воздействием природных и антропогенных факторов, вопросы питания рыб имеют важное значение. Изучение питания рыб и условий, его определяющих, служат решающим фактором при формировании важнейшей составляющей биологической структуры видов — темпов роста размера и массы рыб. Это в совокупности с кормовыми условиями, разнообразием и качеством естественных кормов во многом определяет и морфологическую изменчивость видов в разных условиях обитания. Кроме того, сведения об особенностях питания рыб — один из факторов исследования закономерностей онто- и филогенетического развития рыб, а также особенности формирования их численности и интенсивности (степени) использования ими кормовых ресурсов водоемов (Попова, 1979; Novoselov, 2014).

Река Северная Двина — одна из крупнейших рек Европейского Севера России, образуется от слияния рек Сухона и Юг и впадает в Двинскую

губу Белого моря (рис. 1а). Общая ее протяженность 744 км, площадь водосбора 357 тыс. км². Ширина реки в устьевой области в среднем 600–800 м, достигая местами 2.0–2.5 км. Обширная дельта Северной Двины шириной до 45 км и длиной 37 км состоит (Гидрологическая..., 1972) из >150 рукавов и проток (рис. 1б). Эстуарная часть р. Северная Двина включает ее дельту и участки предустьевоего взморья. Дельта реки имеет общую площадь 866 км², образована тремя крупными рукавами — Корабельным, Мурманским, Никольским и включает >150 проток. Ее морской край проходит по цепи низменных островов: Ягры, Гремиха, Кумбыш, Голец, Лебедин. Предустьевое взморье представляет собой мелководную часть Двинского залива и относится к эстуарной зоне, где наиболее ярко проявляются процессы взаимодействия речных и морских вод. Со стороны реки его границей является морской край дельты, за морскую границу принят свал глубин от устья р. Солза на западе до д. Куя на востоке (Гидрология..., 1965).

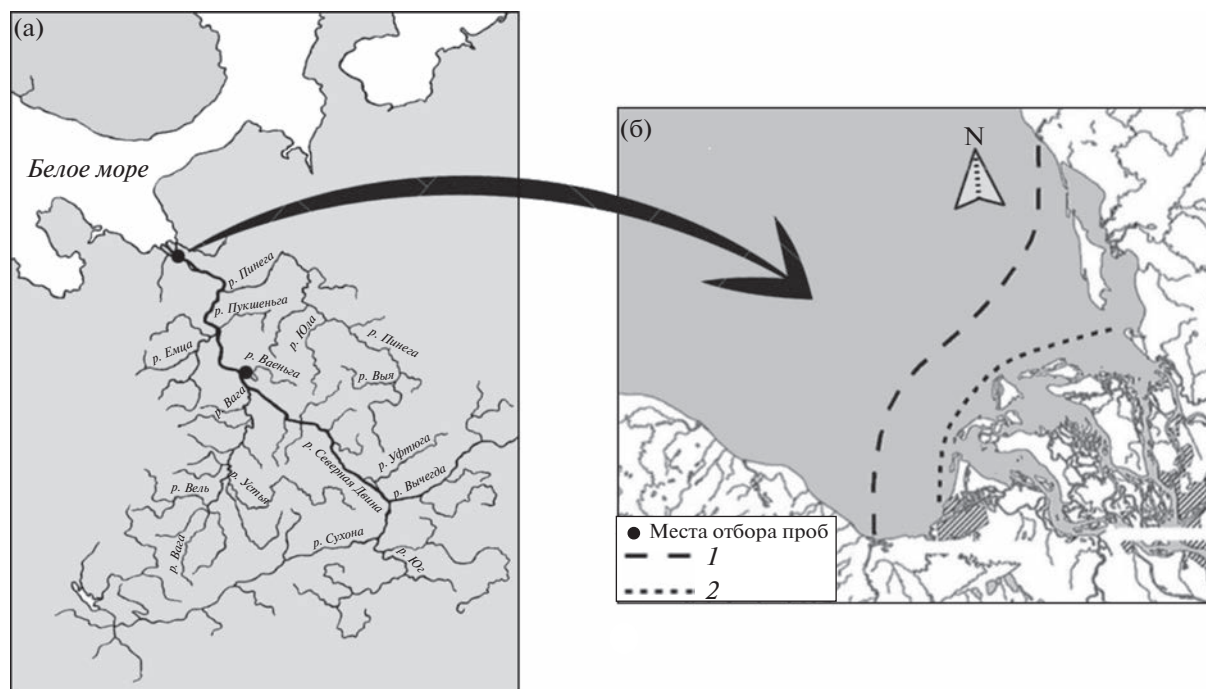


Рис. 1. Схема бассейна р. Северная Двина (а) и ее нижнего течения (б). 1 – граница предустьевоего взморья, 2 – граница дельты.

Представители семейства карповых Cyprinidae – основные объекты весеннего локального промысла в Северодвинском бассейне. Начиная с 50-х годов прошлого столетия, наблюдаются изменения в структуре промысловой части рыбного сообщества. В составе уловов стали преобладать карповые рыбы, а не ценные виды лососево-сигового комплекса, доминировавшие в 1950–1970 гг. (табл. 1).

Еще в довоенные годы вылов леща, составлявшего основу частикового промысла в р. Северная Двина, не превышал 25 т, – лишь 17% всей выловленной рыбы. С 70-х гг. его численность стала возрастать, и в последние два десятилетия на долю леща приходится около половины всей вылавливаемой в Северной Двине рыбы, а вместе со щукой, судаком, окунем и плотвой – >85%. В свя-

зи с этим, изучение питания леща, основного объекта весеннего промысла в р. Северная Двина, представляется актуальным вопросом, полученные сведения могут быть востребованы региональной рыбной промышленностью для планирования и оптимизации промысла.

