



УДК 595.7523(471324)

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ РУССКОЙ БЫСТРЯНКИ *ALBURNOIDES ROSSICUS* BERG, 1924

В.С. Котельникова^{1,2}

¹Пермское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ», ул. Чернышевского, 3, 614002 Пермь, Россия.

²Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия,
e-mail: valentina.kotelnikova@list.ru

РЕЗЮМЕ

До недавнего времени русская быстрянка, отмеченная на территории Удмуртской Республики указывалась как подвид обыкновенной быстрянки *Alburnoides bipunctatus rossicus* Bloch, 1872. По остеологическим и морфометрическим параметрам сейчас её выделяют как самостоятельный вид – русская быстрянка *A. rossicus* Berg, 1924. Русские быстрянки являются важным компонентом экосистем текущих вод. Для этого вида характерен стайный образ жизни – они формируют большие скопления в населенных ими реках, зачастую превосходя все прочие компоненты ихтиоценозов. Изучена роль различных организмов в питании русской быстрянки *Alburnoides rossicus* р. Чепцы на территории Удмуртской Республики. Содержимое кишечника русской быстрянки состоит из 65 компонентов, из которых около 9% – водоросли и высшие растения, 86% – беспозвоночные животные, 5% – органические остатки, детрит и неорганические компоненты. Среди насекомых отмечены как бентосные формы, так и наземно-воздушные. Восстановленные размеры видов донных беспозвоночных позволяют говорить, что быстрянка потребляет все стадии развития амфибиотических насекомых – личинок разных возрастов, куколок и имаго. В соответствии со спектром питания русская быстрянка может быть отнесена к типичным полифагам. Особенностью питания русской быстрянки р. Чепцы является высокая экологическая пластичность. Это позволяет ей использовать различные кормовые объекты, развивающиеся в массе, независимо от их пищевой ценности и местоположения в русле реки (дно реки или толща воды). В условиях отсутствия зоопланктона или его низкой концентрации молодь быстрянки использует в пищу дрейфующих донных беспозвоночных животных. При достижении половозрелости быстрянка в большей степени питается фито- и зообентосом. Благодаря такому расхождению в питании особей русской быстрянки ослабляется внутривидовая конкуренция за пищу.

Ключевые слова: *Alburnoides rossicus*, питание рыб, зообентос рек.

FEEDING OF RUSSIAN SPIRLIN *ALBURNOIDES ROSSICUS* BERG, 1924

V.S. Kotelnikova^{1,2}

¹Perm Branch of State Research Institute on Lake & River Fisheries (GosNIORKh), Chernyshevskogo str, 3, 614002 Perm, Russia.

²Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaja emb. 1, 199034 St. Petersburg, Russia,
e-mail: valentina.kotelnikova@list.ru

ABSTRACT

Until recently, Russian spirlin found on the territory of the Udmurt Republic was indicated as a subspecies of the riffle minnow *Alburnoides bipunctatus rossicus* Bloch, 1872. According to osteological and morphometric parameters it is now isolated as an independent species – Russian spirlin *Alburnoides rossicus* Berg, 1924. Russian spirlin is a very important component of running water ecosystems. Gregarious is typical for this species – it form large clumps

in rivers where it lives, outnumbering all other components of ichthyocenosis. The food spectrum of Russian spiralin *A. rossicus* from Chepts River in the Udmurt Republic was studied. It consists of 65 components, among them 9% are algae and higher plants, 86% – invertebrates, 5% – organic residues, detritus and mineral components. Two types of insects were found: benthic forms, and land-air ones. Recovered size of species of benthic invertebrates suggests that spiralin consumes all stages of aquatic insects – larvae of different ages, pupae and imago. According to food spectrum Russian spiralin may be considered a typical polyphage. The feeding habit of Russian spiralin from Chepts River is a high ecological plasticity. This allows it to use the various food items, in developing mass, regardless of their nutritional value and the location of the river channel (river bottom or the water column). In the absence of zooplankton or its low concentration, the juvenile spiralin uses drift of benthic invertebrates for food. Upon reaching sexual maturity spiralin mostly eats phytoplankton and zoobenthos. Due to this divergence in the diet of individuals Russian spiralin's intraspecific competition for food is weakened.

