

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования

«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии

институт

Кафедра водных и наземных экосистем

кафедра

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

подпись инициалы, фамилия

« ____ » _____ 20 __ Г

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

06.03.01 - Биология

Изучение явления пищевой конкуренции плотвы сибирской

(*Rutilus rutilus lacustris*) реки Чулым с инвазивным видом

Тема

Руководитель

подпись, дата

доцент, к.б.н.

должность, ученая степень

А. Е. Рудченко

инициалы, фамилия

Выпускник

подпись, дата

А. И. Вялкова

инициалы, фамилия

Красноярск, 2021

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	6
1.1 Биологические инвазии	6
1.1.1. Роль и влияние чужеродных видов на водные экосистемы	6
1.1.2. Влияние инвазивных видов на трофическую структуру водоема	7
1.2. Рыбы, как источник омега-3 ПНЖК для человека	9
1.3. Использование биомаркерных жирных кислот при изучении трофических сетей гидробионтов.....	11
1.4. Использование анализа стабильных изотопов углерода и азота при изучении трофических сетей гидробионтов	13
2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	17
2.1. Характеристика объекта исследования	17
2.2. Характеристика инвазивного вида.....	18
2.3. Район работ.....	19
2.4. Метод морфологических исследований рыб. Метод отбора и обработки отобранного материала	21
2.5. Методы биохимического анализа мышечной ткани рыб	22
2.6. Методы анализа стабильных изотопов углерода и азота	23
2.7. Статистическая обработка данных.....	24
3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ	25
3.1. Характеристика отобранного материала	25
3.2. Морфологическая характеристика плотвы сибирской среднего течения реки Чулым.....	27
3.3. Характеристика питания плотвы сибирской среднего течения реки Чулым	35
3.4. Состав и содержание жирных кислот в мышечной ткани плотвы сибирской и уклейки среднего течения реки Чулым	37
3.5. Соотношение стабильных изотопов углерода и азота мышечной	

ткани плотвы сибирской и уклейки среднего течения реки Чулым и их кормовых объектов	42
3.6. Обсуждение результатов	43
ВЫВОДЫ	48
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	49
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	50

ВВЕДЕНИЕ.

Биологические инвазии — расселение чужеродных видов в экосистемы, расположенные за пределами их ареала и воздействие их на эти экосистемы (Дгебуадзе, 2002). Географический охват инвазий, количество расселяемых видов и скорость расселения сильно увеличились за последние 200 лет, особенно в 20 веке, что в значительной степени связано с деятельностью человека как случайной, так и преднамеренной (Marcot et al., 2019; Mastitsky et al., 2010). После непосредственного уничтожения мест обитания биологические инвазии являются второй по значимости опасностью для биоразнообразия аборигенных экосистем. Основной проблемой инвазий чужеродных видов рыб для человека является сокращение популяций аборигенных промысловых видов рыб, так как те могут занимать схожую с последними трофическую нишу и вступать с ними в конкурентное взаимодействие (Алимов и др., 2004). Одним из примеров чужеродного вида, степень инвазивности которого только предстоит оценить, является уклейка (лат. *Alburnus alburnus* Linnaeus, 1758) (Злотник, 2019). В ходе взаимодополняющего действия природных (изменение климата) и антропогенных (вселение чужеродного вида) факторов происходит расселение уклейки из Новосибирского водохранилища в ближайшие водоемы. В 1990-х годах уклейка стала отмечаться в уловах в бассейне реки Чулым и в настоящее время является многочисленным видом, встречающимся ниже плотины Назаровской ГРЭС (далее НГРЭС) (Бабкина и др., 2013).

В 1961 году на реке Чулым в районе г. Назарово была образована НГРЭС, сбрасывающая теплые воды в Чулым, что привело к тепловому загрязнению реки на участке реки ниже места сброса вод в русло реки (Хлынова, 2004). В ходе расселения уклейки по нижнему бьефу р. Чулым с 1990-х годов наблюдается ухудшение промыслового качества популяции плотвы

сибирской (лат. *Rutilus rutilus lacustris* Pallas, 1814) в этом районе, что, вероятно, может быть связано с появлением этого чужеродного вида (Перепелин и др., 2020). Наличие плотины НГРЭС как физического барьера для расселения инвазивного вида создает возможность для проверки влияния его на местные сообщества и оценки изменений в трофических сетях выше и ниже этого барьера. Так, биологические инвазии вкупе с другими факторами, например, антропогенными трансформациями речных ландшафтов, могут приводить к негативным последствиям для аборигенных видов (Pennock et al., 2021).

Предполагается, что уклейка, занимая экологическую нишу плотвы ниже места впадения подогретых вод сбросного канала НГРЭС, оказывает влияние на морфо-биологические и биохимические показатели популяции плотвы на данной территории.

В данной работе проводится исследование явления пищевой конкуренции плотвы сибирской с чужеродным видом на примере изменений морфо-биологических и биохимических характеристик плотвы сибирской.

Целью работы было исследовать явление пищевой конкуренции плотвы сибирской с чужеродным видом на примере двух популяций, обитающих в реке Чулым.

Задачи исследования:

1. Провести анализ морфологических показателей плотвы сибирской среднего течения реки Чулым в условиях пищевой конкуренции.
2. Провести анализ питания и кормовой базы плотвы сибирской среднего течения реки Чулым.
3. Установить наличие пищевой конкуренции плотвы сибирской с уклейкой в районе их совместного обитания.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.

1.1. Биологические инвазии.

1.1.1. Роль и влияние чужеродных видов на водные экосистемы.

Чаще всего результатом взаимодействия аборигенных и чужеродных видов становится подавление или прямое уничтожение аборигенного вида, за которым следует снижение таксономического разнообразия экосистем. (Карабанов, Кодухова, 2015). Любая интеграция нового вида в аборигенное сообщество ведет к изменению его структуры и функциональности, но изменения эти не всегда заметны, из-за чего часто сложно оценить ущерб и сформулировать понятие «биологическое загрязнение» для каждого конкретного случая инвазий (Алимов и др., 2004). Кроме этого, инвазивные виды могут приносить в экосистемы новые инфекционные и паразитарные заболевания. Помимо экологических последствий, виды-вселенцы часто оказывают отрицательный экономический эффект, снижая численность промысловых видов рыб (Карабанов, Кодухова, 2015; Britton, 2018).

Наибольшее количество расселений видов в настоящее время связано, прежде всего, с последним периодом развития человеческой цивилизации и усилением антропогенного влияния на экосистемы. У инвазионных видов всегда обнаруживаются такие особенности экологии, которые позволяют им осваивать биотопы, отличающиеся от нативных местообитаний, а также успешно конкурировать с аборигенными видами за общие ресурсы, т. е. обеспечивающие высокую эврибионтность. В результате нарушения человеком стабильности условий обитания аборигенных видов, которые, как правило, являются более или менее узкоспециализированными, более экологически пластичные виды-вселенцы получают возможность успешнее конкурировать с местными видами, либо полностью вытеснять их. Тем

самым получается, что антропогенное влияние усиливает негативный эффект от биологических инвазий (Алимов и др., 2004). Так как наибольшее воздействие из инвазивных видов оказывают рыбы, то и наибольшие преобразования происходят именно в водных экосистемах (Flood et al., 2020). Пресноводные системы при этом подвергаются наибольшему прессингу. Хотя они и составляют лишь 0,01% от общего объема воды на Земле, в них обитает 9,5% описанных видов животных (Reid et al., 2019).

