

1  
2  
3 **Сезонные изменения в рационе питания и относительной упитанности**  
4 **сибирского хариуса *Thymallus arcticus* на участке среднего течения р. Енисей**  
5

6 И.В. ЗУЕВ<sup>1</sup>, С.П. ШУЛЕПИНА<sup>1</sup>, Е.А. ТРОФИМОВА<sup>2</sup>, Т.А. ЗОТИНА<sup>2</sup>

7  
8 <sup>1</sup>*Сибирский федеральный университет*

9 *660041 Красноярск, пр. Свободный 79*

10 *zuev.sfu@gmail.com*

11  
12 <sup>2</sup>*Институт биофизики СО РАН*

13 *660036 Красноярск, Академгородок 50/50*

14  
15 **АННОТАЦИЯ**

16 В 2009-2013 гг. исследована сезонная динамика спектра и рационов питания  
17 сибирского хариуса на участке среднего течения р. Енисей (от плотины  
18 Красноярской ГЭС до устья реки Кан) и прослежена ее связь с состоянием  
19 кормовой базы и ростом рыб. Показано, что интенсивность питания рыб  
20 относительно стабильна в течение года, несмотря на существенные колебания  
21 биомассы зообентоса. Вклад доминирующих в питании групп – амфипод и  
22 личинок ручейников, меняется по месяцам. Амфиподы преобладают в питании  
23 рыб в период с июня по октябрь, ручейники – в зимние и весенние месяцы. Среди  
24 ручейников выявлено избирательное потребление мелкого вида - *Apatania*  
25 *cryptophila*. Смене основного компонента питания в летний период соответствует  
26 резкое повышение коэффициентов относительной упитанности, с пиком в  
27 августе-сентябре. Предполагается, что изменения в соотношении массы и  
28 линейных размеров рыб связаны не только с увеличением температуры воды, но

29 и с переключением хариуса на потребление более ценных в пищевом отношении  
30 амфипод.

31  
32 **Ключевые слова:** *Thymallus arcticus*, спектр питания, относительная  
33 упитанность, зообентос, амфиподы, *Apatania crytophila*

34  
35 **ВВЕДЕНИЕ**

36 Водотокам умеренного пояса свойственна значительная сезонная динамика  
37 биологических процессов, обусловленная изменением температуры, уровня  
38 солнечной радиации и водности в течение года. Строительство крупных ГЭС  
39 задает иной температурный и гидрологический режим рек в верхнем и нижнем  
40 бьефе, что ведет к глубоким преобразованиям структурно-функциональных  
41 показателей гидробионтов и характера их сезонных изменений. На участке  
42 среднего течения реки Енисей (нижний бьеф Красноярской ГЭС до устья р.  
43 Ангара), в результате строительства плотины ГЭС произошла перестройка  
44 структуры и динамики количественных показателей зообентоса, составляющего  
45 основу кормовой базы рыб [Гладышев, Москвичева, 2002; Андрианова, 2013].  
46 Одновременно с этим, численность и темпы роста местного хариуса *Thymallus*  
47 *arcticus* (Pallas, 1776) значительно возросли, а сам он стал ключевым объектом  
48 любительского рыболовства [Шадрин, 2006; Гадинов, Долгих, 2008; Иванова и  
49 др., 2015].

50 Несмотря на очевидную связь экологического успеха вида с  
51 преобразованием его кормовой базы, публикации, посвященные этому вопросу  
52 малочисленны. Питание сибирского хариуса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС  
53 рассматривается только в работах Е.А. Шадрин [2006] и И.В. Зуева с соавт.  
54 [2011]. Неясно, является ли причиной быстрого роста рыб только лишь  
55 количество доступного корма, или же важен его качественный состав. Нет данных  
56 о динамике этих показателей в течение года и их связи с показателями роста и  
57 состава кормовой базы.

58 Решение поставленных вопросов необходимо для интерпретации  
59 результатов многочисленных исследований, где хариус используется в качестве  
60 индикатора техногенного загрязнения реки [Носов и др., 1993; Анищенко и др.,  
61 2010; Трофимова и др., 2012; Зотина и др., 2014], а также исследуется как  
62 источник незаменимых для человека полиненасыщенных жирных кислот  
63 [Gladyshev et al., 2009; 2012].

64 Цель настоящей работы - изучить сезонную динамику питания и  
65 относительной упитанности сибирского хариуса на участке среднего течения реки  
66 Енисей в течение года.

67

## 68 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

69 Отлов рыб проводили ставными и плавными сетями с размером ячеи 20-40  
70 мм в 2009-2013 гг. на двух участках среднего течения реки Енисей (рис. 1):  
71 участок 1 – от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Мана; участок 2 – от с.  
72 Атаманово до п. Кононово. Лов осуществляли в вечернее время с 20 до 23 часов.  
73 Всего было отловлено 386 экз. сибирского хариуса. Распределение проб по годам,  
74 месяцам и станциям представлено в таблице 1.

75 У всех пойманных рыб измеряли длину от рыла до конца чешуйчатого  
76 покрова ( $l$ , мм), массу тела ( $W$ , г), массу тела без внутренностей ( $w$ , г), определяли  
77 половую принадлежность и стадию зрелости гонад, определяли возраст по чешуе  
78 [Правдин, 1966].

79 Общая выборка представлена рыбами 1-4 лет, с преобладанием 2-3 летних  
80 особей. Доля неполовозрелых рыб на II стадии зрелости гонад составляла 15%.  
81 Длина тела варьировала от 145 до 298 мм, в среднем  $210,3 \pm 1,8$  мм; масса - от 36  
82 до 348 г, в среднем -  $141,9 \pm 3,7$  г. Соотношение самцов (204 экз.) и самок (182 экз.)  
83 достоверно не отличалось от 1:1 по критерию  $\chi^2$ .

84 Для косвенной оценки сезонных процессов накопления биомассы рыб  
85 использовали два варианта показателя относительной упитанности [Froese, 2006]:

$$86 \quad K_1 = \frac{W}{al^b} \quad (1)$$

87 
$$K_2 = \frac{w}{a l^b} \quad (2),$$

88 где W – масса тела, г; w - масса тела без внутренностей, г; l – промысловая длина  
89 тела, мм; a и b – регрессионные коэффициенты, полученные из уравнения W (или  
90 w) = a l<sup>b</sup>, после его log-трансформации: log W = log a + b log L [Froese, 2006].

91 Оценка сезонной изменчивости показателей K<sub>1</sub> и K<sub>2</sub> проведена без  
92 разделения по годам с помощью однофакторного дисперсионного анализа  
93 (ANOVA) и непараметрического H-критерия Краскела-Уоллиса [Hammer, Harper,  
94 2008]. Связь между средними за месяц значениями коэффициентов относительной  
95 упитанности (n=23) и температурой воды, а также индексом наполнения желудка  
96 (n=17) и долями амфипод и ручейников в пищевых комках (n=23) оценивали с  
97 помощью коэффициента корреляции Пирсона. Все статистические расчеты  
98 выполнены в программе PAST, версия 3.13 [<http://folk.uio.no/ohammer/past>].