Key words: *Alburnoides rossicus*, feeding of fishes, zoobenthos of rivers

ВВЕДЕНИЕ

Представители рода *Alburnoides* относятся к числу малоизученных видов ихтиофауны России. Ранее в составе рода *Alburnoides* выделяли 4 подвида, населяющие Европу, Малую Азию, Кавказ, северный Иран и Среднюю Азию (Берг [Berg] 1949). По данным Н.Г. Богуцкой и Б. Кода (Bogutskaya and Coad 2009a) формы, ранее выделяемые Л.С. Бергом, являются самостоятельными видами, отличающиеся некоторыми морфометрическими, остеологическими и экологическими параметрами. На сегодняшний день в составе рода описаны 19 видов (Kottelat and Freyhof 2007, Bogutskaya and Coad 2009a, Bogutskaya and Coad 2009b, Bogutskaya et al. 2010).

До недавнего времени русская быстрянка, отмеченная на территории Пермского края, Кировской области, республик Удмуртия, Башкортостан, Татарстан и Марий Эл, указывалась как подвид обыкновенной быстрянки *A. bipunctatus rossicus*. По остеологическим и морфометрическим параметрам сейчас её выделяют как самостоятельный вид – русская быстрянка *Alburnoides rossicus* Berg, 1924. Это – типичный пелагический вид, предпочитающий приустьевые участки крупных и средних рек с быстрым течением, преимущественно тепловодные (Penczak et al. 1998, Kesminas and Virbickar 2000, Aarts and Nienhuis 2003, Verneaux et al. 2003, Angermeier and Davideanu 2004, Irz et al. 2006). Низкая терпимость к загрязнениям в результате гидростроительства, сельскохозяйственной деятельности и эвтрофикации делает русскую быстрянку хорошим индикатором качества окружающей среды.

Морфология, биология и экология русской быстрянки подробно ещё не изучены и представляют интерес для выявления общих и специфических признаков с другими близкими видами.

Наименее изученная сторона экологии русской быстрянки – её питание. Питание – одна из важнейших функций организма. За счет энергетических веществ, поступающих в виде пищи в организм, осуществляются его основные функции: рост, развитие, размножение. За счет питания обеспечиваются и все другие энергетические процессы, протекающие в организме рыбы. При этом систематическая принадлежность потребляемой пищи чрезвычайно разнообразна, по этому показателю рыбы стоят на первом месте среди других групп позвоночных животных (Никольский [Nikolsky] 1963).

Наиболее близкая к русской – обыкновенная быстрянка – питается растительной и животной пищей: личинками насекомых, а также наземными формами, которые попадают на поверхность воды. Кроме насекомых, обыкновенная быстрянка употребляет мелких ракообразных, червей и диатомовые водоросли (Lelek 1987, Treer et al. 2006). Спектр питания быстрянок может значительно варьировать: для отдельных популяций вновь выделенных видов он может быть иным, нежели считалось ранее, что обуславливает актуальность цели исследования.

Цель данной работы – изучение особенностей питания русской быстрянки *A. rossicus* в условиях средней равнинной реки. Для осуществления этой цели поставлены следующие задачи: установить таксономический состав пищи русской быстрянки и характер её питания, выявить закономерности в питании.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Река Чепца – крупнейший левый приток Вятки, берёт начало на Верхнекамской возвышенности и протекает по территории Пермского края, Удмуртии и Кировской области. Длина реки – 501 км, площадь бассейна – 20 400 км², среднее падение р. Чепцы – 10 см/км (Ресурсы... [Surface...] 1967).

Материал собирали в р. Чепце в июле, августе и сентябре 2013 г. Исследованный участок (N57.726988° E053.622222°) расположен в верхнем течении р. Чепцы, 419 км от устья, (территория Удмуртской Республики) и представляет собой перекаат с песчано-гравийно-галечным дном и скоростью течения около 0.5–0.7 м/с. Ложе реки относительно ровное, без ярко выраженного стрежня. Средняя глубина составляла 0.3 м, максимальная – 0.7 м. Правый берег – подмывной, обрывистый, сложенный суглинками, левый берег – намывной, представляет собой песчано-гравийные отложения, большей частью заросшие ивняком, луговой и околородной растительностью.

Для анализа спектра питания русской быстрянки *A. rossicus* использованы пробы рыб, зообентоса и дрефты донных беспозвоночных. В качестве орудия лова рыбы использовали электролов ЭЛЛОР-2. Рыб, использовавшихся для изучения питания, фиксировали 4% раствором формалина (Боруцкий [Borutsky] 1974). Расчеты и измерения морфометрических признаков с точностью до 0.1 мм при помощи штангенциркуля проводили в соответствии с работой К. Хуббса и К. Лаглера (Hubbs & Lagler 1958). Длину тела измеряли до конца прободенных чешуй. Полную массу тела рыб устанавливали с помощью весов WT-300 с точностью до 0.01 г. Пол и стадию зрелости гонад определяли по И.Ф. Правдину (Правдин [Pravdin] 1966). Для определения возраста с левого бока рыбы отбирали чешую. Всего исследовано содержимое пищеварительных трактов 491 экз. русской быстрянки. 208 из исследованных пищеварительных трактов оказались пустыми.