1.1.2. Влияние инвазивных видов на трофическую структуру водоема.

Как до сих пор было принято считать, биологические инвазии вкупе с антропогенной деятельностью приводят к значительным перестройкам экологических систем, вплоть до исчезновения из трофической системы отдельных видов или замещения их видами-вселенцами. Однако новейшие исследования, включающие в себя математическое моделирование последствий инвазий, показали, что нарушения устойчивости экосистемы происходит редко – чаще всего она выходит на иной уровень устойчивости при наличии инвазивных видов. Оценка трофической экологии рыб крайне важна для понимания биологических и экологических нужд, необходимых для сохранения и поддержания популяций. Трофическая роль вида в пищевой сети определяется его трофическим уровнем, тем, что он ест (качественной информацией) и в каких пропорциях (количественной информацией), которые являются существенной информацией для понимания потоков энергии через экосистемы (Luiz de Silveira et al., 2020). Перестройка структуры трофических связей в пределах экосистемы происходит не сразу, а имеет ряд предопределяющих явлений. Одни из них могут приводить непосредственно к перестройке связей, а действие других будет нивелировано совместным влиянием природных и антропогенных

воздействий (Соловьева, 2018). Наибольшие последствия для экосистем имеют явления вселения крупных хищников, способных быть регуляторами сообщества за счет перестройки системы пищевых отношений «хищник-жертва» и конкуренции с другими хищниками (Болотова и др., 2010). Эффект «ключевого хищника» (key-stone predator) играет важную роль в формировании структуры и потоков энергии в водных экосистемах. Он заключается в подавляющем воздействии консумента на пищевой вид, который имеет конкурентное преимущество перед другими видами сообщества, что тормозит процесс конкурентного вытеснения и позволяет сразу нескольким видам занимать одну или близкие экологические ниши. Снижение хищнического воздействия приводит к вытеснению слабых конкурентных видов. Чем более высокое трофическое положение занимает «ключевой хищник», тем больше вероятность упрощения структуры трофических связей и исчезновения целых пищевых цепей (Голубков, 2013). Наиболее изученным примером может служить вторжение рыбы-льва (*Pterois spp.* Oken, 1817) в бассейн Карибского моря, уменьшившее разнообразие аборигенных рифовых рыб в 2-3 раза и их биомассу на 65%. Помимо хищников, сильное воздействие на экосистемы оказывает появление видов, обладающих достаточным уровнем приспособляемости для освоения ниш, занятых аборигенными видами. Так, пестряк (*Siganus spp.* Forsskal, 1775) попав в Средиземное море вступил в конкурентные взаимоотношения со Средиземноморской лорой (*Sparisoma cretense* Linnaeus, 1758) и сарпой сальповидной (*Sarpa salpa* Linnaeus, 1758), заняв экологическую нишу последних (Arndt et al., 2018).

Конечно, влияние вида-вселенца не может распространяться только на какой-то единственный аборигенный вид. Хорошо это наблюдается на примере проникновения гребневика Мнemiопсиса (*Mnemiopsis leidyi* Agassiz, 1865). Помимо очевидного снижения уловов тюльки, уменьшилась как общая, так и видовая численность зоопланктона, когда как общая

численность фитопланктона, наоборот, увеличилась, что в долгосрочной перспективе может привести к большему эвтрофированию Черного моря. Зообентосное разнообразие также резко изменилось от доминирования ракообразных к кольчатым червям и двустворчатым моллюскам, получившим дополнительный источник питания в результате сезонной массовой гибели гребневиков, что в дальнейшем может привести к увеличению количества некоторых бентопелагических рыб, питающихся этими бентосными организмами (Roohi et al., 2010).

На перестройку структуры сообщества рыб и интенсификацию инвазий также влияют появление связей между ранее изолированными водными системами, открывающие новые пути для проникновения инвазивных видов. Таким образом, существует два пути влияния инвазивных видов на трофическую структуру водоемов – опосредованное влияние через большую конкурентоспособность в изменившихся биотопах и непосредственное воздействие через выедание и усиление конкуренции (Болотова и др., 2010).

1.2. Рыбы, как источник омега-3 ПНЖК для человека.

Основным источником длинноцепочечных омега-3 ПНЖК для человека являются водные экосистемы – озера, реки и моря. Наиболее важные из них – эйкозапентаеновая кислота (ЭПК, 20:5n-3) и докозагексаеновая кислота (ДГК, 22:6n-3), синтезируются микроводорослями (диатомовыми, перидиниями, криптофитами) и по трофической цепочке передаются водным беспозвоночным и рыбам, а от них уже передаются человеку и животным (Гладышев, 2012). Процентное и количественное содержание ЖК у рыб зависят от многих факторов, например рациона (Heissenberger et al., 2010), трофического уровня, стадии развития, пола, сезона года, собственного синтеза и ряда экологических факторов (Litzow et al., 2006). Однако, независимо от таксона

доминирующими кислотами среди ПНЖК являются именно ЭПК и ДГК. Как и все остальные ЖК они могут служить источниками энергии, но в том случае, если их потребление превосходит потребности организма (Tocher, 2003). Так, ДГК является наиболее важной кислотой, выполняющей строительную функцию в мембранах нервных клеток, формируя основу билипидного слоя. ЭПК же является предшественником гормоноподобных веществ – эйкозаноидов, необходимых для регуляции работы сердечно-сосудистой системы и воспалительных процессов (Гладышев, 2012). Достаточное потребление ЭПК и ДГК необходимо для профилактики сердечно-сосудистых болезней, болезни Альцгеймера и некоторых аутоиммунных заболеваний (Гладышев, 2012). Всемирной организацией здравоохранения разработана норма потребления ЭПК+ДГК, составляющая 0,5-1 г в сутки на человека и соотношение кислот семейств n-6/n-3 не превышающее 3:1 (Кормилец, 2019). В настоящее время, большинство развитых стран потребляют больше продуктов, богатых n-6 ПНЖК. Рост соотношения n-6/n-3 может достигать вплоть до 20:1, что сопровождается ростом сердечно-сосудистых и нервных заболеваний.