Анализ литературы показал, что питание рыб в бассейне р. Северная Двина исследовано недостаточно. В основном, внимание уделялось северодвинскому сигу, по которому имеется разрозненная информация как по общему характеру питания (Епишин, Елсукова, 1990; Новоселов, Фефилова, 1999), так и по его частным аспектам (Новоселов, Фефилова, 1998; Боркичев и др., 1999; Новоселов, 1999а, 1999б; Фадеева, Новоселов, 2002). По питанию частиковых рыб и, в частности карповых, имеются лишь единичные отры-

Таблица 1. Динамика уловов основных промысловых групп рыб в р. Северная Двина

Годы	Доля выловленных рыб, % общего улова		
	Ценные виды рыб (осетровые, лососевые, сиговые)	Частиковые (в основном лещ)	Прочие
1950–1970 гг.	49.9	36.1	14.0
1980–1990 гг.	14.8	75.1	10.1
2000–2010 гг.	5.2	84.8	10.0
2011–2020 гг.*	6.1	86.3	7.6

* По: (Новоселов и др., 2015) с дополнениями на основании анализа текущей статистики уловов.

вочные сведения (Мусинов и др., 2007; Лукина, Боркичев, 2017; Лукина, Имант, 2019). В то же время, назрела необходимость во всестороннем анализе и обобщении всех имеющихся сведений о состоянии популяций леща, представляющего в Северодвинском бассейне основу частикового весенне-летнего промысла. Один из аспектов такого анализа — оценка пространственно-временной, сезонной и возрастной динамики питания северодвинского леща на местах нагула, поскольку условия и эффективность откорма являются одним из основных факторов, формирующих промысловую численность хозяйственно востребованных видов рыб.

Цель работы — выявить (в сравнительном аспекте) качественный и количественный состав пищи и возрастные особенности питания леща *Abramis brama* (L., 1758) в среднем и нижнем течении р. Северная Двина.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В основу работы положены материалы по питанию леща, собранные в период с 1994 по 2019 гг. в среднем ($69^{\circ}98'103''$ с.ш. и $42^{\circ}63'397''$ в.д.) и нижнем ($64^{\circ}33'412''$ с.ш. и $40^{\circ}27'536''$ в.д.) течении р. Северная Двина. При отлове рыб использовали ставные сети с ячейей от 14 до 70 мм и закидной мальковый невод длиной 30 м и ячейей в приводе 5 мм. На свежем материале проводили полный биологический анализ по методике Правдина (1966). Кишечные тракты рыб фиксировали 4%-ным формалином. При обработке и изучении их содержимого использовали стандартные методики (Методическое..., 1974; Решетников, Попова, 2015). Всех обнаруженных в пищеварительных трактах организмов определяли до возможного таксона с использованием работ (Определитель..., 1977; Чертопруд, Чертопруд, 2011; Определитель..., 2016). Массу содержимого пищевых комков и отдельных компонентов взвешивали с точностью до 0.01 г. По массе отдельных пищевых компонентов определяли их долю в пищевом рационе леща. Спектры, характеризующие общий состав питания исследуемых рыб, строили по стандартному типу: площадь круга соответствовала общему индексу наполнения пищеварительных трактов, квадратный корень которого равен радиусу круга (Методическое..., 1974) и принимали за 100%. Величины секторов характеризовали соответственно значение отдельных компонентов. В общей сложности изучено питание 317 особей леща.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Среднее течение Северной Двины

Общий характер питания. В среднем течении реки пищевой спектр леща в целом состоял из пя-

ти групп беспозвоночных и растительности. Беспозвоночные были представлены водными личинками насекомых и моллюсками. Среди насекомых в питании леща доминировали личинки и куколки хирономид (85.6% по массе содержимого пищеварительных трактов) (рис. 2). Другие представители насекомых были отмечены в незначительном количестве. Личинки ручейников достигали лишь 0.7%. Личинки двукрылых, жуков и водные клещи встречены единично и их присутствие в пищевых спектрах носило случайный характер.

Вторым по значимости кормовым объектом были моллюски, доля в питании леща в летний период — 10.2%. В меньшем количестве (3.4%) в кишечных трактах отмечена водная растительность. Две последние группы кормовых организмов имели невысокую частоту встречаемости и выявлены лишь у 11% всех проанализированных рыб. Средняя масса пищевых комков была 759.5 мг. Индекс накормленности рыб изменялся от 0.01 до 173.2‰ (в среднем 25.5‰).

Возрастная изменчивость питания. В анализируемой выборке леща из среднего течения реки присутствовали особи девяти возрастных групп: от 4+ до 11+ и 15+ лет.

Пищевой спектр леща в возрасте 4+ лет в летний период включал в основном личинок насекомых (99.9%) и моллюсков (0.1% по массе). Среди насекомых доминировали личинки и куколки хирономид (99.5%), единично — личинки жуков и двукрылых (по 0.2%). Средний индекс наполнения пищеварительных трактов составлял 26.8‰. В возрасте 5+...7+ лет пищу леща представляли, в основном, личинки (77.2–99.5%) и куколки (0.1–0.3%) хирономид. Второй по значимости группой кормовых объектов в питании леща были моллюски — от 0.2% в возрасте 6+ до 22.5% в возрасте 7+ лет. В возрасте 5+ лет в пищевом спектре в небольшом количестве (7.0%) присутствовали личинки ручейников. Средний индекс наполнения пищеварительных трактов в рассматриваемых возрастных группах изменялся от 12.2 до 40.7‰ (табл. 2).

