

УДК 597.2.5

Питание хариуса *Thymallus sp.* в среднем течении р. Енисей

И.В. Зувев^{а*}, Е.М. Семенова^а, С.П. Шулепина^а,
К.А. Резник^а, Е.А. Трофимова^б,
Е.Н. Шадрин^в, Т.А. Зотина^б

^а Институт фундаментальной биологии и биотехнологии,
Сибирский федеральный университет,
Россия 660041, Красноярск, пр. Свободный, 79

^б Институт биофизики
Сибирского отделения Российской академии наук,
Россия 660036, Красноярск, Академгородок, 50/50

^в Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Научно-исследовательский институт
экологии рыбохозяйственных водоемов»,
Россия 660097, Красноярск, ул. Парижской коммуны, 33¹

Received 2.09.2011, received in revised form 9.09.2011, accepted 16.09.2011

В 2004 и 2009-2010 гг. изучали состав пищевых комков хариуса в среднем течении р. Енисей. В желудках хариусов обнаружены личинки, куколки и имаго насекомых, многоножки, ракообразные, олигохеты, брюхоногие моллюски, икра рыб, семена высших растений, камни и древесные остатки. Основу рациона по массе составляли амфиподы (*Philolimnogammarus viridis*, *Philolimnogammarus cyaneus*; *Pallasea cancelloides*), личинки ручейников (*Apatania crotophila*) и хирономид (*Cricotopus bicinctus*, *Diamesa baicalensis*, *Prodiamesa olivacea*, *Chironomus sp.*). Впервые выявлено изменение соотношения ключевых компонентов питания хариуса в р. Енисей в течение года. Амфиподы составляли основу пищи в летний и осенний период, личинки и куколки ручейников – в зимний и весенний. Наблюдалась сравнительно высокая степень наполненности кишечника хариуса, что отражает достаточную обеспеченность этого представителя ихтиофауны Енисея пищевыми ресурсами на среднем участке реки и согласуется с современным состоянием кормовой базы.

Ключевые слова: хариус, *Thymallus*, спектр питания, зообентос, амфиподы, ручейники, *Apatania*, *Philolimnogammarus*.

* Corresponding author E-mail address: zuev_i@rambler.ru

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

Введение

Участок среднего течения р. Енисей, от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангара, претерпевает значительные изменения температурно-уровневого режима, а также антропогенное химическое и радиационное загрязнение в результате влияния промышленно-коммунального комплекса г. Красноярска и Горно-химического комбината РОСАТОМа (Болсуновский и др., 2007; Вакуловский и др., 2008; Анищенко и др., 2009). В результате загрязнения водной среды токсические вещества распределяются по биотическим компонентам экосистемы, в том числе посредством переноса по трофическим сетям. Так, техногенные радионуклиды зарегистрированы в различных тканях и органах рыб р. Енисей (Паньков и др., 2006; Зотина и др., 2010).

Для оценки механизмов накопления техногенных радионуклидов и других загрязняющих веществ в организмах рыб, а также путей миграции загрязнителей и биологически активных веществ (например, полиненасыщенных жирных кислот) в трофических сетях реки необходимо исследование спектра питания рыб.

Одним из массовых промысловых видов рыб на участке Среднего Енисея считается сибирский хариус *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) (Шадрин, 2006; Гадинов, Долгих, 2008). В ряде современных публикаций показано, что на большей части бассейна Енисея (в том числе среднем течении реки) обитает хариус, морфологически и генетически близкий байкальским формам, относимый к подвиду *T. a. baicalensis* (Книжин и др., 2006 а, б) или даже виду *Thymallus baicalensis* (Weiss at al., 2007). Доказательством его обособленности от типичного сибирского хариуса является их репродуктивная изоляция в зоне симпатрии – бассейне нижнего течения Енисея (Weiss at

al., 2007). По причине использования в литературе различных вариантов видового названия, а также данных, свидетельствующих о морфологической неоднородности хариусов среднего течения Енисея (Заделенов, Гулимов, 2000), в данной статье таксономический статус исследованных рыб особо не обсуждается и условно принимается как *Thymallus sp.*

Имеющиеся сведения о питании хариуса Верхнего и Среднего Енисея получены до начала заполнения Красноярского и Саяно-Шушенского водохранилищ, а также в период их заполнения (Романова, 1975; Бурнев, Заделенов, 1989) и не учитывают тот факт, что качественный состав бентофауны Енисея на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангара претерпел значительные изменения в последние десятилетия (Заделенов, 2000; Гладышев, Москвичева, 2002). Современные данные о питании хариуса в нижнем бьефе Красноярского водохранилища частично представлены в работе Е.Н. Шадрина (2006).