На качестве ЖК-состава рыб могут также сказываться биологические инвазии. Так, при изменениях таксономического состава планктона изменяется их ЖК-профиль для вышестоящих трофических уровней, связанный со специфичностью синтезируемых и накапливаемых ЖК. Соответственно меняется биохимическое качество всей цепи потребления. Например, аборигенные для устья реки Сан-Франциско виды дафний, концентрирующие ЭПК и арахидоновую кислоту, были вытеснены морскими копеподами, концентрирующими ДГК. Данное явление привело к изменению биохимического качества рыб – потребителей зоопланктона, обитавших в этой области (Kratina, Winder, 2015). Другое явление присутствует в Средиземном море, где наблюдается инвазия зеленой водоросли каулерпы виноградной (*Caulerpa racemosa* Agardh, 1873), выделяющей липофильный

каулерпин, что привело к изменению ЖК-состава мышечной ткани сарга белого (*Diplodus argus* Linnaeus, 1758) за счет снижения процентного содержания ЭПК, ДГК и арахидоновой кислоты (Felline et al., 2014). Также инвазивные виды могут менять качество рыбных ресурсов водоема, сами накапливая большое или малое количество ПНЖК. Так было обнаружено, что бычок-кругляк (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1814), проникнув в Балтийское море, по биохимическому качеству стал похож на треску и форель, что выражено низким соотношением n-6 кислот к n-3 (Brauer et al., 2020). Аналогичное наблюдение было сделано во время исследования инвазии серебряного карася (*Carassius gibelio* Bloch, 1782) в озере Гала европейской части Турции. Здесь наблюдалась высокая способность карася накапливать в мышечной массе ЭПК и ДГК, в результате чего он был признан важным источником ПНЖК для данного региона (Yilmaz et al., 2016).

1.3. Использование биомаркерных жирных кислот при изучении трофических сетей гидробионтов.

Основой функционирования всех экосистем являются потоки вещества и энергии в пищевых цепях (Алимов, 2000). Изучение трофических взаимодействий между гидробионтами направлено, в том числе, и на изучение роли полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), являющихся важной биологической составляющей всех живых организмов.

Часто ЖК-состав гидробионтов позволяет установить источник получения ими органического вещества, так как большинство продуцентов жирных кислот (ЖК) синтезирует разные кислоты. Специфические ЖК, синтезируемые на нижних трофических уровнях и потребляемые консументами различных уровней с пищей, зачастую включаются в запасные липиды и накапливаются в биомассе животных. Поэтому ЖК состав

консументов, в частности рыб, может быть использован для анализа спектров питания, а многие ЖК выступают в качестве биохимических маркеров при изучении трофических взаимодействий в водных экосистемах (Сущик, 2008).

ЖК-состав большинства гидробионтов состоит из базового набора ЖК и специфичных ЖК, свойственных только конкретной группе гидробионтов (Табл. 1). Отслеживание перемещения специфичных ЖК по трофическим цепям позволяет исследовать трофические взаимоотношения в водных экосистемах (Кормилец, 2019).

Таблица 1 - Биомаркерные жирные кислоты, используемые при изучении трофических сетей гидробионтов

Организмы	Маркерная жирная кислота	Источник
Бактериопланктон	15:0, 17:0, C15-17 PЖК, 18:1n-7	Napolitano, 1999
Аллохтонное вещество (наземного происхождения)	20:4n-6	Gladyshev et al., 2015
Цианобактерии	18:2n-6, 18:3n-3	Kelly, Scheibling, 2012 Sushchik et al., 2004
Зеленые водоросли	18:2n-6, 18:3n-3, 16:2n-6, 16:3n-3, 16:4n-3	Kelly, Scheibling, 2012 Сущик, 2008
Диатомовые водоросли	16:1n-7, 16:2n-4, 16:3n-4, 16:4n-1, 20:5n-3	Sushchik et al., 2003 Taipale et al., 2013
Динофитовые водоросли	18:4n-4, 22:6n-3	Сущик, 2008

Моллюски	20:1n-13, 20:1n-11	Makhutova et al., 2016
Копеподы пресноводные	20:1n-9	Сушик, 2008

Примечание: РЖК- жирные кислоты с разветвленной цепью атомов углерода

1.4. Использование анализа стабильных изотопов углерода и азота при изучении трофических сетей гидробионтов.

Анализ стабильных изотопов (Stabile Isotope Analyses) стал одним из важных методов в экологии за последние три десятилетия. Он основан на ассимиляции изотопов углерода и азота пищевых продуктов в тканях потребителя (Luiz de Silveira et al., 2020). SIA оказался полезным инструментом для реконструкции рационов питания, характеристики трофических связей, выяснения закономерностей распределения ресурсов и построения пищевых сетей в водных экосистемах (Boecklen et al., 2011). Соотношение стабильных изотопов используется в данном анализе для индикации движения вещества в трофических сетях и оценки интенсивности экологических процессов, связанных с фракционированием (изменением соотношений) изотопов углерода и азота (Тиунов, 2007).

Существуют две основные взаимосвязанные проблемы, решаемые на основе SIA. Во-первых, анализ стабильных изотопов все чаще используется для распутывания структуры пищевых сетей. Применение SIA, при изучении трофической структуры биоценоза, связано с документированием регулярных и последовательных различий изотопных величин, $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, между наземными и водными организмами с одной стороны и между организмами различных трофических уровней с другой, в основе которых лежит процесс трофического фракционирования. Различия между наземными и водными организмами (органическим веществом) обусловлены особенностями источников неорганического углерода и азота (Gladyshev, 2009). Сама по себе изотопная сигнатура консументов, как правило,

недостаточна для определения трофического положения или источника углерода без соответствующей изотопной базовой линии (Post, 2002). Соотношение стабильных изотопов азота $\delta^{15}\text{N}$ может быть использовано при оценке трофического положения исследуемого объекта, поскольку потребитель обычно обогащается на 3-4 ‰ относительно потребляемого им корма. Фракционирование изотопов $\delta^{15}\text{N}$ у хищников имеет более узкий диапазон значений и менее вариабельно, чем у фитофагов. Напротив, соотношение изотопов углерода $\delta^{13}\text{C}$ мало изменяется при прохождении углерода через пищевые сети и поэтому обычно используется для детектирования конечных звеньев сети, когда изотопные сигнатуры различны (Vander Zanden and Rasmussen, 2001). Кроме того, $\delta^{13}\text{C}$ используется для дифференциации двух источников углерода в озерных экосистемах – литоральной продукции, где пищевая сеть обогащается более тяжелыми изотопами углерода и продукцией пелагиали. При этом фитофаги демонстрируют более низкую степень фракционирования $\delta^{13}\text{C}$, чем нефитофаги. Для рыб изотопная сигнатура является репрезентативной для их рациона в зависимости от скорости оборота тканей организма и составляет от нескольких месяцев до нескольких лет. Трофическое фракционирование $\delta^{13}\text{C}$ – это ‰ (содержание в промилле) на трофический уровень. Как и трофическое фракционирование азота, среднее трофическое фракционирование углерода может быть установлено в ходе многочисленных сравнений, однако трофическое фракционирование углерода (фитофаги и детритофаги) является более изменчивым, чем у азота (хищники) (Post, 2002). Метод стабильных изотопов позволил протестировать ряд фундаментальных гипотез о структуре трофических цепей в водных экосистемах (Vander Zanden et al., 1999). Так, благодаря SIA было показано совпадение рационом питания аборигенных и чужеродных видов рыб в озере Панд-Орей, расположенном в США. Был сделан вывод об уменьшении доли Нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum, 1792) в рационах

аборигенного Большеголового гольца (*Salvelinus confluentus* Suckley, 1859), лосося Кларка (*Oncorhynchus clarkii* Richardson, 1836) и Орегонского птихохейлуса (*Ptychocheilus oregonensis* Richardson, 1836) при вселении в водоем Озерного гольца-кривомера (*Salvelinus namaycush* Walbaum, 1792) и Радужной форели (*Oncorhynchus mykiss gairdneri* Richardson, 1836), что нельзя было доказать с помощью обычного анализа кишечников ввиду малой выборки (Clarke et al., 2005).

