

На правах рукописи

Котельникова Валентина Сергеевна

**ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ
РУССКОЙ БЫСТРЯНКИ (*ALBURNOIDES ROSSICUS*)
В ВОДОТОКАХ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

03.02.10 – Гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2020

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук.

Научный руководитель: **Голубков Сергей Михайлович,**
доктор биологических наук, член-корреспондент РАН

Официальные оппоненты: **Щербина Георгий Харлампиевич,**
доктор биологических наук,
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, главный научный сотрудник лаборатории экологии водных беспозвоночных

Барышев Игорь Александрович,
кандидат биологических наук,
Институт биологии – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук», старший научный сотрудник лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Защита состоится «__» _____ 2020 года в ____ часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.03 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук по адресу: 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Зоологического института РАН, <https://www.zin.ru>

Автореферат разослан «__» _____ 2020 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Петрова Екатерина Анатольевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. В водных экосистемах трофические связи имеют большое значение, составляя основу их структурно-функциональной организации. Благодаря им организмы разных видов объединяются в сравнительно стабильные сообщества разных масштабов.

Трофические взаимоотношения представителей сообществ донных организмов и ихтиоценозов в водотоках очень многогранны и малоизучены, так как экосистемы такого типа весьма динамично организованы. В данной работе предполагалось количественно оценить такие взаимоотношения на примере русской быстрянки. Данные о питании рыб в сопоставлении с составом кормовых объектов и уровнем развития сообществ континентальных водоёмов немногочисленны.

Род *Alburnoides* Jeitteles, 1861 (быстрянки), включающий значительное количество видов, широко распространен в Европе. Быстрянки формируют большие скопления в населенных ими реках, часто превосходя по численности всех прочих рыб в ихтиоценозах. Поэтому представители этого рода являются важным элементом трофической цепи многих рек. Кроме того, велика индикаторная роль этих видов, остро реагирующих как на изменение гидрологических параметров водотока, так и на его загрязнение (Ручин, 2007, 2013; Bogutskaya, Coad, 2009a; Raikova-Petrova et al., 2011). В настоящее время возрос интерес к представителям рода *Alburnoides*, как к важнейшему компоненту экосистем текущих вод.

В последние годы увеличивается число находок популяций русской быстрянки в бассейнах рек Каспийского и Балтийского морей. Это связано с расширением и детализацией исследований, проводимых на малых и средних реках, и необходимостью оценки роли непромысловых видов рыб в структуре и функционировании реобиомов.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы – выявление трофических связей русской быстрянки *Alburnoides rossicus* Berg, 1924 в водотоках восточной части Европейской России.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- 1) изучить состав и количественное развитие донных биоценозов водотоков, населенных русской быстрянкой;
- 2) установить таксономический состав пищи русской быстрянки и количественно охарактеризовать её питание в исследуемых водотоках;
- 3) установить закономерности питания и пищевого поведения русской быстрянки;
- 4) определить роль отдельных компонентов биоценозов рек разного типа в питании русской быстрянки в восточной части ареала.

Научная новизна. Впервые получены данные о качественных и количественных характеристиках питания русской быстрянки *Alburnoides rossicus* малых, средних и крупных рек бассейна Камы на территории Пермского края, Удмуртской Республики, Республики Башкортостан и за его

пределами: в бассейне Верхней Волги – Республики Марий Эл, в бассейне Нижней Волги – Республики Татарстан. Впервые исследована суточная и сезонная изменчивость питания русской быстрянки при сопоставлении спектров питания с составом зообентоса и сиртона. Впервые проанализирована взаимосвязь параметров питания с морфологическими особенностями у этого вида рыб.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты, полученные в ходе работы, вносят вклад в изучение систематики, распространения и трофических связей малоизученного представителя карповых рыб – русской быстрянки. Результаты исследований важны для общей оценки состояния биологических ресурсов и характеристики особенностей функционирования биологических сообществ в водотоках. Сведения, представленные в работе, могут быть использованы в высших учебных заведениях при чтении спецкурсов по гидробиологии, ихтиологии, аквакультуре.