Цель данной работы заключалась в изучении состава пищи хариуса как фонового промыслового вида ихтиофауны р. Енисей в зоне интенсивного антропогенного влияния.

Материалы и методы

Ихтиологический материал был собран на трех участках р. Енисей (рис. 1): участок 1 – от плотины Красноярской ГЭС до г. Дивногорска (ноябрь 2004 г., декабрь 2010 г.); участок 2 – в районе сел Атаманово, Хлопуново, Кононово (2009–2010 гг.); участок 3 – вблизи п. Стрелка (2010 г.). Отлов рыб проводили сетями размером ячеи 30–40 мм. Измеряли абсолютную длину (L, мм), длину по Смитту (L_{sm}, мм) и массу тела (W, г). Выборка хариусов представлена впервые нерестующими и половозрелыми рыбами с диапазоном линейных размеров (L) от 124 до 367 мм и массой

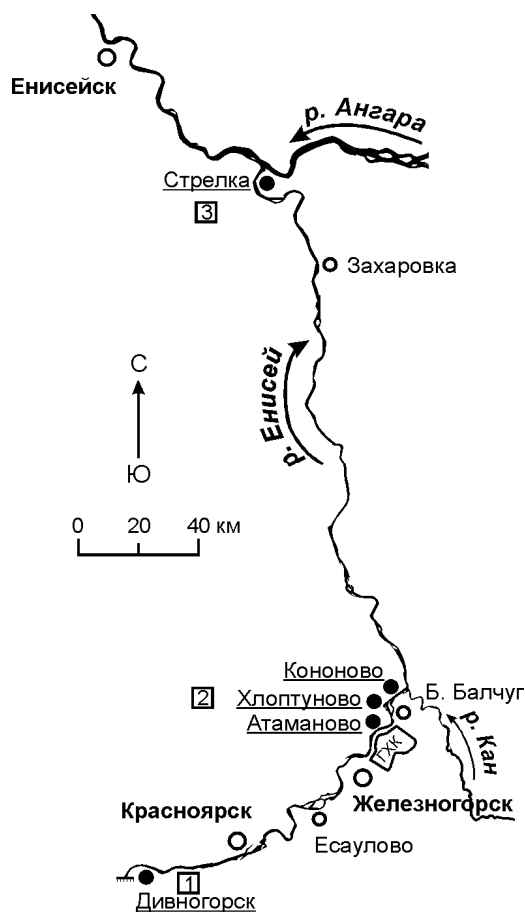


Рис. 1. Карта-схема района исследований среднего течения р. Енисей и места взятия проб: участок 1 – от плотины Красноярской ГЭС до г. Дивногорска; участок 2 – район сел Атаманово, Хлоптуново, Кононово; участок 3 – вблизи п. Стрелка

тела от 30 до 494 г (табл. 1). Доля неполовозрелых рыб была незначительной. Ввиду отсутствия репрезентативных данных по всем размерным группам изучение питания проводилось по совокупной выборке. Анализ состава пищевых комков хариуса выполнен у 56 экз., отловленных в 2004 г., у 192 экз. – в 2009-2010 гг.

В августе 2004 г. (участок 2), ноябре 2004 г. (участок 1), мае и июне 2010 г. (участок 2) при наличии массового материала желудочно-кишечные тракты рыб фиксировали в 4 %-м растворе формальдегида (табл. 1). В остальное время цельные тушки рыб после вылова сразу замораживали (табл. 1).

Анализ спектра питания, частоты встречаемости и соотношения массовых долей компонентов в содержимом желудков хариусов проводили по общепринятым методам (Боруцкий, 1974). Химус из других отделов кишечного тракта не изучали. В содержимом замороженных желудков определяли только соотношение массовых долей доминирующих компонентов, а именно представителей отрядов Amphipoda и Trichoptera. Определение большинства организмов осуществляли до вида. Брюхоногие моллюски, многоножки, личинки стрекоз и перепончатокрылые, встречавшиеся единично или в малом количестве, далее крупного таксона не идентифицирова-

Таблица 1. Объем и характеристика собранных проб хариуса реки Енисей

Участок	Время лова	Число рыб, экз.	L, мм	W, г	Способ фиксации
1	ноябрь, 2004	29	169-367 258±7	44-494 175±15	Формальдегид
	декабрь, 2010	8	238-258 249±2	145-202 161±8	Замораживание
2	август, 2004	27	137-291 239±8	30-240 140±12	Формальдегид
	сентябрь, октябрь, 2009	19	124-279 244±8	130-348 180±12	Замораживание
3	февраль-октябрь, декабрь, 2010	158	167-382 241±3	42-502 144±7	Формальдегид (89 экз.) Замораживание (69 экз.)
	июль, 2010	7	246-284 264±1	161-288 219±19	Замораживание

Примечание: над чертой – пределы колебаний, под чертой – среднее значение ± стандартная ошибка. Номера участков обозначены на карте (рис.1).