Параллельно сбору рыбы непосредственно в местах обитания быстрянки были отобраны пробы зообентоса и дрефты беспозвоночных животных. Пробы зообентоса (13) собирали при помощи бентометра с площадью захвата 625 см², пробы дрефты (33) – сачками-ловушками, имеющими входное отверстие 1000 см² и глубину мешка

75 см. При промывании проб дрефты и бентоса использовали газ с размером ячеек 200 мкм (Богатов [Bogatov] 1994).

Для восстановления массы съеденных организмов использованы средние массы тел, полученные в результате взвешивания пищевых компонентов из гидробиологических проб, взятых одновременно с пробами на питание рыб (Боруцкий [Borutsky] 1974). Массу тела личинок хиромид в питании рыб для видов, отсутствующих в гидробиологических пробах, восстанавливали по ширине головной капсулы по уравнению Е.В. Балущкиной (Балущкина [Balushkina] 1987):

$$W' = 34.68 \cdot d_k^{3.28},$$

где W' – средняя масса личинки данного возраста, мг; d_k – ширина головной капсулы личинки, мм.

Массу компонентов содержимого пищеварительных трактов, имеющих малое значение либо трудно выделяемых (фрагменты водорослей, высших растений, песок, детрит), определяли на глаз в долях от общей фактической массы пищевого комка, либо (при возможности) путём прямого взвешивания (Боруцкий [Borutsky] 1974).

Общий индекс наполнения (ОИН, ‰) рассчитывали по формуле:

$$ОИН = \frac{q_{ф.п.к.}}{Q} \cdot 10000,$$

где $q_{ф.п.к.}$ – фактическая масса пищевого комка, мг; Q – масса тела рыбы, мг.

Общий индекс потребления (ОИП, ‰) рассчитывали по формуле:

$$ОИП = \frac{q_{в.п.к.}}{Q} \cdot 10000,$$

где $q_{в.п.к.}$ – восстановленная масса пищевого комка, мг; Q – масса тела рыбы, мг (Боруцкий [Borutsky] 1974).

Количественную оценку избирательности питания рыб проводили по формуле В.С. Ивлева (Ивлев [Ivlev] 1955):

$$E = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i},$$

где r_i – относительное содержание компонента в пищевом комке (в процентах от всей массы пищевого комка), p_i – относительное содержание того же компонента во внешней среде.

Большее или меньшее совпадение пищевых спектров у рыб разных сравниваемых групп (пол, возраст) свидетельствует о степени сходства состава пищи. Степень перекрытия пищевых ниш возрастных и половых групп рассчитывали по индексу Мориситы-Хорна (Horn 1966):

$$c\lambda = \frac{2\sum_{i=1}^n x_i y_i}{\sum_{i=1}^n x_i^2 + \sum_{i=1}^n y_i^2},$$

где x_i – доля i -корма у вида x , y_i – доля i -корма у вида y . Индекс равен нулю при полном различии пищевых ниш и равен единице при полном их совпадении. Значение индекса >0.6 расценивали как биологически значимое перекрытие пищевых ниш (Wallace 1981).

При оценке встречаемости компонентов в питании рыб за 100% принимали общее количество пищеварительных трактов, в том числе и пустых (Боруцкий [Borutsky] 1974). Нами была принята следующая классификация встречаемости компонентов питания: $\leq 5\%$ – случайный компонент, $5.1-10\%$ – второстепенный компонент, $\geq 10\%$ – основной компонент.

Для оценки статистической значимости различий половых и возрастных групп рыб использовали однофакторный дисперсионный анализ. Апостериорные сравнения средних значений в ходе дисперсионного анализа проводили с использованием LSD-теста Снедекора-Фишера. Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$. Индекс Мориситы-Хорна рассчитывали в статистической среде R с использованием функции *similary* (Шитиков, Розенберг [Shitikov and Rozenberg] 2013). Стандартную ошибку индекса находили методом бутстрепа на основе 1000 итераций.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая характеристика питания русской быстрянки

При средних длине и массе рыб – 5.9 ± 0.2 см и 4.4 ± 0.3 г, соответственно, восстановленная масса пищевого комка составила 35.3 ± 7.5 мг. ОИП (общий индекс потребления) равнялся $86.9 \pm 6.4^{0/000}$, ОИН (общий индекс наполнения) – $72.6 \pm 5.1^{0/000}$.

