

## Сезонные изменения в рационе питания и относительной упитанности сибирского хариуса *Thymallus arcticus* на участке среднего течения р. Енисей

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

<sup>1</sup> Сибирский федеральный университет  
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79  
E-mail: zuev.sfu@gmail.com

<sup>2</sup> Институт биофизики СО РАН, Красноярский научный центр  
660036, Красноярск, Академгородок 50/50

Статья поступила 28.10.2016

Принята к печати 22.11.2016

### АННОТАЦИЯ

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

**Ключевые слова:** *Thymallus arcticus*, спектр питания, относительная упитанность, зообентос, амфиподы, *Apatania caryophila*.

Водотокам умеренного пояса свойственна значительная сезонная динамика биологических процессов, обусловленная изменением температуры, уровня солнечной радиации и водности в течение года. Строительство крупных ГЭС задает иной температурный и гидрологический режим рек в верхнем и нижнем бьефе, что ведет к глубоким преобразованиям структурно-функциональных показате-

телей гидробионтов и характера их сезонных изменений. На участке среднего течения р. Енисей (нижний бьеф Красноярской ГЭС до устья р. Ангара), в результате строительства плотины ГЭС произошла перестройка структуры и динамики количественных показателей зообентоса, составляющего основу кормовой базы рыб [Гладышев, Москвичева, 2002; Андрианова, 2013]. Одновременно с

этим, численность и темпы роста местного хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) значительно возросли, а сам он стал ключевым объектом любительского рыболовства [Шадрин, 2006; Гадинов, Долгих, 2008; Иванова и др., 2015].

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

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

Цель настоящей работы – изучить сезонную динамику питания и относительной упитанности сибирского хариуса на участке среднего течения р. Енисей в течение года.



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

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

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

У всех пойманных рыб измеряли длину от рыла до конца чешуйчатого покрова ( $l$ , мм), массу тела ( $W$ , г), массу тела без внутренне-

Т а б л и ц а 1  
Объем ихтиологического материала (экз.), собранного в среднем течении р. 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**	–	–

П р и м е ч а н и е. \* – участок 1; \*\* – участок 2; «–» – нет данных.

стей ( $w$ , г), определяли половую принадлежность и стадию зрелости гонад, определяли возраст по чешуе [Правдин, 1966].

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

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

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

$$K_2 = \frac{w}{al^b}, \quad (2)$$

где  $W$  – масса тела, г;  $w$  – масса тела без внутренностей, г;  $l$  – промысловая длина тела, мм;  $a$  и  $b$  – регрессионные коэффициенты, полученные из уравнения  $W$  (или  $w$ ) =  $al^b$ , после его log-трансформации:  $\log W = \log a + b \log L$  [Froese, 2006].

Оценка сезонной изменчивости показателей  $K_1$  и  $K_2$  проведена без разделения по годам с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) и непараметрического  $H$ -критерия Краскела – Уоллиса [Natter, 2016]. Связь между средними за месяц значениями коэффициентов относительной упитанности ( $n = 23$ ) и температурой воды, а также индексом наполнения желудка ( $n = 17$ ) и долями амфипод и ручейников в пищевых комках ( $n = 23$ ) оценивали с помощью коэффициента корреляции Пирсона. Все статистические расчеты выполнены в программе PAST, версия 3.13 [http://folk.uio.no/ohammer/past].

Желудки рыб, отловленных в мае и июне 2010 г. и в марте 2012 г. извлекали и фикси-

ровали в 4%-м растворе формальдегида сразу после отлова. Прочие желудки замораживали и хранили при  $-30$  °С. Анализ спектра питания, частоты встречаемости и соотношения массовых долей компонентов в содержимом желудков хариусов проводили по общепринятым методам [Боруцкий, 1974]. В содержимом замороженных пищевых комков определяли только соотношение массовых долей доминирующих компонентов. Личинок ручейников и их домики учитывали как единый компонент. Индекс наполнения желудков рассчитывали как отношение массы пищевого комка к общей массе рыбы и выражали в промилле. При расчетах среднего значения индекса наполнения использовали только наполненные желудки.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Связь двух параметров массы тела и промысловой длины хариуса описана уравнением степенного вида с высокими уровнями коэффициента детерминации  $R^2$  (табл. 2). Показатель степени ( $b$ ) в обоих случаях оказался выше 3.