99 Желудки рыб, отловленных в мае и июне 2010 г., и в марте 2012 г.,  
100 извлекали и фиксировали в 4 %-м растворе формальдегида сразу после отлова.  
101 Прочие желудки замораживали и хранили при -30 °С. Анализ спектра питания,  
102 частоты встречаемости и соотношения массовых долей компонентов в  
103 содержимом желудков хариусов проводили по общепринятым методам  
104 [Боруцкий, 1974]. В содержимом замороженных пищевых комков определяли  
105 только соотношение массовых долей доминирующих компонентов. Личинок  
106 ручейников и их домики учитывали как единый компонент. Индекс наполнения  
107 желудков рассчитывали как отношение массы пищевого комка к общей массе  
108 рыбы и выражали в ‰. При расчетах среднего значения индекса наполнения  
109 использовали только наполненные желудки.

110

## 111 РЕЗУЛЬТАТЫ

112 Связь двух параметров массы тела и промысловой длины хариуса описана  
113 уравнением степенного вида с высокими уровнями коэффициента детерминации  
114 R<sup>2</sup> (табл. 2). Показатель степени (b) в обоих случаях был выше 3.

115           Рассчитанные с использованием регрессионных коэффициентов  $a$  и  $b$   
116 показатели относительной упитанности варьировали в достаточно широких  
117 пределах ( $K_1$  от 0,72 до 1,59;  $K_2$  от 0,58 до 1,43). Выполненный ANOVA показал  
118 наличие сезонной изменчивости как по  $K_1$  ( $F=10,8$ ;  $p<0,01$ ) так и по  $K_2$  ( $F=7,49$ ;  
119  $p<0,01$ ). Поскольку не все из сравниваемых групп соответствовали закону  
120 нормального распределения, был проведен анализ Краскела-Уоллиса, который  
121 также подтвердил выявленную изменчивость для  $K_1$  ( $H=70,3$ ;  $p<0,01$ ) и  $K_2$   
122 ( $H=50,9$ ;  $p<0,01$ ). Динамика показателей в целом имеет сходный характер, низкие  
123 значения упитанности в декабре-июне, и их повышение в августе – октябре (Рис  
124 2а). Довольно высокие значения  $K_1$  также наблюдались в мае 2011 и 2013 гг. Для  
125 соотношения полной массы и длины тела ( $K_1$ ) характерна несколько большая  
126 амплитуда колебаний в течение года, чем для соотношения массы без  
127 внутренностей к длине ( $K_2$ ) (рис. 2а).

128           Сезонные колебания коэффициентов относительной упитанности  
129 положительно коррелируют с изменением температуры воды в течение года, при  
130 этом степень связи выше для  $K_1$  ( $r=0,69$ ;  $p<0,01$ ), чем для  $K_2$  ( $r=0,59$ ;  $p<0,01$ ) (рис.  
131 2а,б). Температура воды взята из работы [Космаков, 2001].

132           Питание хариуса происходит в течение всего календарного года. Полностью  
133 пустые желудки хариуса отмечали только в январе (5 экз.), и единично в октябре  
134 и декабре (рис. 3). Индекс наполнения варьировал в течение года более чем в  
135 четыре раза, от 4,3 до 20,9 %. В сезонной динамике индекса наполнения желудков  
136 нет четкой закономерности снижения или увеличения данного показателя в  
137 зимний или летний периоды (рис. 3). Также отсутствуют значимые корреляции  
138 индекса наполнения с коэффициентами упитанности и массовыми долями  
139 амфипод и ручейников в соответствующие даты.

140           Пищевые комки исследуемых рыб включали как животные компоненты, так  
141 и фрагменты высших водных растений, их семена, древесные и неорганические  
142 элементы домиков ручейников и единично кусочки полиэтилена. Из животных  
143 компонентов встречались личинки и имаго двукрылых, ручейников, поденок,

144 веснянок и стрекоз; имаго клопов и жуков; многоножки; амфиподы;  
145 малощетинковые черви; брюхоногие моллюски; икра рыб (табл. 3).

146 Несмотря на высокую частоту встречаемости в питании, ручейники были  
147 представлены только одним мелким видом *Apatania crymophila* McLachlan.  
148 Средняя масса одной особи данного вида составила  $9,66 \pm 0,73$  мг, его домика –  
149  $21,35 \pm 2,12$  мг ( $n=30$ ).

150 Среди веснянок идентифицированы два вида - *Pteronarcys reticulata*  
151 Burmeister и *Taeniopteryx nebulosa* (Linnaeus), среди поденок три вида -  
152 *Ephemerella ignita* Poda, *Ephemera vulgata* L. и *Ephemerella aurivillii* (Bengtsson).  
153 Указанные виды присутствовали в пробах примерно в равных пропорциях. Из  
154 трех видов амфипод доминировали *Philolimnogammarus (Eulimnogammarus) viridis*  
155 Dybowski и *Philolimnogammarus (Eulimnogammarus) cyaneus* Dybowski; *Pallasea*  
156 *cancelloides* Gerstfeldt встречалась редко.

157 Среди двукрылых доминировали личинки и куколки хирономид; комары-  
158 долгоножки (сем. Tipulidae) обнаруживались единично. Из представителей  
159 семейства хирономид в желудках хариусов присутствовали: *Cricotopus gr.*  
160 *bicinctus* Meigen, *Pseudodiamesa nivosa* Goetghebuer, *Diamesa baicalensis*  
161 Tshernovskij, *Prodiamesa olivacea* Meigen, *Chironomus sp.* Изредка встречались  
162 также кольчатые черви и жуки, принадлежащие к семействам Lumbricidae и  
163 Soccinellidae соответственно. Единично встреченные брюхоногие моллюски  
164 идентифицированы до рода *Valvata*.

165 Детальный анализ содержимого желудков хариуса, отловленного в мае-  
166 июне 2010 г. и марте 2012 г., показал, что по частоте встречаемости  
167 доминировали три группы: личинки ручейников, двукрылых и амфиподы (табл.  
168 3). В июне 2010 года относительно высокая частота встречаемости была отмечена  
169 и для личинок поденок. Частоты встречаемости прочих групп обычно не  
170 превышали 10 %. По биомассе преобладали личинки ручейников и амфипод, в то  
171 время как биомасса двукрылых невелика (от 6 до 18 % от массы пищевого комка).

172 В июне 2010 год отмечено относительно высокое содержание остатков высших  
173 растений, прежде всего семян.

174 Соотношение основных компонентов животного происхождения в пище  
175 хариуса существенно меняется по месяцам и в меньшей степени по годам (рис. 4).  
176 Относительно постоянным является доминирование амфипод и ручейников в  
177 течение большинства сезонов. Только в некоторых летних пробах, доля прочих  
178 беспозвоночных (среди которых преобладают двукрылые) сравнима с ними по  
179 биомассе.

180 Максимальная доля амфипод регистрируется в период с июня по октябрь, и  
181 в некоторых пробах достигает до 90 % (рис. 4). В зимние и весенние месяцы уже не  
182 менее половины массы кишечного комка составляют ручейники. Вместе с тем,  
183 единично присутствуют пробы с иным соотношением компонентов. Например, в  
184 январской пробе 2013 г. амфиподы значительно преобладают над ручейниками, а  
185 в июньской пробе 2011 г. напротив, более 60 % составляют ручейники.