Положения, выносимые на защиту.

1. По типу питания русская быстрянка преимущественно зоофаг. В условиях ритрала в питании русской быстрянки основное значение имеют аллохтонные беспозвоночные – наземно-воздушные насекомые. В условиях потамали – автохтонные беспозвоночные, в основном амфибиотические насекомые.
2. Питание русской быстрянки не зависит от пола, но зависит от возраста и онтогенетической стадии развития.
3. Суточная ритмика питания русской быстрянки связана с наличием и поведением пищевых объектов, в основном с выходом в дрейфт бентосных животных. Пищевая активность рыб в течение суток зависит от возраста, а также от качества и количества сопутствующих объектов – водорослей, песка и детрита.
4. В сезонной динамике питания имеется четко выраженное изменение спектра питания русской быстрянки в связи со сменой состава гидробионтов в бентосе и сиртоне. Количество и масса потреблённых животных компонентов остаются постоянными на протяжении летне-осеннего сезона.

Личный вклад автора. Автор диссертационной работы принимал активное участие во всех этапах проведения работы. При непосредственном участии автора в период с 2010 по 2017 гг. проведён сбор гидробиологического и ихтиологического материала. Автором осуществлена обработка основной части собранного материала: зообентоса, ихтиофауны и материалов по питанию рыб. Анализ, теоретическое обобщение полученных данных, подготовка публикаций, формулирование положений и выводов выполнены автором.

Апробация результатов. Результаты работы были представлены на шести конференциях, две из которых являлись международными: Научно-практической конференции «Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование» (Пермь, 2013); 15-ой Школе-конференции молодых учёных «Биология внутренних вод» (Борок, 2013); 2-ой Всероссийской школе-конференции «Экосистемы малых рек:

биоразнообразии, экология, охрана» (Борок, 2014); Международной научной конференции «Рыбохозяйственные водоёмы России. Фундаментальные и прикладные исследования» (Санкт-Петербург, 2014); 5-ой Международной конференции «Функционирование и динамика водных экосистем в условиях климатических изменений и антропогенных воздействий» (Санкт-Петербург, 2015); Межрегиональной научно-практической конференции «Красная книга как объект государственной экологической экспертизы», (Пермь, 2015). Также результаты были представлены на семинарах лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН РАН и заседаниях Пермского отделения Всероссийского гидробиологического общества при Российской академии наук.

Публикации. Основные положения диссертации изложены в 14 публикациях, из них 4 – в изданиях из списка ВАК.

Объём и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, 11 приложений и списка цитируемой литературы, включающего 173 источника, в том числе 46 иностранных. Работа изложена на 264 страницах, проиллюстрирована 11 рисунками и 65 таблицами.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю д.б.н., чл.-корр. С.М. Голубкову за руководство, критический просмотр рукописи и ценные замечания. Автор глубоко признателен руководителю Пермского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («ПермНИРО») к.б.н. А.Г. Мельниковой за предоставленную возможность выполнения исследования, а также своим коллегам С.П. Огородову, В.В. Безматерных, Е.Ю. Крайневу, Н.А. Мартыненко («ПермНИРО») и к.б.н. М.А. Бакланову (ПГНИУ) за активное участие в сборе и обработке материала. Отдельная благодарность д.б.н., проф. А.В. Балускину и З.В. Жидкову (ЗИН РАН) за возможность проведения рентгенографического анализа. Автор благодарен д.б.н. А.О. Беньковскому (ИПЭЭ РАН) и к.б.н. А.А. Прокину (ИБВВ РАН) за помощь в определении жесткокрылых. Автор искренне благодарен к.б.н. Е.В. Балускиной (ЗИН РАН) и к.б.н. Н.Г. Богуцкой за плодотворные дискуссии. Особую признательность выражаю своему учителю к.б.н. И.В. Поздееву за критические замечания, ценные консультации и постоянную поддержку в ходе выполнения работы на всех этапах.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе рассмотрены морфологические и экологические особенности русской быстрянки и ближайшего вида – обыкновенной быстрянки, их таксономическое положение и распространение. Проанализированы диагностические признаки русской и обыкновенной быстрянок по литературным и оригинальным данным. На основе литературных данных приведён аннотированный список видов рода *Alburnoides* (быстрянки).