В возрасте 8+ лет пищевой комок леща состоял только из личинок (99.3%) и куколок (0.7%) хирономид. В питании рыб в возрасте 9+ и 10+ лет значение личинок хирономид снизилось с 74.5 до 19.1%, куколок — с 1.7% до 0 соответственно. В то же время, существенную роль в питании леща в этих возрастных группах стала играть водная растительность, составлявшая у особей в возрасте 9+ — 23.8%, в возрасте 10+ — 80.9% по массе пищевых комков. Средний индекс наполнения кишечных трактов был 30.0 и 9.8‰ соответственно. У особей леща в возрасте 11+ лет и старше в пище отмечены только личинки хирономид (100% массы пищевых комков).

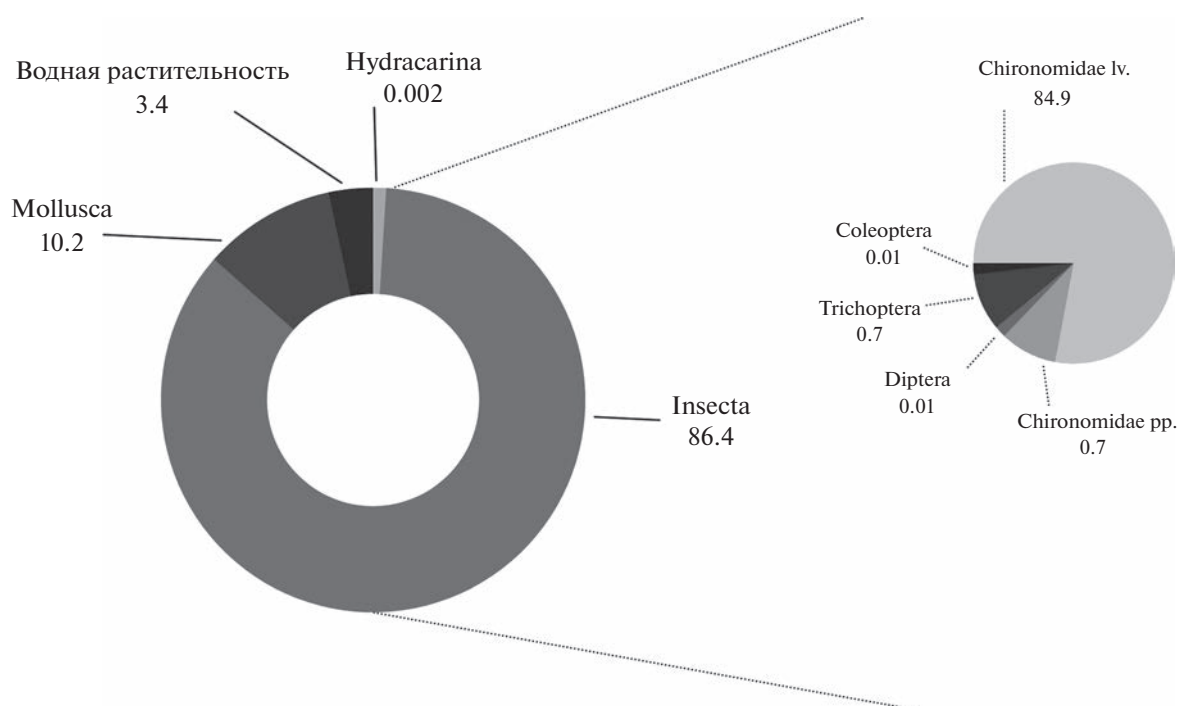


Рис. 2. Спектр питания леща в среднем течении р. Северная Двина.

Таким образом, в летний период лещ в среднем течении р. Северная Двина по характеру питания — типичный бентофаг, потребляющий в основном личинок хирономид. В более младших возрастных группах второстепенным видом корма леща служат моллюски, в более старших — водная растительность.

Нижнее течение Северной Двины

Общий характер питания леща в нижнем течении р. Северная Двина характеризуется более широким пищевым спектром. В кишечных трактах исследованных рыб обнаружено до двадцати трех групп организмов, относящихся к шести типам (типы): кольчатые и круглые черви, члени-

Таблица 2. Возрастные изменения состава пищи (% массы пищевого комка) в среднем течении р. Северная Двина

Компонент питания	Возрастная группа									Общий спектр
	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	15+	
Тип Arthropoda членистоногие	99.9	96.7	99.8	77.5	100.0	76.2	19.1	100.0	100.0	86.4
Класс Insecta — насекомые	99.9	96.7	99.8	77.5	100.0	76.2	19.1	—	—	86.4
Chironomidae lv. — личинки	96.4	89.6	99.5	77.2	99.3	74.5	19.1	100.0	100.0	84.9
Chironomidae pp. — куколки	3.1	0.1	0.3	0.3	0.7	1.7	—	—	—	0.7
Diptera — двукрылые	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—	0.01
Coleoptera — жуки	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—	0.01
Trichoptera — ручейники	—	7.0	—	—	—	—	—	—	—	0.7
Класс Arachnida — пауки	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.002
Trombidiforms — клещи	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.002
Тип Mollusca — моллюски	0.1	3.3	0.2	22.5	—	—	—	—	—	10.2
Водная растительность	—	—	—	—	—	23.8	80.9	—	—	3.4
Средний индекс наполнения, ‰	26.8	25.8	12.2	40.7	14.8	30.0	9.8	10.0	11.7	25.5

Примечание. “—” — отсутствие пищи в пищевом комке.