Рассчитанные с использованием регрессионных коэффициентов  $a$  и  $b$  показатели относительной упитанности варьировали в достаточно широких пределах ( $K_1$  от 0,72 до 1,59;  $K_2$  от 0,58 до 1,43). Выполненный ANOVA показал наличие сезонной изменчивости как по  $K_1$  ( $F = 10,8$ ;  $p < 0,01$ ), так и по  $K_2$  ( $F = 7,49$ ;  $p < 0,01$ ). Поскольку не все из сравниваемых групп соответствовали закону нормального распределения, проведен анализ Краскела – Уоллиса, который также подтвердил выявленную изменчивость для  $K_1$  ( $H = 70,3$ ;  $p < 0,01$ ) и  $K_2$  ( $H = 50,9$ ;  $p < 0,01$ ). Динамика показателей в целом имеет сходный характер, низкие значения упитанности в декабре – июне и их повышение в августе – октябре (рис. 2, а). Довольно высокие значения  $K_1$  также наблюдались в мае 2011 и

Т а б л и ц а 2

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

Вид уравнения	$a$	Стандартная ошибка $a$	$b$	Стандартная 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

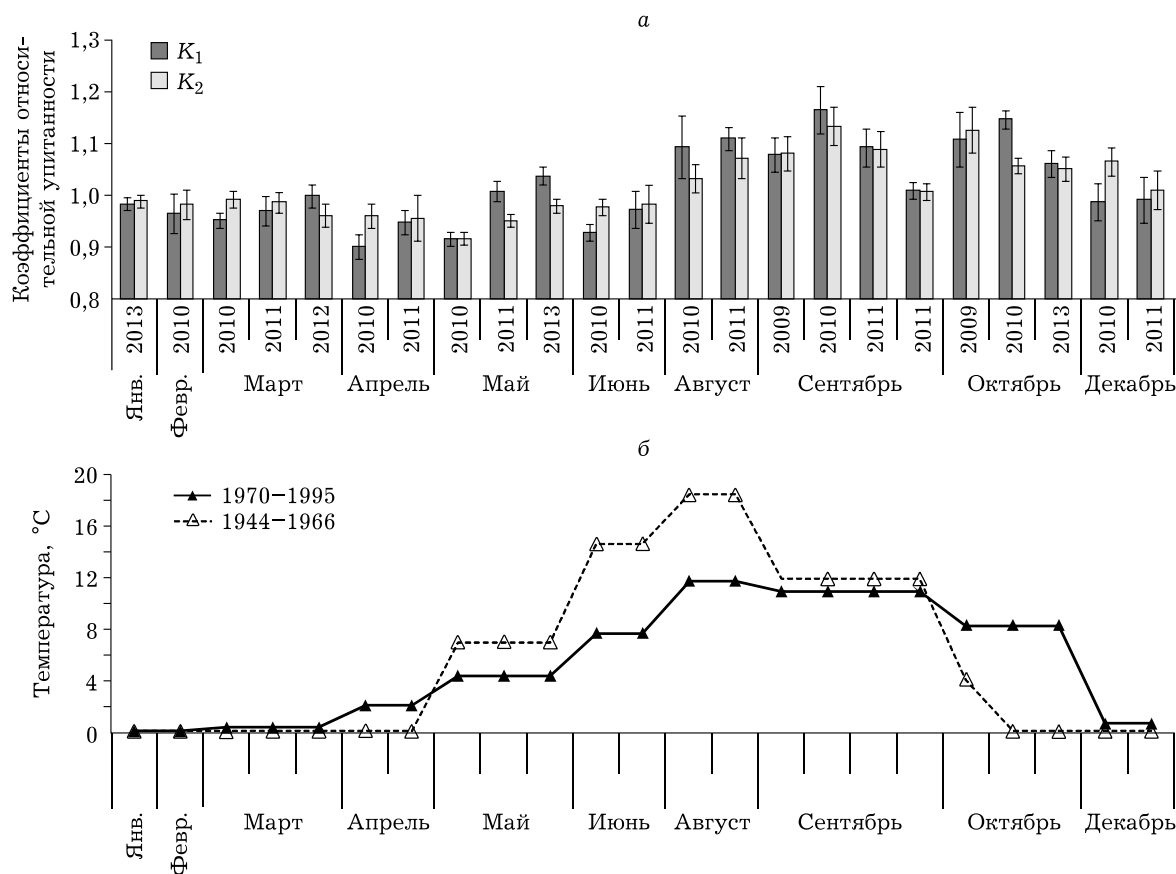


Рис. 2. Сезонная динамика относительных коэффициентов упитанности хариуса  $K_1$  и  $K_2$  (среднее значение  $\pm$  стандартная ошибка) (а); температуры воды до строительства плотины Красноярской ГЭС (1944–1966 гг.) и после (1970–1995 гг.) по данным [Космаков, 2001] (б)

2013 г. Для соотношения полной массы и длины тела ( $K_1$ ) характерна несколько большая амплитуда колебаний в течение года, чем для соотношения массы без внутренностей к длине ( $K_2$ ) (см. рис. 2, а).

