

УДК 597.553.2 (282.247.114)

ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ СИГОВЫХ ВИДОВ РЫБ В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ УСА В ОСЕННИЙ ПЕРИОД

А. В. Боровской^{1,2}, А. П. Новоселов²

¹ Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича), Архангельск, Россия

² Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н. П. Лавёрова, Архангельск, Россия

Рассмотрены особенности питания сига-пыжьяна и ряпушки в р. Уса – одном из основных правобережных притоков р. Печора. Установлено, что при достаточной широте пищевого спектра (23 группы кормовых объектов) основу их питания составляют беспозвоночные в различных стадиях развития, а также сине-зеленые колониальные водоросли и неперевариваемые частицы. Анализ доли компонентов по массе показал, что наибольшее значение этого индекса в питании сига-пыжьяна имели водные личинки насекомых семейства Chironomidae (60,0 %), в питании ряпушки – взрослые насекомые Simuliidae (43,0 %). Существенных различий в питании разных возрастных групп у обоих видов рыб выявить не удалось. Значительное расхождение пищевых спектров, как по основным стадиям развития беспозвоночных, так и по основным группам кормовых объектов, приводит к снижению трофической напряженности. Низкие значения индексов пищевого сходства и перекрытия пищевых ниш свидетельствуют о слабой пищевой конкуренции в осенний период у этих видов рыб. Сиг проявляет себя как типичный бентофаг с широким спектром питания, ряпушка – как эврифаг, легко переходящий при необходимости на различные группы кормовых объектов.

Ключевые слова: р. Уса; общий характер питания сига (*Coregonus lavaretus pidschian*) и ряпушки (*Coregonus sardinella marisalbi*); возрастные изменения в питании; частота встречаемости; индекс относительной значимости, пищевые отношения.

A. V. Borovskoy, A. P. Novoselov. FOOD RELATIONS BETWEEN WHITEFISH SPECIES IN THE LOWER COURSE OF THE USA RIVER IN THE AUTUMN PERIOD

Feeding characteristics of the Siberian whitefish (pizhyan) and the White Sea least cisco in the Usa River, which is one of the main right-bank tributaries to the Pechora River, are considered. It has been found that while the food spectrum was quite wide (23 groups of food items), the bulk of the diet was made up of invertebrates in various developmental stages, as well as the blue-green colonial algae and indigestible particles. Analysis of the weight shares of the components showed that the biggest contributor to the whitefish diet was aquatic larvae of insects of the Chironomidae family (60.0 %); and in the diet of the least cisco this index was the highest for adult Simuliidae (43.0 %). No significant age-related differences in feeding were found in either of the two species. Their food spectra differ significantly both in terms of the main ontogenetic stages of invertebrates

and the main groups of food items, wherefore the trophic tension is low. Low values of the food similarity index and trophic niche overlap indicate a weak competition for food between these fish species in the autumn period. The whitefish acts as a typical benthos feeder with a broad food spectrum, while the least cisco is euryphagous, easily switching between various groups of food item when necessary.

Key words: Usa river; general feeding patterns of the Siberian whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*) and the White Sea least cisco (*Coregonus sardinella marisalbi*); age-related changes in feeding; frequency of occurrence; relative significance index; food relations.

Введение

Известно, что особенности питания рыб зависят от их биологии и экологии и в числе ряда других факторов определяют общее состояние и численность популяций. В комплексе рыбохозяйственных исследований изучение питания рыб и их пищевых взаимоотношений позволяет дать оценку общего состояния видов в пределах их ареалов, а также его результаты могут быть востребованы при разработке путей рационального использования рыбных ресурсов промысловых водоемов [Попова, 1979; Новоселов, 1987]. Это в полной мере относится к сиговым видам рыб, которые в арктических и субарктических водоемах дают основную долю суммарной ихтиопродукции [Решетников, 1980]. Кроме того, в силу особенностей своего происхождения, распространения, систематики и рыбохозяйственной ценности они являются уникальной группой рыб, способной выступать в качестве своеобразного биологического индикатора при антропогенных изменениях окружающей среды [Новоселов, 2000]. В этой связи исследование питания и пищевых взаимоотношений сиговых видов рыб в бассейне р. Печора представляет научный и практический интерес.

Печорский бассейн – крупнейший по площади в северо-восточной части России. Богатое видовое разнообразие объясняется тем, что здесь проходят границы распространения многих сибирских и европейских видов рыб, относящихся к лососево-сиговому комплексу. Тут обитает 6 видов сиговых (сиг, ряпушка, пелядь, чир, омуль, нельма), являющихся важными объектами промысла. Из всего сигового комплекса бассейна сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* и ряпушка *Coregonus sardinella marisalbi* являются наиболее многочисленными видами, и именно они выбраны в качестве объектов исследования.

Сиг-пыжьян по существующей (и принимаемой нами) систематике является одним из подвидов обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) [Решетников, 1980].

Характеризуется средним числом жаберных тычинок, равным 22–25, при колебании крайних значений от 18 до 27. Он населяет приустьевые участки и низовья большинства рек, впадающих в Белое и Баренцево моря. Встречается во всех крупных реках Архангельской области, озерах Большеземельской тундры [Сидоров, 1974], в водоемах бассейнов рек Печора [Козьмин, 1971; Протопопов, 1983 и др.], Мезень, Онега и Северная Двина [Новоселов, 1991, 2000]. На западе области доходит до реки Кемь [Новиков, 1951].

Печорская ряпушка, обитающая в р. Уса, *Coregonus sardinella marisalbi* Berg, 1916, занимает по ряду признаков промежуточное положение между европейской и сибирской, в связи с чем исследователями предпринимались неоднократные попытки уточнения ее таксономического статуса. Еще в середине прошлого века она была описана Л. С. Бергом [1948] как беломорская или печорская ряпушка и выделена в особый подвид сибирской. В то же время анализ ее особей из рек Уса и Печора показал, что по отдельным признакам более половины из них оказались ближе к европейской [Решетников, 1980]. В нижней Печоре ее полупроходная форма известна как «зельдь». В бассейне р. Уса существуют обособленные стада, не уходящие в море [Соловкина, 1962]. В районе Мутного Материка, в озере Голодная Губа и Урдюжской системе озер обитает жилая ряпушка, называемая местными жителями «саурей» [Новоселов, 1991]. На наш взгляд, выделение печорской ряпушки в обособленный подвид вряд ли целесообразно. Анализ печорской ряпушки методом белкового электрофореза подтвердил высказывавшиеся ранее предположения [Решетников, 1980] о ее гибридной природе и позволил автору сделать заключение о полифилетическом происхождении печорской ряпушки, возникшей в результате гибридизации европейского и сибирского видов [Сендек, 2000]. По всей видимости, в данном случае мы имеем дело не с обособленным подвидом, а с гибридными экологическими формами в понятии Ю. С. Решетникова [1980]. Они имеют

мозаичный характер распространения в пределах наложения ареалов соседних видов и образуют отдельные экологически изолированные формы (популяции) – «зельдь» и «саурей».

Мониторинговой точкой был определен участок Меркуши, расположенный в нижнем течении р. Уса и являющийся основным нерестилищем большинства видов полупроходных и проходных сиговых, а также нагульным участком для жилых форм.

Цель работы заключается в определении характера питания исследуемых видов на данном участке реки, что позволяет оценить степень их конкуренции за пищевые ресурсы, а также возможность перехода с одного кормового объекта на другие.

Для достижения поставленной цели решены следующие задачи: определен общий характер питания анализируемых видов (качественный и количественный состав пищи), выявлены возрастные изменения в характере питания, рассмотрены доминирующие кормовые объекты, определяющие особенности питания у исследованных видов рыб.

Материалы и методы

Река Уса – крупнейший правобережный приток р. Печора первого порядка, образованный слиянием рек Большая и Малая Уса. Общая протяженность ее водотока составляет 667 км. Большая часть бассейна Усы расположена на территории Республики Коми,

и только северная часть относится к Ненецкому автономному округу. Суммарная площадь ее водосбора составляет 97410 км², среднегодовой расход воды в устье – 1090 м³/с [Зверева, 1962а, б; Лукин и др., 2000]. В гидрохимическом отношении территория бассейна р. Уса неоднородна и в целом характеризуется небольшой минерализацией вод и их общей принадлежностью к бикарбонатно-кальциевому классу. На отдельных участках основного водотока река имеет различную минерализацию с тенденцией к ее понижению в направлении устья. Показатели биологической продуктивности р. Уса находятся в тесной прямой связи с гидрохимическими [Власова, 1962].

Отбор проб для определения питания рыб проводился в осенний период (октябрь) 2014–2016 гг. в районе участка Меркуши, расположенного в нижнем течении р. Уса приблизительно в 130 км от устья. Этот участок является одним из основных нерестилищ большинства видов полупроходных и проходных сиговых рыб, а также нагульным участком для жилых форм (рис. 1). Дно реки на участке, где проводился контрольный лов рыбы, представлено наносными песчаными отложениями, глубины небольшие, берег пологий. Противоположный берег высокий, коренной, у его подножия – валунные и галечные косы (корги), вдающиеся в русло реки.