Во-вторых, из-за различий в пищевой сети планктонных и бентосных местообитаний, SIA может служить химическим индикатором недавнего расселения рыб, а также быть использованы для идентификации изменения среды обитания личинок и молоди рыб. Так как быстрорастущие животные быстро отражают изотопный состав нового рациона, изотопный состав тканей личинок рыб может измениться в результате диетического сдвига. Следовательно, стабильные изотопные соотношения могут служить индикаторами недавнего прибытия в новую среду обитания. Использование стабильных изотопных соотношений в качестве индикаторов заселения требует оценки скорости изменения изотопного состава тканей личинок рыб после смены рациона питания. Для растущих животных изотопный состав вновь добавленной биомассы будет отражать изотопный состав текущего источника пищи. Одновременно, метаболический оборот приводит к разрушению и замене существующих тканей организма. В результате, скорость изотопного изменения является функцией как роста, так и метаболического оборота (Herzka and Holt, 2000).

Пресноводные реки создают благоприятные условия для отслеживания углеродных путей, поскольку наземные и водные растения часто различаются по своему составу стабильных изотопов. При исследовании речной системы Мирамичи в Канаде, было замечено, что при изменении доли вклада водных и наземных первичных источников энергии в пищевые сети, варьировалось содержание $\delta^{13}\text{C}$ в тканях Семги (*Salmo salar* Linnaeus,

1758), что свидетельствует о переменной ассимиляции аллохтонных и автохтонных источников углерода на разных участках реки (Doucett et al., 1996).

Также были отмечены различия в соотношении изотопов углерода и азота при наличии инвазивного вида и физического препятствия для его проникновения. Образовавшийся при впадении реки Сан-Хуан в озеро Пауэлл водопад препятствует восходящему проникновению инвазивных видов из озера. В самом озере при этом происходит дублирование в использовании ресурсов аборигенными и инвазивными видами и увеличение доминирования последних в сообществе, о чем и свидетельствуют результаты изотопного анализа (Pennock et al., 2021).

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.

2.1. Характеристика объекта исследования.

Плотва обыкновенная (лат. *Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758) — один из наиболее обыкновенных видов костных рыб, обитающих на территории России. Относится к отряду Карпообразные (лат. *Cypriniformes*), семейству Карповые (лат. *Cyprinidae*), роду Плотва (лат. *Rutilus*). Плотва — полиморфный вид, образующий много подвидов, которые бывают как оседлые, так и проходные. Многие из этих подвидов являются промысловыми, в зависимости от места обитания и плотности стада. От других рыб легко отличается по окраске радужной оболочке глаз и красному пятну на нем. Является эврифагом — то есть способна к питанию как животными, так и растительными кормовыми объектами, в зависимости от концентрации и распределения их по водоему (Абакумов и др, 1971). Взрослые питаются беспозвоночными и их личинками, моллюсками, а при обилии мальков и личинок рыб могут переходить на хищничество.

Сибирский подвид плотвы (сорога, чебак) — полностью пресноводный, оседлый, обладающий одним из самых быстрых темпов роста среди подвидов плотвы. Обитает на территории западной и восточной Сибири, от восточного Урала, до бассейна р. Лена. Населяет как крупные реки, так и небольшие реки и ручьи, озера, водохранилища, причем часто занимает первые места по численности среди рыбного населения как эврибионтный вид с большим потенциалом приспособлений к изменяющимся условиям среды (Решетников, 2002). Время нереста зависит от температуры воды, но обычно это конец апреля — начало мая, хотя могут быть значительные временные сдвиги в зависимости от степени нагревания воды (Кодухова, 2013).

2.2. Характеристика инвазивного вида.

Уклейка (лат. *Alburnus alburnus* Linnaeus, 1758) – широко распространенный, многочисленный вид обитающий в Европе к северу от Альп и Пиренеев в Европе на восток до Урала в России. В России обитает в бассейне Балтийского, Черного и Азовского морей, реках Белого моря, в реках Каспийского моря – Эмбе, Урале, Волге, реках Дагестана и др. Относится к отряду Карпообразные (лат. *Cypriniformes*), семейству Карповые (лат. *Cyprinidae*), роду Уклейки (лат. *Alburnus*) (Атлас пресноводных рыб..., 2002).

В настоящее время обнаружена во многих водоемах и водотоках бассейна р. Оби (Бабкина и др., 2013). В Чулыме уклейка распространена по всему руслу и в притоках до плотины НГРЭС (до 1380 км от устья). У плотины держится большими группами, вероятнее всего ввиду наибольшего прогрева воды из-за деятельности НГРЭС (Злотник, 2019). Рацион питания уклейки в бассейне р. Обь представлен наземными насекомыми, бентосом и зоопланктоном (Власов и др., 2017). В различных регионах исследований уклейка, являясь чужеродным видом, имеет довольно высокий уровень вероятности стать инвазионным видом (Dodd et al., 2019).

В реке Чулым этот вид оценивается как представляющий умеренный риск стать инвазионным, однако специальных исследований по этому виду на территории Сибири проводилось крайне мало. Исходя из данных о достаточно обширном ареале обитания, можно предположить, что данный вид приспособлен к широкому спектру экологических факторов – от температурного режима до мест укрытий, что позволяет ему найти благоприятные условия обитания при малом количестве лимитирующих факторов (Злотник, 2019).

2.3. Район работ.

Чулым входит в бассейн Оби, являясь ее правым притоком. Длина реки составляет 1799 километров. Образован в результате слияния рек Белый Июс и Черный Июс и имеет преимущественно снеговое питание. Русло много рукавное, меандрирующее, образующее множество стариц. Берега сложены мягкими породами, которые под действием течения разрушаются и дают обильный материал для наносов и позволяют реке сильнее меандрировать.

Сбор зообентоса и фитопланктона производился в четырех точках, расположенных в Назаровском и Ачинском районах Красноярского края в 2020-м году. В районе г. Назарово, расположены три точки отбора – две выше от плотины НГРЭС (56.065278 с. ш., 90.343665 в. д.; 56.028901 с. ш., 90.416477 в. д.), где тепловое загрязнение отсутствует и одна ниже плотины НГРЭС (56.061590 с. ш., 90.324180 в. д.), в километре от места впадения подогретых вод сбросного канала НГРЭС в Чулым. В районе г. Ачинска расположена одна точка сбора (56.296855 с. ш., 90.491937 в. д.), где тепловое загрязнение уже рассеяно (Рис. 1).