лись. Таксономическая принадлежность кольчатых червей и части жесткокрылых определялась до семейства. Личинок ручейников и их домики учитывали как единый компонент. При расчетах среднего значения индекса наполнения использовали только наполненные желудки.

Результаты

Интенсивность питания хариуса на исследованных участках р. Енисей оставалась высокой в течение года. Пустые желудки отмечены у рыб (особей) только на участке 2 в мае и июне (табл. 2). Их доля была обратно пропорциональной средней величине индекса наполнения, который имел минимальное значение на этом участке в мае, а максимальное – в августе 2004 г. Степень наполнения кишечника в ноябре 2004 г. на участке 1 и в июне 2010 г. на участке 2 была сходной.

Всего в желудках хариуса отмечены 13 компонентов животного происхождения: Gastropoda, Muriapoda, Annelida, Amphipoda, Calanoida, Diptera, Coleoptera, Hymenoptera,

Plecoptera, Ephemeroptera, Odonata, Trichoptera, икра рыб, а также семена высших растений, древесные остатки, крупные песчинки, составляющие основу домиков ручейников, единично более крупные камни и фрагменты полиэтилена (табл. 2).

Отряды каляноидов и ручейников были представлены *Heterocope borealis* Fischer и *Apatania crymophila* McLachlan соответственно (табл. 2). Из сохранившихся в желудках личинок веснянок удалось идентифицировать только вид *Pteronarcys reticulata* Burmeister. Поденки *Ephemerella ignita* Poda и *Ephemera vulgata* L. присутствовали в пищевых комках примерно в равной пропорции. Обнаружены три вида амфипод, среди которых доминировали *Philolimnogammarus (Eulimnogammarus) viridis* Dybowski и *Philolimnogammarus (Eulimnogammarus) cyaneus* Dybowski; *Pallasea cancelloides* Gerstfeldt встречалась редко. Среди двукрылых доминировали личинки и куколки хирономид; комары-долгоножки (сем. Tipulidae) обнаруживались единично. Из представителей семейства хирономид в желудках ха-

Таблица 2. Частота встречаемости и массовые доли организмов в пищевых комках хариуса (среднее значение ± стандартная ошибка, число проб – см. табл.1).

Компоненты	Участок 1		Участок 2					
	ноябрь, 2004*		май, 2010		июнь, 2010		август, 2004*	
	% встреч.	% по массе	% встреч.	% по массе	% встреч.	% по массе	% встреч.	% по массе
Myriapoda	-	-	-	-	3,5	0,3±0,3	-	-
Diptera	55,2	2,6	12,9	6,6±3,7	72,4	18,2±3,8	66,7	1,34
Coleoptera	-	-	-	-	8,6	0,3±0,2	-	-
Hymenoptera	-	-	-	-	6,9	0,5±0,4	3,7	<0,1
Plecoptera	-	-	6,5	5,3±3,4	3,5	0,8±0,7	-	-
Ephemeroptera	-	-	-	-	20,7	1,3±0,5	7,4	0,1
Odonata	-	-	-	-	6,9	1,9±1,6	-	-
Trichoptera	62,1	13,4	87,1	41,0±7,2	36,2	2,8±1,1	48,1	5,4
Amphipoda	93,1	80,2	90,3	45,9±6,7	86,2	65,2±4,2	96,3	91,5
Annelida (сем. Lumbricidae)	-	-	-	-	1,7	0,1±0,1	-	-
Calanoida	3,4	3,8	-	-	-	-	3,7	1,6
Gastropoda	-	-	-	-	1,7	0,1±0,1	-	-
Икра рыб	-	-	5,3	1,2±1,1	10,3	1,4±0,8	-	-
Семена высших растений	-	-	-	-	10,3	7,1±3,1	3,7	<0,1
Кол-во иссл. желудков, экз.	29		31		58		27	
Кол-во пустых желудков, экз.	0		4		1		0	
Индекс наполнения, ‰	67,2±6,7		28,3±11,6		51,1±5,1		105,9±20,0	

* Приведены средние значения, данные о стандартных ошибках утрачены.

риусов присутствовали: *Cricotopus bicinctus* Meigen, *Diamesa baicalensis* Tshernovskij, *Prodiamesa olivacea* Meigen, *Chironomus sp.* Изредка встречались также кольчатые черви и жуки, принадлежащие к семействам Lumbricidae и Coccinellidae соответственно.