Рыба вылавливалась при помощи тяглогового невода с ячейей в кутке 18 мм. Сбор и фиксация проб, а также камеральная и статистическая

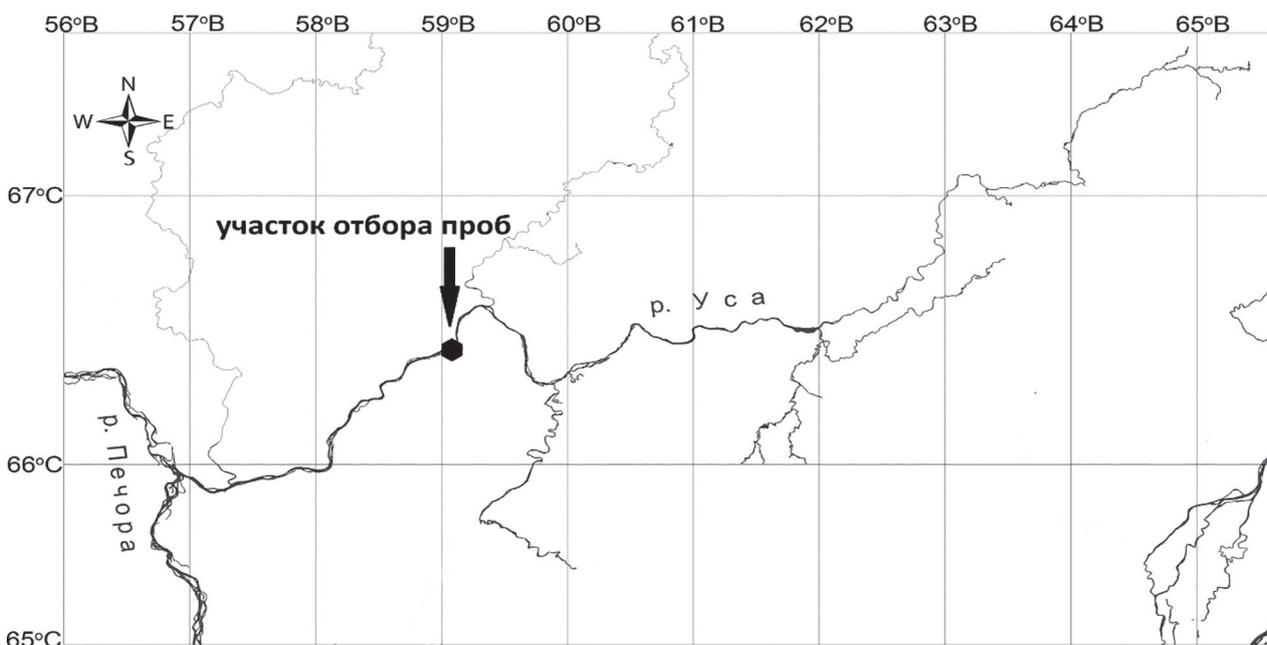


Рис. 1. Карта-схема р. Уса и место сбора проб

Fig. 1. Schematic map of the Usa River and the sampling site

обработка собранных материалов проводилась согласно общепринятой методике [Методическое..., 1979]. Всего было собрано и обработано 48 желудочно-кишечных трактов сига-пыжьяна и 56 – ряпушки. Камеральная обработка материалов проводилась в лабораторных условиях с использованием микроскопа МБС-10. Определялась масса пищевого комка из каждого желудочно-кишечного тракта, просчитывалось по группам число компонентов, которые затем взвешивались и измерялись. Объекты питания определялись по возможности до семейства или рода [Штакльберг, 1933; Определитель..., 1970а, б, 2000; Мамаев, 1972]. Систематическое положение организмов сверялось с помощью электронного ресурса BOLD systems.

Для характеристики спектра питания использовали такие показатели, как частота встречаемости (F , %), доля каждого компонента пищи по массе (P , %) и общий индекс наполнения (I_n , ‰) – отношение массы всего содержимого желудка к общей массе рыбы. Анализ питания исследуемых видов проводился также по индексу относительной значимости пищевых объектов (IR) [Попова, Решетников, 2011]. Использование формулы индекса относительной значимости пищевых объектов представляется нам более корректным ввиду того, что он учитывает объекты питания разных размеров, в отличие от показателя частоты встречаемости (1), который завышает значение мелких часто встречающихся организмов и занижает роль более крупных жертв.

$$IR = (F_i \times P_i / \sum F_i \times P_i) \times 100 \%, \quad (1)$$

где F_i – частота встречаемости каждого вида корма; P_i – доля по массе; а сама величина i меняется от 1 до n (n – число видов кормовых организмов).

При рассмотрении пищевых взаимоотношений анализировалась степень пищевого сходства (C_p) сравниваемых видов рыб [Шорыгин, 1952], а также индекс перекрытия пищевых ниш (C_λ) [Horn, 1966].

Индекс пищевого сходства (по Шорыгину) рассчитывался как сумма наименьших величин из видового состава рациона сравниваемых рыб (рационы в %). При полном совпадении индекс равен 100 %, при отсутствии совпадения – 0 %.

Для определения степени перекрытия пищевых ниш разных видов рыб рассчитывался индекс Хорна (2):

$$C_\lambda = \frac{2 \sum x_i y_i}{\sum x_i^2 + \sum y_i^2}, \quad (2)$$

где x_i и y_i – значения отдельных компонентов в пищевых комках рыб, %.

Индекс равен нулю при полном различии пищевых ниш и равен единице при полном их совпадении. Значение индекса $> 0,6$ расценивалось как биологически значимое перекрытие пищевых ниш [Wallace, 1981].

Работы проводились совместно с планом ресурсных исследований и государственного мониторинга водных биологических ресурсов внутренних вод Российской Федерации, за исключением внутренних морских вод Российской Федерации, ПИНРО, составленным согласно программе работ при осуществлении рыболовства в научно-исследовательских и контрольных целях 2011–2015, 2016–2020 (госконтракт № 28–01/2014, госработа 4/1).

Результаты и обсуждение

Сиг-пыжьян

Общий состав пищевого комка. В период проведения исследований состав пищи сига-пыжьяна состоял из 16 групп беспозвоночных на разных стадиях развития, колоний сине-зеленых водорослей и непереваренных частиц (табл. 1). Наиболее широко в пищевом спектре сига присутствовали организмы типа членистоногих, которые были представлены четырьмя классами: ракушковыми рачками, жаброногими ракообразными, насекомыми и паукообразными. Жаброногие раки в желудочно-кишечных трактах сига были репрезентированы представителями родов босмин и хидорусов. Насекомые включали личинок и имаго отряда двукрылых, ручейников, поденок и веснянок. Класс паукообразные в пищевых комках рыб был представлен единственным семейством – водяными клещами. Незначительно в пищевом спектре сига встречались представители еще двух типов: моллюсков и круглых червей (табл. 1). Из моллюсков отмечены лишь представители класса двустворчатых семейства сферииды. Общую картину пищевого спектра дополняли колониальные сине-зеленые водоросли семейства ностоковые.

Общая встречаемость кормовых объектов в желудочно-кишечных трактах рыб (F , %). Практически во всех пищевых комках сегов отмечались личинки двукрылых, представленные в основном семействами хирономид, мокрецов и мух-береговушек (рис. 2). Помимо насекомых сиг активно питался двустворчатыми моллюсками, встречавшимися у 58,3 % обследованных рыб. У 77,1 % рыб в желудочно-кишечных трактах обнаружены ностоковые

Таблица 1. Состав пищевого комка в желудках сига-пыжьяна и ряпушки в р. Уса в осенний период

Table 1. The composition of the bolus in the stomachs of the whitefish (pizhyan) and least cisco in the Usa River in the autumn

Компонент Constituent	Вид рыб Fish species		Компонент Constituent	Вид рыб Fish species	
	сиг whitefish	ряпушка least cisco		сиг whitefish	ряпушка least cisco
Coleoptera (жесткокрылые) im. Coleoptera (beetles) im.	+	-	Chironomidae (комары-звонцы) pp. Chironomidae (lake fly) pp.	+	+
Notonectidae (гладышевые) im. Notonectidae (backswimmers) im.	-	+	Simuliidae (мошки) pp. Simuliidae (blackfly) pp.	-	+
Ichneumonidae (наездники) im. Ichneumonidae (ichneumons fly) im.	-	+	Nematoda (круглые черви) Nematoda (nematodes)	+	+
Chironomidae (комары-звонцы) im. Chironomidae (chironomids) im.	+	+	Ostracoda (ракушковые) Ostracoda (seed shrimp)	+	-
Muscidae (настоящие мухи) im. Muscidae (muscid fly) im.	-	+	Araneae (пауки) Araneae (spider)	-	+
Мycetophilidae (грибные комары) im. Mycetophilidae (fungus gnats) im.	-	+	Hydrachnidae (водяные клещи) Hydrachnidae (water mites)	+	-
Simuliidae (мошки) im. Simuliidae (black fly) im.	-	+	Bosminidae (босминовые) Bosminidae (water fleas)	+	-
Прочие Insecta im. Other Insecta im.	+	+	Chydoridae (хидорусовые) Chydoridae (water fleas)	+	-
Plecoptera (веснянки) lv. Plecoptera (stone fly) lv.	+	+	Sphaeriidae (сфереиды) Sphaeriidae (bivalve molluysks)	+	-
Trichoptera (ручейники) lv. Trichoptera (caddis fly) lv.	+	+	Nostocaceae (ностоковые) Nostocaceae (cyanobacteria)	+	-
Ephemeroptera (поденки) lv. Ephemeroptera (may fly) lv.	+	+	Неперевариваемые частицы Indigestible particles	+	+
Ceratopogonidae (мокрецы) lv. Ceratopogonidae (black gnats) lv.	+	-	Средний индекс наполнения, ‰ Mean stomach fullness, ‰	71,5	28,5
Chironomidae (комары-звонцы) lv. Chironomidae (lake fly) lv.	+	+	Количество рыб, экз. Fish number, ind.	48	56
Ephydriidae (мухи-береговушки) lv. Ephydriidae (shore fly) lv.	+	+			

Примечание. Здесь и далее: lv. – larva (личинки), im. – imago (взрослые насекомые), pp. – pupa (куколки).