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

Питание хариуса происходит в течение всего календарного года. Полностью пустые желудки хариуса отмечали только в январе (5 экз.) и единично в октябре и декабре (рис. 3). Индекс наполнения варьировал в течение года более чем в 4 раза, от 4,3 до 20,9 ‰. В сезонной динамике индекса наполнения желудков нет четкой закономерности снижения или увеличения данного показателя в зимний или летний периоды (см. рис. 3).

Также отсутствуют значимые корреляции ( $p > 0,05$ ) индекса наполнения с температурой воды, коэффициентами упитанности и массовыми долями амфипод и ручейников в соответствующие даты.

Пищевые комки исследуемых рыб включали как животные компоненты, так и фрагменты высших водных растений, их семена, древесные и неорганические элементы домиков ручейников и единично кусочки полиэтилена. Из животных компонентов встречались личинки и имаго двукрылых, ручейников, поденок, веснянок и стрекоз; имаго клопов и жуков; многоножки; амфиподы; малощетинковые черви; брюхоногие моллюски; икра рыб (табл. 3).

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

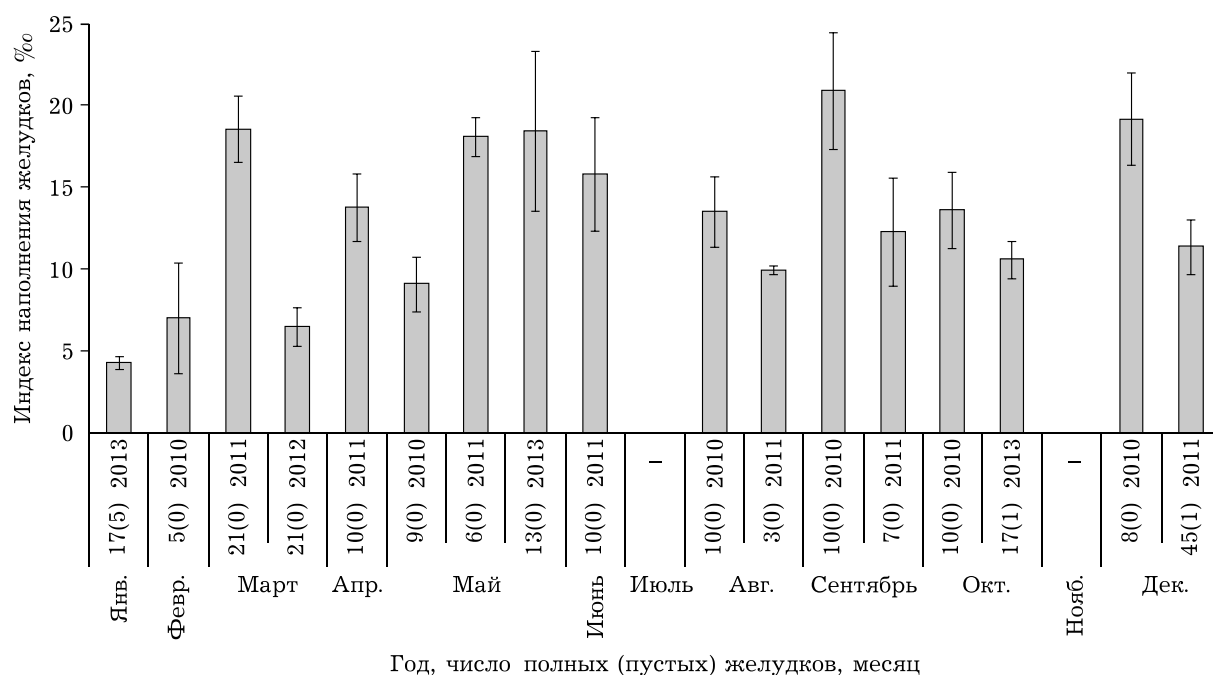


Рис. 3. Сезонная и межгодовая динамика индекса наполнения желудка хариуса

Среди веснянок идентифицированы два вида – *Pteronarcys reticulata* Burmeister и *Taeniopteryx nebulosa* (Linnaeus), среди поде-нок три вида – *Ephemerella ignita* Poda, *Ephe-*

*mera vulgata* L. и *Ephemerella aurivillii* (Bengtsson). Указанные виды присутствовали в пробах примерно в равных пропорциях. Из трех видов амфипод доминировали *Philolimnogam-*

Т а б л и ц а 3

Частота встречаемости и массовые доли организмов в пищевых комках хариуса (среднее значение ± стандартная ошибка)