Содержимое пищевого тракта русской быстрянки состояло из 65 компонентов, из которых

около 9% видового состава (6 таксонов) приходилось на растительные объекты, относящиеся к 4 отделам: Bacillariophyta (диатомовые водоросли), Chlorophyta (зеленые водоросли), Charophyta (харовые водоросли), Magnoliophyta (покрытосеменные). Зеленые водоросли представлены 3 родами, из них наибольшие встречаемость и долю в массе пищевого комка имели зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix subtilissima* Rabenhorst (в 22% проб).

Общее видовое богатство донных животных по результатам обработки проб зообентоса и дрифта, отмеченных на одном биотопе, населённом быстрянкой включало 140 видов.

В макрозообентосе изученного переката р. Чепцы выявлены 58 видов. Биомасса зообентоса реки на исследованном перекате в среднем составила 14.2 ± 0.6 г/м² при численности около 5.8 ± 0.1 тыс. экз./м². Наибольшая доля в биомассе зообентоса за весь период исследований принадлежала комарам-болотницам (39.5%), двустворчатым моллюскам (14.5%) и ручейникам (11.3%); по численности преобладали хирономиды (58.1%) и ручейники (11%).

Видовое богатство дрейфующих донных беспозвоночных оказалось значительно выше – 109 видов. Основу биомассы сиртона создавали подёнки (44.8%), хирономиды (19%) и ручейники (11.4%). По численности преобладали хирономиды (43.6%) и подёнки (31%).

Среди животных компонентов пищевого тракта русской быстрянки были отмечены 55 таксонов, относящихся к 3 классам беспозвоночных: Nematoda (круглые черви), Arachnida (паукообразные) и Insecta (насекомые). Наибольшим разнообразием отличались насекомые, среди которых отмечены 52 таксона из 8 отрядов. Из них к разным стадиям развития амфибиотических насекомых относилось 50 форм, к наземно-воздушным – 2 формы. Кроме того, в пищевых комках отмечены неидентифицируемые органические остатки, ил, детрит и песок. Зоопланктон в пищевых комках рыб не зарегистрирован.

Видовое богатство поденок (Ephemeroptera) было довольно велико: в бентофауне и сиртоне отмечены 14 видов, в пищеварительных трактах русской быстрянки зарегистрированы 9 видов. Из них *Baetis buceratus* Eaton, 1870, *Baetis vernus* Curtis, 1834 и *Ephemera lineata* Eaton, 1870 играли существенную роль в питании, встречаясь в 23%, 8.1% и 7.3% проб, соответственно.

Среди ручейников (Trichoptera) в зообентосе и сиртоне изученной реки зарегистрированы 14 видов, тогда как в пищевых комках отмечены 5 таксонов видового ранга, из которых 1 вид (*Hydropsyche ornatula* McLachlan, 1878) входил в доминантные комплексы донных сообществ и имел большое значение в питании русской быстрянки как по встречаемости, так и по массе.

Стрекозы (Odonata), клопы (Heteroptera) и жуки (Coleoptera) не играли существенной роли в численности и биомассе зообентоса и сиртона. Их наличие в питании быстрянки носило случайный характер (менее 1.5% встречаемости).

Двукрылые (Diptera) были наиболее богато представлены как в бентофауне, так и в питании русской быстрянки. В пищеварительных трактах нами обнаружены 30 таксонов видового ранга из 5 семейств двукрылых, что составляет около 50% от общего таксономического списка беспозвоночных животных. Представители полуводных комаров (семейство Dixidae), комаров-болотниц (семейство Limoniidae) встречались редко (0.2–2% проб). Несколько чаще были отмечены представители мошек (семейство Simuliidae) – *Simulium ornatum* Meigen, 1818 (в 5.3% проб). Около 80% от всего видового богатства двукрылых насекомых составили комары-звонцы – 24 таксона. Наибольшую частоту встречаемости обнаружили представители рода *Orthocladius* (14.3%), населяющие водорослевые маты.

Наземно-воздушные насекомые в питании быстрянки были представлены муравьями (Hymenoptera) и мушками-зеленушками (Dolichophodidae), которые не играли существенной роли по массе и встречаемости и являлись случайным компонентом в пище.

Наряду с беспозвоночными и растительными объектами, часто встречался детрит (15.3%) и неорганический компонент в виде песка (15.1%).