Note. Here in after: lv. – larva (larvae), im. – imago (adult insects), pp. – pupa (pupae).

сине-зеленые водоросли. Из других групп организмов следует отметить паукообразных, включенных в питание у 20,8 % сигов, а также личинок веснянок (16,7 %), ручейников (14,6 %) и фрагменты тел взрослых насекомых (22,9 %). Попадание остальных организмов наблюдалось гораздо реже, и их доля составляла не более чем 10,0 % от всех проанализированных проб.

Общая доля каждого компонента пищи по массе (P, %). Состав пищевого комка сига-пыжьяна более чем на две трети (у 69,0 % особей) состоял из личинок водных насекомых, их куколки и имаго встречались значительно реже – 1,3 и 0,5 % соответственно (рис. 3). Среди личиночных форм преобладали представители отряда двукрылых (62,8 %), в котором большую долю занимали хирономиды (60,0 %), а представители семейств мокрецов и мух-береговушек составляли по 1,4 % каждый. Дру-

гие отряды насекомых были представлены в меньшей степени: веснянки – 3,4 %, ручейники – 1,7 %, поденки – 1,0 %. К второстепенным компонентам в питании сига можно отнести двустворчатых моллюсков – 8,2 %. Незначительные показатели имели паукообразные, жаброногие ракообразные и круглые черви – соответственно 0,04; 0,0002 и 0,001 % от массы пищевых объектов. В желудочно-кишечных трактах рыб содержалось в среднем 15,3 % сине-зеленых водорослевых колоний. Кроме того, отдельные особи при наличии других кормов предпочитали употреблять исключительно водоросли, доля которых в пищевом комке достигала 99,0 %. Неперевариваемые частицы, попавшие в желудочно-кишечный тракт вместе с пищей, составили в сумме 5,6 %.

Общий индекс относительной значимости. Анализ индекса относительной значимости кормовых объектов (IR) показал, что

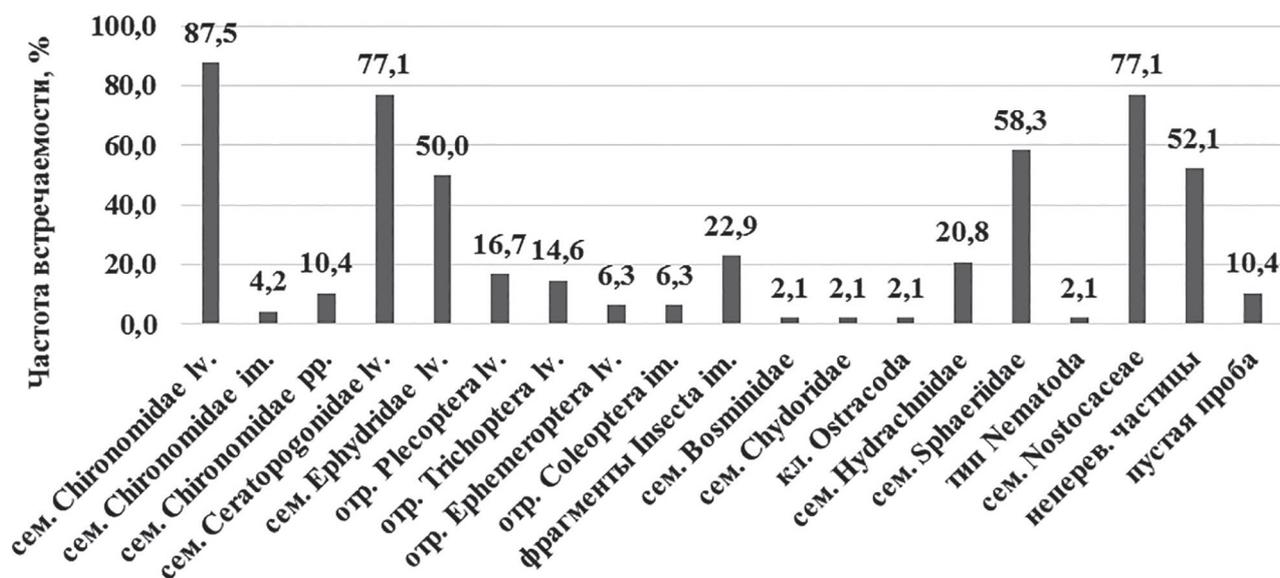


Рис. 2. Общая частота встречаемости пищевых объектов (F, %) в желудочно-кишечных трактах сига-пыжьяна в р. Уса в осенний период

Fig. 2. The total frequency of occurrence of food objects (F, %) in the gastrointestinal tracts of the whitefish (pizhyan) in the Usa River in the autumn

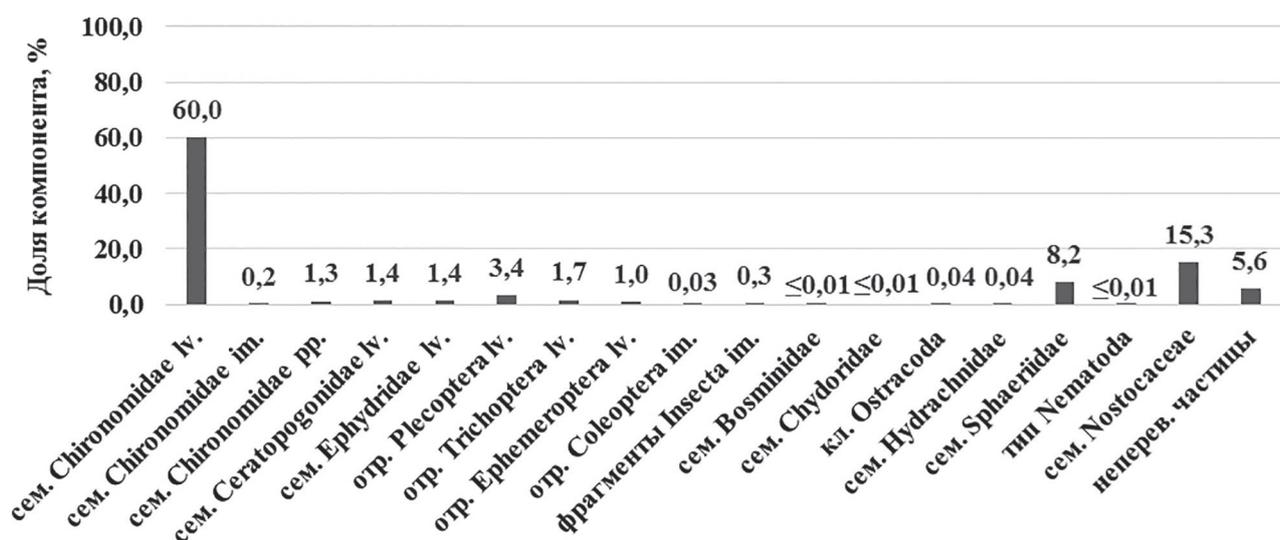


Рис. 3. Общая доля по массе пищевых объектов (P, %) в желудочно-кишечных трактах сига-пыжьяна в р. Уса в осенний период

Fig. 3. The total portion of food objects by weight (P, %) in the gastrointestinal tracts of the whitefish (pizhyan) in the Usa River in the autumn

наибольшее его значение в питании сига-пыжьяна в нижнем течении р. Уса в осенний период 2016 г. имели водные личинки насекомых семейства Chironomidae (IR = 70,1 %). Следует отметить высокие показатели индекса относительно колониальных водорослей (15,7 %) и моллюсков из семейства Sphaeriidae (6,4 %). IR других групп организмов был незначительным (рис. 4).

Тождественность значений индекса относительной значимости и общей доли компонентов

по массе позволяет анализировать возрастные изменения, используя лишь один из этих показателей. В нашей работе для сравнения использовались значения общей доли компонента по массе.