186 Доля амфипод в содержимом пищевых комков положительно коррелирует с  
187 коэффициентами относительной упитанности,  $r = 0,55$  для  $K_1$  и  $0,44$  для  $K_2$   
188 ( $p < 0.05$ ). Доля ручейников, находящаяся в противофазе с содержанием амфипод,  
189 показывает слабую отрицательную связь только с  $K_1$  ( $r = -0,45$ ;  $p = 0,03$ ).

190

## 191 **ОБСУЖДЕНИЕ**

192 Анализ содержимого желудков хариуса из среднего течения р. Енисей  
193 свидетельствует о сравнительно низком разнообразии потребляемых им  
194 компонентов. Преобладающими в питании группами в течение всего года  
195 являются амфиподы, личинки и куколки ручейников, прочие гидробионты, за  
196 исключением двукрылых в летние месяцы, малочисленны. Типично воздушные  
197 насекомые в питании исследованного хариуса практически не встречаются, что  
198 существенно отличает его от популяций из притоков Енисея, где в летний период  
199 эта группа является важной частью рациона [Заделенов и др., 2003, 2007; Шадрин,  
200 2006]. Полученные результаты характеризуют только часть популяции хариуса

201 среднего течения Енисея, включающую в основном неполовозрелых и впервые  
202 созревающих рыб 2-3 летнего возраста. Рацион питания крупных рыб может быть  
203 иным, поскольку хариус крупных размеров способен потреблять рыб и мелких  
204 млекопитающих [Moore, Kenagy, 2004; Stewart at al., 2007]. Однако относительная  
205 численность хариусов старше 4 лет в промысловых уловах невысока [Шадрин,  
206 2006; Иванова и др., 2015], что позволяет считать вклад молодых рыб в  
207 утилизацию кормовой базы наиболее весомым.

208       Одной из вероятных причин сужения пищевого спектра исследуемого  
209 хариуса до двух ключевых групп является современное состояние бентофауны  
210 Енисея на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангара. Ранее  
211 основу организмов зообентоса здесь составляли типичные литореофилы: личинки  
212 ручейников, поденок и мошек [Грезе, 1957]. В настоящее время этот район  
213 характеризуется преобладанием байкальских вселенцев – амфипод *Gmelinoides*  
214 *fasciatus* Stebb и *Ph. viridis* [Гладышев, Москвичева, 2002]. Согласно данным 2000  
215 г., в июле и сентябре биомасса амфипод на этом участке превышала массу  
216 прочего зообентоса – хирономид, олигохет и ручейников – в 2-4 раза. По данным  
217 А.В. Андриановой [2013] средняя биомасса амфипод на участке от плотины  
218 Красноярской ГЭС до устья р. Ангары составляла 5,8 г/м<sup>2</sup>, тогда как ниже по  
219 течению их биомасса была менее 1 г/м<sup>2</sup>.

220       Видовой состав бентосных организмов в питании хариуса и в составе  
221 зообентоса среднего Енисея [Ежегодник..., 2012] несколько различается. Для  
222 малочисленных веснянок и поденок это может быть связано исключительно со  
223 статистическими причинами (разным объемом проб). Иная ситуация в случае с  
224 такой обильной в питании хариуса и в зообентосе группой, как ручейники. В  
225 отличие от пищевых комков, где ручейники представлены лишь *A. crytophila*, их  
226 состав в донных сообществах разнообразнее, и включает до 6 видов  
227 [Ежегодник..., 2012]. Причиной этого может являться как избирательность  
228 питания хариуса, так и несоответствие кормовых участков рыб и точек сбора проб



229 зообентоса, расположенных в литоральной зоне [Андрианова, 2013; Sushchik et  
230 al., 2007].

231 Доминирующий в питании рыб ручейник *A. cymophila*, обычно  
232 располагается на субстрате агрегировано, от десятка и более особей. В местах  
233 произрастания водного мха фонтиналиса (*Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw.)  
234 может образовывать своеобразные гирлянды. Мы наблюдали массовые скопления  
235 *Apatania* и амфипод на водном мхе, обитающем на проточных участках Енисея на  
236 глубине более 1 м. Потребление такого вида энергетически менее затратное, чем  
237 поиск одиночных видов ручейников.

238 Биомасса и соотношение основных групп зообентоса Среднего Енисея  
239 заметно меняется в течение года. Максимум биомассы доминатов – амфипод  
240 наблюдается в октябре-декабре (более 30 г/м<sup>2</sup>), с последующим снижением в  
241 конце зимы и весной [Sushchik et al., 2007]. Ручейники, представленные  
242 преимущественно *A. cymophila*, наиболее интенсивно развивались в Енисее в  
243 ноябре-декабре (около 10 г/м<sup>2</sup>), пик биомассы хирономид был характерен для  
244 июля (около 2 г/м<sup>2</sup>).

245 Таким образом, динамике соотношения в зообентосе амфипод и ручейников  
246 соответствует сезонная смена кормов хариуса. В пик развития амфипод,  
247 приходящийся с середины лета до зимы, хариус потребляет преимущественно  
248 этот компонент. Снижение его биомассы соответствует нарастанию биомассы  
249 ручейников, которые начинают доминировать в питании рыб. В летний период  
250 рацион питания разнообразят двукрылые.

251 Сезонная смена спектра питания хариусов регистрируется многими  
252 авторами. Так, у черного байкальского хариуса *Th. baicalensis* Dybowski, 1874 в  
253 водных объектах верховьев р. Баргузин в летний период увеличивается  
254 потребление постлавральных стадий амфибиотических и воздушно-наземных  
255 насекомых, зимой возрастет роль рыбного компонента [Вокин и др., 2009]. В  
256 работе Д. Стюарта с соавторами указывается на увеличение роли дрефтующих  
257 беспозвоночных в питании *Th. arcticus* в начале лета [Stewart et al., 2007]. В

258 пищевых комках европейского хариуса из реки Лагг (Херефордшир,  
259 Великобритания), как и у исследованного нами хариуса, по массе доминировали  
260 три группы – амфиподы, ручейники и двукрылые [Hellawell, 1971]. При этом пик  
261 потребления амфипод приходился на зиму – начало весны, ручейников – на конец  
262 весны и осень.

263 Сходную с енисейским хариусом сезонную динамику питания  
264 демонстрирует и хариус из р. Селенга. В весенний период селенгинский хариус  
265 потреблял главным образом ручейников, в ноябре существенную роль в питании  
266 играли рыба и бокоплав [Тугарина, 1964]. В.И. Пономарев с соавторами [2000]  
267 указывают на возможность избирательного питания европейского хариуса  
268 личинками ручейников.

269 Считается, что количественные и качественные изменения кормовой базы  
270 среднего Енисея повлекли за собой увеличение численности и скорости роста  
271 местного хариуса, сравнительно с периодом до строительства Красноярской ГЭС  
272 [Гадинов, Долгих, 2008; Иванова и др., 2015]. Существующая скорость роста  
273 позволяет хариусу потенциально достигать размеров до 40 см, и созревать в массе  
274 уже на третьем году жизни [Иванова и др., 2015]. Одной из причин,  
275 обеспечивающей различия в интенсивности роста рыб, является изменение  
276 температурного режима реки. В результате создания Красноярской ГЭС, в  
277 нижнем бьефе температура воды понижается летом и повышается осенью и  
278 зимой, относительно предыдущего периода [Космаков, 2001]. Амплитуда  
279 предельных значений температуры в районе с. Атаманово в настоящее время не  
280 превышает 12<sup>0</sup>С; до строительства ГЭС она достигала 18-19<sup>0</sup>С. Вместе с тем,  
281 повысилась продолжительность периода температур воды выше 0,1<sup>0</sup>С, с 6–7  
282 месяцев до 10 (рис. 2б).