Ведущую роль по массе в пищевом комке быстрянки играли зеленые нитчатые водоросли *U. subtilissima*, составляя около 26% массы пищевого комка. Кроме того, большое значение имели песок (19.9% массы пищевого комка) и детрит (17.6%). Из животных объектов преобладали ручейник *H. ornatula*, формируя 5.3% массы пищевого комка, а также поденки *B. buceratus* (4.4%) и *E. lineata* (4.3%) (Табл. 1). Максимальные величины индекса избирательности Ивлева (*E*) среди бентосных животных имели поденки *B. buceratus*

Таблица 1. Весовое соотношение различных компонентов содержимого кишечника русской быстрянки ($M \pm tm$) в р. Чепце.

Table 1. The weight ratio of the various components in the intestines of Russian spiralin ($M \pm tm$) in Chepts River.

Компонент (Component)	Масса (мг) Weight (mg)	%
Bacillariophyta	+	+
Chlorophyta	9.24±2.68	26.22
Charophyta	0.04±0.07	0.10
Magnoliophyta	0.25±0.24	0.72
Nematoda	+	+
Arachnida	0.01±0.008	0.04
Ephemeroptera	3.41±0.10	9.68
Plecoptera	0.03±0.04	0.09
Odonata	0.04±0.08	0.13
Trichoptera	2.37±0.83	6.73
Coleoptera	0.19±0.13	0.53
Heteroptera	0.21±0.17	0.60
Hymenoptera	0.10±0.09	0.30
Chironomidae	0.52±0.12	1.48
Прочие Diptera (Varia Diptera)	0.88±0.71	2.51
Неорганический компонент (песок) (Inorganic components (Sand))	7.00±3.88	19.86
Органические остатки (Organic debris)	4.74±1.67	13.44
Детрит (Detritus)	6.20±1.83	17.58
Восстановленная масса пищевого комка (Reconstructed average mass of bolus)	35.25±7.47	100.00

Примечание: $\pm tm$ – предельная ошибка среднего значения; + – масса не определена.

Note: $\pm tm$ – margin error of the mean; + – weight is not determined.

(0.8), *B. vernus* (0.5) и ручейник *Brachycentrus subnubilus* Curtis, 1834 (0.8).

Особенности питания русской быстрянки в зависимости от возраста

В целом у русской быстрянки с возрастом закономерно увеличиваются линейно-весовые параметры, а вместе с тем и масса потребленной пищи. Величины ОИП и ОИН варьировали в

Таблица 2. Основные характеристики питания разных возрастов русской быстрянки (*M±tm*) в р. Чепце в 2013 г.
Table 2. The main feeding characteristics of the different ages of Russian spirin (*M±tm*) in Cheptsu River in 2013.

Показатель (Index)	Возраст (Age)						
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+
Количество исследованных рыб, шт. (The number of fish examined, ind.)	70	113	88	67	43	60	50
Длина рыб, см (Length of fish, cm)	3.2±0.2	4.7±0.1	5.8±0.1	6.6±0.1	7.4±0.1	7.7±0.1	8.3±0.1
Масса рыб, г (Weight fish, g)	0.6±0.1	1.7±0.1	3.2±0.2	5.1±0.3	7.0±0.4	8.3±0.4	10.3±0.4
Общий индекс потребления, ‰ (Total consumption index, ‰)	170.7±54.1	83.5±21.4	48.5±16.2	59.0±21.0	46.3±28.2	88.7±36.1	114.9±52.1
Общий индекс наполнения, ‰ (Overall index of filling, ‰)	102.9±23.1	71.0±19.6	45.2±15.9	48.7±16.1	44.8±27.8	87.7±35.9	113.7±51.9
Восстановленная масса пищевой комки, мг (Reconstructed average mass of bolus, mg)	8.8±3.2	15.2±4.3	15.5±5.2	30.6±11.5	32.9±19.2	74.5±30.4	113.7±50.8
Количество компонентов (Amount of components)	42	44	24	32	23	17	20
Основные компоненты (The main components)	<i>H. ornata</i> <i>B. buceratus</i> <i>E. lineata</i>	<i>H. ornata</i> <i>U. subtilissima</i> <i>B. buceratus</i>	<i>U. subtilissima</i> песок (sand) детрит (detritus) <i>H. ornata</i>	<i>U. subtilissima</i> детрит (detritus) <i>E. lineata</i>	<i>U. subtilissima</i> песок (sand) детрит (detritus) <i>B. buceratus</i>	<i>U. subtilissima</i> песок (sand) детрит (detritus) <i>H. ornata</i>	<i>U. subtilissima</i> песок (sand) детрит (detritus) <i>H. ornata</i>

Примечание: ± *tm* – предельная ошибка среднего значения.

Note: ± *tm* – margin error of the mean.