Возрастные изменения в питании сига. Доля личинок насекомых в желудочно-кишечном тракте единственного пойманного нами сеголетка (FL – 11,0 см) составила 82,3 % (в основном представители семейства Chironomidae – 73,8 %) (рис. 5). Среди зоопланктонных

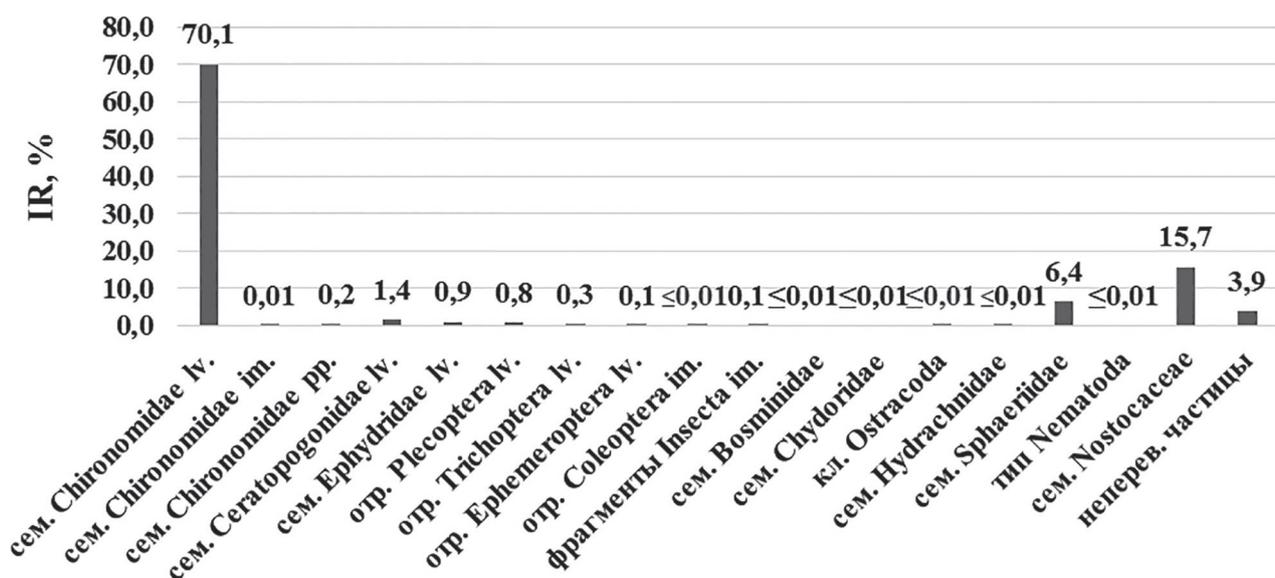


Рис. 4. Значение различных кормовых объектов в питании сига-пыжьяна в р. Уса в осенний период по индексу относительной значимости (IR)

Fig. 4. The importance of various food objects in the feeding of the whitefish (pizhyan) in the Usa River in the autumn according to the index of relative importance (IR)

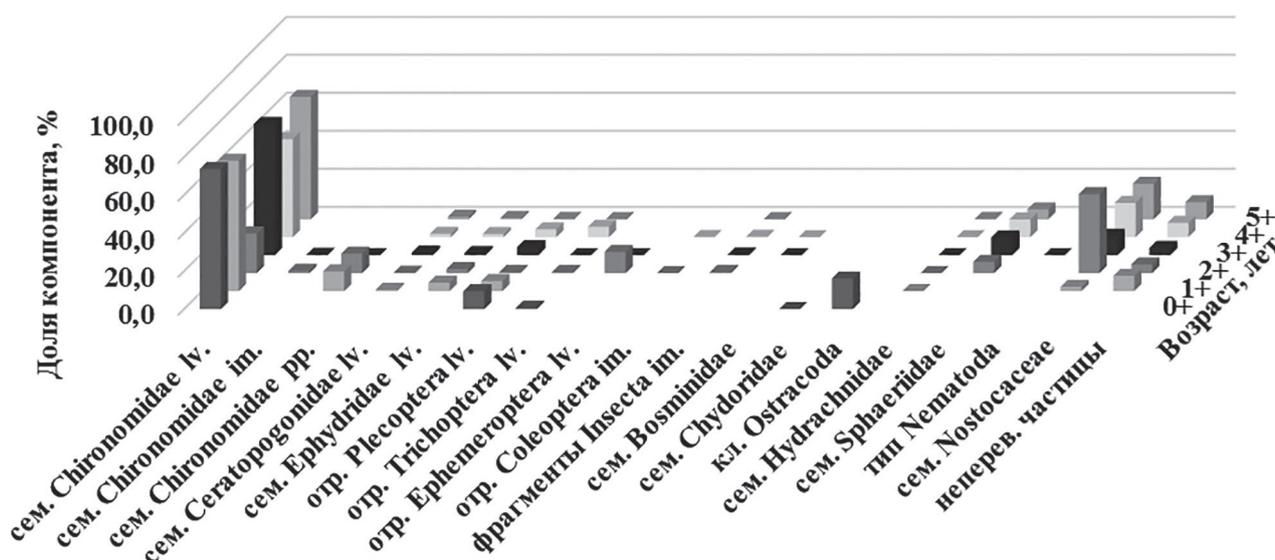


Рис. 5. Возрастные изменения в питании сига-пыжьяна в р. Уса в осенний период

Fig. 5. Age changes in the feeding of the whitefish (pizhyan) in the Usa River in the autumn

организмов отмечены только ракушковые рачки – 16,1 %. У рыб в возрасте 1+ с размерными показателями FL 14,9–16,8 ($16,3 \pm 0,3$) см основную долю пищевого комка составляют бентосные организмы – насекомые (89,7 %; Chironomidae – 79,1 %) в личиночной стадии и стадии куколки. Значение личинок насекомых других групп было невелико и составляло в сумме 10,6 %. В питании сига этой возрастной группы впервые появляются колониальные сине-зеленые водоросли (2,3 %). Их попадание в желудочно-кишечный тракт сига, вероятно,

носит случайный характер, т. к. оболочка колонии практически не переваривается и компонент удаляется из организма рыбы в неповрежденном виде.

У сига возрастной группы 2+, имеющего показатели FL 16,9–20,0 ($18,5 \pm 0,3$) см, в желудках впервые попадают двустворчатые моллюски (5,9 % от массы пищевого комка), доля сине-зеленых водорослей увеличивается до 41,6 %. Доля насекомых, включающих все стадии развития, в желудочно-кишечных трактах сига, напротив, уменьшается до 47,7 %.

Рыбы возрастных групп 3+, 4+, 5+, показатели *FL* которых составили 19,2–25,9 (23,2 ± 0,5), 25,0–26,6 (25,5 ± 0,3) и 25,0–30,6 (27,8 ± 2,8) см соответственно, имеют схожие пищевые спектры и их значения. Основную долю по массе пищевого комка у рыб трех указанных возрастных групп также составляют бентосные организмы, представленные насекомыми (67,0–76,1 %) (см. рис. 5). Второстепенным компонентом желудочно-кишечного тракта можно считать моллюсков, их значения варьировали в пределах от 5,2 до 9,4 %. Показатели колониальных водорослей колебались от 10,3 до 18,7 %. Попадание прочих пищевых объектов незначительное. Наименьшее значение индекса наполнения желудочно-кишечного тракта наблюдалось у сеголетка и составило 11,5 ‰. У рыб старших возрастных групп показатели изменялись мало – от 43,3 до 59,8 ‰. Исключение составляет выборка рыб в возрасте 4+, где значение индекса составило 101,8 ‰. Средний показатель по всей выборке – 57,2 ‰.

Ряпушка

В наших выборках ряпушка была представлена тремя возрастными группами – от 1+ до 3+ и имела следующие размерно-массовые показатели: *FL* 15,1–21,1 (среднее 17,7 ± 0,2) см, масса 28,0–88,0 (среднее 48,2 ± 1,6) г. По литературным данным, количество жаберных тычинок у ряпушки в р. Уса может варьировать от 37 до 47, причем у полупроходной формы распределение частоты этого признака смещено в большую сторону (более 60 % особей с количеством тычинок 41–44), а у туводной – в меньшую. При этом около 70 % рыб имеют показатели 40–42 тычинки [Туманов и др., 2013].

Общий состав пищевого комка. В период проведения исследований состав пищи ряпушки состоял из 16 групп беспозвоночных на разных стадиях развития, включая фрагменты тел взрослых насекомых, а также неперевариваемые частицы (см. табл. 1). Наиболее широко в пищевом спектре ряпушки были представлены членистоногие – классами насекомых и паукообразных соответственно. Первый из них включал представителей отряда двукрылых во всех стадиях развития, взрослые формы отрядов полужесткокрылых и перепончатокрылых, а также личиночные формы отрядов ручейников, поденок и веснянок. Класс паукообразных был представлен одним отрядом пауков.

Общая встречаемость кормовых объектов в желудках рыб (F, %). В питании у 80 % ряпушек отмечались насекомые в стадии има-

го, представленные в основном мошками и мицетофилами (грибные комары). Наездники и гладышевые встречались значительно реже – в 8,9 и 3,6 % желудков соответственно. Среди личиночных форм отмечены насекомые из 5 групп: хирономиды (21,4 %), мухи-береговушки (7,1 %), поденки (19,6 %), веснянки (10,7 %) и ручейники (37,5 %). Из других групп организмов следует отметить пауков, встречавшихся в 21,4 % пищевых комков, а также единичные попадания круглых червей (3,6 %). Среди насекомых в стадии рира представители хирономид и мошек отмечены в 3,6 и 1,8 % из всех осмотренных желудочно-кишечных трактов соответственно. В половине желудочно-кишечных трактов находились фрагменты тел взрослых насекомых, таксономическую принадлежность которых определить не удалось (рис. 6).