Амфиподы, ручейники и двукрылые присутствовали в составе пищи хариуса во все исследуемые месяцы (табл. 2). В летний период рацион хариуса расширялся за счет личинок поденок, многоножек, жуков, стрекоз, перепончатокрылых, брюхоногих моллюсков и малощетинковых червей. Икра рыб потре-

блялась хариусом в мае и июне, при этом в мае отмечена более крупная икра лососевидных рыб, в июне – икра карпообразных и окунеобразных. Семена растений встречались только в июньских пробах.

По частоте встречаемости в пище хариусов всех выборок доминировали амфиподы – 86-96 % (табл. 2). Также была высока встречаемость личинок и куколок двукрылых и ручейников. Однако данный показатель по этим компонентам варьировал по отдельным месяцам. Так, в мае ручейники присутствовали в желудках 95 % рыб, а в июне, августе

и ноябре – в 36-62 %. Личинки двукрылых, напротив, чаще встречались в летне-осенний период – 55-72 %. Следует отметить, что в мае-июне ручейники в желудках хариуса в массе были представлены стадией куколки. Среди личинок амфибиотических насекомых только поденки в июне 2010 г. имели достаточно высокую частоту встречаемости – 20,7 %, прочие организмы обнаружены не более чем в 10 % желудков.

Амфиподы и личинки ручейников в пищевом комке хариусов доминировали и по массе, составляя в совокупности более 90 % в течение большей части года (табл. 2; рис. 2). Только в июне существенное значение в питании приобретали двукрылые – 18,2 %, в остальные месяцы несмотря на относительно высокие значения частоты встречаемости их массовая доля была невелика. При этом в июне отмечены пищевые комки (5 экз.), в которых содержание двукрылых превышало 50 % от массы. В большей части данной выборки содержание двукрылых было не более 15 %. Относительно высокая массовая доля

веснянок в мае (5,3 %) и семян высших растений в июне (7,1 %) достигалась за счет их значительной доли в ограниченном числе пищевых комков (табл. 2). Напротив, поденки присутствовали в пищевых комках в небольшом количестве.

Соотношение ключевых компонентов питания хариуса – амфипод и ручейников – существенно менялось в течение года (рис. 2). Максимальное содержание амфипод (93 % массы пищевого комка) наблюдалось в августе 2010 г. В осенние месяцы их доля значительно варьировала, но оставалась на уровне 76-92 %. В зимние и весенние месяцы основную часть массы пищевых комков составили ручейники, в начале лета массовые доли амфипод и ручейников были близкими (рис. 2).

Обсуждение

Проведенное исследование выявило относительно малое число пустых кишечников (до 13 %) и сравнительно высокую их наполненность потребляемыми организмами, что

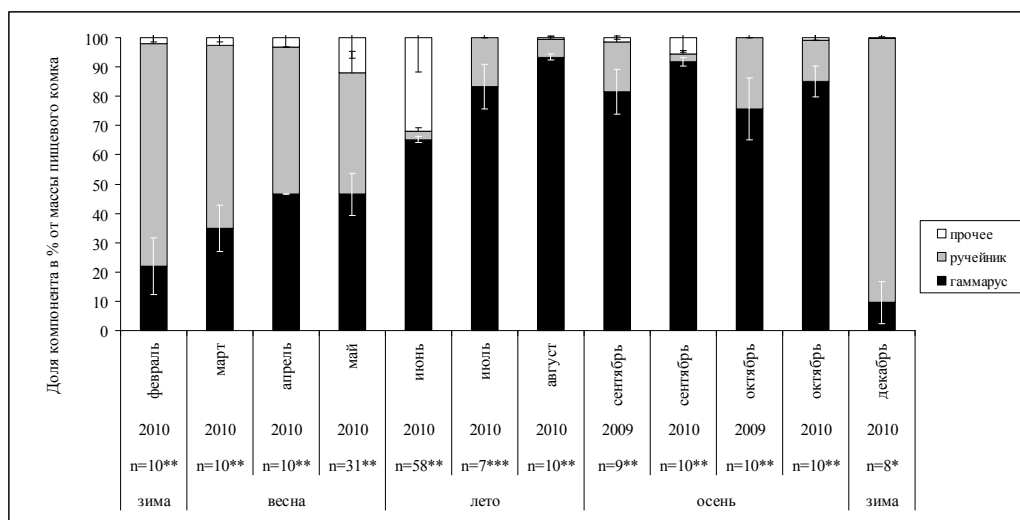


Рис. 2. Массовые доли (%) организмов в пищевых комках хариусов (среднее \pm стандартная ошибка, n – число проанализированных полных желудков), отловленных на участках 1 (*), 2 (**), 3 (***) в 2009 и 2010 гг. р. Енисей, среднее течение

отражает достаточную обеспеченность хариуса пищевыми ресурсами на среднем участке Енисея.