Отбор уклейки и плотвы производился в Назаровском и Ачинском районах Красноярского края в 2019-м и 2020-м году. Уклейка отлавливалась в 8 километрах ниже по фарватеру от места впадения подогретых вод сбросного канала НГРЭС в Чулым. Плотва отлавливалась в 13 километрах выше плотины НГРЭС (56.027632 с. ш., 90.435509 в. д.), где тепловое загрязнение отсутствует и в районе г. Ачинска, где она обитает совместно с уклейкой (Рис. 2).



Рисунок 1 - Точки отбора зообентоса и фитопланктона (А – точки отбора в районе г. Ачинск. Б – точки отбора в районе г. Назарово).

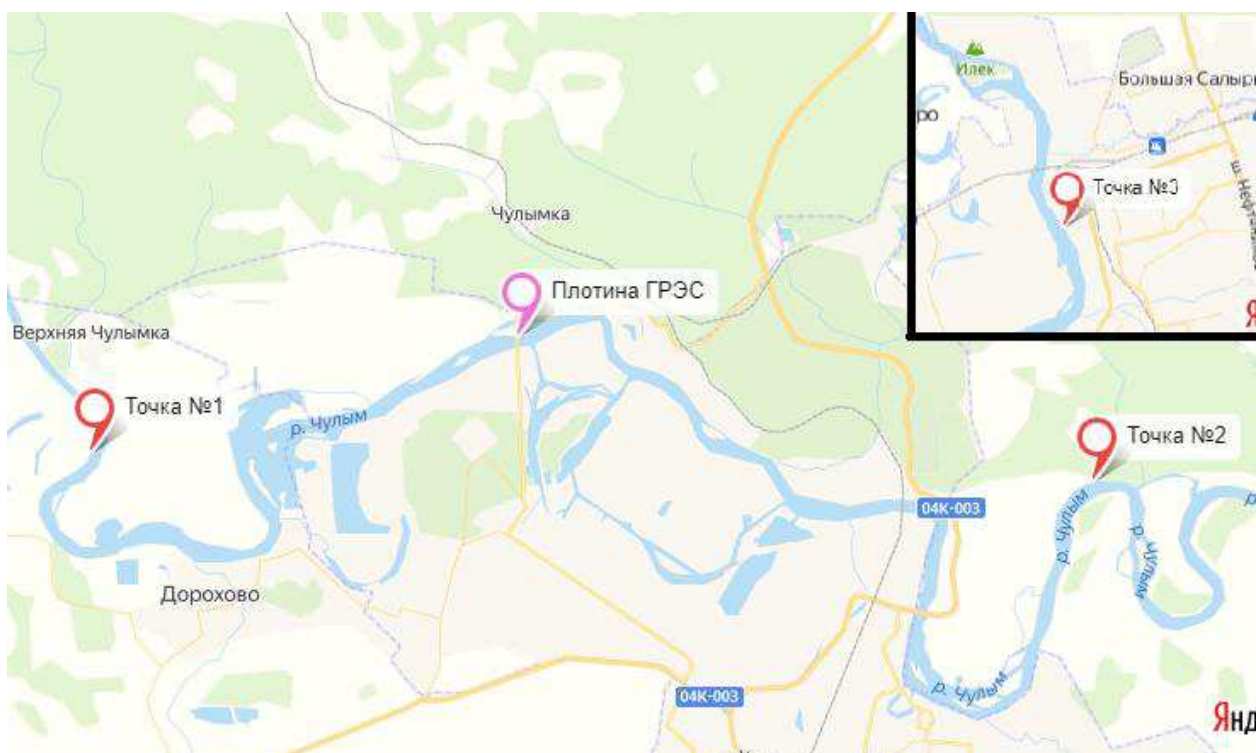


Рисунок 2 - Точки отбора уклеи (№1) и плотвы (№2 и №3) (А – точки отбора в районе г. Ачинск. Б – точки отбора в районе г. Назарово).

2.4. Метод морфологических исследований рыб. Метод отбора и обработки собранного материала.

В процессе сбора материалов было отобрано 90 особей плотвы сибирской *Rutilus rutilus lacustris* и 17 особей уклейки *Alburnus alburnus*. Сбор рыб производился с использованием крючковой снасти. Анализ проб производился методом морфометрии для установления меристических (количественных) и пластических (качественных) признаков специально для карповых рыб (Правдин, 1966). Измерены были 85 особей плотвы и 12 особей уклейки. По 5 особей плотвы и уклейки были заморожены для последующего изотопного анализа мышц и 5 особей плотвы были заморожены для последующего ЖК-анализа, а остальные зафиксированы в 4% растворе формальдегида. Все особи были измерены при помощи штангенциркуля по линиям промеров с учетом погрешности 0,05 мм. Все измеренные особи были вскрыты для определения жирности по Прозоровской (Никольский, 1974) и подсчета тычинок на жаберных дугах. У 45 особей были изъяты желудки для исследования спектра питания. Также была собрана чешуя и оформлены чешуйные книжки, куда была занесена информация о всех вскрытых и измеренных особях плотвы и уклейки.

Морфологический анализ плотвы производился по пяти меристическим признакам: число чешуй в боковой линии, число чешуй по боку хвостового стебля, число лучей в спинном плавнике, число лучей в анальном плавнике, число тычинок на первой жаберной дуге. Анализировались следующие двадцать три пластических признака: L - абсолютная длина рыбы; ос - длина по Смиуту; l - длина без хвостового плавника; od - длина туловища; ao - длина головы; an - длина рыла; пр - диаметр глаза; ро - длина заглазничного пространства; lm - высота головы у затылка; ширина лба; gh - наибольшая высота тела; ik - наименьшая высота тела; aq - антедорсальное расстояние; rd - постдорсальное расстояние; fd -длина хвостового стебля; qs - длина

основания спинного плавника; $уу1$ - длина основания анального плавника; t_u - высота спинного плавника; e_j - высота анального плавника; v_x - длина грудных плавников; $zz1$ - длина брюшных плавников; v_z - расстояние между основанием грудных и брюшных плавников; z_u - расстояние между основанием брюшных и анального плавников.

Сбор зообентоса для качественных исследований производился по Абакумову, с использованием скребка Дулькейта №200. Отбор фитопланктона для количественных исследований производился по Абакумову сетью Апштейна выше и ниже плотины НГРЭС (точки №1, №2 и №4). Из каждой точки отбиралось 50 литров воды и процеживалось через сеть №76 и диаметром сети 0,082 мм. Пробу концентрировали и фиксировали.