Общая доля каждого компонента пищи по массе (P, %). Состав пищевого комка желудочно-кишечных трактов ряпушки на три четверти (72,8 %) состоял из взрослых насекомых в стадии имаго, обитающих в основном в воздушной среде (рис. 7). Среди насекомых этой группы преобладали двукрылые (51,3 %), представленные мошками – 43,0 %, мицетофилами – 8,0 %, настоящими мухами – 0,2 % и комарами-звонцами – 0,07 %. Доли в питании ряпушки настоящих наездников и гладышевых составляли лишь по 0,7 и 0,2 % от массы пищевого комка соответственно. Доля фрагментов тел насекомых в сумме составила 20,6 %. Водные личинки насекомых играли в питании ряпушки в осенний период значительно меньшую роль, составляя лишь 24,1 % от содержимого ее желудочно-кишечных трактов. Среди личиночных форм преобладали ручейники, включавшие одно семейство гидропсихидовых – 21,2 %. Кроме того, в пищевом комке ряпушки отмечены личинки веснянок и поденок, доля которых составляла 0,7 и 1,7 % соответственно. Личинки двукрылых насекомых в питании ряпушки встречались крайне редко и составляли в сумме всего 0,5 %, на представителей в стадии куколки этого отряда в сумме приходилось около 1,4 % (см. рис. 7). Доля пауков в питании ряпушки была незначительной – всего 0,8 %.

Общий индекс относительной значимости. Анализ индекса относительной значимости кормовых объектов (IR) показал, что наибольшее его значение в питании ряпушки в нижнем течении р. Уса в осенний период принадлежит мошкам в стадии имаго (54,4 %) (рис. 8). Следует отметить высокие показатели IR ручейников, представленных семейством гидропсихидовых (16,1 %) и двукрылых из семейства мицетофиловых (7,5 %). Неопреде-

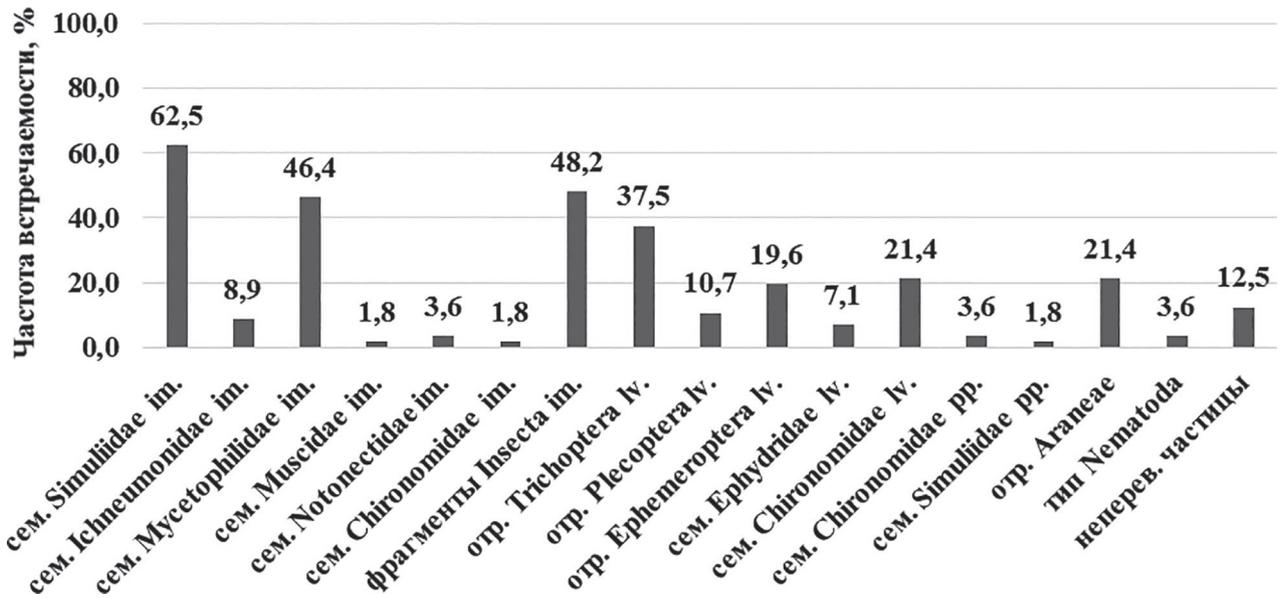


Рис. 6. Общая частота встречаемости пищевых объектов (F, %) в желудочно-кишечных трактах ряпушки в р. Уса в осенний период

Fig. 6. The total frequency of occurrence of food objects (F, %) in the gastrointestinal tracts of the least cisco in the Usa River in the autumn

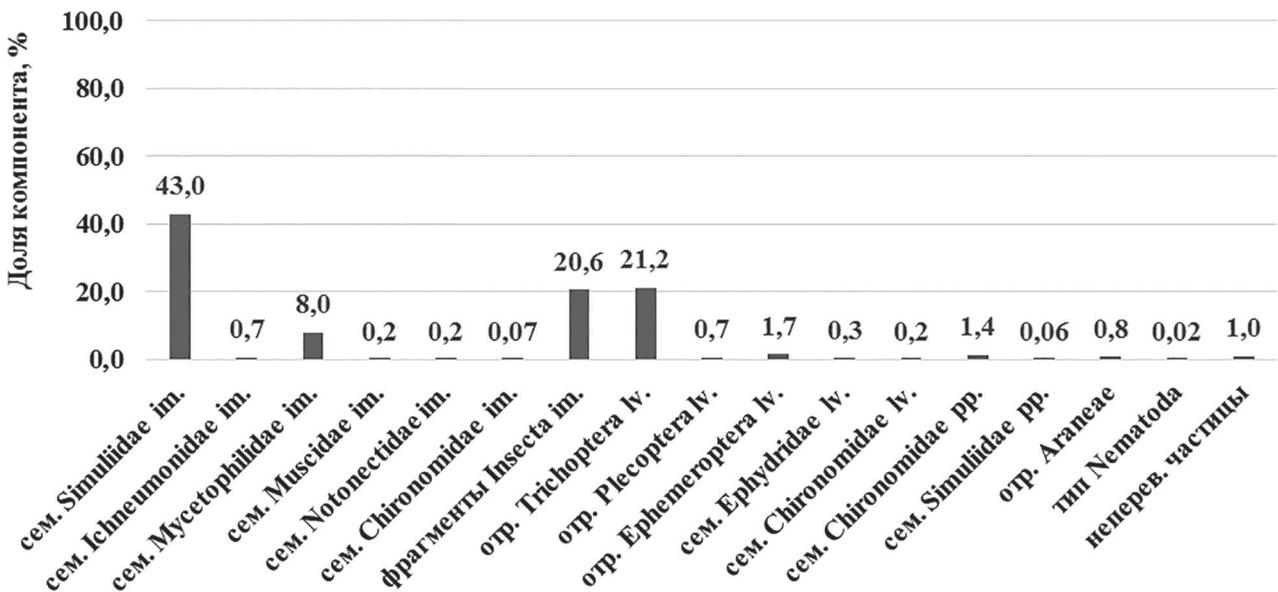


Рис. 7. Общая доля по массе пищевых объектов (P, %) в желудочно-кишечных трактах ряпушки в р. Уса в осенний период

Fig. 7. The total proportion of food objects by weight (P, %) in the gastrointestinal tracts of the least cisco in the Usa River in the autumn

ляемая часть фрагментов тел взрослых насекомых составила 20,1 %. Сумма всех значений индекса IR других групп организмов составила около 1,8 %. Как и в случае с сигом, значения индексов относительной значимости и общей доли компонентов по массе оказались тождественны (см. рис. 7 и 8), что позволяет использовать для анализа возрастных изменений любой из представленных показателей (нами был

выбран показатель, отражающий общую долю компонентов по массе).

Возрастные изменения в питании. Проведенный нами анализ возрастных особенностей в питании ряпушки включал в себя выборку, в которой присутствовали особи, принадлежащие к трем возрастным группам (от 1+ до 3+).

В характере питания ряпушки разных возрастных групп сложно выявить какую-либо за-

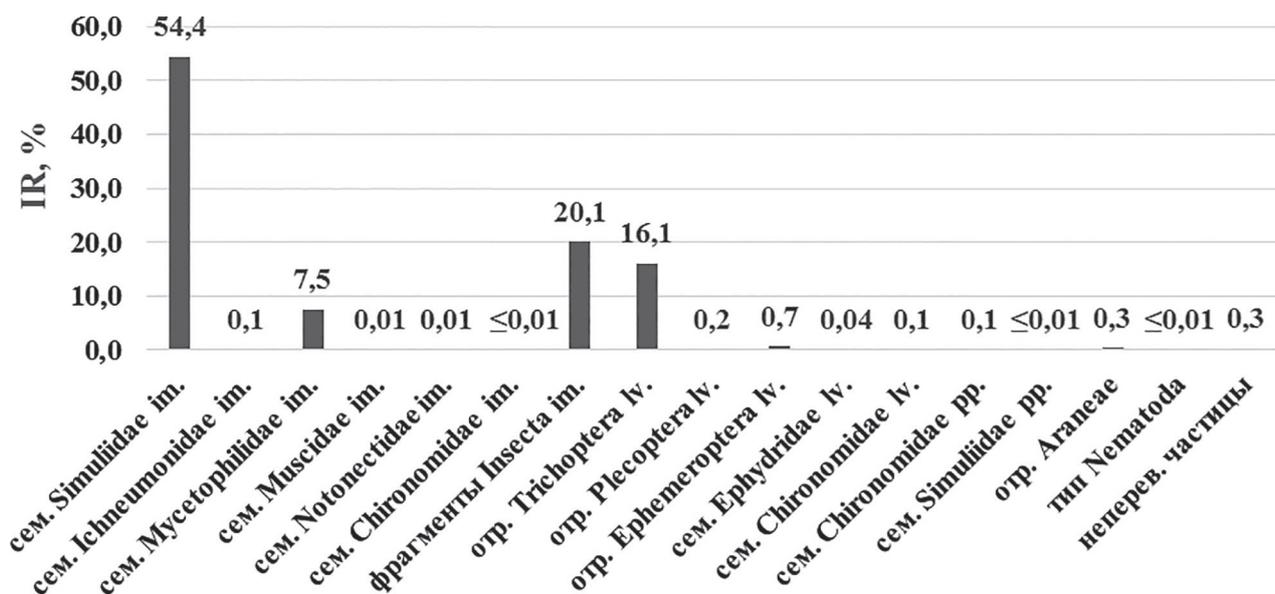


Рис. 8. Значение различных кормовых объектов в питании ряпушки в р. Уса по IR (индекс относительной значимости) в осенний период