Таблица 3. Индекс Мориситы-Хорна перекрытия пищевых ниш разных возрастов русской быстрянки ($c\lambda \pm m$) в р. Чепце в 2013 г.
Table 3. Morisita-Horn index of food niche overlap of the different ages of Russian spiralin ($c\lambda \pm m$) in Cheptsa River in 2013.

Возраст (Age)	0+	1+	2+	3+	4+	5+
1+	0.87±0.09					
2+	0.49±0.14	0.64±0.12				
3+	0.59±0.11	0.81±0.07	0.81±0.04			
4+	0.42±0.16	0.73±0.07	0.76±0.11	0.81±0.04		
5+	0.22±0.13	0.44±0.09	0.88±0.11	0.64±0.07	0.71±0.17	
6+	0.10±0.08	0.33±0.06	0.74±0.19	0.50±0.14	0.67±0.19	0.95±0.21

Примечание: $\pm m$ – стандартная ошибка величины индекса.

Note: $\pm m$ – standard error of the index value.

широких пределах: от 46.3 до 170.7‰ и от 44.8 до 113.7‰ соответственно. Величины индексов снижались от сеголеток до пятилеток, а затем возрастали у шести- и семилеток. Только сеголетки статистически значимо отличались от других возрастных групп по величине ОИП. С увеличением возраста русской быстрянки наблюдалось закономерное изменение пищевого спектра: разнообразие содержимого пищеварительных трактов уменьшалось от 44 таксонов у сеголеток до 17 у семилеток (Табл. 2).

Степень перекрытия пищевых ниш сеголеток и половозрелых (старших) возрастных групп была довольно низка: индекс $c\lambda$ варьировал от 0.10 до 0.59. В питании сеголеток и двухлеток, в соответствии с величинами индекса Мориситы-Хорна, наблюдалась высокая степень перекрытия пищевых ниш – $c\lambda = 0.87$. Степень перекрытия пищевых ниш трёх-, четырёх-, пяти- и шестилеток также очень высока – $c\lambda = 0.64–0.95$ (Табл. 3).

Основу питания неполовозрелых возрастных групп (0+, 1+) по массе составляли виды ручейников и подёнок, отмеченные как в бентосе, так и в дрефте. Кроме того, в питании сеголеток велико значение животных, отмеченных только в дрефте, – мошек *S. ornatum* и комаров-звонцов, в особенности представителей рода *Orthocladius*. Так, сеголетки значимо отличались по массовой доле хирономид в пищевом комке от всех остальных возрастных групп. В содержимом пищеварительных трактов трёхлеток, четырёхлеток и пятилеток, наряду с животными компонентами, большое значение приобретали нитчатые водоросли. При этом значимых отличий по долям компонентов в питании рыб возрастов 2+, 3+, 4+ между собой

не выявлено. В пищеварительных трактах шестилеток и семилеток более 80% восстановленной массы пищевого комка формировали нитчатые водоросли *U. subtilissima* в комплексе с песком и детритом. Массовая доля зелёных водорослей у рыб возрастов 5+ и 6+ значимо отличалась от таковой остальных возрастных групп.

Особенности питания русской быстрянки в зависимости от пола

Спектры питания самцов, самок и неполовозрелых особей довольно близки по разнообразию – от 42 до 45 таксонов. При этом значения линейно-весовых параметров и восстановленной массы пищевого комка у самок оказались значимо больше, чем у самцов и неполовозрелых особей. У молоди рыб при наименьших величинах линейно-весовых параметров показатель ОИП был значимо выше, чем у половозрелых особей (Табл. 4).

Анализ пищевых отношений показывает, что степень перекрытия пищевых ниш ($c\lambda$) самцов и самок весьма высока и составляет 0.95 ± 0.04 , тогда как между неполовозрелыми и половозрелыми особями индекс перекрытия пищевых ниш относительно низок – 0.45 ± 0.08 (между неполовозрелыми особями и самками) и 0.58 ± 0.10 (между неполовозрелыми особями и самцами).

В питании неполовозрелых особей по массе наибольшее значение имели животные объекты, из которых доли ручейников и хирономид значимо отличались от таковых у половозрелых особей. Зеленые нитчатые водоросли *U. subtilissima*, песок и детрит выступали второстепенными компонен-

Таблица 4. Основные характеристики питания самок и самцов русской быстрянки ($M \pm tm$) в р. Чепце в 2013 г.
Table 4. The main feeding characteristics of females and males of Russian spiralin ($M \pm tm$) in Cheptsa River in 2013.