Средняя биомасса зообентоса в литорали исследованного участка составляет около 6 г/м² (Гладышев, Москвичева, 2002), а в отдельные периоды может возрасти до 40-50 г/м² (Sushchik et al., 2007). При таком состоянии зообентоса обеспеченность пищевыми ресурсами хариуса в Среднем Енисее достаточно высока. Интенсивность питания хариуса максимальна в августе (табл. 2, рис. 2), когда доля амфипод в их желудках составляет более 90 % от массы комка. Минимальный индекс наполнения желудков отмечен в мае, но связан, вероятно, не с низкой обеспеченностью пищей, а со снижением кормовой активности популяции за счет особей, участвующих в нересте (Stewart et al., 2007). Несмотря на то, что пищевая ценность амфипод в последнее время вызывает сомнения (Гладышев, Москвичева, 2002), размерно-весовые показатели хариуса на участке Среднего Енисея не уступают таковым у рыб из водотоков его придаточной системы, где основу пищи составляют личинки амфибиотических насекомых (Шадрин, 2006).

Полученные нами данные показали, что спектр пищевых компонентов хариуса в среднем течении Енисея типичен для представителей этого рода, считающихся преимущественно бентосоядными рыбами (Бурнев, Заделенов, 1989). Наличие в пище планктонных ракообразных (*H. borealis*) в 2004 г., вероятно, связано с их обильным развитием на участке 1 нижнего бьефа Красноярского водохранилища (Дубовская и др., 2004). В периоды массового размножения, приходящиеся на август-сентябрь, ракообразные выносятся на стрежень и могут перемещаться на большие расстояния, что сказалось на их присутствии в желудках хариуса и на участке 2 в 2004 г.

В целом, согласно полученным нами данным, разнообразие потребляемых организмов в русловой части Среднего Енисея невелико по сравнению с впадающими реками Агул, Б. Пит, Камо и др., где их состав расширяется за счет различных групп наземных беспозвоночных и рыб (Заделенов и др., 2003, 2005, 2007; Шадрин, 2006). Рыбный компонент в рационе исследованного нами хариуса представлен только икрой, которая является незначительной долей массы пищевого комка. Отсутствие в пищевых комках хариуса мелких видов карпообразных и рогатковых можно объяснить тем, что переход к хищному образу жизни у хариуса наблюдается обычно после 4-6-летнего возраста. Основу выборки же, как и в целом популяции хариуса на этом участке (Шадрин, 2006), составляли двух-трехлетние особи.

Особенностью питания хариуса среднего течения Енисея в исследованный период, наряду с низким разнообразием корма, стало существенное преобладание по массе трех компонентов – амфипод, ручейников, а также двукрылых (табл. 2). Остальные беспозвоночные составляли малую долю или были представлены только в определенные сезоны. Напротив, у хариуса из притоков Енисея соотношение потребляемых компонентов более равномерное, а доля личинок поденок и веснянок в пище варьирует в пределах 20-40 % массы (Шадрин, 2006). Потребление воздушных насекомых для исследуемого хариуса не характерно и носит эпизодический характер. Вместе с тем, в июне 2010 г. довольно высокую долю в пищевых комках имели семена высших растений, видимо ошибочно принимаемые хариусом за пищевые объекты (табл. 2).

Одной из вероятных причин сужения пищевого спектра хариуса на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ан-

гара является современное состояние бентофауны Енисея. Ранее основу организмов зообентоса здесь составляли типичные литореофилы: личинки ручейников, поденок и мошек (Грезе, 1957). В настоящее время этот район характеризуется преобладанием байкальских вселенцев – амфипод *Gmelinoides fasciatus* Stebb и *Ph. viridis* (Гладышев, Москвичева, 2002). Согласно данным 2000 г., в июле и сентябре биомасса амфипод на этом участке превышала массу прочего зообентоса – хирономид, олигохет и ручейников – в 2-4 раза. В 2003-2004 гг. установлено, что биомасса основных групп зообентоса р. Енисей заметно изменялась в течение года (Sushchik et al., 2007). Максимум биомассы доминантов, амфипод наблюдали в октябре-декабре (более 30 г/м²), с последующим снижением в конце зимы и весной. Ручейники, представленные преимущественно *A. crymophila*, наиболее интенсивно развивались в ноябре-декабре (около 10 г/м²), пик биомассы хирономид был характерен для июля (около 2 г/м²). Состав зообентоса на участке р. Енисей от плотины Красноярской ГЭС до устья Ангары достаточно однороден (Гладышев, Москвичева, 2002), что дает основание для обобщения данных о питании хариуса, собранного на разных участках нашего исследования.