Весь собранный материал был зафиксирован в 4%-ном растворе формальдегида (за исключением замороженных особей рыб) согласно стандартной методике (Тевяшова, 2009; Правдин, 1966) и доставлен на кафедру водных и наземных экосистем СФУ.

2.5. Методы биохимического анализа мышечной ткани рыб.

Для изучения состава жирных кислот отбирались навески мышечной ткани (0,5-1 г) со спинной стороны тела рыбы на 1-2 см ниже спинного плавника. Пробы фиксировали в смеси растворителей хлороформ : этанол (2:1 по объему). Подготовка проб к хроматографическому анализу включала в себя ряд стандартных процедур (Sushchik et al., 2007):

1. Экстракцию и гомогенизацию. Ткани перетирали в ступке в смеси растворителя и пропускались через слой Na_2SO_4 безводного - для удаления воды.

2. Метанолиз. Полученный на первом этапе экстракт липидов подвергался метанолизу в щелочной и кислой среде на водяной бане для получения метиловых эфиров ЖК.

Определение состава МЭЖК проходило на газовом хроматографе, оснащенный спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С; Agilent Technologies, Santa Clara, USA) и капиллярной колонкой HP-FFAP (длина колонки 30 м, внутренний диаметр 0,25 мм). В качестве внутреннего стандарта, для определени количественного содержания ЖК, использовали С19:0 в концентрации 1 мг/мл.

2.6. Методы анализа стабильных изотопов углерода и азота.

Методика анализа основывается на сравнении изотопных соотношений углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) биомассы консументов с таковыми в их потенциальных пищевых источниках – сейстоне, бентосе, консументах низших уровней, наземном органическом веществе и т. д. (Caut et al., 2009; Gladyshev, 2009). При потреблении и ассимиляции пищи обычно происходит появление разности между $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$ тканей консумента и его рациона, за счет выбора определенных молекул субстрата (трофическое фракционирование) при протекании некоторых ферментативных реакций (Gladyshev, 2009).

Соотношение стабильных изотопов углерода $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и азота $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ в общем органическом веществе мышц рыб и биомассе беспозвоночных определяли на изотопном масс-спектрометре Delta V Plus, сопряженном с элементным анализатором (Thermo Fisher Scientific Corporation, США).

Данные изотопного анализа выражали общепринятым способом, в виде разности между соотношением тяжелых и легких изотопов в пробе и стандартном образце (Vander Zanden et al., 2011):

$$\delta R(\text{‰}) = [R_{\text{проба}}/R_{\text{стандарт}} - 1] \times 103$$

где $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ or ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$, т. е. соотношение тяжелых и легких изотопов углерода или азота в пробе и в стандарте. Для углерода в качестве стандарта используется ископаемый известняк Vienna PeeDee Belemnite (PDB), для азота стандартом служит атмосферный азот N_2 . Точность измерений проверяли ежедневно с использованием вторичного референтного материала USGS40 Международного агентства по атомной энергии (L-глутаминовая кислота, $\delta^{15}\text{N} = -4,5\text{‰}$ и $\delta^{13}\text{C} = -26,39\text{‰}$). Аналитическая воспроизводимость составляла $\pm 0,2\text{‰}$ для C и $\pm 0,3\text{‰}$ для N.

2.7. Статистическая обработка данных.

Статистическую обработку проводили по стандартным методам: нормальность распределения по критерию Колмогорова-Смирнова. Для характеристики материала использовалась описательная статистика, для всех показателей были рассчитаны средние значения и стандартные ошибки средней SD. Оценка достоверности различий морфологических признаков между двумя выборками определялась по критерию Манна-Уитни. Для данных по содержанию ЖК в мышцах рыб был проведен однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), с определением достоверности отличий в post-hoc тесте по Фишеру. Для определения морфологических параметров и отдельных ЖК, вносящих наибольший вклад в различия исследованных выборок, был проведен мультивариантный анализ методом главных компонент (PCA). Вычисления выполнялись с помощью программ Microsoft Excel и Statistica 9.0.

ВЫВОДЫ

1. Обнаружены различия по ряду морфологических признаков между популяцией плотвы сибирской обитающей выше плотины НГРЭС и популяцией, обитающей ниже плотины НГРЭС совместно с уклейкой. Вероятно, данные различия были вызваны разницей в кормовой базе и пищевом поведении этих двух популяций.

2. Выявлены различия в характере питания двух популяций плотвы сибирской. У популяции, обитающей выше плотины НГРЭС, в рационе преобладал бентос и наземные насекомые, тогда как у популяции, обитающей ниже плотины НГРЭС, преобладали организмы фитопланктона.

3. Установлено наличие пищевой конкуренции плотвы сибирской с уклейкой, которая, вероятно, привела к изменению ряда промысловых и биохимических характеристик плотвы сибирской среднего течения р. Чулым.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АЛК – α -линоленовая кислота

АРК – арахидоновая кислота

ГРЭС – государственная районная электростанция

ДГК – докозагексаеновая кислота

ЖК – жирные кислоты

ЛК – линолевая кислота

МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты

МЭЖК – метиловые эфиры жирных кислот

НГРЭС – назаровская государственная районная электростанция

НЖК – насыщенные жирные кислоты

ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты

РЖК – растительные жирные кислоты

ЭПК – эйкозапентаеновая кислота

РСА – principal component analysis

SIA – stable isotope analyses

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

- 1) Алимов, А.Ф. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / А. Ф. Алимов, Н.Г. Богутская, М. И. Орлова [и др.]. – М: Т-во науч. изд. КМК, 2004. – 436 с.
- 2) Атлас пресноводных рыб России : в 2 т. / под ред. Ю. С. Решетникова. – М. : Наука, 2002. – Т. 1. – 379 с.
- 3) Бабкина, И. Б. Морфо-экологические особенности уклейки (*Alburnus alburnus* (L.)) Нижней Томи / И. Б. Бабкина, А. П. Петлина, А. С. Шестакова //Вестник Томского государственного педагогического университета. – 2013. – №. 8 (136).
- 4) Бастанов, Р. И. Питание и биотопическое распределение плотвы Аргазинского водохранилища (Челябинская область) / Р. И. Бастанов, М. А. Дерхо //Сборник конференций. – 2018. – С. 335-342.
- 5) Богатов В. В., Федоровский А. С. Основы речной гидрологии и гидробиологии. – Владивосток : Дальнаука, 2017. – 384 с.
- 6) Болотова Н. Л. и др. Естественные и антропогенные факторы формирования популяций рыб-вселенцев в водных экосистемах Вологодской области //Российский журнал биологических инвазий. – 2010. – Т. 3. – №. 3. – С. 13-32.
- 7) Власов, С. О., Экология уклейки *Alburnus alburnus* реки Ини / С. О. Власов, А. В. Катохин, Е. Н. Крылова // Водные и экологические проблемы Сибири и Центральной Азии. – 2017. – С. 64-74.
- 8) Гладышев, М. И. Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека / М. И. Гладышев //Журнал сибирского федерального университета. Биология. – 2012. – Т. 5. – №. 4. С. 352 – 385.