Показатель (Index)	Неполовозрелые (Immature)	Пол (Sex)	
		Самцы (Males)	Самки (Females)
Количество исследованных рыб, шт. (The number of fish examined, ind.)	120	183	188
Длина рыб, см (Length of fish, cm)	3.7±0.2	6.4±0.2	6.8±0.2
Масса рыб, г (Weight fish, g)	1.0±0.1	4.8±0.4	6.2±0.5
Общий индекс потребления, ‰ (Total consumption index, ‰)	144.4±34.9	56.6±14.4	79.7±19.3
Общий индекс наполнения, ‰ (Overall index of filling, ‰)	96.1±18.3	52.8±14.1	76.8±19.0
Восстановленная масса пищевого комка, мг (Reconstructed average mass of bolus, mg)	12.3±3.2	29.6±9.3	55.5±16.7
Основные компоненты (The main components)	<i>H. ornatula</i> <i>B. buceratus</i> <i>E. lineata</i>	<i>U. subtilissima</i> детрит (detritus) песок (sand) <i>E. lineata</i>	<i>U. subtilissima</i> песок (sand) детрит (detritus) <i>B. buceratus</i>

Примечание: $\pm tm$ – предельная ошибка среднего значения.

Note: $\pm tm$ – margin error of the mean.

тами пищевого комка. В питании половозрелых особей ситуация менялась: основную массу пищевого комка как самцов, так и самок составляли зеленые нитчатые водоросли *U. subtilissima* в комплексе с песком и детритом, а животные компоненты выступали дополнительными объектами питания (Табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Разнообразие и видовое богатство содержимого пищеварительных трактов русской быстрянки свидетельствует о высокой степени полифагии. Восстановленные размеры видов донных беспозвоночных позволяют говорить, что быстрянка потребляет все стадии развития амфибиотических насекомых – личинок разных возрастов, куколок и имаго. Сопоставление этих данных с уровнем развития донных сообществ и динамикой плотности дрефтующих зообентонтов свидетельствует о её питании как со дна, так и из толщи воды. О наличии у быстрянок р. Чепцы «донного» типа питания свидетельствует большое количество в пищевом тракте прикрепленных зеленых нитчатых водорослей *U. subtilissima*, песка и детрита. Часть животных объектов питания, отсутствующая

в бентосе данного участка реки, и отдельные стадии развития донных животных могут быть съедены рыбой только из дреффта, что говорит о «пелагическом» типе её питания. В целом тип питания русской быстрянки можно определить как «бенто-пелагический».

Анализируя питание рыб всех возрастов, мы можем проследить следующую тенденцию: с возрастом в пищевом комке рыб увеличивается доля водорослей и снижается значение животных, особенно представленных в дреффте. Согласно индексу Мориситы-Хорна популяцию быстрянки можно разделить на 2 группы. Молодь быстрянки (сеголетки и двухлетки) – преимущественно зоофаги, в их питании велика роль беспозвоночных дреффта. Начиная с 3-летнего возраста (время полового созревания), быстрянка – полифаг. При этом быстрянки возрастов 2+, 3+, 4+ могут питаться как со дна (видами зообентонтов, отсутствующими в дреффте, и водорослями) так и сиртоном – беспозвоночными, не отмеченными в бентосе переката. Самые старшие (5+, 6+) возрастные группы питаются в основном со дна, о чем свидетельствует наличие в пищевом тракте песка, водорослей и реофильных личинок поденок и ручейников, населяющих исследованный перекат.