Сезонные изменения в соотношении некоторых компонентов питания хариуса (рис. 2) в целом соответствуют их динамике в бентофауне. Так, уменьшение биомассы амфипод зимой и увеличение биомассы хирономид летом (Sushchik et al., 2007) соответствуют аналогичным изменениям их количественного содержания в желудках рыб. Увеличение доли ручейников в желудках в декабре-мае, напротив, происходит с некоторым запозданием относительно повышения его доли в зообентосе в ноябре-декабре, а содержание в

желудках хариусов олигохет незначительно даже в период их максимального развития в донных сообществах. Частичное расхождение в соотношении организмов в зообентосе и пищевых комках рыб может быть связано с методическими аспектами и возможной избирательностью в питании хариуса. Следует учитывать, что пробы зообентоса в Енисее отбирали в литоральной зоне на глубине 0-2 м (Гладышев, Москвичева, 2002; Sushchik et al., 2007), в то время как хариусу доступны все участки русла реки, которые потенциально могут различаться по составу донной фауны. Не исключены и межгодовые различия в её составе и сезонной динамике, возможные из-за нестабильного температурно-уровневого режима реки на нижнем бьефе Красноярского водохранилища.

Для подтверждения выявленной тенденции – сезонной динамики видов корма хариуса – необходимы дополнительные исследования. Вместе с тем соотношение ручейников и амфипод на разных участках в один и тот же месяц было сходным, что подтверждает возможность сезонной смены кормов у исследованного хариуса (рис. 2). Сезонная смена спектра питания была зарегистрирована также П.Я. Тугариной (1964) у хариуса из р. Селенги. В весенний период селенгинский хариус потреблял главным образом ручейников, в ноябре существенную роль в питании играли рыба и бокоплавы. Возможность избирательного питания хариуса личинками ручейников также отмечена В.И. Пономаревым с соавторами (2000).

Для оценки избирательности питания у рыб обычно используют коэффициенты Ивлева и Шорыгина, учитывающие количественные показатели пищевых компонентов (организмов) в желудках и кормовой базе, со вмещенные по времени и месту отбора проб (Боруцкий, 1974). Отсутствие синхронных

данных о составе зообентоса в период исследования позволяет сделать только предположения о возможности избирательного питания хариуса среднего течения р. Енисей. В летние месяцы, при относительно высокой биомассе двукрылых (Sushchik et al., 2007), часть особей хариуса может потреблять преимущественно этот компонент, независимо от численности и биомассы прочих организмов. Об этом свидетельствует поимка особей, пищевые комки которых в июне содержали более 50 % двукрылых при том, что их биомасса в зообентосе обычно ниже (Гладышев, Москвичева, 2002; Sushchik et al., 2007). В то же время единичные случаи массового потребления хариусом двукрылых могут быть связаны и с неравномерным распределением этих организмов в донных сообществах. Так, авторы данной статьи наблюдали значительные скопления хирономид в литорали Енисея после резких колебаний уровня воды из-за работы Красноярской ГЭС.

Таким образом, состав пищи хариуса среднего течения Енисея и его сезонные изменения определяются состоянием кормовой базы и, возможно, избирательностью питания рыб в определенные сезоны.

Смена спектра питания хариуса может повлиять на потоки тяжелых металлов и радионуклидов в трофических сетях р. Енисей, в частности на их накопление в теле рыб. Проведенные ранее исследования выявили повышенные концентрации ряда тяжелых металлов у гаммарид и ручейников на участке реки ниже г. Красноярск (Анищенко и др., 2009). Удельные концентрации ряда металлов (Cu, Cd, Ni и др.) в биомассе бокоплавов и личинок ручейников значительно различались. Также зарегистрированы повышенные концентрации меди в гаммаридах и кадмия в ручейниках по сравнению с содержанием этих элементов в зве-

не первичных продуцентов (Анищенко и др., 2009). Следует отметить, что использование хариусом *A. crymophila* в качестве основного объекта питания включает в пищевую цепь и донные отложения, поскольку домики этого ручейника полностью образованы крупными песчинками. В желудочно-кишечном тракте рыб металлы могут высвободиться из связывающих их минеральных комплексов под влиянием кислоты и ферментов и ассимилироваться хариусом.

Заключение

Проведенное исследование выявило сравнительно высокую степень наполненности кишечника хариуса, что свидетельствует о достаточной обеспеченности его пищевыми ресурсами на среднем участке реки и согласуется с современным состоянием зообентоса.