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

В главе на основании литературных и собственных данных приведена физико-географическая характеристика района исследования и гидрологическая характеристика изученных биотопов рек. В ходе выполнения работы на предмет наличия русской быстрянки было обследовано 38 водотоков, где по литературным данным должен присутствовать этот вид. Наличие *A. rossicus* подтверждено в 15 водотоках. Материал был отобран в семи водотоках (рис. 1).

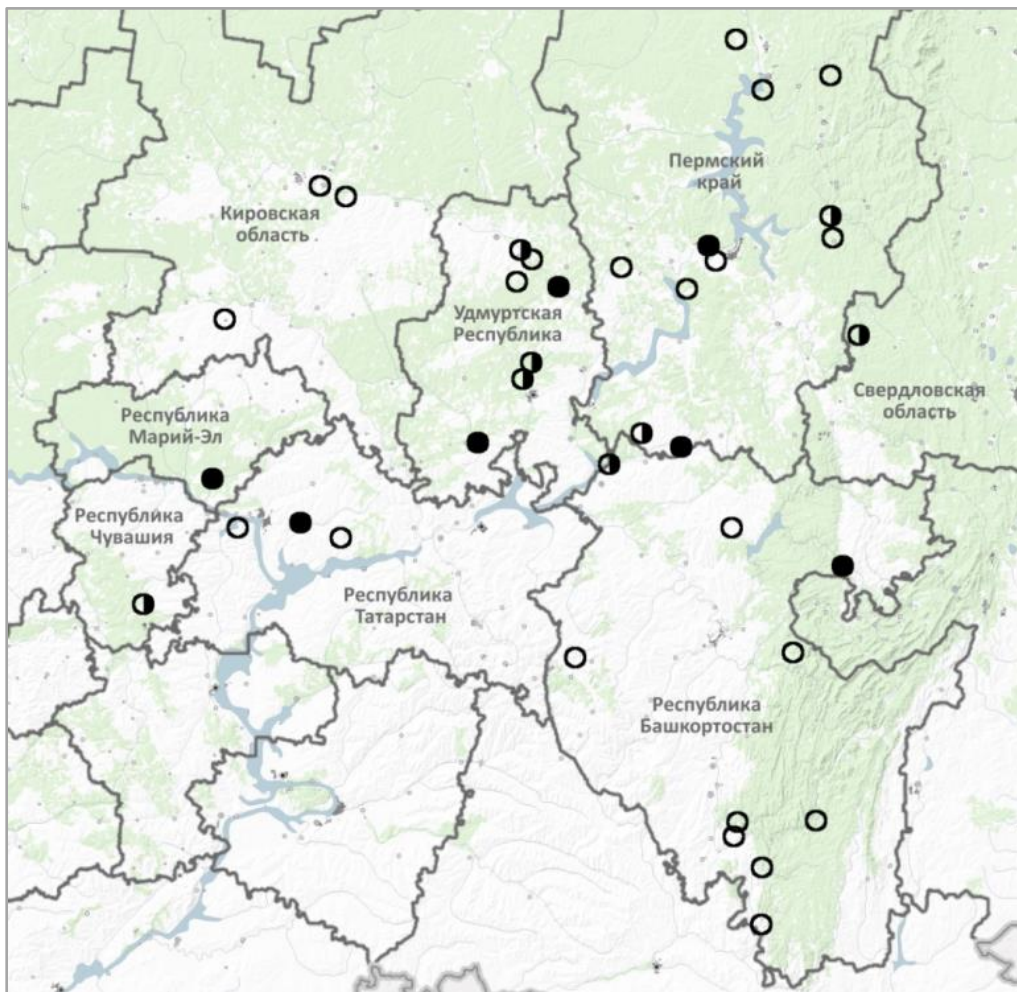


Рисунок 1. Карта-схема района проведения работ:

○ – отсутствие *A. rossicus*; ◐ – наличие *A. rossicus*; ● – места отбора материала

Проведенные исследования показали, что русская быстрянка обитает в реках, значительно различающихся по гидрологическим параметрам: крупных, средних и малых водотоках, с разной длиной, площадью водосбора, скоростью течения, глубиной и т.д. При этом, во всех водотоках быстрянка занимает однотипные биотопы: перекаты с песчано-гравийно-галечным дном, глубинами 0.3–0.7 м и скоростями течения в межень от 0.1 м/с в рипали и до 1.0 м/с в медиали. Во всех водотоках исследованные перекаты в течение вегетационного периода обильно зарастают зелёными нитчатыми водорослями и высшей водной растительностью.

По гидрологическим и гидробиологическим параметрам исследованные участки рек можно разделить на три типа:

- Ритраль: р. Буй. Высокие скорости течения (до 1.0 м/с), значительная затенённость русла с шириной 5–13 м и глубинами 0.3–0.5 м. Большое количество древесной растительности на обрывистых берегах.
- Потамаль малых и средних водотоков: р. Вала, р. Ласьва, р. Мёша, р. Илеть. Глубоко врезанное русло (10–25 м) с ярко-выраженным стрежнем и преобладающими глубинами 0.5–0.7 м. Скорости течения – 0.2–0.5 м/с.
- Потамаль крупных водотоков: р. Чепца и р. Юрюзань. Довольно широкие участки (20–70 м) без ярко-выраженного стрежня. Преобладающие глубины – 0.3–0.5 м. Скорости течения – 0.2–0.7 м/с.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили пробы фитопланктона и фитоперифитона (6), зоопланктона (76), зообентоса (78), сиртона (43), ихтиофауны (15), а также особи русской быстрянки *A. rossicus* (1004) для изучения их питания, отобранные в период 2010–2017 гг. в ходе экспедиционных и стационарных исследований на реках бассейна Камы, а также в реках бассейна Верхней и Нижней Волги. Материал был собран в семи водотоках пяти субъектов РФ: р. Ласьва и р. Буй (Пермский край), р. Чепца и р. Вала (Удмуртская Республика), р. Юрюзань (Республика Башкортостан), р. Мёша (Республика Татарстан), р. Илеть (Республика Марий Эл) (рис. 1).

Для сбора ихтиофауны, в том числе проб на питание рыб, были использованы активные орудия лова: электролов ЭЛЛОР-2 и мальковые неводки. Материал, собранный активными орудиями лова даёт полное представление о питании рыб в момент вылова.

В каждом водотоке были взяты особи быстрянки для видовой идентификации по остеологическим параметрам: общее число позвонков, число позвонков в преддорсальном, туловищном и хвостовом отделах, а также число ветвистых лучей в непарных плавниках. Изучение остеологических признаков велось с использованием рентгенографической установки в лаборатории ихтиологии ЗИН РАН. Анализ скелетных структур осуществлялся автором визуально по тотальным цифровым рентгеновским снимкам (рис. 2).