283 Параметры температурного оптимума хариусов, известные из литературных  
284 источников, несколько отличаются. Для европейского хариуса *Th. thymallus* (L.,  
285 1758) диапазоном жизнедеятельности является 3-18,5<sup>0</sup>С [Crisp, 1996].  
286 Максимальная летальная температура для сибирского хариуса может варьировать

287 от 24 до 29<sup>0</sup>С, в зависимости от начальной температуры акклимации [Lohr at al.,  
288 1996; Beitinger at al., 2000]. В целом же, сибирских хариусов можно отнести к  
289 холодолюбивым видам [Попов, 2007]. Вероятно, что современный диапазон  
290 температур исследованного участка среднего Енисея является комфортным для  
291 местного хариуса, а удлинение периода температур воды выше 0,1<sup>0</sup>С растягивает  
292 период активного нагула рыб. Последнее подтверждается сравнительно высокими  
293 значениями индекса наполнения в марте и октябре (рис. 3).

294 В отличие от индексов наполнения желудков, коэффициенты относительной  
295 упитанности имеют четкую сезонную изменчивость, положительно  
296 коррелирующую с температурой воды (рис. 2а). Резкое повышение значений  
297 коэффициентов наблюдается на границе июня – августа и связано с большей  
298 скоростью набора массы, относительно длины тела. Основной причиной таких  
299 изменений является различие скорости метаболизма хариуса при разных  
300 температурах. В работе А.Я.Столбова и Ю.С.Аликина (1977) показано, что  
301 изменение температуры с 4 до 12<sup>0</sup>С, увеличивает потребление кислорода  
302 байкальским хариусом примерно в 1,5 раза.

303 Возможными причинами активного инвестирования энергии хариусом в  
304 накопление массы тела с августа по декабрь также может служить изменение  
305 качественного состава бентоса. Основу биомассы бентоса с июля до начала зимы  
306 в Енисее составляют амфиподы, они же преобладают в желудках рыб в этот  
307 период. Считается, что пресноводные амфиподы являются достаточно ценными  
308 пищевыми объектами. Так, сухая масса вида *Gammarus lacustris* включает 46 %  
309 белка, 4,6 % липидов и 4 % хитина [Подкорытова и др., 2010]. Жирнокислотный  
310 состав енисейских амфипод характеризуется высоким содержанием  
311 длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот [Калачева и др., 2013].  
312 Высокую пищевую ценность амфипод подтверждает и высокая скорость роста  
313 сибирского хариуса в среднем течении Енисея, которая не уступает, а во многих  
314 случаях и превосходит скорость роста хариусов из водотоков придаточной  
315 системы [Шадрин, 2006]. Сходная картина наблюдалась нами в реке Хантайка,

316 где основу питания наиболее крупных (до 1.5-2 кг) хариусов составляли именно  
317 амфиподы (И.В.Зуев, неопубликованные данные). Пищевая ценность личинок  
318 ручейников, в массе потребляемых в весенне-зимний период, также достаточно  
319 высока. Общее содержание жирных кислот у личинок ручейников выше, чем у  
320 амфипод [Sushchik at al., 2003]. Однако 70 % биомассы потребляемого хариусом  
321 вида *A. crinnophila* составляет домик из неорганических компонентов, что  
322 снижает пищевую ценность этого вида корма.

323

## 324 **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

325 Полученные нами результаты в целом показывают, что сужение  
326 температурных границ обитания неполовозрелого и впервые созревающего  
327 хариуса в нижнем бьефе Красноярского водохранилища приводит к  
328 выравниванию интенсивности питания рыб в течение года, несмотря на  
329 существенные колебания биомассы бентоса. Вместе с тем сезонный фактор  
330 оказывает влияние на качественный состав потребляемой пищи. В период с июня  
331 по октябрь в питании по биомассе преобладают амфиподы, в зимние и весенние  
332 месяцы – личинки мелкого многочисленного вида ручейника *A. crymophila*.  
333 Относительные коэффициенты упитанности также достоверно меняются по  
334 сезонам. Максимальные значения этих показателей в августе соответствуют не  
335 только высокой биомассе бентоса и максимальному прогреву воды, но и смене  
336 доминирующих в питании личинок ручейников на амфипод, более ценных в  
337 пищевом отношении.

338 Авторы благодарят анонимного рецензента за ценные замечания и  
339 рекомендации. Работа выполнена при поддержке Государственного задания  
340 Министерства образования и науки РФ Сибирскому федеральному университету  
341 (проект № 6.1089.2014/К) и Государственного задания на проведение  
342 фундаментальных исследований РАН (проект № 01201351506).

343

## 344 **ЛИТЕРАТУРА**

345 Андрианова А.В. Динамика развития Енисейского зообентоса в нижнем  
346 бьефе Красноярской ГЭС // Вестник Томского государственного университета.  
347 Биология. 2013. № 1 (21). С. 74–88.

348 Анищенко О.В., Гладышев М.И., Кравчук Е.С., Калачёва Г.С., Грибовская  
349 И.В. Оценка антропогенного загрязнения р. Енисей по содержанию металлов в  
350 основных компонентах экосистемы на участках, расположенных выше и ниже г.  
351 Красноярска // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биология. 2010. Т. 3. № 1. С. 82–98.

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

354 Вокин А.И., Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Юрьев А.Л., Просекин К.А.,  
355 Сатдарова Л.Р. Сравнительная характеристика питания черного байкальского  
356 хариуса (*Thymallus baicalensis*) в водоемах Амутской котловины в верховьях р.  
357 Баргузин // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. 2009. Т. 2. № 2. С. 27-  
358 35.

359 Гадинов А.Н., Долгих П.М. Пространственно-видовая структура  
360 ихтиоценоза, относительная численность и факторы, влияющие на распределение  
361 рыб р. Енисей // Вестн. КрасГАУ. 2008. № 3. С. 169–174.

362 Гладышев М.И., Анищенко О.В., Сущик Н.Н., Калачёва Г.С., Грибовская  
363 И.В., Агеев А.В. Влияние антропогенного загрязнения на содержание  
364 незаменимых полиненасыщенных жирных кислот в звеньях трофической цепи  
365 речной экосистемы // Сибирский экологический журнал. 2012. Т. 5. № 4. С. 511-  
366 521. [Gladyshev M.I., Anishenko O.V., Sushchik N.N., Kalacheva G.S. Influence of  
367 anthropogenic pollution on content of essential polyunsaturated fatty acids in links of  
368 food chain of river ecosystem // Contemp. probl. ecol. 2012. Vol. 5 (4). P. 376-385.]

369 Гладышев М.И., Москвичева А.В. Байкальские вселенцы заняли  
370 доминирующее положение в бентофауне верхнего Енисея // Доклады АН. 2002. Т.  
371 383. № 4. С. 568–570. [Gladyshev M.I., Moskvicheva A.V. Baikal invaders have  
372 become dominant in the upper Yenisei benthofauna // Dokl. Akad. Nauk. 2002. V. 383.  
373 № 4. P. 568–570.]