Компонент	Май 2010 г.		Июнь 2010 г.		Март 2012 г.	
	ЧВ	МД	ЧВ	МД	ЧВ	МД
%						
Myriapoda	—	—	3,5	0,3 ± 0,3	—	—
Diptera	12,9	6,6 ± 3,7	72,4	18,2 ± 3,8	59,1	7,2 ± 4,7
Coleoptera	—	—	8,6	0,3 ± 0,2	—	—
Hymenoptera	—	—	6,9	0,5 ± 0,4	—	—
Plecoptera	6,5	5,3 ± 3,4	3,5	0,8 ± 0,7	27,3	3,6 ± 2,9
Ephemeroptera	—	—	20,7	1,3 ± 0,5	4,5	0,1 ± 0,1
Odonata	—	—	6,9	1,9 ± 1,6	—	—
Trichoptera	87,1	41,0 ± 7,2	36,2	2,8 ± 1,1	81,8	44,9 ± 9,1
Amphipoda	90,3	45,9 ± 6,7	86,2	65,2 ± 4,2	77,3	44,0 ± 9,1
Annelida	—	—	1,7	0,1 ± 0,1	—	—
Gastropoda	—	—	1,7	0,1 ± 0,1	4,5	0,2 ± 0,2
Икра рыб	5,3	1,2 ± 1,1	10,3	1,4 ± 0,8	—	—
Остатки растений	—	—	10,3	7,1 ± 3,1	9,1	<0,01
Кол-во исследованных желудков (пустых), экз.	31 (4)		58 (1)		22 (0)	
Индекс наполнения, <sup>0</sup> / <sub>00</sub>	28,3 ± 11,6		51,1 ± 5,1		6,5 ± 1,8	

marus (*Eulimnogammarus*) *viridis* Dybowski и *Ph. (E.) 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 хариусов присутствовали: *Cricotopus gr. bicinctus* Meigen, *Pseudodiamesa nivosa* Goetghebuer, *Diamesa baicalensis* Tshernovskij, *Prodiamesa olivacea* Meigen, *Chironomus* sp. Изредка встречались также кольчатые черви и жуки, принадлежащие к семействам Lumbricidae и Coccinellidae соответственно. Единично встреченные брюхоногие моллюски идентифицированы до рода *Valvata*.

Детальный анализ содержимого желудков хариуса, отловленного в мае – июне 2010 г. и марте 2012 г., показал, что по частоте встречаемости доминировали три группы: личинки ручейников, двукрылых и амфиподы (см. табл. 3). В июне 2010 г. относительно высокая частота встречаемости отмечена и для личинок поденок. Частоты встречаемости прочих групп обычно не превышали 10 %. По биомассе преобладали личинки ручейников и амфипод, в то время как биомасса двукрылых невелика (от 6 до 18 % от массы пищевого комка). В июне 2010 г. отмечено относительно высокое содержание остатков высших растений, прежде всего семян.

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

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

Доля амфипод в содержимом пищевых комков положительно коррелирует с коэффициентами относительной упитанности,  $r = 0,55$  для  $K_1$  и  $0,44$  для  $K_2$  ( $p < 0,05$ ). Доля ручейников, находящаяся в противофазе с содержанием амфипод, показывает слабую отрицательную связь только с  $K_1$  ( $r = -0,45$ ;  $p = 0,03$ ). Похожая взаимосвязь прослеживается между содержанием данных компонентов в пищевых комках и температурой воды.