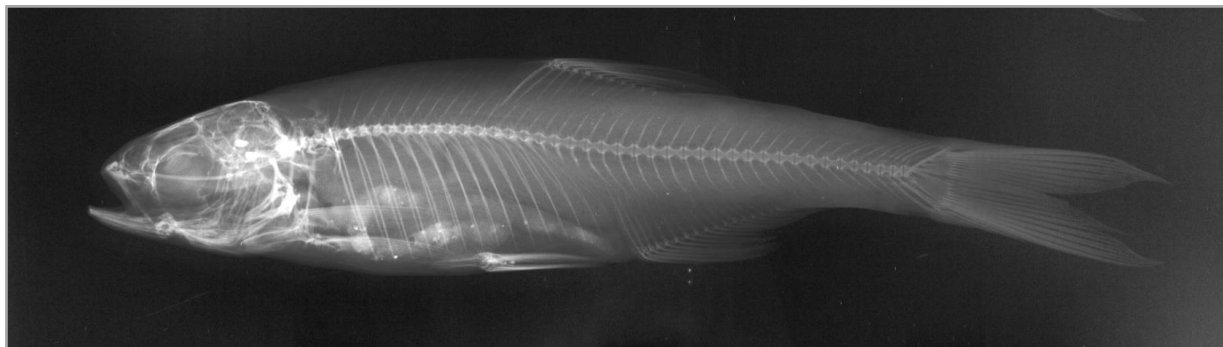


Рисунок 2. Рентгенографический снимок *Alburnoides rossicus* р. Чепца (фото автора).

У всех особей, взятых для изучения питания, проводился полный биологический анализ (ПБА). В него входила общая длина рыбы, длина тела рыбы до конца чешуйного покрова, масса рыбы, масса рыбы без внутренностей, возраст, пол и стадия зрелости.

Для выявления взаимосвязи морфологических характеристик с качественными и количественными параметрами питания (фактической массой пищевого комка (ФМПК), восстановленной массой пищевого комка (ВМПК), общим индексом наполнения (ОИН) кишечника, общим индексом потребления (ОИП) пищи, количеством потреблённых беспозвоночных, восстановленной массой отдельных компонентов пищевого спектра) была использована наиболее изученная популяция р. Чепца ($n=491$). Всего было проанализировано 54 морфометрических признака: 40 пластических и 14 меристических.

Сбор и обработка гидробиологических и ихтиологических проб проведена при непосредственном участии автора по общепринятым методикам. Фитопланктон и фитоперифитон: Методические рекомендации ..., 1984, Комулайнен, 2003. Зоопланктон: Методические рекомендации ..., 1982. Зообентос: Методика изучения ..., 1975, Методические рекомендации ..., 1983, Методические рекомендации ..., 1984. Дрифт донных беспозвоночных: Богатов, 2005. Ихтиофауна: Hubbs, Lagler, 1958, Правдин, 1966, Методические указания ..., 1986, Методические указания ..., 1990. Пробы рыб на питание: Правдин, 1966, Боруцкий, 1974, Методическое пособие ..., 1974, Методика изучения ..., 1975.

Определение видового состава фитопланктона и фитоперифитона, зоопланктона и сиртона проводилось специалистами Пермского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («ПермНИРО»): заместителем руководителя филиала, к.б.н. И.В. Поздеевым – сиртон; лаборантом лаборатории пресноводных экосистем Н.А. Мартыненко – фитопланктон и фитоперифитон, старшим специалистом лаборатории водных биоресурсов Е.Ю. Крайневым – зоопланктон. Обработка проб зообентоса, ихтиофауны и проб на питание быстрянки проводилась автором.

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, 1974). Массу тела личинок хирономид в питании рыб для видов, отсутствующих в гидробиологических пробах, восстанавливали по ширине головной капсулы по уравнению Е.В. Балускиной (Балускина, 1987).

Для характеристики накормленности рыб в конкретный момент времени был рассчитан общий индекс наполнения (ОИН) кишечника, для характеристики относительной интенсивности питания рыб – общий индекс потребления (ОИП) пищи (Боруцкий, 1974).

Количественная оценка избирательности питания рыб проведена при помощи индекса элективности (избирательности) питания (E) В.С. Ивлева. $E = -1 < 0$ – отрицательная элективность компонента; $E = 0 < +1$ – положительная элективность; $E = 0$ – отсутствие элективности (Ивлев, 1955).

Значение каждого компонента питания оценивалось по индексу относительной значимости (*IR*) (Попова, Решетников, 2011).

Степень перекрытия пищевых ниш разных сравниваемых групп рассчитана по индексу Мориситы-Хорна (*cλ*) (Horn, 1966): $c\lambda = 0$ при полном различии пищевых ниш и $c\lambda = 1$ при полном их совпадении. Значение индекса > 0.6 , расценивалось как биологически значимое перекрытие пищевых ниш (Wallace, 1981).