9) Голубков С. М. Роль консументов в динамике пищевых цепей и функционировании водных экосистем // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2013. – Т. 6. – №. 4.

10) Дгебуадзе, Ю. Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов / Ю. Ю. Дгебуадзе // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. Сборник материалов круглого стола Всероссийской конференции по экологической безопасности. — Москва, 2002. — С. 11—14.

11) Злотник, Д. В. и др. Чужеродные виды в ихтиофауне бассейна реки Чулым (Средняя Обь): дис. ... канд. биол. наук : 03.02.04 : защищена 16.01.20. Томск, 2019. 250 с.

12) Иоганзен, Б. Г. и др. Биологические ресурсы водоемов бассейна реки Чулыма. – Томск : Издательство томского университета, 1980. – 168 с.

13) Карабанов, Д. П. Традиционные и перспективные методы борьбы с чужеродными видами рыб / Д. П. Карабанов, Ю. В. Кодухова // Вестн. Астраханского государственного технического ун-та. Сер. Рыбное хозяйство. — 2015. — №. 1. — С. 124—133.

14) Кодухова, Ю. В. Влияние температуры воды и уровня воды в период нереста на видовой состав молоди карповых рыб на нерестилищах рыбинского водохранилища / Ю. В. Кодухова // Вода: химия и экология. — 2013. — № 4. — С. 52—56.

15) Кормилец, О. Н. Жирные кислоты в трофических сетях экосистем внутренних вод : дис. ... д. биол. наук: 03.02.10 / Кормилец Олеся Николаевна. – Красноярск, 2019. – 407 с.

16) Лукина, В. А. Особенности биологии и питания плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) в дельтовой части р. Северная Двина (по материалам сборов 2017 г.) / В. А. Лукина, В. С. Боркичев // Научный комитет конференции. – 2018. – С. 93.

17) Никольский, Г. В. Экология рыб : учеб. пособие для вузов / Г. В. Никольский. — Москва : Высшая школа, 1974. — 367 с.

18) Перепелин, Ю. В. Характеристика промысла водных биоресурсов в Красноярском крае в начале 21 столетия / Ю. В. Перепелин, Г. И. Богданова, В. А. Заделёнов, В. В. Званцев // Ресурсы дичи и рыбы: использование и воспроизводство: материалы I Всероссийской (национальной) научно-практической конференции 20 декабря 2019 г., 2020 – С. 114.

19) Правдин, И. Ф. Руководство по изучению рыб : учеб. пособие для вузов / И. Ф. Правдин. — Москва : Пищевая промышленность, 1966. — 367 с.

20) Соловьева Н. В. Моделирование изменений трофической структуры экологической системы шельфа при смене доминирующих видов //Экологические системы и приборы. – 2018. – №. 1. – С. 41-49.

21) Сущик, Н. Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) / Н. Н. Сущик //Журнал общей биологии. – 2008. – Т. 69. – №. 4. – С. 299-316.

22) Тевяшова О. Е. Сбор и обработка зоопланктона в рыбоводных водоёмах. Методическое руководство (с определителем основных пресноводных видов). – 2009.

23) Тиунов А. В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях //Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2007. – №. 4. – С. 475-489.

24) Хлынова, С. И. Оценка влияния сбросных вод Назаровской ГРЭС на экосистему реки Чулым : дис. – Астрахань : [Астрах. гос. ун-т], 2004.

25) Arndt, E. Ecological impact of alien marine fishes: insights from freshwater systems based on a comparative review / E. Arndt, M. P. Marchetti, P. J. Schembri //Hydrobiologia. – 2018. – V. 817. – I. 1. – P. 457-474.

26) Blanke C. M. et al. Comparing compound-specific and bulk stable nitrogen isotope trophic discrimination factors across multiple freshwater fish species and diets //Canadian journal of fisheries and aquatic sciences. – 2017. – T. 74. – №. 8. – C. 1291-1297.

27) Boecklen W. J. et al. On the use of stable isotopes in trophic ecology //Annual review of ecology, evolution, and systematics. – 2011. – T. 42. – C. 411-440.

28) Brauer, M. Seasonal patterns in round goby (*Neogobius melanostromus*) catch rates, catch composition, and dietary quality / M. Brauer, W. Behrens, M. Christoffersen, G. Hyldig, C. Jacobsen, K. H. Björnsdottir, M. Deurs //Fisheries Research. – 2020. – V. 222. – P. 105412.

29) Britton, J. R. Empirical predictions of the trophic consequences of non-native freshwater fishes: a synthesis of approaches and invasion impacts / J. R. Britton //Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2018. – V. 19. – I. 6. – P. 529-539.

30) Caut, S. Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction / S. Caut, E. Angulo, F. Courchamp // J. Appl. Ecol.- 2009. - V. 46. - P. 443–453.

31) Clarke L. R., Vidergar D. T., Bennett D. H. Stable isotopes and gut content show diet overlap among native and introduced piscivores in a large oligotrophic lake //Ecology of Freshwater Fish. – 2005. – T. 14. – №. 3. – C. 267-277.

32) da Silveira E. L. et al. Methods for trophic ecology assessment in fishes: a critical review of stomach analyses //Reviews in Fisheries Science & Aquaculture. – 2020. – T. 28. – №. 1. – C. 71-106.

33) Dodd, J. A. At what spatial scale should risk screenings of translocated freshwater fishes be undertaken-River basin district or climo-geographic

designation? / J. A. Dodd, L. Vilizzi, C. W. Bean, P. I. Davison, G. H. Copp // Biological conservation. – 2019. – V. 230. – P. 122-130.

34) Doucett R. R. et al. Stable isotope analysis of nutrient pathways leading to Atlantic salmon // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1996. – T. 53. – №. 9. – С. 2058-2066.

35) Felling, S. Can a marine pest reduce the nutritional value of Mediterranean fish flesh? / S. Felling, E. Mollo, A. Ferramosca, V. Zara, F. Regoli, S. Gorbi, A. Terlizzi // Marine biology. – 2014. – V. 161. – I. 6. – P. 1275-1283.

36) Flood, P. J. Invasion impacts on functions and services of aquatic ecosystems / P. J. Flood, A. Duran, M. Barton, A. E. Mercado-Molina, J. C. Trexler // Hydrobiologia. – 2020. – С. 1-16.

37) Gladyshev M. I. Stable isotope analyses in aquatic ecology (a review) // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. – 2009. – Т. 2. – №. 4. – С. 381-402.

38) Gladyshev, M. I. Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? / M. I. Gladyshev, O. V. Kolmakova, A. P. Tolomeev, O. V. Anishchenko, O. N. Makhutova, A. A. Kolmakova, E. S. Kravchuk, L. A. Glushchenko, V. I. Kolmakov, N. N. Sushchik // Limnology and Oceanography. – 2015. – V. 60. – I. 4. – P. 1314-1331.