374 Грезе В.Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование // Изв.  
375 ВНИОРХ. 1957. Т. 41. С. 36–52.

376 Ежегодник качества поверхностных вод суши по гидробиологическим  
377 показателям на территории деятельности Красноярского ЦГМС-Р за 2011 г.  
378 Красноярск: Изд-во ЦГМС-Р, Красноярск, 2012. 108 с.

379 Заделенов В.А., Шадрин Е.Н., Горохова Н.В. Ихтиофауна бассейна р.  
380 Подкаменной Тунгуски и биологические особенности рыб // Проблемы  
381 использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. Красноярск:  
382 Изд-во КНИИГиМС, 2003. Т. 5. С. 142–156.

383 Заделенов В.А., Шадрин Е.Н., Еникеева И.Г. Пищевая стратегия сибирского  
384 хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в разнотипных водоемах бассейна р.  
385 Енисея // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной  
386 Сибири. Красноярск: Изд-во КНИИГиМС, 2007. Т. 9. С. 57-64.

387 Зотина Т.А., Трофимова Е.А., Карпов А.Д., Болсуновский А.Я. Накопление  
388 радионуклидов в трофических сетях р. Енисей после остановки реакторного  
389 производства на Горно-химическом комбинате // Радиационная биология.  
390 Радиозэкология. 2014. Т. 54. № 4. С. 405-414.

391 Зуев И.В., Семенова Е.М., Шулепина С.П., Резник К.А., Трофимова Е.А.,  
392 Шадрин Е.А., Зотина Т.А. Питание хариуса *Thymallus sp.* в среднем течении р.  
393 Енисей // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биология. 2011. Т. 4. № 3. С. 281-292.

394 Иванова Е.В., Оськина Н.А., Зуев И.В. Показатели роста и плодовитости  
395 сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в среднем течении реки  
396 Енисей // Вопросы рыболовства. 2015. Т. 16. № 1. С. 1-9.

397 Калачёва Г.С., Гладышев М.И., Сущик Н.Н., Дубовская О.П., Шулепина С.П.,  
398 Агеев А.В. Продукция полиненасыщенных жирных кислот зообентосом в реках с  
399 разной температурой воды // Доклады АН. 2013. Т. 453. № 5. С. 567-570.  
400 [Kalacheva G.S., Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Dubovskaya O.P., Shulepina S.P.,  
401 Ageev A.V. Production of polyunsaturated fatty acids by zoobenthos in rivers with

402 contrasting temperatures // Doklady Biochemistry and Biophysics. 2013. V. 453. № 1.  
403 P. 308-311.]

404 Космаков И. В. Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах  
405 высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее. Красноярск: Изд-во  
406 Кларетианум, 2001. 144 с.

407 Носов А.В., Ашанин М.В., Иванов А.Б., Мартынова А.М. Радиоактивное  
408 загрязнение р.Енисей, обусловленное сбросами Красноярского Горно-  
409 химического комбината // Атомная энергия. – 1993. – Т. 74. – № 2. – С. 144–150.

410 Подкорытова А.В., Строкова Н.Г., Семикова Н.В., Литвиненко А.И., Козлов  
411 О.В. Гаммарус - перспективный источник биологически активных веществ //  
412 Рыбпром: технологии и оборудование для переработки водных биоресурсов. 2010.  
413 № 4. С. 60-63.

414 Пономарев В.И., Шубина В.Н., Серегина Е.Ю. Популяционные особенности  
415 питания хариуса *Thymallus thymallus* L. (на примере Тиманских притоков р.  
416 Печоры) // Биология внутр. вод. 2000. № 2. С. 116-124.

417 Попов П.А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. Новосибирск:  
418 Новосиб. гос. ун-т, 2007. 526 с.

419 Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно  
420 пресноводных). М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.

421 Столбов А.Я., Аликин Ю.С. О температурной зависимости активного обмена  
422 у байкальского хариуса *Thymallus arcticus baicalensis* Dyb. при плавании с  
423 различной скоростью // Вопр. ихтиологии. 1977. № 17(1). С. 192-193.

424 Трофимова Е.А., Зотина Т.А., Болсуновский А.Я. Оценка переноса  
425 техногенных радионуклидов в трофических сетях реки Енисей. // Сиб. Экол.  
426 Журн. 2012. №. 4. С. 497-504. [Trofimova E.A., Zotina T.A., Bolsunovsky A.Ya.  
427 2012. Estimation of transfer of technogenic radionuclides in food chains of the Yenisei  
428 river // Contemporary problems of ecology. Vol. 5. № 4. P. 365-370.]

429 Тугарина П.Я. О питании белого байкальского хариуса *Thymallus arcticus*  
430 *baicalensis infrasp. brevipinnis* Svet. // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4. № 4 (33). С.  
431 695-707.

432 Шадрин Е.Н. Питание сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) //  
433 Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2006. № 8. С. 37-45.

434 Beitinger T.L., Bennett W.A., McCauley R.W. Temperature tolerances of North  
435 American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature //  
436 Environmental Biology of Fishes. 2000. Vol. 58. P. 237–275.

437 Crisp D.T. Environmental requirements of common riverine European salmonid  
438 fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects //  
439 Hydrobiologia. 1996. Vol. 323. P. 201-221.

440 Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history,  
441 meta-analysis and recommendations // J. Appl. Ichthyol. 2006. Vol. 22. P. 241–253.

442 Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Anishchenko O.V., Makhutova O.N., Kalachova  
443 G.S., Gribovskya I.V. Benefit-risk ratio of food fish intake as the source of essential  
444 fatty acids vs. heavy metals: A case study of Siberian grayling from the Yenisei River //  
445 Food Chem. 2009. № 115. P. 545–550.

446 Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P. D. Past: Paleontological Statistics Software  
447 Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. №  
448 1. Art. 4. 9 pp., 178kb. [[http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).] (Дата  
449 обращения 26.10.2016)

450 Hellowell J.M. The food of the grayling *Thymallus thymallus* (L.) of the River  
451 Lugg, Herefordshire // J. Fish Biol. 1971. Vol. 3 (2). P. 187-197.

452 Lohr S.C., Byorth P.A., Kaya C.M., Dwyer W.P. High-Temperature Tolerances of  
453 Fluvial Arctic Grayling and Comparisons with Summer River Temperatures of the Big  
454 Hole River, Montana. // Transactions of the American Fisheries Society. 1996. Vol.  
455 125. № 6. P. 933-939.

456 Moore J.W., Kenagy G.J. Consumption of shrews, *Sorex* spp., by Arctic Grayling,  
457 *Thymallus arcticus* // Canadian Field Naturalist. 2004. Vol. 118. № 1. P. 111-114.



458 Stewart D.B., Mochnacz N.J., Reist J.D., Carmichael T.J., Sawatzky C.D. 2007.  
459 Fish diets and food webs in the Northwest Territories: Arctic grayling (*Thymallus*  
460 *arcticus*) // Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2796: vi + 21 p. ([http://www.dfo-](http://www.dfo-mpo.gc.ca/Library/332064.pdf)  
461 [mpo.gc.ca/Library/332064.pdf](http://www.dfo-mpo.gc.ca/Library/332064.pdf) Version 05/2015).