Статистическая обработка. Расчёт индекса Мориситы-Хорна, статистических критериев и их анализ проведён в среде R версии 3.4.3 (R Core Team, 2018). Для оценки статистической значимости различий по параметрам питания онтогенетических, половых и возрастных групп рыб, а также в суточной, сезонной динамике питания использован дисперсионный анализ с помощью функции *aov()* пакета (*stats*). Существенными считались различия при уровне значимости $p < 0.05$. Для попарного сравнения использован критерий Тьюки с помощью функции *TukeyHSD()* пакета (*stats*). Для выяснения связи между параметрами питания и морфологическими характеристиками рыб – линейная регрессия с помощью функции *lm()* пакета (*stats*). Для качественной оценки тесноты связи использована шкала Чеддока (Chaddock, 1925). Для расчёта индекса Мориситы-Хорна использована функция *similarity* (Шитиков, Розенберг, 2013), для нахождения стандартной ошибки индекса использован метод бутстрепа на основе 1000 итераций.

ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЯ РУССКОЙ БЫСТРЯНКИ

Показатели меристических и остеологических параметров *A. rossicus* всех исследованных водотоков совпадают с литературными данными для этого вида и значительно отличаются от показателей других видов рода *Alburnoides*. Сравнение рыб исследованных выборок по 24 пластическим характеристикам (в пропорции от стандартной длины) выявило, что особи быстрянки разных водотоков идентичны по размерам и по морфологическим показателям.

Анализа материала по 40 пластическим признакам русской быстрянки р. Чепца показал, что с возрастом общие пропорции тела рыб не менялись. Все проанализированные признаки шести возрастных групп (от 0+ до 5+) находились в одних и тех же интервалах значений отношения к тем или иным показателям (стандартная длина тела, длина головы, межглазничное расстояние, длина хвостового стебля, высота тела, высота жаберной крышки). Это свидетельствует о постоянной форме тела у *A. rossicus* в возрасте от сеголеток до шестилеток, при различных линейно-весовых параметрах.

В целом, уравнение регрессии, описывающее зависимость массы от длины русской быстрянки, по полученным данным, имеет вид:

$$W = 0.013L^{3.116}, R^2 = 0.9985.$$

Показатель степени близкий к 3.0 показывает, что у русской быстрянки наблюдается изометрический рост, который характеризуется пропорциональным увеличением частей тела с течением времени.

ГЛАВА 5. ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЦЕНОЗОВ ВОДОТОКОВ

Альгофлора исследованных участков рек была довольно разнообразна и включала от 51 до 103 таксонов. Большинство из них относилось к диатомовым водорослям. Важным компонентом альгофлоры биотопа, занимаемого быстрянкой, выступали нитчатые зелёные водоросли р. *Ulothrix*, реже – р. *Cladophora*, формирующие обильные заросли. В июне – первой половине июля их количество было минимальным, а распространение – локальным, но к середине августа они достигали максимальной вегетации и превосходили по площади зарастания высшую водную растительность. К середине сентября заросли водорослей сильно заиливались и сносились течением, отрываясь от субстрата.

Настоящая планктофауна на перекатах, занимаемых русской быстрянкой, отсутствовала и была сформирована небольшим кругом видов (13 видами коловраток, 6 видами ветвистоусых раков, неидентифицированными науплиальными и копеподитными стадиями развития веслоногих раков) преимущественно литорального комплекса, а их численность и биомасса были крайне низкими. Основной группой выступали виды, тяготеющие к придонным и прибрежным биотопам, а также к зарослям высшей водной растительности на вышележащих плёсовых участках изученных рек. Такие низкие показатели разнообразия и количественного развития характерны для сообществ ритрала и перекатов потамали, где высокие скорости течения воды и их турбулентный характер мешают развитию зоопланктона.

В донных сообществах биотопов, занимаемых русской быстрянкой, зарегистрирован 171 вид из олигохет, пиявок, двустворчатых моллюсков, брюхоногих моллюсков и насекомых. В отдельных реках на указанных биотопах отмечено от 10 до 95 видов донных животных. Наибольшим видовым богатством отличались хирономиды – 59, подёнки – 18 и ручейники – 17 видов. Преобладающая группа видов зообентонтов включала реофильные формы, приуроченные к жёстким грунтам, где они занимали как собственно поверхность субстрата, так и маты прикрепленных водорослей.