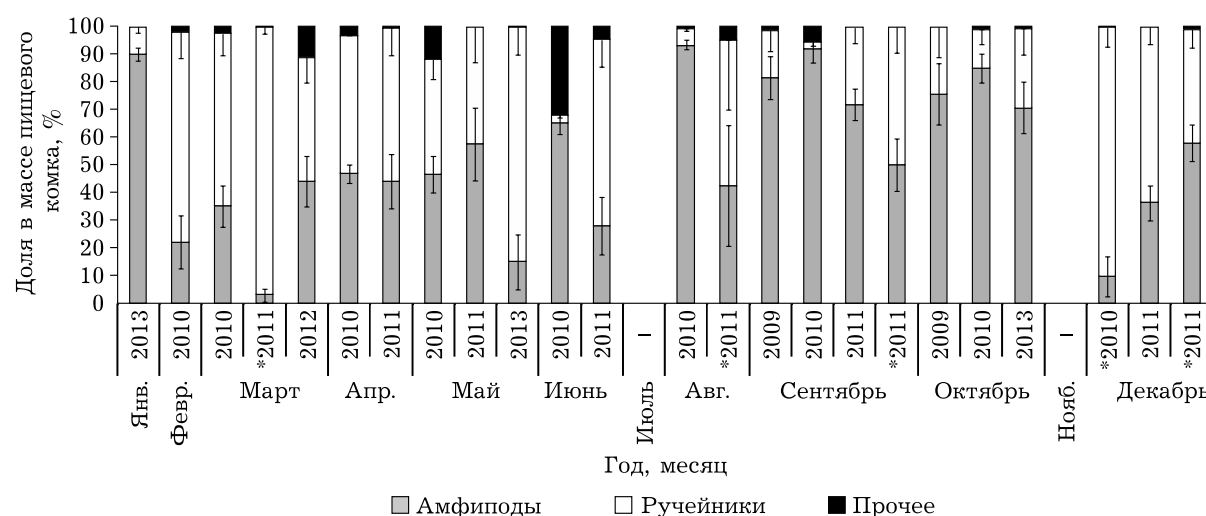


Рис. 4. Сезонная и межгодовая динамика соотношения компонентов питания в желудках хариуса в среднем течении р. Енисей (среднее значение  $\pm$  стандартная ошибка); \* – пробы отобраны на участке 1 – от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Мана (см. рис. 1)

Температура положительно коррелирует с долей амфипод ( $r = 0,58$ ;  $p < 0,01$ ) и отрицательно с долей ручейников ( $r = -0,57$ ;  $p < 0,01$ ).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ содержимого желудков хариуса из среднего течения р. Енисей свидетельствует о сравнительно низком разнообразии потребляемых им компонентов. Преобладающими в питании группами в течение всего года являются амфиподы, личинки и куколки ручейников, прочие гидробионты, за исключением двукрылых в летние месяцы, малочисленны. Типично воздушные насекомые в питании исследованного хариуса практически не встречаются, что существенно отличает его от популяций из притоков р. Енисей, где в летний период эта группа является важной частью рациона [Заделенов и др., 2003, 2007; Шадрин, 2006]. Полученные результаты характеризуют только часть популяции хариуса среднего течения р. Енисей, включающую в основном неполовозрелых и впервые созревающих рыб 2–3-летнего возраста. Рацион питания крупных рыб может являться иным, поскольку хариус крупных размеров способен потреблять рыб и мелких млекопитающих [Moore, Kenagy, 2004; Stewart et al., 2007]. Однако относительная численность хариусов старше четырех лет в промысловых уловах невысока [Шадрин, 2006; Иванова и др., 2015], что позволяет считать вклад молодых рыб в утилизацию кормовой базы наиболее весомым.

Одной из вероятных причин сужения пищевого спектра исследуемого хариуса до двух ключевых групп является современное состояние бентофауны Енисея на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангара. 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.

По данным А. В. Андриановой [2013], средняя биомасса амфипод на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангара составляла  $5,8 \text{ г/м}^2$ , тогда как ниже по течению их биомасса оказалась менее  $1 \text{ г/м}^2$ .

Видовой состав бентосных организмов в питании хариуса и в составе зообентоса среднего Енисея [Ежегодник..., 2012] несколько различается. Для малочисленных веснянок и поденок это может быть связано исключительно со статистическими причинами (разным объемом проб). Иная ситуация в случае с такой обильной в питании хариуса и в зообентосе группой, как ручейники. В отличие от пищевых комков, где они представлены лишь *A. crymophila*, их состав в донных сообществах разнообразнее и включает до шести видов [Ежегодник..., 2012]. Причиной этого может являться как избирательность питания хариуса, так и несоответствие кормовых участков рыб и точек сбора проб зообентоса, расположенных в литоральной зоне [Sushchik et al., 2007; Андрианова, 2013].

Доминирующий в питании рыб ручейник *A. crymophila* обычно располагается на субстрате агрегированно, от десятка и более особей. В местах произрастания водного мха фонтиналиса (*Fontinalis anti-pyretica* L. ex Hedw.) может образовывать своеобразные гирлянды. Наблюдались массовые скопления *Apatania* и амфипод на водном мхе, обитающем на проточных участках р. Енисей на глубине более 1 м. Потребление такого вида энергетически менее затратное, чем поиск одиночных видов ручейников.

Биомасса и соотношение основных групп зообентоса среднего Енисея заметно меняется в течение года. Максимум биомассы доминантов – амфипод наблюдается в октябре – декабре (более  $30 \text{ г/м}^2$ ), с последующим снижением в конце зимы и весной [Sushchik et al., 2007]. Ручейники, представленные преимущественно *A. crymophila*, наиболее интенсивно развивались в реке в ноябре – декабре (около  $10 \text{ г/м}^2$ ), пик биомассы хирономид характерен для июля (около  $2 \text{ г/м}^2$ ).