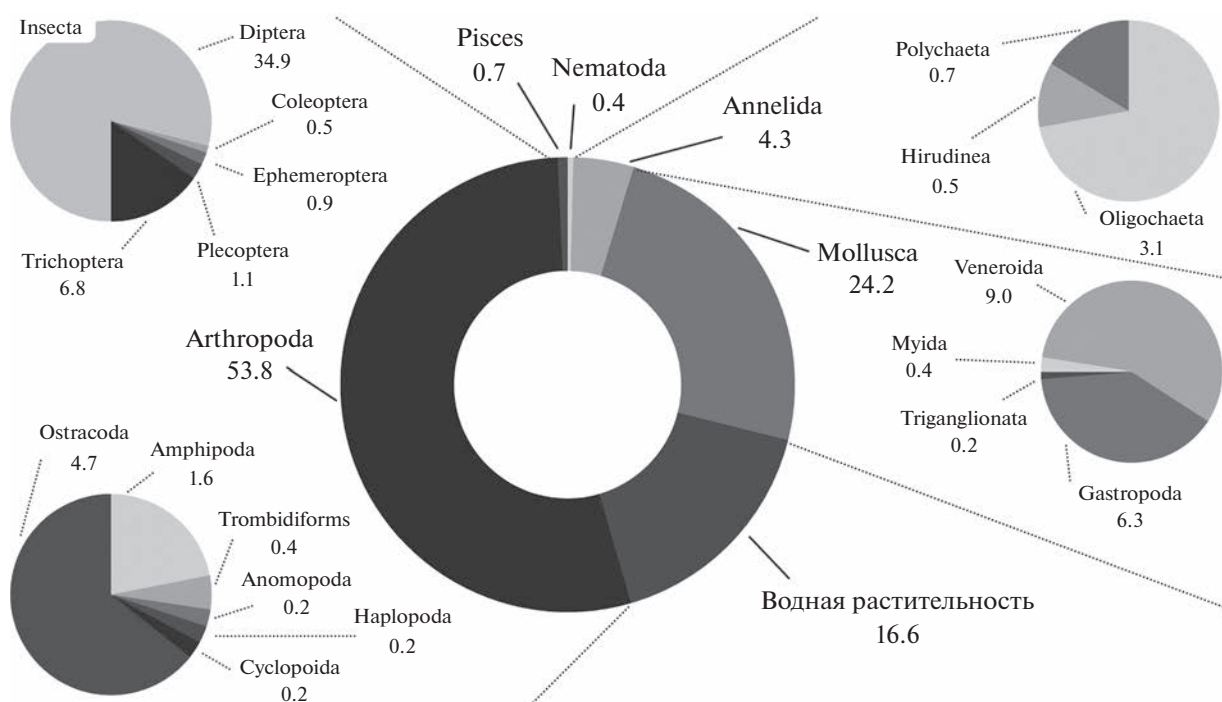


Рис. 3. Общий характер питания леща в нижнем течении р. Северная Двина.

стоногие, моллюски, хордовые (переваренные остатки рыб) и водная растительность (рис. 3)

На планктонные организмы приходилось 3.0% общей массы пищевого комка. Они представлены в основном ветвистоусыми ракообразными (2.7%) и в значительно меньшем количестве — веслоногими ракообразными (0.2%). Преобладающая группа бентосных организмов (в сумме ~80%) более чем наполовину (53.8%) состояла из членистоногих, представленных преимущественно личинками амфибиотических насекомых (44.2%). Среди насекомых доминировали личинки двукрылых (34.9%).

Следующими по значимости в питании леща были моллюски (~24.2% массы) всех кормовых объектов. Среди двусторчатых преобладали моллюски из подкласса разнозубых Veneroida (9.0%) и брюхоногие моллюски (6.5%), в незначительном количестве отмечены моллюски из отр. Myida (0.4%). В заметном количестве лещ использовал в пищу ракушковых раков (4.7%) и кольчатых червей (поясковых — 3.1% и многощетинковых — 0.7%). В незначительном количестве в составе пищевого спектра присутствовали жуки (0.5%), личинки веснянок (1.1%) и поденок (0.9%). Следует отметить факт икhtiофагии леща, поскольку в некоторых пищеварительных трактах были обнаружены переваренные остатки молоди других видов рыб (0.7%). Остатки водной растительности в достаточно большом количестве (16.6%)

встречали почти в каждом пищеварительном тракте проанализированных лещей.

Возрастные изменения в питании леща рассмотрены на основании анализа обобщенной выборки за ряд лет, в которой присутствовали особи двенадцати возрастных групп от 2+ до 13+ лет, с преобладанием рыб в возрасте 5+ — 9+ лет (табл. 3).

Пищевой спектр леща в возрасте 2+ лет не отличался разнообразием и полностью состоял из ракообразных и личинок насекомых. Первые, будучи доминантной группой кормовых объектов (58.4%), включали ветвистоусых ракообразных. Вторые состояли из личинок двукрылых насекомых (33.3%), составлявших треть массы содержимого кишечного тракта и в значительно меньшем количестве личинок поденок (8.3%). В питании леща в возрасте 3+ лет пищевой спектр расширился за счет появления водной растительности (39.3%) и кольчатых червей из класса поясковых (10.6%). Значение членистоногих в питании снизилось вдвое (50.1%), но среди них по-прежнему преобладали личинки двукрылых (42.9%). В незначительном количестве в кишечных трактах леща появились ракушковые ракообразные и разноногие раки-бокоплавы (по 3.6%). В пищевом спектре рыб в возрасте 4+ лет картина почти не изменилась по сравнению с предыдущей возрастной группой. Лишь несколько снизилось количество водных личинок двукрылых (до 39.3%) и водной растительности (до 25.0%). В то же время,

Таблица 3. Возрастные изменения в питании леща (доля в пищевом комке, %) в нижнем течении р. Северная Двина (по обобщенной выборке)