Наибольшую частоту встречаемости (более 50%) в донных сообществах биотопов имели личинки подёнки *Caenis macrura* Stephens, 1835, ручейников *Hydropsyche contubernalis* McLachlan, 1865 и *Psychomyia pusilla* Fabricius, 1781, клопа *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1794), комара-болотницы *Hexatoma bicolor* Meigen, 1818 и хирономиды *Polypedilum scalaenum* (Schrank, 1803).

Видовое богатство дрифтующих донных беспозвоночных, изученное на примере р. Чепца в Удмуртской Республике, составило 109 видов и надвидовых таксонов. Средние численность и биомасса сиртона составили 19.0 тыс.экз./($m^2 \cdot сутки$) и 14.77 г/($m^2 \cdot сутки$). Наибольшую долю в биомассе в среднем за период исследования создавали подёнки (45%), хирономиды и ручейники, наибольшую численность сиртона обеспечивали хирономиды, подёнки, мошки и олигохеты.

В суточной динамике дрефта донных беспозвоночных отмечены следующие закономерности. В утренние и дневные часы (06:00–18:00) сиртон

отсутствовал или характеризовался минимальными численностью и биомассой. Во втором случае в составе сиртона преобладали хирономиды, меньшее значение имели подёнки, ручейники и олигохеты. Начало массового выхода в дрейфт наблюдалось примерно за час до захода солнца. Наибольшие численность и биомасса дрейфующих беспозвоночных отмечены в период с 21:00 до 02:00 часов ночи с максимумом в полночь. Окончание массового выхода донных животных в поток происходило за 1–2 часа до восхода солнца.

В составе сообществ рыб в условиях ритрала по численности и биомассе доминировал вид бореального предгорного комплекса (речной голянь *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758)), а русская быстрянка занимала позицию субдоминанта. В условиях потамали преобладали виды понто-каспийского пресноводного комплекса (быстрянка или быстрянка в группе с голавлём *Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758)). Таким образом, основу рыбных сообществ исследованных участков формировали оксиреофильные виды. Численность русской быстрянки имела очень тесную связь с численностью обыкновенной щуки *Esox lucius* Linnaeus, 1758 ($R^2 = 0.83$). По нашим данным, быстрянка в р. Чепца являлась её постоянным объектом питания.

ГЛАВА 6. КАЧЕСТВЕННЫЕ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПАРАМЕТРЫ ПИТАНИЯ РУССКОЙ БЫСТРЯНКИ

6.1. Общая характеристика спектра питания русской быстрянки

Пищевой спектр разных популяций русской быстрянки состоял из довольно большого количества компонентов – от 29 до 81. Часть из них приходилась на растительные остатки, относящиеся к пяти отделам: диатомовые водоросли, зелёные водоросли, харовые водоросли, мохообразные, покрытосеменные. Также единично были отмечены неидентифицированные представители цианопрокариот.

Среди растительных компонентов большую роль играли нитчатые зелёные водоросли родов *Ulothrix* и *Cladophora*. В среднем они имели от 29% до 92% индекса относительной значимости в содержимом пищеварительных трактов рыб разных популяций. Растительные компоненты не являлись непосредственно объектами питания быстрянки, но в больших количествах потреблялись рыбами вместе с альгофильными видами животных. Все растительные остатки в пищеварительных трактах русской быстрянки имели вид целых неразрушенных клеток с хлорофиллом независимо от их местоположения в кишечнике (от глотки к анусу). Это означает, что они не усваивались в процессе пищеварения.