Таким образом, динамике соотношения в зообентосе амфипод и ручейников соответствует сезонная смена кормов хариуса. В пик развития амфипод, приходящийся с середи-

ны лета до зимы, хариус потребляет преимущественно этот компонент. Снижение его биомассы соответствует нарастанию биомассы ручейников, которые начинают доминировать в питании рыб. В летний период рацион питания разнообразят двукрылые.

Сезонная смена спектра питания хариусов регистрируется многими авторами. Так, у черного байкальского хариуса *Th. baicalensis* Dybowski, 1874 в водных объектах верховьев р. Баргузин в летний период увеличивается потребление постлавральных стадий амфибиотических и воздушно-наземных насекомых, зимой возрастает роль рыбного компонента [Вокин и др., 2009]. В работе Д. Стюарта с соавт. [Stewart et al., 2007] указывается на увеличение роли дрейфующих беспозвоночных в питании *Th. arcticus* в начале лета. В пищевых комках европейского хариуса из р. Лагг (Херефордшир, Великобритания), как и у исследованного нами хариуса, по массе доминировали три группы – амфиподы, ручейники и двукрылые [Hellaewell, 1971]. При этом пик потребления амфипод приходился на зиму – начало весны, ручейников – на конец весны и осень.

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

Считается, что количественные и качественные изменения кормовой базы среднего Енисея повлекли за собой увеличение численности и скорости роста местного хариуса, сравнительно с периодом до строительства Красноярской ГЭС [Гадинов, Долгих, 2008; Иванова и др., 2015]. Существующая скорость роста позволяет хариусу потенциально достигать размеров до 40 см, и созревать в массе уже на третьем году жизни [Иванова и др., 2015]. Одной из причин, обеспечивающих различия в интенсивности роста рыб, является изменение температурного режима реки. В результате создания Красноярской ГЭС в нижнем бьефе темпе-

ратура воды понижается летом и повышается осенью и зимой относительно предыдущего периода [Космаков, 2001]. Амплитуда предельных значений температуры в районе с. Атаманово в настоящее время не превышает 12 °С; до строительства ГЭС она достигала 18–19 °С. Вместе с тем повысилась продолжительность периода температур воды выше 0,1 °С, с 6–7 месяцев до 10 (см. рис. 2, б).

Параметры температурного оптимума хариусов, известные из литературных источников, несколько отличаются. Для европейского хариуса *Th. thymallus* (L., 1758) диапазоном жизнедеятельности является 3–18,5 °С [Crisp, 1996]. Максимальная летальная температура для сибирского хариуса может варьировать от 24 до 29 °С в зависимости от начальной температуры акклимации [Lohr et al., 1996; Beitinger et al., 2000]. В целом их можно отнести к холодолюбивым видам [Попов, 2007]. Вероятно, современный диапазон температур исследованного участка среднего Енисея является комфортным для местного хариуса, а удлинение периода температур воды выше 0,1 °С растягивает период активного нагула рыб. Последнее подтверждается сравнительно высокими значениями индекса наполнения в марте и октябре (см. рис. 3).

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

Возможными причинами активного инвестирования энергии хариусом в накопление массы тела с августа по декабрь также может служить изменение качественного состава бентоса. Основу биомассы бентоса с июля



до начала зимы в Енисее составляют амфиподы, они же преобладают в желудках рыб в этот период. Считается, что пресноводные амфиподы являются достаточно ценными пищевыми объектами. Так, сухая масса вида *Gammarus lacustris* включает белка 46 %, липидов – 4,6 и хитина – 4 % [Подкорытова и др., 2010]. Жирнокислотный состав енисейских амфипод характеризуется высоким содержанием длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот [Калачева и др., 2013]. Высокую пищевую ценность амфипод подтверждает и высокая скорость роста сибирского хариуса в среднем течении Енисея, которая не уступает, а во многих случаях и превосходит скорость роста хариусов из водотоков придаточной системы [Шадрин, 2006]. Сходная картина наблюдалась нами в р. Хантайка, где основу питания наиболее крупных (до 1,5–2 кг) хариусов составляли именно амфиподы (И. В. Зуев, неопубликованные данные). Пищевая ценность личинок ручейников, в массе потребляемых в весенне-зимний период, также достаточно высока. Общее содержание жирных кислот у личинок ручейников выше, чем у амфипод [Sushchik et al., 2003]. Однако 70 % биомассы потребляемого хариусом вида *A. crimnophila* составляет домик из неорганических компонентов, что снижает пищевую ценность этого вида корма.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты в целом показывают, что сужение температурных границ обитания неполовозрелого и впервые созревающего хариуса в нижнем бьефе Красноярского водохранилища приводит к выравниванию интенсивности питания рыб в течение года, несмотря на существенные колебания биомассы бентоса. Вместе с тем сезонный фактор оказывает влияние на качественный состав потребляемой пищи. В период с июня по октябрь в питании преобладают амфиподы, в зимние и весенние месяцы – личинки мелкого многочисленного вида ручейника *A. crumophila*. Относительные коэффициенты упитанности также достоверно меняются по сезонам. Максимальные значения этих показателей в августе соот-