Компонент питания	Возрастная группа в обобщенной выборке												Общий спектр
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	
Тип Annelida — кольчатые черви	—	10.6	28.6	4.6	2.0	2.2	3.0	—	—	—	—	—	4.3
Класс Clitellata — поясковые	—	10.6	28.6	3.7	—	1.1	1.5	—	—	—	—	—	3.1
Oligochaeta — малощетинковые черви	—	10.6	28.6	3.7	—	1.1	1.5	—	—	—	—	—	3.1
Hirudinea — пиявки	—	—	—	1.8	—	—	1.5	—	—	—	—	—	0.5
Класс Polychaeta — многощетинковые черви	—	—	—	0.9	2.0	1.1	—	—	—	—	—	—	0.7
Тип Nematoda — круглые черви	—	—	—	—	—	—	3.0	—	—	—	—	—	0.4
Тип Arthropoda — членистоногие	100.0	50.1	46.4	63.3	64.7	51.2	42.4	52.0	30.0	42.3	50.0	50.0	53.8
Класс Insecta — насекомые	41.6	42.9	42.9	52.3	49.6	44.6	39.4	42.0	30.0	38.5	50.0	50.0	44.2
Diptera — двукрылые	33.3	42.9	39.3	38.7	36.4	37.0	30.3	38.0	23.4	26.9	21.4	50.0	34.9
Coleoptera — жуки	—	—	—	—	1.3	1.1	1.5	—	—	—	—	—	0.5
Ephemeroptera — поденки	8.3	—	—	0.9	—	—	3.0	—	—	3.9	—	—	0.9
Plecoptera — веснянки	—	—	—	—	—	—	—	2.0	3.3	7.7	14.3	—	1.1
Trichoptera — ручейники	—	—	3.6	12.7	11.9	6.5	4.6	2.0	3.3	—	14.3	—	6.8
Класс Malacostraca — высшие раки	—	3.6	3.5	0.9	3.0	2.2	1.5	—	—	—	—	—	1.6
Amphipoda — амфиподы	—	3.6	3.5	0.9	3.0	2.2	1.5	—	—	—	—	—	1.6
Класс Arachnida — пауки	—	—	—	—	—	1.1	—	2.0	—	—	—	—	0.4
Trombidiformes — тромбидиформные клещи	—	—	—	—	—	1.1	—	2.0	—	—	—	—	0.4
Класс Branchiopoda — жаброногие	58.4	—	—	0.9	2.0	3.3	1.5	2.0	—	—	—	—	2.7
Diplostraca/Anomopoda — аномоподы	58.4	—	—	0.9	2.0	2.2	1.5	2.0	—	—	—	—	2.5
Diplostraca/Haplopoda — гаплоподы	—	—	—	—	—	1.1	—	—	—	—	—	—	0.2
Класс Hexanauplia — гексанауплия	—	—	—	0.9	—	—	—	—	—	—	—	—	0.2
Cyclopoida — циклоподы	—	—	—	0.9	—	—	—	—	—	—	—	—	0.2
Класс Ostracoda — ракушковые раки	—	3.6	—	10.1	10.1	—	—	6.0	—	3.8	—	—	4.7
Тип Mollusca — моллюски	—	—	—	13.8	19.5	30.4	33.4	34.0	46.7	38.5	42.9	50.0	24.2
Класс Bivalvia — двустворчатые	—	—	—	11.4	13.0	28.6	27.9	21.0	20.0	15.4	28.6	50.0	17.7
Myida — мииды	—	—	—	—	—	1.2	2.1	—	—	—	—	—	0.4
Veneroida — венериды	—	—	—	11.4	13.0	27.4	25.8	21.0	20.0	15.4	28.6	50.0	9.0
Класс Gastropoda — брюхоногие	—	—	—	2.4	6.5	1.8	5.5	13.0	26.7	23.1	14.3	—	6.5
Triganglionata — триганглионада	—	—	—	—	1.0	—	—	—	—	—	—	—	0.2
Тип Chordata — хордовые	—	—	—	—	1.0	2.2	1.5	—	—	—	—	—	0.7
Класс Pisces — рыбы	—	—	—	—	1.0	2.2	1.5	—	—	—	—	—	0.7
Водная растительность	—	39.3	25.0	16.5	11.1	14.1	16.7	14.0	23.3	19.2	7.1	—	16.6
N. экз.	11	13	8	44	43	34	23	21	14	10	5	1	227
Средний индекс наполнения, ‰	32.5	28.6	31.2	34.9	41.2	52.1	35.4	30.1	31.5	28.9	29.5	24.3	32.6

Примечание. Выделены компоненты, составляющие в сумме общую массу в пределах класса кормовых объектов.

“—” — отсутствие кормового объекта в пищевом комке.

потребление поясковых червей увеличилось до 28.6%. Количество разноногих раков осталось на прежнем уровне (3.5%), в незначительном количестве (3.6%) появились личинки ручейников.

Наиболее широкий спектр пищевых компонентов зарегистрирован у леща в возрасте 5+ лет. В его пище доминировали членистоногие (63.3% массы пищевого комка), среди которых преобла-

дали представители двукрылых личинок насекомых (38.7%). На водную растительность (16.5%) и моллюсков (13.8%) также приходилась значительная часть наполнения кишечных трактов. Среди моллюсков отмечены представители и двустворчатых (11.4%) и брюхоногих (2.4%) моллюсков. Следует отметить значительное потребление лещом ракушковых раков (10.1%) и личинок ручейников (12.7%). Менее значимыми кормовыми объектами в рассматриваемой возрастной группе были кольчатые черви (4.6%), из них лещ употреблял в пищу и полихет (0.9%), и пиявок (1.8%).