462 Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Kravchuk E.S., Ivanova E.A., Ageev A.A.,  
463 Kalachova G.S. Seasonal dynamics of long-chain polyunsaturated fatty acids in littoral  
464 benthos in the upper Yenisei river // Aquat. Ecol. 2007. Vol. 41. №.2. P. 349-365.

465 Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Moskvichova A.V., Makhutova O.N., Kalachova  
466 G.S. Comparison of fatty acid composition in major lipid classes of the dominant  
467 benthic invertebrates of the Yenisei river // Comp. Biochem. Phys. B. 2003. Vol. 134.  
468 № 1. P. 111-122.

469

Подписи к рисункам

470

471

472 *Рис. 1.* Карта-схема участка р.Енисей, на котором производился отлов хариусов.

473

474 *Рис. 2.* Сезонная динамика относительных коэффициентов упитанности хариуса  
475  $K_1$  и  $K_2$  (среднее знач.  $\pm$  станд. ошибка) (а); температуры воды до строительства  
476 плотины Красноярской ГЭС (1944-1966 гг.) и после (1970-1995 гг.) по данным  
477 [Космаков, 2001] (б).

478

479 *Рис. 3.* Сезонная и межгодовая динамика индекса наполнения желудков хариуса.

480

481 *Рис. 4.* Сезонная и межгодовая динамика соотношения компонентов питания в  
482 желудках хариуса в среднем течении р.Енисей (среднее знач.  $\pm$  станд. ошибка). \* -  
483 пробы отобраны на участке 1 – от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Мана  
484 (Рис. 1).

485

486 **Seasonal changes in feeding and relative condition factors of grayling in a stretch**  
487 **of the middle reaches of the Yenisei River**

488  
489 I.V. ZUEV<sup>1</sup>, S.P. SHULEPINA<sup>1</sup>, E.A. TROFIMOVA<sup>2</sup>, T.A. ZOTINA<sup>2</sup>

490  
491 <sup>1</sup>*Siberian Federal University 660041 Krasnoyarsk, Svobodny av. 79*

492 *zuev.sfu@gmail.com*

493  
494 <sup>2</sup>*Institute of Biophysics SB RAS 660036 Krasnoyarsk, Akademgorodok 50/50*

495 In 2009-2013, we studied the seasonal dynamics of the feeding spectrum and diet of  
496 grayling in a stretch of the middle reaches of the Yenisei River (from the dam of  
497 Krasnoyarsk Hydro-Electric Plant to the Kan River mouth) and traced its connection  
498 with the state of food supply and fish growth. It was shown that the intensity of fish  
499 nutrition was relatively stable throughout the year, despite significant fluctuations in  
500 zoobenthos biomass. The contribution of groups that were dominant in the diet —  
501 amphipods and larvae of caddis flies — changed depending on the month. Amphipods  
502 dominated in the diet of fish in the period from June to October, caddis flies — in the  
503 winter and spring months. Among caddis flies, a certain small species was consumed —  
504 *Apatania crymophila*. The change of the primary diet component during the summer  
505 period corresponds to a sharp increase in the coefficients of relative condition factors,  
506 with a peak in August and September. It is assumed that the change in the rate of fish  
507 biomass accumulation is associated not only with an increase in water temperature, but  
508 also with switching of grayling to consumption of nutritionally more valuable  
509 amphipods.

510 **Key words:** *Thymallus arcticus*, feeding spectrum, relative condition factor,  
511 zoobenthos, amphipods, *Apatania crymophila*.  
512

513

Таблица 1.

514

515 Объем ихтиологического материала (экз.), собранного в среднем течении р.

516

Енисей в 2009-2013 гг.

Месяц	Год				
	2009	2010	2011	2012	2013
Январь	-	-	-	-	22**
Февраль	-	15**	-	-	-
Март	-	11**	21*	22**	-
Апрель	-	10**	11**	-	-
Май	-	40**	6**	-	13**
Июнь	-	58**	10**	-	-
Август	-	10**	4*	-	-
Сентябрь	9**	10**	7* / 17**	-	-
Октябрь	10**	10**	-	-	16**
Декабрь	-	8*	29* / 17**	-	-

517

Примечание: \* - участок 1; \*\* - участок 2; «-» - нет данных

518

519  
520  
521  
522  
523  
524  
525  
526  
527  
528  
529  
530  
531  
532  
533  
534  
535  
536  
537  
538  
539  
540  
541  
542  
543

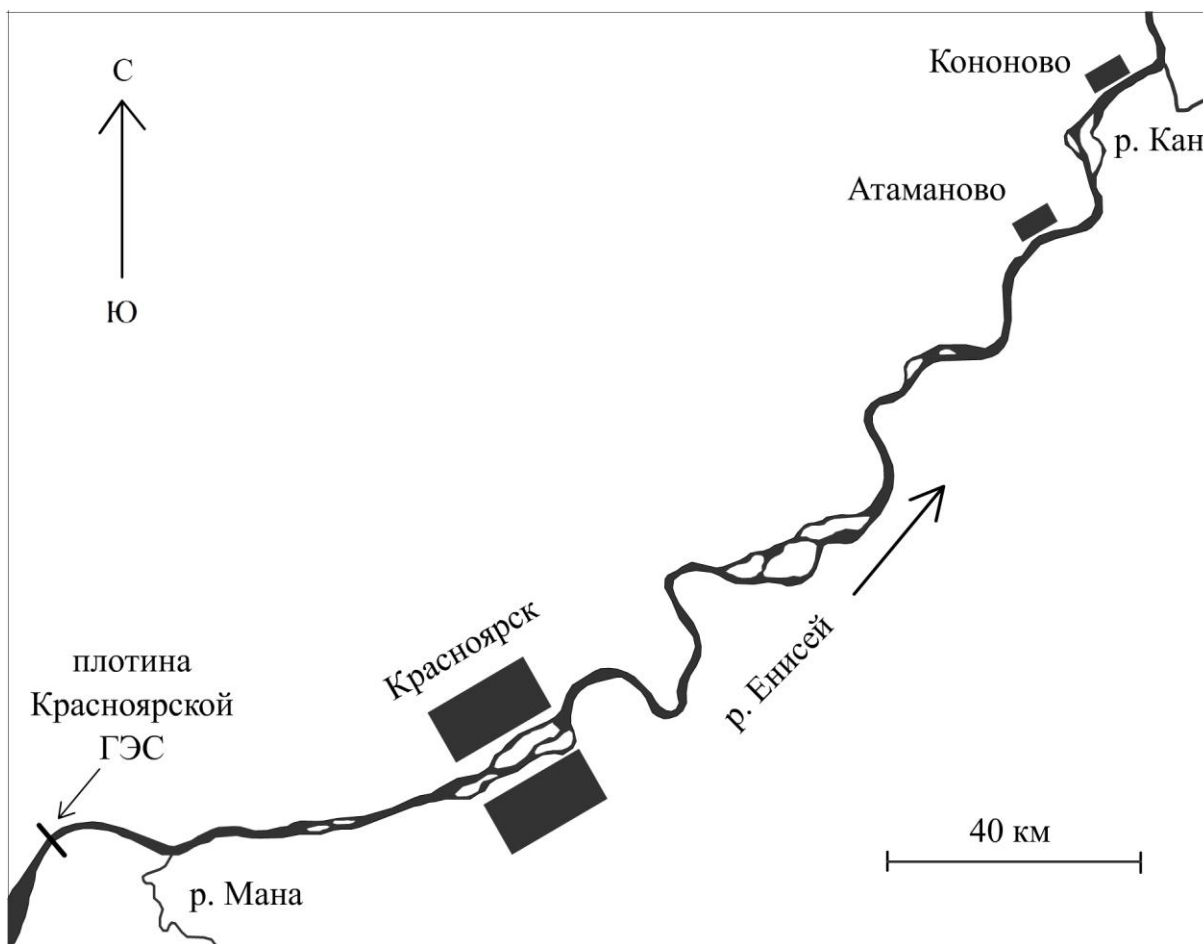
Таблица 2.