Fig. 8. The importance of various food objects in the feeding of the least cisco in the Usa River by IR (relative importance index) in the autumn

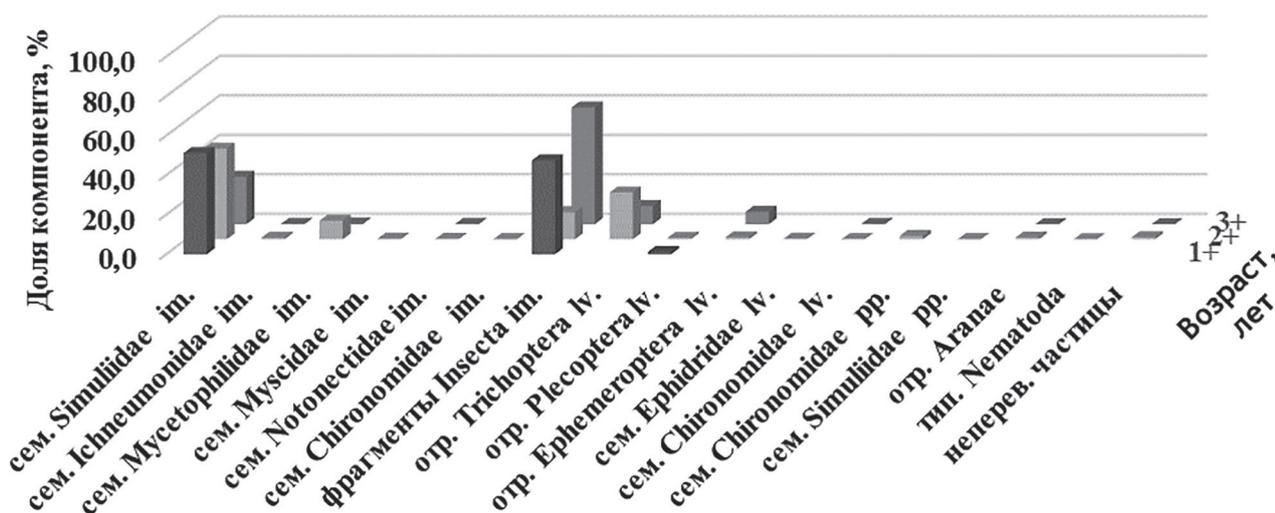


Рис. 9. Возрастные изменения в питании ряпушки в р. Уса в осенний период

Fig. 9. Age changes in the feeding of the least cisco in the Usa River in the autumn

висимость. Широта спектра зависела скорее от репрезентативности выборки, чем от предпочтений к тому или иному виду корма. Основу питания всех возрастных групп составляли насекомые в стадии imago, принимая значения от 70,3 % у трехлетних особей до 98,7 % у годовиков (рис. 9), доля мошек при этом составляла от 24,1 до 51,2 % соответственно. Высокие значения доли мошек в пищевом комке объясняются тем, что рыба потребляет их в момент вылета из воды после метаморфоза. Также значительную долю в пищевом комке составили фрагменты тел взрослых насекомых, но определить их таксономическую принад-

лежность оказалось затруднительно (по всей видимости, большую их часть можно отнести к мошкам).

Особенность питания двухлетней ряпушки характеризовалась высокой долей миктофил, составляющих 9,8 % (см. рис. 9). Доля прочих насекомых в имагинальной стадии в питании рыб всех возрастных групп была незначительна и изменялась в пределах 1,0 %. Среди насекомых в личиночной стадии основную часть составляли личинки ручейников, отмеченные у рыб в возрасте 2+ и 3+, принимая значения 23,7 и 9,2 % соответственно. Дополнительным компонентом питания у трех-

Таблица 2. Индексы пищевого сходства СП [Шорыгин, 1952] и перекрытия пищевых ниш C_λ [Horn, 1966] у сига и ряпушки в р. Уса в осенний период

Table 2. Indices of food similarity of the whitefish species [Shorygin, 1952] and overlapping of food niches C_λ [Horn, 1966] in the whitefish and least cisco in the Usa River in the autumn

Виды рыб Fish species	Сиг Whitefish	Индекс перекрытия пищевых ниш C_λ Niche Overlap Index C_λ
		Ряпушка Least cisco
Сиг Whitefish		0,05
Ряпушка Least cisco	6,7	

Индекс пищевого сходства СП
SP – food similarity index

летних особей можно считать личинок поденок (6,3 %). Значения остальных групп насекомых не превышали 1,0 %. Комары-звонцы и мошки в стадии рира составили в сумме всего 1,8 %. Относительная однородность пищевого спектра как в качественном, так и в количественном выражении (если принять допущение, что большая часть неопределенных насекомых относится к мошкам) у данного вида может быть связана с тем, что крайние размерные показатели рыбы изменяются в незначительных пределах (колебания составляют 6,0 см).

Индекс наполнения желудочно-кишечного тракта с увеличением возраста варьировал слабо, в пределах 21,3–31,3 ‰. Среднее значение по возрастным группам всей выборки составило 29,4 ‰.

Межвидовые пищевые отношения сига-пыжьяна и ряпушки

По результатам анализа общего характера питания сига и ряпушки в осенний период в р. Уса рассмотрены трофические связи, затрагивающие их пищевые взаимоотношения.

Рассчитанные индексы пищевого сходства и перекрытия пищевых ниш у данных видов рыб представлены в таблице 2.

Анализ питания рыб выявил очень слабую степень сходства пищевых спектров у сига и ряпушки (СП равен 6,7; C_λ – 0,05). Несмотря на то что оба вида при необходимости легко переключаются на доступные типы кормовых объектов, их различия в питании значительны. И если сиг эффективно питается как эпибентосными, так и эндобентосными организмами, то ряпушка потребляет бентосные организмы не так активно, предпочитая амфибиотических насекомых в момент их массового вылета, а также воздушных насекомых и других членистоногих, упавших в воду или смытых с берега (рис. 10).

Заключение

Выполненные исследования показали, что при оценке питания рыб могут быть использованы такие показатели, как доля компонента от общей массы (P, %) и индекс относительной значимости (IR).

В ходе проведенного анализа качественного и количественного состава пищи малотычинкового сига-пыжьяна и печорской ряпушки р. Уса в осенний период было обнаружено, что их пищевой рацион включает 23 группы беспозвоночных, сине-зеленые водоросли, а также непереваренные остатки, представленные частицами грунта и высшей водной растительностью. Характерной особенностью питания исследованных рыб является преобладание амфибиотических насекомых, личинки которых представляют собой бентосные формы, а взрослые насекомые ведут наземно-воздушный образ жизни. В качестве наиболее многочисленного компонента в питании сига-пыжьяна выступают личинки насекомых (69,0 % от массы пищевого комка), среди которых преобладают комары-звонцы – 60,0 %. В питании ряпушки доля личинок насекомых также занимает значительное место – 24,1 %. Использование нехарактерного бентосного типа питания у ряпушки более целесообразно при недостаточном развитии зоопланктонных организмов в водных объектах [Бочкарев, Зуйкова, 2009; Berezina et al., 2018]. Основную же долю в питании ряпушки составляют взрослые насекомые (72,8 %), среди которых преобладают мошки – 43,0 %. Потребление насекомых в момент их вылета после метаморфоза или же пролетающих близко от поверхности воды в осенний период – явление довольно обычное и подтверждается результатами работ других исследователей [Рубцов, 1962; Соловкина, 1962].