Лещи в возрасте 6+ лет также предпочитали в качестве кормового объекта личинок двукрылых насекомых (36.4%). Следующими по значимости в питании были личинки ручейников и водная растительность (11.9 и 11.1% соответственно), а также ракушковые (10.1%) и двустворчатые моллюски (13.0%). К второстепенным объектам питания отнесены брюхоногие моллюски (6.5%). Равноногие раки (3.0%), анопоподы и полихеты (по 2.0%), остатки молоди рыб и жуки (1.0 и 1.3% соответственно) представлены незначительно.

Пищевой спектр лещей в возрасте 7+ преимущественно состоял из личинок двукрылых насекомых (37.0%), венерид (27.4%) и водной растительности (14.1%). В качестве менее значимых компонентов следует отметить личинок ручейников (6.5%), жаброногих раков (3.3%) и молодь рыб (2.2%). Равными по доле в пищевом комке были представители поясковых червей, полихет, жуков, водных клещей (по 1.1%), миид и брюхоногих моллюсков (1.2 и 1.8% соответственно).

У лещей в возрасте 8+ количество основного кормового объекта — водных личинок двукрылых насекомых — несколько снизилось (до 30.3%), доля разнозубых моллюсков продолжала оставаться достаточно высокой (25.8%), как и количество водной растительности (16.7%). В качестве субдоминантных кормовых объектов у лещей этого возраста выступали брюхоногие моллюски (5.5%) и нематоды (3.0%). Менее значимыми были пиявки, амфиподы, анопоподы, жуки, мииды и молодь рыб (все по 1.5%).

В возрасте 9+ лет доля личинок двукрылых насекомых в питании леща вновь возросла (до 38.0%), как и двустворчатых моллюсков, среди которых на венерид приходилось 21.0% массы пищевого комка, на брюхоногих — 13.0%. Лещи в этом возрасте довольно активно потребляли водную растительность (14.0%), однако количество ракушковых ракообразных (6.0%) значительно уменьшилось. В меньшем и равном количестве (по 2.0%) были представлены личинки веснянок и ручейников, анопоподы и водные клещи.

Основу содержимого пищевого тракта леща в возрасте 10+ лет составляли брюхоногие (26.7%) и двустворчатые (20.0%) моллюски, количество

личинок двукрылых насекомых впервые снизилось до 23.4%. Почти такое же количество по массе приходилось на водную растительность (23.3%). Потребление лещом личинок веснянок и ручейников носило второстепенный характер в питании леща этого возрастного класса (лишь по 3.3%).

Пищевой комок леща в возрасте 11+ лет примерно в равной степени состоял из личинок двукрылых насекомых (26.9%), брюхоногих (23.1%), двустворчатых моллюсков (15.4%) и водной растительности (19.2%). На долю веснянок пришлось 7.7%, поденки и ракушковые рачки употреблялись в пищу в небольшом и почти равном соотношении (3.9 и 3.8% соответственно). Лещи в возрасте 12+ лет отдавали предпочтение водным личинкам насекомых (50.0%) и моллюскам (42.9%), среди которых личинки ручейников и веснянок, а также двустворчатые и брюхоногие моллюски использовались в пищу в равном соотношении (по 14.3%). Личинки двукрылых насекомых также оставались излюбленным кормом у лещей этой возрастной группы, достигая почти четверти (21.4%) содержимого пищеварительного тракта. Доля водной растительности в пищевом комке снизилась до 7.1% и была минимальна по сравнению с остальными возрастными группами леща. Пищу леща в возрастной группе 13+ лет представляли в равном количестве личинки двукрылых насекомых и двустворчатые моллюски.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ полученных данных свидетельствует о том, что лещу в низовье р. Северная Двина присущ достаточно широкий пищевой спектр, включающий >20 кормовых объектов (зоопланктон, зообентос, нектон) со значительным разбросом их принадлежности к крупным таксонам: черви, насекомые, ракообразные, моллюски, рыбы, водная растительность. Это в полной мере демонстрирует постулат Ю.С. Решетникова (1980), что северные водные объекты характеризуются сравнительно бедной и довольно изменчивой кормовой базой, не обеспечивающей пищевые потребности рыб каким-либо одним видом корма. Это приводит к эврифагии рыб, обитающих в водных объектах северных широт, к нетипичному пищевому поведению и возможному хищничеству (ихтиофагии).

О широком пищевом спектре леща в разнотипных водных объектах свидетельствуют результаты исследований ряда авторов. Так, основные кормовые объекты леща в солоноватых водах Каспийского моря — моллюски и ракообразные, второстепенные личинки насекомых и червей (Гусейнов, 2021). В водных объектах Обь-Иртышского бассейна, куда он расселился сравнительно недавно, питание леща преимущественно состоит из моллюсков, личинок ручейников и стре-

коз, а также веслоногих и ветвистоусых ракообразных. Установлено, что на различных участках бассейна лещ может быть пищевым конкурентом для ценных промысловых рыб-бентофагов Обь-Иртышского бассейна (Петрачук и др., 2016).

В Чограйском водохранилище лещ потребляет в пищу личинок и куколок хирономид (встречаемость >95%) в значительно меньшей степени используются моллюски, личинки ручейников и водная растительность. Это свидетельствует о недостаточности кормовой базы и целесообразности проведения акклиматизационных мероприятий кормовых беспозвоночных, (полихет, корофид, кузовых раков, мизид и гаммарид) (Никитенко, Щербина, 2014, 2016). В Рыбинском водохранилище лещи используют в пищу макробентосные организмы, их излюбленные кормовые объекты — личинки хирономид и моллюски; выявлены различия в пищевом спектре леща на разнотипных участках Рыбинского водохранилища, а также возрастание в последние годы в его питании роли полисапробных личинок *Chironomus f. l. plumosus* (Паюта и др., 2019; Щербина, 2021).