ветствуют не только высокой биомассе бентоса и максимальному прогреву воды, но и смене доминирующих в питании личинок ручейников на амфипод, более ценных в пищевом отношении.

Авторы благодарят анонимного рецензента за ценные замечания и рекомендации. Работа выполнена в рамках Государственного задания Министерства образования и науки РФ Сибирскому федеральному университету на 2017 год (проект № 6.1504.2017/ПЧ) и Государственного задания на проведение фундаментальных исследований РАН (проект № 01201351506).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Андрианова А. В. Динамика развития Енисейского зообентоса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2013. № 1 (21). С. 74–88.
- Анищенко О. В., Гладышев М. И., Кравчук Е. С., Калачева Г. С., Грибовская И. В. Оценка антропогенного загрязнения р. Енисей по содержанию металлов в основных компонентах экосистемы на участках, расположенных выше и ниже г. Красноярск // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биология. 2010. Т. 3, № 1. С. 82–98.
- Боруцкий Е. В. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Вокин А. И., Матвеев А. Н., Самусенок В. П., Юрьев А. Л., Просекин К. А., Сатдарова Л. Р. Сравнительная характеристика питания черного байкальского хариуса (*Thymallus baicalensis*) в водоемах Амуртской котловины в верховьях р. Баргузин // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. 2009. Т. 2, № 2. С. 27–35.
- Гадинов А. Н., Долгих П. М. Пространственно-видовая структура ихтиоценоза, относительная численность и факторы, влияющие на распределение рыб р. Енисей // Вестн. КрасГАУ. 2008. № 3. С. 169–174.
- Гладышев М. И., Анищенко О. В., Суцник Н. Н., Калачева Г. С., Грибовская И. В., Агеев А. В. Влияние антропогенного загрязнения на содержание незаменимых полиненасыщенных жирных кислот в звеньях трофической цепи речной экосистемы // Сиб. экол. журн. 2012. Т. 19, № 4. С. 511–521.
- Гладышев М. И., Москвичева А. В. Байкальские вселенцы заняли доминирующее положение в бентофауне верхнего Енисея // ДАН. 2002. Т. 383, № 4. С. 568–570.
- Грезе В. Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 41. С. 36–52.
- Ежегодник качества поверхностных вод суши по гидробиологическим показателям на территории дея-