Коэффициенты уравнения связи длины ( $l$ ) и массы ( $W$  и  $w$ ) тела хариуса.

Вид уравнения	$a$	Станд. ошибка $a$	$b$	Станд. ошибка $b$	$R^2$
$W = a \cdot l^b$	0,0066	0,0001	3,246	0,037	0,95
$w = a \cdot l^b$	0,0070	0,0001	3,167	0,037	0,95

545 Частота встречаемости (ЧВ, %) и массовые доли (МД, %) организмов в пищевых  
546 комках хариуса (средн. знач.  $\pm$  станд. ошибка).

Компонент	май, 2010		июнь, 2010		март, 2012	
	ЧВ	МД	ЧВ	МД	ЧВ	МД
Myriapoda	-	-	3,5	0,3 $\pm$ 0,3	-	-
Diptera	12,9	6,6 $\pm$ 3,7	72,4	18,2 $\pm$ 3,8	59,1	7,2 $\pm$ 4,7
Coleoptera	-	-	8,6	0,3 $\pm$ 0,2	-	-
Hymenoptera	-	-	6,9	0,5 $\pm$ 0,4	-	-
Plecoptera	6,5	5,3 $\pm$ 3,4	3,5	0,8 $\pm$ 0,7	27,3	3,6 $\pm$ 2,9
Ephemeroptera	-	-	20,7	1,3 $\pm$ 0,5	4,5	0,1 $\pm$ 0,1
Odonata	-	-	6,9	1,9 $\pm$ 1,6	-	-
Trichoptera	87,1	41,0 $\pm$ 7,2	36,2	2,8 $\pm$ 1,1	81,8	44,9 $\pm$ 9,1
Amphipoda	90,3	45,9 $\pm$ 6,7	86,2	65,2 $\pm$ 4,2	77,3	44,0 $\pm$ 9,1
Annelida	-	-	1,7	0,1 $\pm$ 0,1	-	-
Gastropoda	-	-	1,7	0,1 $\pm$ 0,1	4,5	0,2 $\pm$ 0,2
Икра рыб	5,3	1,2 $\pm$ 1,1	10,3	1,4 $\pm$ 0,8	-	-
Остатки растений	-	-	10,3	7,1 $\pm$ 3,1	9,1	<0,01
Кол-во исследованных желудков (пустых), экз.	31 (4)		58 (1)		22 (0)	
Индекс наполнения, ‰	28,3 $\pm$ 11,6		51,1 $\pm$ 5,1		6,5 $\pm$ 1,8	