Рядом авторов отмечено, что при недостатке бентосных организмов лещ использует в питании фито- и зоопланктон, что влияет на физиологию и, в итоге, ведет через снижение его темпа роста и упитанности к снижению плодовитости. В случае резкого сокращения в водоемах численности хирономид, лещ переходит на питание доступными по размеру моллюсками (Задорожная, 1977; Купчинский, 1987).

Возрастные особенности в питании леща в низовье р. Северная Двина характеризуются абсолютным доминированием в качестве кормового объекта членистоногих, в частности водных личинок двукрылых насекомых, доля которых колебалась от 21.4 до 50.0% массы пищевого комка. Отмечено стабильное потребление моллюсков у леща средних и более старших возрастов с увеличением их доли в рационе по мере взросления леща от 20–34% в возрасте 6+...9+ лет до 38–50% в 10+...13+ лет. Выявлено статистически значимое употребление лещом водной растительности (7.1–39.3%) во всех возрастных группах, кроме особей в возрасте 2+ и 13+ лет (отсутствие растительных компонентов в питании, особенно самой старшей возрастной группы, можно объяснить небольшой выборкой в этих двух возрастных классах).

Потребление в качестве кормовых объектов червей отмечено у половины возрастных групп леща (от 3+ до 8+ лет). Только в двух возрастных классах (5+ и 8+ лет) лещ потреблял в пищу пиявок и лишь в одном случае (в возрасте 8+ лет) употребил в пищу нематод (3.0%). В целом, количество червей характеризовалось снижением их доли в пищевом комке по мере роста рыб, что может

свидетельствовать о случайном характере их потребления. Следует отметить факт потребления лещом планктонных организмов. Доминирующее питание 2+-летних особей леща, масса пищевого комка которых более чем наполовину (на 58.4%) состояла из ветвистоусых ракообразных, вполне объяснимо — молодь почти всех видов рыб интенсивно питается планктонными организмами и только через пару лет переходит на излюбленные во взрослом состоянии корма. В то же время, потребление ветвистоусых и разноногих ракообразных у особей леща в возрасте от 3+ до 9+ лет (суммарно от 0.9 до 3.3%) может быть закономерностью для северных водоемов. Также следует отметить, что некоторые особи в возрасте 6+...8+ лет проявляли себя как хищники-ихтиофаги, используя в качестве рыб-жертв молодь других рыб (1.0–2.2%).

Выводы. В летний период пищевой спектр леща в среднем течении р. Северная Двина не отличается большим разнообразием. По характеру питания он типичный бентофаг, потребляющий, в основном, водных личинок хирономид. Возрастная динамика питания выражается в интенсивном использовании второстепенных кормовых объектов — в более младших возрастных группах субдоминантным видом корма леща являются моллюски, в более старших — водная растительность.

В нижнем течении р. Северная Двина пищевой спектр леща значительно шире, включает >20 групп кормовых объектов, представленных беспозвоночными, рыбами и водной растительностью. Основу питания леща всех возрастных групп в р. Северная Двина составляют водные личинки насекомых (60.5–98.4% массы пищевого комка). У леща почти всех возрастных группах преобладают личинки двукрылых (21.4–50.5%), моллюски (13.4–50.0%) и водная растительность (7.1–39.5%). Кольчатые черви (2–28.6%), молодь рыб (1–2.2%) и планктонные организмы (2–4.4%) служат второстепенными кормовыми объектами. Возрастные особенности в питании леща выражаются в стабильном потреблении амфибиотических личинок насекомых (30–50% массы пищевого комка), водной растительности (7–39%). Начиная с возраста 5+ лет, лещ активно начинает питаться моллюсками (двустворчатыми (11.4–28.6%) и брюхоногими (1.8–26.7%)). Средние возрастные группы (5+...9+ лет) употребляют в пищу планктонные организмы. Средний индекс накормленности леща во всех возрастных группах свидетельствует о достаточной кормовой базе для леща в нижнем течении р. Северная Двина.

В целом, лещ в бассейне р. Северная Двина проявляет себя как типичный бентофаг с выраженными признаками эврифагии, употребляя в пищу растительность, планктонные организмы, а

также проявляя признаки хищничества (ихтиофагии).