Особенностью питания хариуса среднего течения Енисея являлось низкое разнообразие спектра потребляемых видов корма и преобладание в нем по массе амфипод (*Ph. viridis*, *Ph. cyaneus*; *P. cancelloides*), личинок и куколок ручейников (*A. crymophila*) и хирономид (*C. bicinctus*, *D. baicalensis*, *P. olivacea*, *Chironomus sp.*). Остальные группы беспозвоночных составляли лишь несущественную долю, либо были зафиксированы только в определенные сезоны. Одной из вероятных причин низкого разнообразия пищевого спектра хариуса на исследованном участке служат упрощение качественной структуры зообентоса, основу которого в настоящее время составляют байкальские амфиподы.

Впервые установлены сезонные особенности динамики ключевых компонентов в питании хариуса р. Енисей. Амфиподы были основой пищи в летний и осенний период, личинки и куколки ручейников – в зимний и

весенний. Смена спектра питания в течение года может повлиять на потоки техногенных загрязнителей и эссенциальных органических соединений в трофических сетях экосистемы р. Енисей.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность рецензентам за полезные замечания, которые позволили значительно улучшить статью.

Список литературы

Анищенко О.В., Гладышев М.И., Кравчук Е.С., Сущик Н.Н., Грибовская И.В. (2009) Распределение и миграция металлов в трофических цепях экосистемы реки Енисей в районе г. Красноярска. Вод. ресурсы 36: 623-632.

Болсуновский А.Я., Муратова Е.Н., Суковатый А.Г., Пименов А.В., Санжараева Е.А., Зотина Т.А., Седельникова Т.С., Паньков Е.В., Корнилова М.Г. (2007) Радиоэкологический мониторинг реки Енисей и цитогенетические характеристики водного растения *Elodea Canadensis*. Радиационная биология. Радиоэкология 47 (1): 63-73.

Боруцкий Е. В. (1974) Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 254 с.

Бурнев С.Л., Заделенов В.А. (1989) Изменение характера питания хариуса в период заполнения Саяно-Шушенского водохранилища. Сб. науч. тр. гос. НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва, т. 266. Толмачев В.А. (ред.) Л.: ГосНИОРХ, с. 88-92.

Вакуловский С.М., Тертышник Э.Г., Кабанов А.И. (2008) Перенос радионуклидов в р. Енисей. Атомная энергия 105: 285-291.

Гадинов А.Н., Долгих П.М. (2008) Пространственно-видовая структура ихтиоценоза, относительная численность и факторы, влияющие на распределение рыб р. Енисей. Вестник КрасГАУ 3: 169-174.

Гладышев М.И., Москвичева А.В. (2002) Байкальские вселенцы заняли доминирующее положение в бентофауне верхнего Енисея. Доклады АН 383: 568-570.

Грезе В.Н. (1957) Кормовые ресурсы рыб реки Енисея и их использование. Изв. ВНИОРХ 41: 36-52.

Дубовская О.П., Гладышев М.И., Махутова О.Н. (2004) Сток лимнического зоопланктона через высоконапорную плотину и его судьба в реке с быстрым течением (на примере плотины Красноярской ГЭС на р. Енисей). Журн. общ. биол. 65: 81-93.

Заделёнов В.А. (2000) Современное состояние популяций осетровых рыб (*Acipenseridae*) и их кормовой базы в бассейне Енисея. Сиб. экол. журн. 3: 287-291.

Заделенов В.А., Гулимов А.В. (2000) О симпатричных популяциях хариуса в среднем течении р. Енисей. В: Романов В.И. (ред.) Проблема вида и видообразования: Тез. докл. I междунар. конф., ТГУ, Томск, с. 57-58.

Заделёнов В.А., Трофимова М.А., Гулимов А.В. (2005) Морфоэкологическая характеристика и разведение хариуса р. Чапы (бассейн Подкаменной Тунгуски). В: Романов В.И. (ред.) Проблемы гидробиологии Сибири. Томск: Дельтаплан, с. 113-117.

Заделёнов В.А., Шадрин Е.Н., Горохова Н.В. (2003) Ихтиофауна бассейна р. Подкаменной Тунгуски и биологические особенности рыб. В: Сибгатаулин В.Г. (ред.) Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири, т. 5. Красноярск: КНИИГиМС, с. 142-156.

Заделёнов В.А., Шадрин Е.Н., Еникеева И.Г. (2007) Пищевая стратегия сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в разнотипных водоемах бассейна р. Енисей. В: Целюк И.Н. (ред.) Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири, т. 9. Красноярск: КНИИГиМС, с. 57-64.