548

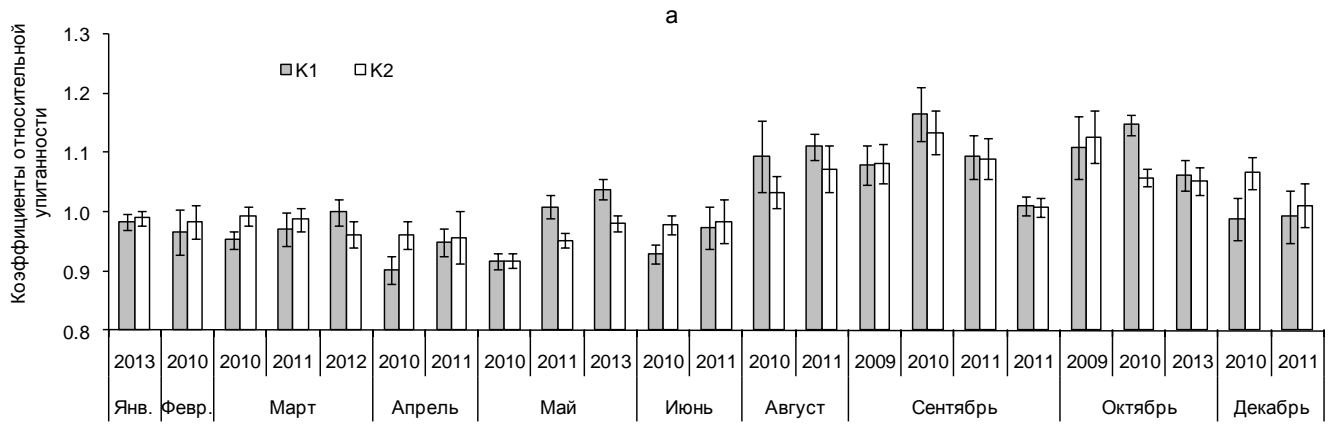
549

550 Рис. 1

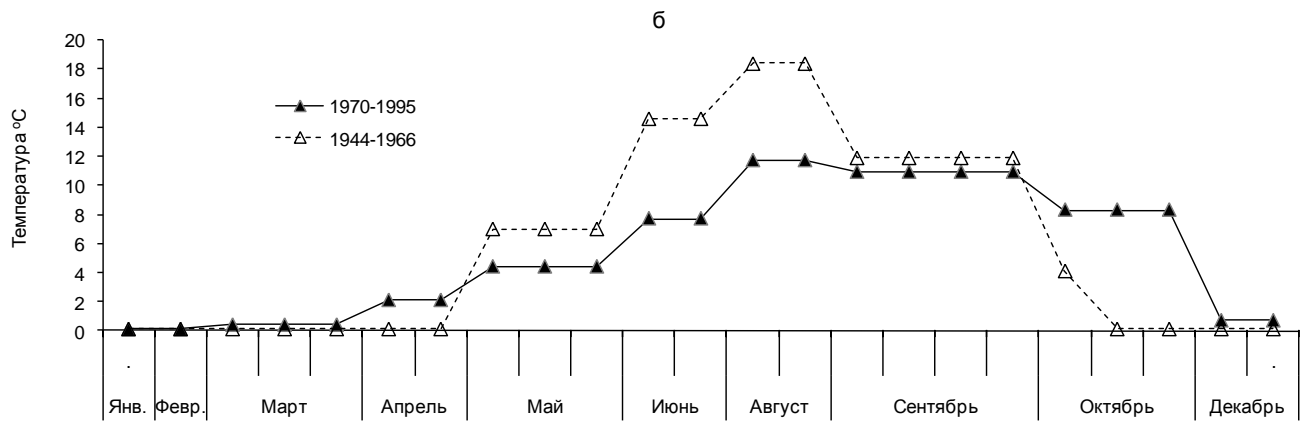
551



552

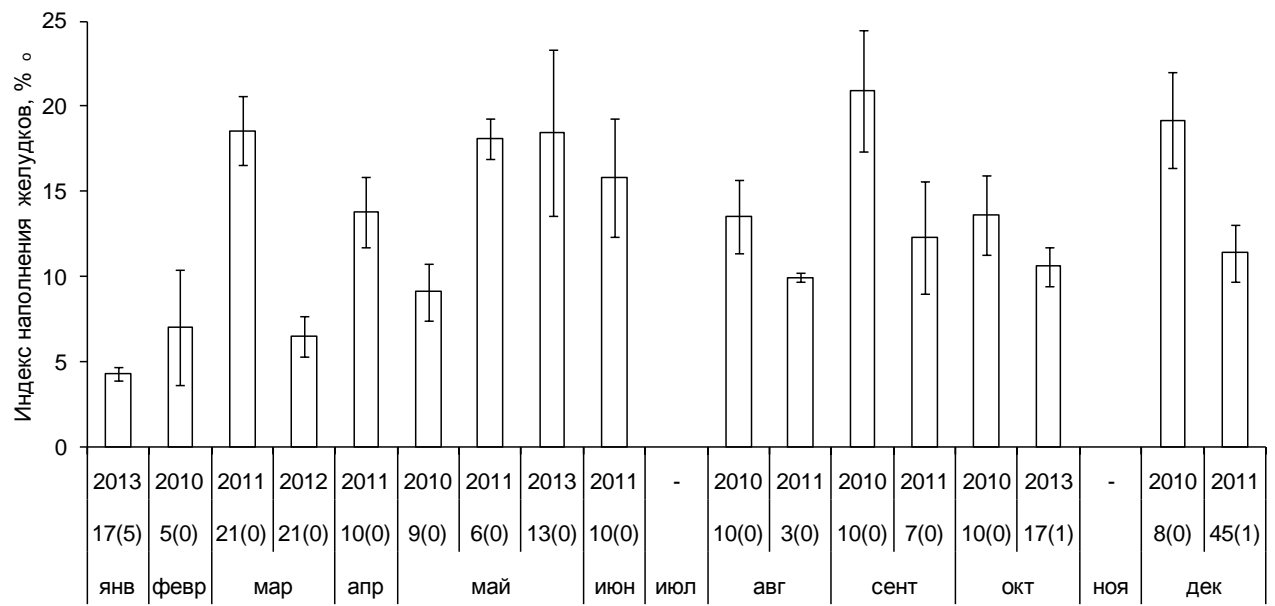


553



554  
555  
556  
557

Рис 2.



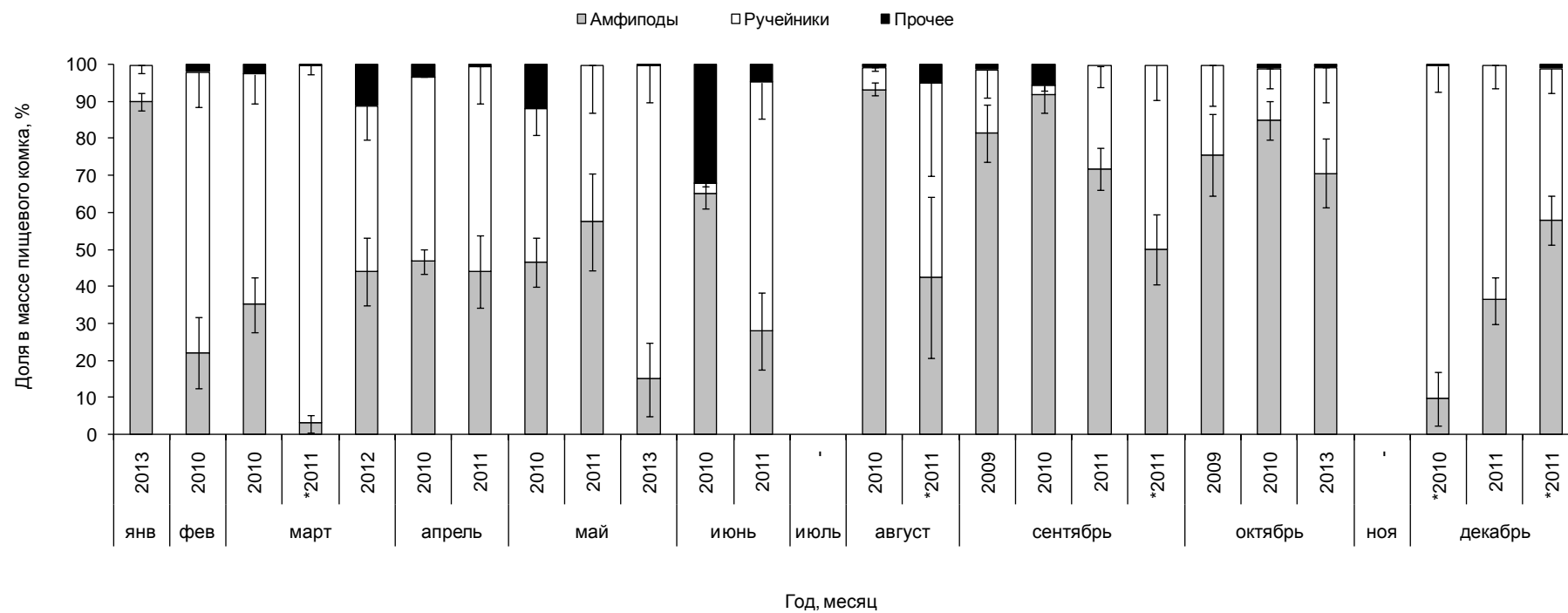
Год, число полных (пустых) желудков, месяц

558

559

560 Рис. 3

561



563

564

Рис. 4.

565

566 **Сведения об авторах**

567 **Зуев Иван Владимирович**, к.б.н., доцент кафедры водных и наземных экосистем,  
568 Сибирский федеральный университет  
569 адрес служебный: 660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 79. Телефон (391) 206-20-55  
570 E-mail: zuev.sfu@gmail.com  
571 Домашний адрес: 660119, г. Красноярск, ул. 60 лет СССР, 8-163, тел. сот. 89080202800

572  
573 **Шулепина Светлана Петровна**, к.б.н., доцент кафедры водных и наземных экосистем,  
574 Сибирский федеральный университет  
575 адрес служебный: 660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 79. Телефон т. (391) 206-21-65  
576 E-mail: shulepina@mail.ru  
577 Домашний адрес: 660100, г. Красноярск, ул. Киренского, 62-22, тел. сот. 89029276303,

578  
579 **Трофимова Елена Александровна**, м.н.с. лаборатории радиоэкологии, Институт  
580 биофизики СО РАН,  
581 адрес служ. 660036 г. Красноярск, Академгородок 50/50. Телефон: (391)2494572 (служ.),  
582 факс: (391)2433400; e.trofimova11@yandex.ru;  
583 домашний адрес: 660133 г. Красноярск, ул. С. Лазо д. 28, кв. 146, тел.: (391)2306100.

584  
585 **Зотина Татьяна Анатольевна**, к.б.н., доцент, с.н.с. лаборатории радиоэкологии,  
586 Институт биофизики СО РАН,  
587 адрес служ. 660036 г. Красноярск, Академгородок 50/50. Телефон: (391)2494572 (служ.),  
588 факс: (391)2433400; e-mail: t\_zotina@ibp.ru;  
589 домашний адрес: 660028 г.Красноярск, ул. Новосибирская 35-152, тел. дом.  
590 (391)2445234

591