Оценка трофических связей рыб в нижнем течении р. Северная Двина предполагает проведение дальнейших комплексных исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена за счет средств целевой субсидии на выполнение государственного задания “Изучение изменений в экосистемах бассейна р. Северная Двина и в водоемах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Архангельской обл. в условиях климатических сукцессий и воздействия антропогенных факторов” (№ регистрации 122011800593-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боркичев В.С., Студенова М.А., Новоселов А.П. 1999. Питание сига в среднем течении реки Северной Двины // Матер. VI молодежной науч. конф. “Актуальные проблемы биологии и экологии”. Сыктывкар: Изд-во Коми науч. центр. УрО Рос. акад. наук. С. 25.
- Гидрологическая изученность. Ресурсы поверхностных вод СССР. Северный край. 1972. Ленинград: Гидрометеиздат. Т. 3.
- Гидрология устьевой области Северной Двины. 1965. Москва: Гидрометеиздат.
- Гусейнов К.М., Барханов Р.М., Гасанова А.Ш. и др. 2021. Некоторые сведения о питании карповых видов рыб // Вест. Дагест. науч. центра. № 80. С. 6.
- Епишин Н.Б., Елсукова Р.Р. 1990. Состав пищи сига-пыжьяна в устьевой области р. Северной Двины // Матер. науч.-практ. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Сыктывкар: Изд-во Коми науч. центр. УрО Рос. акад. наук. С. 47.
- Задорожная Е.А. 1977. Питание леща в водохранилищах малых рек // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 5. С. 46.
- Купчинский Б.С. 1987. Лещ водоемов Байкало-Ангарского бассейна. Иркутск: Изд-во Иркутск. ун-та.
- Лукина В.А., Боркичев В.С. 2018. Особенности биологии и питания плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) в дельтовой части р. Северная Двина (по материалам сборов 2017 г.) // Международная конференция “Биомониторинг в Арктике”. Архангельск: Изд-во С(А)ФУ. С. 93.
- Лукина В.А., Имант Е.Н. 2019. О питании обыкновенного пескаря *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) в дельтовой части р. Северная Двина // Матер. XI Всерос. науч.-практ. конф. молодых ученых по проблемам водных экосистем, посвященной памяти д.б.н., проф. С.Б. Гулина. Севастополь: Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН. С. 41.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. Москва: Наука.
- Муслинов В.В., Новоселов А.П., Завиша А.Г., Фефилова Л.Ф. 2007. Питание леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) в среднем течении р. Северной Двины // Экологические проблемы Севера: Межвузовский сборник науч. трудов. Вып. 10. Архангельск. С. 98.
- Никитенко Е.В., Щербина Г.Х. 2014. Питание леща Чограйского водохранилища // Вест. ин-та компл. исслед. аридных территорий. № 2 (29). С. 57.
- Никитенко Е.В., Щербина Г.Х. 2016. Питание бентосоядных рыб Чограйского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 3. С. 209.
<https://doi.org/10.7868/S0042875216030140>
- Новоселов А.П. 1999а. Об изменении состава пищи сига в период летнего нагула в Двинском заливе Белого моря // Матер. междунар. конф. “Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии”. Петрозаводск: Изд-во Ин-та биол. Кар. науч. центра РАН. С. 147.
- Новоселов А.П. 1999б. О характере питания сига *Coregonus lavaretus* (Linne, 1758) в летний период 1997 года у акватории острова Мудьюг (Двинской залив Белого моря) // Матер. междунар. конф. “Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии”. Петрозаводск: Изд-во Ин-та биол. Кар. науч. центра РАН. С. 148.
- Новоселов А.П., Фефилова Е.Ф. 1998. Питание сига *Coregonus lavaretus* в дельтовой части р. Северной Двины (губа Сухое море) в зимний период 1997 г. // Матер. конф. “Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря”. Архангельск, сент. 1998. Санкт-Петербург: Зоол. ин-т РАН. С. 17.
- Новоселов А.П., Фефилова Л.Ф. 1999. Общий характер питания сига в бассейне реки Северной Двины // Матер. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводск. ун-та. С. 266.
- Новоселов А.П., Студенов И.И., Лукин А.А. 2015. Современное состояние водных биологических ресурсов реки Северная Двина // Вестник С(А)ФУ. Серия “Естественные науки”. № 4. С. 90.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2016. Т. 2. Зообентос. Москва: Тов-во науч. изданий КМК.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. 1977. Ленинград: Гидрометеиздат.
- Паюта А.А., Пряничникова Е.Г., Щербина Г.Х. и др. 2019. Физиологические показатели леща (*Abramis brama*) на разнотипных участках Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 2. С. 79.
<https://doi.org/10.1134/S0320965219020128>
- Петрачук Е.С., Янкова Н.В., Таскаева К.З. 2016. Питание леща в водных объектах Обь-Иртышского бассейна // Молодой ученый. № 27(131). С. 225.
- Попова О.А. 1979. Питание и пищевые взаимоотношения судака, окуня и ерша в водоемах разных широт // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. Москва: Наука. С. 93.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. Москва: Пищевая промышленность.

- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. Москва: Наука.
- Решетников Ю.С., Попова О.А. 2015. О методиках полевых ихтиологических исследований и точности полученных результатов // Тр. ВНИРО. Т. 156. С. 114.
- Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С. 2011. Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра Европейской России. Москва: Тов-во науч. изд. КМК.
- Фадеева Г.В., Новоселов А.П. 2002. Видовой состав личинок хирономид в пищевом спектре нагульного стада северодвинского сига // Материалы рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера. Архангельск: Изд-во "Правда Севера". С. 134.
- Щербина Г.Х. 2021. Сравнительный анализ пищевого спектра леща *Abramis brama* L. (Cyprinidae, Pisces) на разнотипных участках Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 5. С. 511. <https://doi.org/10.31857/S0320965221040124>
- Novoselov A.P. 2014. Feeding of Whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Coregonidae) in the Lower Reaches of the Northern Dvina River // J. Ichthyol. V. 54. № 10. P. 913. <https://doi.org/10.1134/S0032945214100117>

Spatial and Age-Related Changes in the Food Spectrum of the Common Bream *Abramis brama* in the Middle and Lower Course of the Northern Dvina River (Russia)

A. P. Novoselov¹, *, V. A. Lukina¹, N. Yu. Matveev¹, and A. D. Matveeva¹

¹Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia

*e-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

Data on spatial and age-related changes in the qualitative composition of food spectra (species and taxonomic diversity of invertebrates used as food objects) and quantitative characteristics (dominant types of food) of the common bream *Abramis brama* (L., 1758) are presented. Changes in nutrition and the ratio of prevailing taxonomic groups in different age groups are shown as the bream grows in the middle and lower reaches of the Severnaya Dvina River. Analysis of the results showed that the composition food's lump included both representatives of the bottom fauna and planktonic organisms. Amphibiotic insect larvae, mollusks, and aquatic vegetation were the most numerous among the feeding objects. In addition, juvenile fish were present in the food lump of some age groups. Age variability in bream nutrition is reflected in the size-breadth of the food spectrum — in juveniles and older individuals, the components of nutrition are significantly less than in middle-aged fish.

Keywords: Northern Dvina, *Abramis brama*, fish nutrition, food spectrum, qualitative and quantitative composition of food, dominant food objects, spatial and age variability of food