Возрастные изменения в питании выявлены только у сига-пыжьяна. Единственный сеголе-

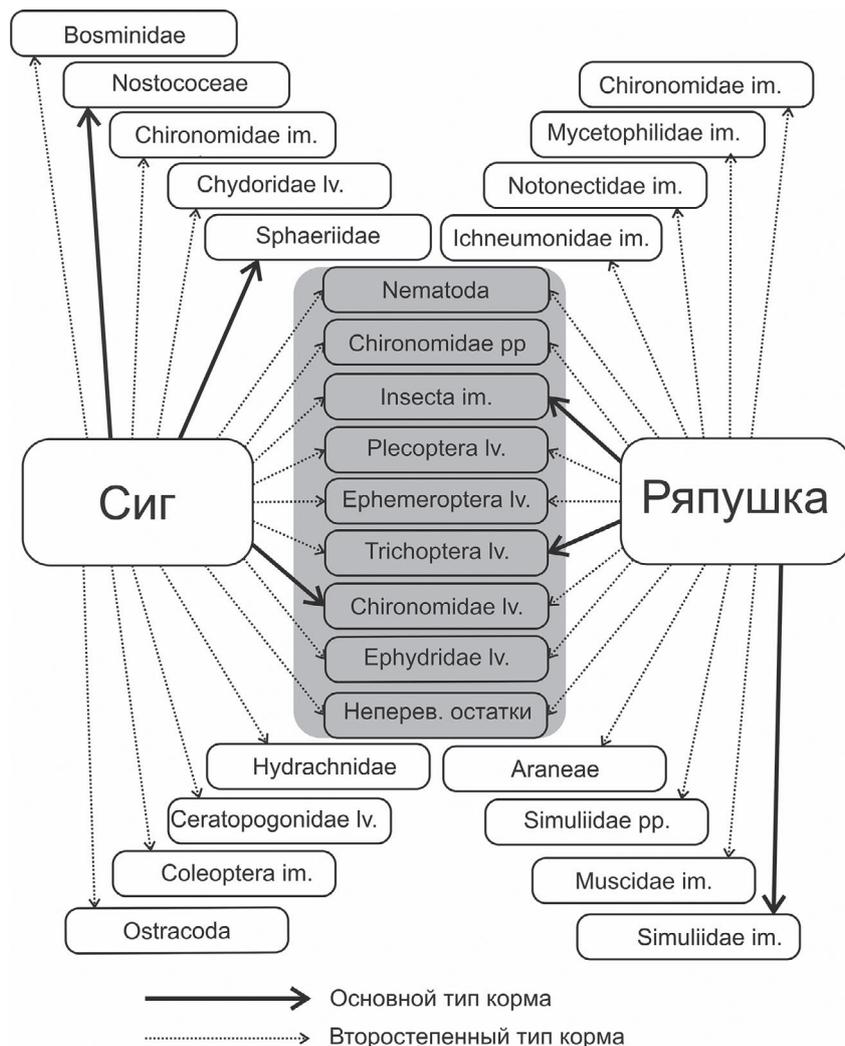


Рис. 10. Схема пищевых связей сига и ряпушки в р. Уса в осенний период

Fig. 10. Food relations of the whitefish (pizhyan) and least cisco in the Usa River in the autumn

ток, пойманный в осенний период, уже практически полностью перешел с планктонного типа питания на бентосный, однако это связано скорее с низкой численностью зоопланктона в осенний период, чем с предпочтением молоди потреблять этот тип корма. Старшие возрастные группы используют бентосные организмы в качестве основного пищевого компонента. Двустворчатые моллюски, являющиеся крупными и жесткими объектами, впервые появляются в желудках рыб в возрасте 2+. Увеличение доли моллюсков по мере роста сига отмечалось и в работах других исследователей [Шубина, 2009]. В питании сига-пыжьяна всех возрастных групп в р. Уса преобладали водные личинки насекомых, при этом главными компонентами являются личинки хирономид. Сине-зеленые водоросли, по всей видимости, по-

дают в желудочно-кишечный тракт рыбы как сопутствующий объект. Двустворчатые моллюски являются второстепенными кормовыми объектами. Паукообразные, ракообразные, круглые черви, составляющие в сумме сотые доли процента от массы пищевого комка, не играют важной роли в питании рыб в осенний период.

Возрастные изменения в питании ряпушки связаны в большей степени с репрезентативностью выборки, чем с возрастными особенностями. Основными компонентами питания ряпушки во всех возрастных группах являются взрослые насекомые, а у рыб старших возрастов встречаются их водные личинки. Во всех возрастных группах преобладают мошки в стадии имаго, у ряпушки старших возрастов значительную долю составляют личинки ручейников. Доля паукообразных, круглых червей, а также

неперевариваемых частиц в сумме не превышает 2,0 %.

Результаты исследования трофических связей у сига-пыжьяна и печорской ряпушки в р. Уса в осенний период показали, что пищевая конкуренция у этих видов очень слабая, о чем свидетельствуют низкие значения индексов перекрытия пищевых ниш и пищевого сходства. Это объясняется тем, что, несмотря на проявление эврифагии у исследуемых видов, спектр их питания перекрывается незначительно. Сиг остается типичным бентофагом, питающимся в основном личинками комаров-звонцов. Ряпушка в условиях сезонного снижения количества зоопланктонных организмов переходит на питание взрослыми насекомыми, вылетающими из водной среды после метаморфоза или пролетающими над поверхностью водоема, и в меньшей степени водными личинками, обитающими на поверхности грунта или субстрата.

Исследование выполнено при поддержке бюджетного финансирования в рамках плана ресурсных исследований ПИПРО (Госконтракт № 28–01/2014, госработа 4/1) и государственной темы ФНИР (№ 0332-2019-0001), № гос. регистрации АААА-А19-119011690119-9.

Авторы выражают благодарность к. б. н. Е. М. Зубовой, сотруднику ИППЭС РАН, за конструктивную критику и замечания, высказанные при подготовке научной работы.

Литература

- Берг Л. С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 1. 466 с.
- Бочкарев Н. А., Зуйкова Е. И.* Популяционная структура сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, *Coregonidae*) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (Республика Тыва) // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 1. С. 47–60.
- Власова Т. А.* Химизм поверхностных вод бассейна р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 16–37.
- Зверева О. С.* Бассейн р. Усы (физико-географический очерк) // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Наука, 1962а. С. 4–15.
- Зверева О. С.* Гидробиологическая характеристика р. Усы и озер ее долины // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962б. С. 38–88.
- Козьмин А. К.* О фенотипической изменчивости печорского сига-пыжьяна // Тр. ВНИРО. 1971. Т. 86. С. 118–130.
- Лукин А. А., Даувальтер В. А., Новоселов А. П.* Экосистема Печоры в современных условиях. Апатиты: КНЦ РАН, 2000. 192 с.
- Мамаев Б. М.* Определитель насекомых по личинкам. М.: Просвещение, 1972. 400 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях.* М.: Наука, 1979. 291 с.
- Новиков П. И.* О нахождении сигов балтийско-морского происхождения в западной части бассейна Белого моря // Изв. Карело-Финск. фил. АН СССР. 1951. № 1. С. 89–91.
- Новоселов А. П.* Пищевые отношения интродуцированной пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) (Coregonidae) с аборигенными представителями рыбной части сообществ в озерных и речных условиях Архангельской области // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 3. С. 458–465.
- Новоселов А. П.* Размерно-возрастной состав, питание и распределение сига *Coregonus lavaretus* в период летнего нагула в дельте реки Северной Двины и приустьевого взморья // Там же. 2000. Т. 40, № 2. С. 212–218.
- Новоселов А. П.* Распространение сиговых рыб в озерах Архангельской области // Биологические проблемы Севера. Современные проблемы сиговых рыб. Ч. 1. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 23–37.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий.* СПб.: Наука, 2000. Т. 4. 997 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР.* Л.: Наука, 1970а. Т. 5. Ч. 2. 945 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР.* Л.: Наука, 1970б. Т. 5. Ч. 1. 945 с.
- Попова О. А.* Питание и пищевые взаимоотношения судака, окуня и ерша в водоемах разных широт // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 93–112.
- Попова О. А., Решетников Ю. С.* О комплексных индексах при изучении питания рыб // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51, вып. 5. С. 712–717.
- Протопопов Н. К.* Морфологическая характеристика и структура популяции сига-пыжьяна реки Печоры // Биология и промысел рыб в разнотипных водоемах Северо-Запада. Л.: ГосНИОРХ, 1983. С. 103–127.
- Решетников Ю. С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Рубцов И. А.* Мошки в пище рыб из бассейна р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 264–268.
- Сендек Д. С.* Филогенетический анализ сиговых рыб сем. Coregonidae методом белкового электрофореза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 2000. 22 с.
- Сидоров Г. П.* Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1974. 164 с.
- Соловкина Л. Н.* Рыбы среднего и нижнего течения р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 88–136.
- Туманов М. Д., Воробьев Д. С., Мартынов В. Г.* Сиговые рыбы нижнего течения р. Усы в условиях техногенного загрязнения. Томск: Изд-во Томск. унта, 2013. 204 с.
- Шорыгин А. А.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря (осетровых, карповых,

бычковых, окуневых и хищных сельдей). М.: Пищепромиздат, 1952. 267 с.

Штакльберг А. А. Определитель мух европейской части СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. 742 с.

Шубина В. Н. Питание сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) в водоемах Печорского бассейна // Вестн. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. 2009. № 4. С. 18–21.

Berezina N. A., Strelnikova A. P., Maximov A. A. The benthos as the basis of vendace, *Coregonus albu-*

la, and perch, *Perca fluviatilis*, diets in an oligotrophic sub-Arctic lake // Polar Biol. 2018. No. 41. P. 1789–1799.

Horn H. S. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies // Amer. Natur. 1966. Vol. 100. P. 419–424.

Wallace R. K. An assessment of diet-overlap indexes // Trans. Amer. Fish. Soc. 1981. Vol. 110. P. 2–76.

Поступила в редакцию 13.02.2020

References

Berg L. S. Ryby presnykh vod SSSR i sopredel'nykh stran [Freshwater fish of the USSR and neighboring countries]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1948. Vol. 1. 466 p.

Bochkarev N. A., Zuikova E. I. Populyatsionnaya struktura siga-pyzh'yana (*Coregonus lavaretus pidschian*, *Coregonidae*) v ozerakh Todzhinskoi kotloviny i v verkhnem techenii reki Bol'shoi Enisei (Respublika Tyva) [The population structure of the Ob whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*, *Coregonidae*) in the lakes of the Todzhinskaya Depression and in the upper current of the Big Yenisei River (Republic of Tyva)]. *Zool. zhurn.* [Zool. J.]. 2009. Vol. 88, no. 1. P. 47–60.