39) Heissenberger, M. Effect of nutrition on fatty acid profiles of riverine, lacustrine, and aquaculture-raised salmonids of pre-alpine habitats / M. Heissenberger, J. Watzke, M. J. Kainz // Hydrobiologia. – 2010. – V. 650. – I. 1. – P. 243-254.

40) Herzka S. Z., Holt G. J. Changes in isotopic composition of red drum (*Sciaenops ocellatus*) larvae in response to dietary shifts: potential applications to

settlement studies //Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2000. – T. 57. – №. 1. – C. 137-147.

41) Kelly, J. R. Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs / J. R. Kelly, R. E. Scheibling //Marine Ecology Progress Series. – 2012. – V. 446. – P. 1-22.

42) Kratina, P. Biotic invasions can alter nutritional composition of zooplankton communities / P. Kratina, M. Winder //Oikos. – 2015. – V. 124. – I. 10. – P. 1337-1345.

43) Litzow, M. A. Climate regime shifts and reorganization of fish communities: the essential fatty acid limitation hypothesis / M. A. Litzow, K. M. Bailey, F. G. Prahl, R. Heintz // Marine Ecology Progress Series. – 2006. – V. 315. – P. 1-11.

44) Makhutova, O. N. Content of polyunsaturated fatty acids essential for fish nutrition in zoobenthos species / O. N. Makhutova, S. P. Shulepina, T. A. Sharapova, O. P. Dubovskaya, N. N. Sushchik, M. A. Baturina, E. G. Pryanichnikova, G. S. Kalachova, M. I. Gladyshev //Freshwater Science. – 2016. – V. 35. – I. 4. – P. 1222-1234.

45) Marcot, B. G. A decision support system for identifying potentially invasive and injurious freshwater fishes / B. G. Marcot, M. H. Hoff, C. D. Martin, S. D. Jewell, C. E. Givens //Management of Biological Invasions. 10 (2): 200-226. – 2019. – V. 10. – I. 2. – P. 200-226.

46) Mastitsky, S. E. Non-native fishes of Belarus: diversity, distribution, and risk classification using the Fish Invasiveness Screening Kit (FISK) / S. Mastitsky, A. Y. Karatayev, L. Burlakova, B. Adamovich //Aquatic Invasions. – 2010. – V. 5. – I. 1. – P. 103-114.

47) Moran, C. J. Why does *Gila elegans* have a bony tail? A study of swimming morphology convergence / C. J. Moran, L. A. Ferry, A. C. Gibb // *Zoology*. – 2016. – V. 119. – I. 3. – P. 175-181.

48) Napolitano, G. E. Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems // *Lipids in freshwater ecosystems*. – Springer, New York, NY, 1999. – P. 21-44.

49) Pavlov, D. S. Feeding diversity in fishes: trophic classification of fish / D. S. Pavlov, A. O. Kasumyan // *Journal of Ichthyology*. – 2002. – VT. 42. – I. 2. – P. 137.

50) Pennock C. A. et al. Trophic niches of native and nonnative fishes along a river-reservoir continuum // *Scientific Reports*. – 2021. – T. 11. – №. 1. – C. 1-12.

51) Post D. M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // *Ecology*. – 2002. – T. 83. – №. 3. – C. 703-718.

52) Reid, A. J. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity / A. J. Reid, A. K. Carlson, I. F. Creed, E. J. Eliason, P. A. Gell, P. T. J. Johnson, K. A. Kidd, T. J. MacCormack, J. D. Olden, S. J. Ormerod, J. P. Smol, W. W. Taylor, K. Tockner, J. C. Vermaire, D. Dudgeon, S. J. Cooke // *Biological Reviews*. – 2019. – V. 94. – I. 3. – P. 849-873.

53) Roohi A. et al. Changes in biodiversity of phytoplankton, zooplankton, fishes and macrobenthos in the Southern Caspian Sea after the invasion of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // *Biological Invasions*. – 2010. – T. 12. – №. 7. – C. 2343-2361.

54) Sushchik, N. N. Associating particulate essential fatty acids of the $\omega 3$ family with phytoplankton species composition in a Siberian reservoir / N. N. Sushchik, M. I. Gladyshev, O. N. Makhutova, G. S. Kalachova, E. S. Kravchuk, E. A. Ivanova // *Freshwater Biology*. – 2004. – V. 49. – I. 9. – P. 1206-1219.

55) Sushchik, N. N. Particulate fatty acids in two small Siberian reservoirs dominated by different groups of phytoplankton / N. N. Sushchik, M. I. Gladyshev, G. S. Kalachova, E. S. Kravchuk, O. P. Dubovskaya E. A. Ivanova //Freshwater Biology. – 2003. – V. 48. – I. 3. – P. 394-403.

56) Taipale, S. Fatty acid composition as biomarkers of freshwater microalgae: analysis of 37 strains of microalgae in 22 genera and in seven classes / S. Taipale, U. Strandberg, E. Peltomaa, A. W. E. Galloway, A. Ojala, M. T. Brett //Aquatic Microbial Ecology. – 2013. – V. 71. – I. 2. – P. 165-178.

57) Tocher, D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish / D. R. Tocher //Reviews in fisheries science. – 2003. – V. 11. – I. 2. – P. 107-184.

58) Vander Zanden M. J. et al. Patterns of food chain length in lakes: a stable isotope study //The American Naturalist. – 1999. – T. 154. – №. 4. – C. 406-416.

59) Vander Zanden M. J. V., Rasmussen J. B. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies //Limnology and oceanography. – 2001. – T. 46. – №. 8. – C. 2061-2066.

60) Vander Zanden M. J., Vadeboncoeur Y., Chandra S. Fish reliance on littoral–benthic resources and the distribution of primary production in lakes //Ecosystems. – 2011. – T. 14. – №. 6. – C. 894-903.

61) Yilmaz, S.T. Evaluation of nutritional value of *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) / S. T. Yılmaz, S. Caklı, T. Dincer, H. Sargin, C. Uçok // Journal of Food Safety and Food Quality. – 2016. – V. 67. – I. 1. – P. 2.

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования

«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
институт

Кафедра водных и наземных экосистем
кафедра

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

подпись инициалы, фамилия

« » 20 г

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

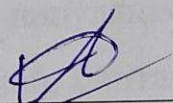
06.03.01 - Биология

Изучение явления пищевой конкуренции плотвы сибирской

(*Rutilus rutilus lacustris*) реки Чулым с инвазивным видом

Тема

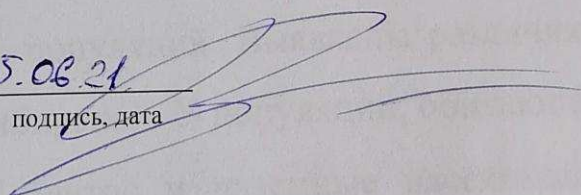
Руководитель


подпись, дата

доцент, к.б.н.
должность, ученая степень

А. Е. Рудченко
инициалы, фамилия

Выпускник

25.06.21
подпись, дата


А. И. Вялкова
инициалы, фамилия

Красноярск, 2021