Зотина Т.А., Трофимова Е.А., Каглян А.Е., Болсуновский А.Я., Гудков Д.И. (2010) Распределение техногенных радионуклидов в организмах рыб из р. Енисей (Россия) и водоемов зоны отчуждения Чернобыльской АЭС (Украина). Проблемы биогеохимии и геохимической экологии 1 (12): 91-94.

Книжин И.Б., Богданов Б.Э., Васильева Е.А. (2006а) Морфобиологическая характеристика сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Thymallidae) высокогорных озер бассейна верхнего течения реки Ангара. Вопр. ихтиологии 46: 747-759.

Книжин И.Б., Вайс С.Дж., Сушник С. (2006б) Хариусы бассейна оз. Байкал (*Thymallus*; Thymallidae): разнообразие форм и их таксономический статус. Вопр. ихтиологии 46: 442-459.

Паньков Е.В., Болсуновский А.Я., Пименов А.В., Суковатый А.Г. (2006) Содержание радионуклидов и мощности доз облучения отдельных видов ихтиофауны реки Енисей. В: Сыдыков Е.Б., Панин М.С. (ред.) Тяжелые металлы и радионуклиды в окружающей среде: Материалы IV международной научно-практической конференции, т. 1. Казахстан. Семипалатинск, с. 356-360.

Пономарев В.И., Шубина В.Н., Серегина Е.Ю. (2000) Популяционные особенности питания хариуса *Thymallus thymallus* L. (на примере тиманских притоков р. Печоры). Биология внутр. вод 2: 116-124.

Романова И.М. (1975) Питание и пищевые взаимоотношения рыб Красноярского водохранилища в период наполнения. В: Попова Т.Г. (ред.) Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука, с. 156-165.

Тугарина П. Я. (1964) О питании белого байкальского хариуса *Thymallus arcticus baicalensis* *infrasp. brevipinnis* Svet. Вопр. ихтиологии 4: 695-707

Шадрин Е.Н. (2006) Питание сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776). Рыбоводство и рыбное хозяйство 8: 37-45.

Stewart D.B., Mochnacz N.J., Reist J.D., Carmichael T.J., Sawatzky C.D. (2007) Fish diets and food webs in the Northwest Territories: Arctic grayling (*Thymallus arcticus*). Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2796:vi+21 p.

Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Kravchuk E.S., Ivanova E.A., Ageev A.V., Kalachova G.S. (2007) Seasonal dynamics of long-chain polyunsaturated fatty acids in littoral benthos in the upper Yenisei River. Aquat. Ecol. 41: 349-365.

Weiss S., Knizhin I., Romanov V., Kopun T. (2007) Secondary contact between two divergent lineages of grayling *Thymallus* in the lower Enisey basin and its taxonomic implications. J. Fish Biol. 71: 371-386.

Feeding Composition of Grayling *Thymallus* sp. in the Middle Reach of the Yenisei River

**Ivan V. Zuev^a,
Ekaterina M. Semenova^a, Svetlana P. Shulepina^a,
Konstantin A. Reznik^a, Elena A. Trofimova^b,
Evgeny N. Shadrin^c and Tatiana A. Zotina^b**
^a*Institute of Fundamental Biology and Biotechnology,
Siberian Federal University,
79 Svobodny, Krasnoyarsk, 660041 Russia*
^b*Institute of Biophysics
of Siberian Branch of Russian Academy of Science,
50/50 Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036 Russia*
^c*Federal State Budgetary Scientific Establishment
«Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs»,
33 Parizhskoi kommuny, Krasnoyarsk, 660097, Russia*

*In 2004 and 2009-2010 we studied the composition of the grayling stomach content from the middle reach of the Yenisei River. The food composition included insect larvae, pupae and adults, centipedes, crustaceans, oligochaetes, gastropods, fish eggs, plant seeds, stones and trees segments. In terms of mass, the ration consisted mostly of amphipods (*Philolimnogammarus viridis*, *Philolimnogammarus cyaneus*; *Pallasea cancelloides*), caddisfly larvae and pupae (*Apatania crymophila*), and chironomids (*Cricotopus bicinctus*, *Diamesa baicalensis*, *Prodiamesa olivacea*, *Chironomus* sp.). During a year the ratio of major food components changed considerably. Amphipods were the main food of grayling in summer and autumn, while in winter and spring the fish generally fed caddis fly larvae and pupae. Relatively high fullness of grayling's intestines proves the sufficient availability of nutrition sources for this representative of fish fauna in the middle reach of the Yenisei River and coincides with modern condition of the food sources.*

*Keywords: grayling, *Thymallus*, food composition, zoobenthos, amphipods, caddisflies, *Apatania*, *Philolimnogammarus*.*