Koz'min A. K. O fenotipicheskoi izmenchivosti pechorskogo siga-pyzh'yana [On the phenotypic variability of the Pechora pizhyan]. *Tr. VNIRO* [Trudy VNIRO]. 1971. Vol. 86. P. 118–130.

Lukin A. A., Dauval'ter V. A., Novoselov A. P. Ekosistema Pechory v sovremennykh usloviyakh [The Pechora ecosystem in the present conditions]. Apatity: KNTs RAN, 2000. 192 p.

Mamaev B. M. Opredelitel' nasekomykh po lichinkam [Identification guide to insects by larvae]. Moscow: Prosveshchenie, 1972. 400 p.

Metodicheskoe posobie po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnoshenii ryb v estestvennykh usloviyakh [A guide for studying fish feeding and food relationships in vivo]. Moscow: Nauka, 1979. 291 p.

Novikov P. I. O nakhozhenii sigov baltiiskomorskogo proiskhozhdeniya v zapadnoi chasti basseina Belogo morya [On whitefish species of the Baltic origin found in the western part of the White Sea basin]. *Izv. Karelo-Finsk. fil. AN SSSR* [Proceed. Karelo-Fin. Br. AS USSR]. 1951. No. 1. P. 89–91.

Novoselov A. P. Pishchevye otnosheniya introdutsirovannoi pelyadi *Coregonus peled* (Gmelin) (*Coregonidae*) s aborigennymi predstavitel'yami rybnoi chasti soobshchestv v ozernykh i rechnykh usloviyakh Arkhangel'skoi oblasti [Food relations of the introduced peled *Coregonus peled* (Gmelin) (*Coregonidae*) with aboriginal representatives of the fish part of communities in lake and river conditions of the Arkhangel'sk Region]. *Vopr. ikhtiol.* [Iss. Ichthyol.]. 1987. Vol. 27, iss. 3. P. 458–465.

Novoselov A. P. Razmerno-vozzrastnoi sostav, pitanie i raspredelenie siga *Coregonus lavaretus* v period letnego nagula v del'te reki Severnoi Dviny i priust'evogo vzmor'ya [Size-age composition, feeding, and distribution of whitefish *Coregonus lavaretus* during the summer feeding season in the delta of the Northern Dvina River and the estuary seaside]. *Vopr. ikhtiol.* [Iss. Ichthyol.]. 2000. Vol. 40, no. 2. P. 212–218.

Novoselov A. P. Rasprostranenie sigovykh ryb v ozerakh Arkhangel'skoi oblasti [Distribution of whitefish species in lakes of the Arkhangel'sk Region]. *Biol. probl. Severa. Sovr. probl. sigovykh ryb* [Biol. problems of the North. The present-day probl. of the whitefish species]. Pt. 1. Vladivostok: DVO AN SSSR, 1991. P. 23–37.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii [Identification guide to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories]. St. Petersburg: Nauka, 2000. Vol. 4. 997 p.

Opredelitel' nasekomykh evropeiskoi chasti SSSR [Identification guide to insects of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1970a. Vol. 5. Pt. 2. 945 p.

Opredelitel' nasekomykh evropeiskoi chasti SSSR [Identification guide to insects of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1970b. Vol. 5. Pt. 1. 945 p.

Popova O. A. Pitanie i pishchevye vzaimootnosheniya sudaka, okunya i ersha v vodoemakh raznykh shirot [Feeding and food relations between pikeperch, perch and ruffe in water bodies of different latitudes]. *Izmenchivost' ryb presnovodnykh ekosistem* [Variability of freshwater ecosystem fish]. Moscow: Nauka, 1979. P. 93–112.

Popova O. A., Reshetnikov Yu. S. O kompleksnykh indeksakh pri izuchenii pitaniya ryb [On complex indices in the study of fish feeding]. *Vopr. ikhtiol.* [J. Ichthyol.]. 2011. Vol. 51, iss. 5. P. 712–717.

Protopopov N. K. Morfologicheskaya kharakteristika i struktura populyatsii siga-pyzh'yana reki Pechory [Morphological characteristics and structure of the pizhyan population of the Pechora River]. *Biol. i promysel ryb v raznotipnykh vodoemakh Severo-Zapada* [Biol. and fishing in different types of water bodies of the North-West]. Leningrad: GosNIORKh, 1983. P. 103–127.

Reshetnikov Yu. S. Ekologiya i sistematika sigovykh ryb [Ecology and taxonomy of the whitefish species]. Moscow: Nauka, 1980. 301 p.

Rubtsov I. A. Moshki v pishche ryb iz basseina r. Usy [Blackfly in fish food from the Usa River basin]. *Ryby basseina r. Usy i ikh kormovye resursy* [Fish species of the Usa River basin and their food supply]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1962. P. 264–268.

Sendek D. S. Filogeneticheskii analiz sigovykh ryb sem. *Coregonidae* metodom belkovogo elektroforeza [Phylogenetic analysis of the whitefish species from the *Coregonidae* family by protein electrophoresis]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg: GosNIORKh, 2000. 22 p.

Shorygin A. A. Pitaniye i pishchevye vzaimootnosheniya ryb Kaspiiskogo morya (osetrovykh, karpovykh, bychkovykh, okunevykh i khishchnykh sel'dei) [Feeding and food relations of fish species of the Caspian Sea (sturgeon, cyprinidae, goby, perch, and predatory herring)]. Moscow: Pishchepromizdat, 1952. 267 p.

Shtakl'berg A. A. Opredelitel' mukh evropeiskoi chasti SSSR [Identification guide to flies of the European part of the USSR]. Leningrad: AN SSSR, 1933. 742 p.

Shubina V. N. Pitaniye siga-pyzh'yana *Coregonus lavaretus* pidschian (Gmelin) v vodoemakh Pechorskogo basseina [Feeding of the Ob whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the water bodies of the Pechora basin]. *Vestnik IB Komi NTs UrO RAN* [Vestnik Inst. Biol., Komi SC UB RAS]. 2009. No. 4. P. 18–21.

Sidorov G. P. Rybnye resursy Bol'shezemel'skoi tundry [Fish resources of the Bolshezemel'skaya Tundra]. Leningrad: Nauka, 1974. 164 p.

Solovkina L. N. Ryby srednego i nizhnego techeniya r. Usy [Fish of the middle and lower currents of the Usa River]. *Ryby basseina r. Usy i ikh kormovye resursy* [Fish species of the Usa River basin and their food supply]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1962. P. 88–136.

Tumanov M. D., Vorob'ev D. S., Martynov V. G. Sigovye ryby nizhnego techeniya r. Usy v usloviyakh tekhnogenogo zagryazneniya [Whitefish species in the lower currents of the Usa River in the conditions of the technogenic pollution]. Tomsk: Tomsk. un-t, 2013. 204 p.

Vlasova T. A. Khimizm poverkhnostnykh vod basseina r. Usy [Chemism of the surface waters in the Usa River basin]. *Ryby basseina r. Usy i ikh kormovye resursy* [Fish species of the river basin and their food supply]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1962. P. 16–37.

Zvereva O. S. Bassein r. Usy (fiziko-geograficheskii ocherk) [The Usa River basin (physical-geographical outline)]. *Ryby basseina r. Usy i ikh kormovye resursy* [Fish species of the Usa River basin and their food supply]. Moscow; Leningrad: Nauka, 1962a. P. 4–15.

Zvereva O. S. Gidrobiologicheskaya kharakteristika r. Usy i ozer ee doliny [Hydrobiological characteristics of the Usa River and lakes of its valley]. *Ryby basseina r. Usy i ikh kormovye resursy* [Fish species of the Usa River basin and their food supply]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1962b. P. 38–88.

Berezina N. A., Strelnikova A. P., Maximov A. A. The benthos as the basis of vendace, *Coregonus albus*, and perch, *Perca fluviatilis*, diets in an oligotrophic sub-Arctic lake. *Polar Biol.* 2018. No. 41. P. 1789–1799.

Horn H. S. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *Amer. Natur.* 1966. Vol. 100. P. 419–424.

Wallace R. K. An assessment of diet-overlap indexes. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1981. Vol. 110. P. 2–76.

Received February 13, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Боровской Алексей Викторович

специалист
Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича)
ул. Урицкого, 17, Архангельск, Россия, 163002
эл. почта: borovskoy@pinro.ru, axelli@yandex.ru
тел.: 89115630427

Новоселов Александр Павлович

директор, д. б. н.
Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н. П. Лавёрова РАН
наб. Северной Двины, 23, Архангельск, Россия, 163000
эл. почта: alexander.novoselov@rambler.ru
тел.: (8182) 276944

CONTRIBUTORS:

Borovskoy, Aleksey

Polar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (PINRO named after N. M. Knipovich)
17 Uritsky St., 163002 Arkhangelsk, Russia
e-mail: borovskoy@pinro.ru, axelli@yandex.ru
tel.: +79115630427

Novoselov, Alexander

Federal Center for Integrated Arctic Research,
Russian Academy of Sciences
23 Nab. Severnoy Dviny, 163000 Arkhangelsk, Russia
e-mail: alexander.novoselov@rambler.ru
tel.: (8182) 276944