Таким образом, можно сделать следующие выводы. Спектр питания быстрянки не зависит от пола, но зависит от возраста. Различия наблюдаются в представленности компонентов: так, в пище молоди рыб основой по массе являются животные объекты, тогда как у взрослых рыб (как самцов, так и самок) преобладает комплекс растительных компонентов и детрита.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Особенностью питания русской быстрянки р. Чепцы является высокая экологическая пластичность. Это позволяет ей использовать различные кормовые объекты, развивающиеся в массе, независимо от их пищевой ценности и местоположения в русле реки (дно реки или толща воды). В условиях отсутствия зоопланктона или его низкой концентрации молодь быстрянки использует в пищу дрефтующих донных беспозвоночных животных. При достижении половозрелости быстрянка в большей степени питается фито- и зообентосом. Благодаря такому расхождению в питании особей русской быстрянки ослабляется внутривидовая конкуренция за пищу.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю признательность своему научному руководителю – чл.-корр. РАН, д.б.н. ЗИН РАН С.М. Голубкову, директору Пермского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ» к.б.н. А.Г. Мельниковой, ведущему научному сотруднику ИЭВБ РАН д.б.н. В.К. Шитикову, своим коллегам – к.б.н. И.В. Поздееву, Е.Ю. Крайневу, С.П. Огородову, Безматерных В.В., Н.А. Мартыненко, аспиранту лаборатории ихтиологии ЗИН РАН Э.В. Жидкову за помощь в ходе выполнения работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Aarts B. and Nienhuis P. 2003.** Fish zonations and guilds as the basis for assessment of ecological integrity of large rivers. *Hydrobiologia*, **500**: 157–178.
- Angermeier P. and Davideanu G. 2004.** Using fish communities to assess streams in Romania: initial development of an index of biotic integrity. *Hydrobiologia*, **511**: 65–78.
- Balushkina E.V. 1987.** Functional significance of chironomid larvae in continental reservoirs. Nauka, Leningrad, 180 p. [In Russian].
- Berg L.S. 1949.** Freshwater Fish of the USSR and adjacent countries. P. II. Izdatelstvo Akademiy nauk SSSR, Leningrad, 456 p. [In Russian].
- Bogatov V.V. 1994.** Ecology of river communities of Russian Far-East. Dalnauka, Vladivostok, 218 p. [In Russian].
- Bogutskaya N.G. and Coad B.W. 2009a.** A review of vertebral and fin-ray counts in the genus *Alburnoides* (Teleostei: Cyprinidae) with a description of six new species. *Zoosystemistica Rossica*, **18**(1): 126–173.
- Bogutskaya N.G. and Coad B.W. 2009b.** *Alburnoides qanati*, a new species of Cyprinid fish from southern Iran (Actinopterygii: Cyprinidae). *Zookeys*, **13**: 67–77.
- Bogutskaya N.G., Zupančič P. and Naseca A.M. 2010.** Two new species of freshwater fishes of the genus *Alburnoides*, *A. fangfangae* and *A. Devolli* (Actinopterygii: Cyprinidae), from the Adriatic Sea basin Albania. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **314**(4): 27–47.
- Borutsky E.V. 1974.** Handbook for the study of nutrition and food for fish in the wild. Nauka, Moscow, 254 p. [In Russian].
- Horn H.S. 1966.** Measurement of “overlap” in comparative ecological studies. *American Naturalist*, **100**: 419–424.
- Hubbs C.L. and Lagler K.F. 1958.** Fishes of the Great Lakes Region. Ann Arbor, University of Michigan Press., 213 p.
- Irz P., Odion M., Argillier C. and Pont D. 2006.** Comparison between the fish communities of lakes, reservoirs and rivers: can natural systems help define the ecological potential of reservoirs? *Aquatic Sciences*, **68**: 109–116.
- Ivlev V.S. 1955.** Experimental feeding ecology of fishes. Pishchepromizdat, Moscow, 253 p. [In Russian].
- Kesminas V. and Virbickar T. 2000.** Application of an adapted index of biotic integrity to rivers of Lithuania. *Hydrobiologia*, **422/423**: 257–270.
- Kottelat M. and Freyhof J. 2007.** Handbook of European Freshwater fishes. Berlin, Germany, 646 p.
- Lelek A. 1987.** Threatened fishes of Europe. The freshwater fishes of Europe Vol.9. Aula-Verlag Wiesbaden, 343 p.
- Nikolsky G.V. 1963.** Ecology of fish. Vysshaja shkola, Moscow, 368 p. [In Russian].
- Penczak T., Głowacki Ł., Galicka W. and Koszaliński H. 1998.** A long-term study (1985–1995) of fish populations in the impounded Warta river, Poland. *Hydrobiologia*, **368**: 157–173.
- Pravdin I.F. 1966.** Guide to the study of fish. Food Industry, Moscow, 376 p. [In Russian].
- Shitikov V.K. and Rozenberg G.S. 2013.** Randomization and bootstrap: statistical analysis in biology and ecology using R. Cassandra, Tolyatti, 314 p. [In Russian].
- Surface water resources of the USSR. 1967.** The main hydrological characteristics. Vol. 1. River Kama. Gidrometeoizdat, Leningrad, 536 p. [In Russian].

Treer T., Piria M., Aničić I., Safner R. and Tomljanović T.
2006. Diet and growth of spiralin, *Alburnoides bipunctatus* in the barbell zone of the Sava River. *Folia Zoologica*, 55(1): 97–106.

Verneaux J., Schmit A., Verneaux V. and Prouteau C.
2003. Benthic insects and fish of the Doubs River sys-

tem: typological traits and the development of a species continuum in a theoretically extrapolated watercourse. *Hydrobiologia*, 490: 63–74.

Wallace R.K. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. *Transactions of American Fisheries Society*, 110: 2–76.

Представлена 20 января 2016; принята 18 июля 2016.