- тельности Красноярского ЦГМС-Р за 2011 г. Красноярск: Изд-во ЦГМС-Р, 2012. 108 с.
- Заделенов В. А., Шадрин Е. Н., Горохова Н. В. Ихтиофауна бассейна р. Подкаменной Тунгуски и биологические особенности рыб // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. 2003. Т. 5. С. 142–156.
- Заделенов В. А., Шадрин Е. Н., Еникеева И. Г. Пищевая стратегия сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в разнотипных водоемах бассейна р. Енисей // Там же. 2007. Т. 9. С. 57–64.
- Зотина Т. А., Трофимова Е. А., Карпов А. Д., Болсуновский А. Я. Накопление радионуклидов в трофических сетях р. Енисей после остановки реакторного производства на Горно-химическом комбинате // Радиационная биология. Радиоэкология. 2014. Т. 54, № 4. С. 405–414.
- Зуев И. В., Семенова Е. М., Шулепина С. П., Резник К. А., Трофимова Е. А., Шадрин Е. А., Зотина Т. А. Питание хариуса *Thymallus* sp. в среднем течении р. Енисей // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биология. 2011. Т. 4, № 3. С. 281–292.
- Иванова Е. В., Оськина Н. А., Зуев И. В. Показатели роста и плодовитости сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в среднем течении реки Енисей // Вопр. рыболовства. 2015. Т. 16, № 1. С. 1–9.
- Калачева Г. С., Гладышев М. И., Сущик Н. Н., Дубовская О. П., Шулепина С. П., Агеев А. В. Продукция полиненасыщенных жирных кислот зообентосом в реках с разной температурой воды // ДАН. 2013. Т. 453, № 5. С. 567–570.
- Космаков И. В. Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее. Красноярск: Изд-во Кларетиянум, 2001. 144 с.
- Носов А. В., Ашанин М. В., Иванов А. Б., Мартынова А. М. Радиоактивное загрязнение р. Енисей, обусловленное сбросами Красноярского горно-химического комбината // Атомная энергия. 1993. Т. 74, № 2. С. 144–150.
- Подкорытова А. В., Строкова Н. Г., Семикова Н. В., Литвиненко А. И., Козлов О. В. Гаммарус – перспективный источник биологически активных веществ // Рыбпром: технологии и оборудование для переработки водных биоресурсов. 2010. № 4. С. 60–63.
- Пономарев В. И., Шубина В. Н., Серегина Е. Ю. Популяционные особенности питания хариуса *Thymallus thymallus* L. (на примере Тиманских притоков р. Печоры) // Биология внутр. вод. 2000. № 2. С. 116–124.
- Попов П. А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. Новосибирск: Новосиб. гос. ун-т, 2007. 526 с.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.
- Столбов А. Я., Аликин Ю. С. О температурной зависимости активного обмена у байкальского хариуса *Thymallus arcticus baicalensis* Dyb. при плавании с различной скоростью // Вопр. ихтиологии. 1977. № 17 (1). С. 192–193.
- Трофимова Е. А., Зотина Т. А., Болсуновский А. Я. Оценка переноса техногенных радионуклидов в трофических сетях реки Енисей // Сиб. экол. журн. 2012. № 4. С. 497–504.
- Тугарина П. Я. О питании белого байкальского хариуса *Thymallus arcticus baicalensis* infras. *brevipinnis* Svet. // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4, № 4 (33). С. 695–707.
- Шадрин Е. Н. Питание сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2006. № 8. С. 37–45.
- Beitinger T. L., Bennett W. A., McCauley R. W. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // Environ. Biol. Fish. 2000. Vol. 58. P. 237–275.
- Crisp D. T. Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects // Hydrobiologia. 1996. Vol. 323. P. 201–221.
- Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations // J. Appl. Ichthyol. 2006. Vol. 22. P. 241–253.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Anishchenko O. V., Makhutova O. N., Kalachova G. S., Gribovskaya I. V. Benefit-risk ratio of food fish intake as the source of essential fatty acids vs. heavy metals: A case study of Siberian grayling from the Yenisei River // Food Chem. 2009. N 115. P. 545–550.
- Hammer Ø. Past: Paleontological Statistics Version 3.14 Reference Manual. URL: [folk.uio.no/ohammer/past/3manual.pdf](http://folk.uio.no/ohammer/past/3manual.pdf) (дата обращения 26.10.2016).
- Hellawell J. M. The food of the grayling *Thymallus thymallus* (L.) of the River Lugg, Herefordshire // J. Fish Biol. 1971. Vol. 3 (2). P. 187–197.
- Lohr S. C., Byorth P. A., Kaya C. M., Dwyer W. P. High-temperature tolerances of fluvial arctic grayling and comparisons with summer river temperatures of the Big Hole River, Montana // T. Am. Fish. Soc. 1996. Vol. 125, N 6. P. 933–939.
- Moore J. W., Kenagy G. J. Consumption of shrews, *Sorex* spp., by arctic grayling, *Thymallus arcticus* // Can. Field Nat. 2004. Vol. 118, N 1. P. 111–114.
- Stewart D. B., Mochnacz N. J., Reist J. D., Carmichael T. J., Sawatzky C. D. Fish diets and food webs in the Northwest Territories: Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) // Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2007. 2796: vi + 21 p. URL: <http://www.dfo-mpo.gc.ca/Library/332064.pdf> Version 05/2015.
- Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Kravchuk E. S., Ivanova E. A., Ageev A. A., Kalachova G. S. Seasonal dynamics of long-chain polyunsaturated fatty acids in littoral benthos in the upper Yenisei river // Aquat. Ecol. 2007. Vol. 41, N 2. P. 349–365.

Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Moskvichova A. V.,  
Makhutova O. N., Kalachova G. S. Comparison of fatty  
acid composition in major lipid classes of the

dominant benthic invertebrates of the Yenisei river // *Comp. Biochem. Phys. B.* 2003. Vol. 134, N 1.  
P.111–122.

## Seasonal Changes in Feeding and Relative Condition Factors of Grayling in a Stretch of the Middle Reaches of the Yenisei River

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

<sup>1</sup> *Siberian Federal University*  
660041, Krasnoyarsk, Svobodny ave., 79  
E-mail: zuev.sfu@gmail.com

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

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

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