Среди животных компонентов в питании русской быстрянки были представлены беспозвоночные, относящиеся к трём классам: малоцетинковые черви, паукообразные и насекомые. Среди последних были обнаружены представители разных стадий развития водных (личинки, имаго), амфибиотических (личинки, куколки, имаго) и наземно-воздушных (личинки, имаго) насекомых, относящиеся к 12 отрядам: подёнки, стрекозы, веснянки,

равнокрылые, полужесткокрылые, ручейники, трипсы, жесткокрылые, чешуекрылые, большекрылые, перепончатокрылые и двукрылые. Среди насекомых наибольшее значение в питании быстрянки (в соответствии с величинами индексов элективности и относительной значимости) играли представители трёх групп – подёнки, ручейники и двукрылые.

Наиболее высокую избирательность в питании быстрянка проявляла по отношению к подёнкам рода *Baetis* (*Baetis buceratus* Eaton, 1870, *Baetis muticus* (Linnaeus, 1758), *Baetis rhodani* (Pictet, 1843), *Baetis vernus* Curtis, 1834). Величина индекса элективности быстрянки по отношению к данным видам варьировала от 0.5 до 1.0. Очевидно, это связано со строением тела и образом жизни этих беспозвоночных. Представители рода *Baetis* отличаются высокой подвижностью, а также с небольшими размерами и мягкими покровами тела, что делает их легкодоступными объектами питания. В соответствии с данными по составу бентоса и сиртона, быстрянка потребляла личинок подёнок как со дна водотока, так и из толщи воды.

Среди ручейников существенную роль в питании русской быстрянки играли личинки и имаго вида *H. contubernalis*, что может говорить об их потреблении как со дна, так и из толщи воды. В большинстве водотоков данный вид характеризовался положительными значениями индекса избирательности питания быстрянки: $E = 0.7-1.0$.

Среди нехириноmidных двукрылых наибольшее значение в питании русской быстрянки имели личинки и имаго мошки *Simulium ornatum* Meigen, 1818 (в потамали малых и средних водотоков $IR = 40-93\%$). В бентосе перекаатов изученных водотоков представители мошек обнаружены не были или были отмечены единично, но выступали доминантами в сиртоне некоторых водотоков, что косвенно свидетельствует о потреблении этого вида из толщи воды.

Среди хирономид наибольшее значение в питании имели разные стадии развития представителей родов *Cricotopus* и *Orthocladus*, личинки которых являются фитодетритофагами по типу питания. Это объясняет, почему данные беспозвоночные, потреблялись рыбами вместе с нитчатými водорослями. В отношении хирономид рода *Orthocladus* быстрянка проявляла положительную элективность: $E = 0.2-0.8$.

Наряду с беспозвоночными и растительными компонентами довольно часто в пищеварительных трактах встречался песок, который не является пищей, но может быть косвенным признаком того, что в конкретных водотоках русская быстрянка потребляла пищу со дна.

В питании русской быстрянки исследованных водотоков можно проследить следующую закономерность. В ритралах быстрянка питалась преимущественно наземно-воздушными насекомыми. Это связано с тем, что исследованный биотоп водотока находится в верхнем течении, где река является предгорной с большим количеством древесной растительности на берегах, включая ивы (р. *Salix*), которые являются излюбленным местом обитания для разноцветных листоедов и настоящих тлей, в значительном

количестве отмеченных в питании быстрянки. Также, быстрое течение предгорных рек оказывает большое влияние на подмывание берегов, в результате чего муравьи попадают в воду и становятся легкодоступной пищей. Таким образом, питание русской быстрянки в ритрале было в большей степени пелагическим, а основную роль среди животных компонентов играли представители наземно-воздушных насекомых.

В питании русской быстрянки в потамали наибольшее значение имели амфибиотические беспозвоночные с «водной» стадией развития: как собственно бентосные (личинки ручейника *H. contubernalis*, альгофильные личинки комаров-звонцов родов *Cricotopus* и *Orthocladius*), потребляемые рыбами непосредственно со дна, так и виды организмов, потребляемые рыбами из толщи воды: активно плавающие личинки подёнок рода *Baetis*, либо личинки и имаго мошки *S. ornatum*. Это говорит в равной степени о бентическом и пелагическом характере питания.

Русская быстрянка в потамали малых и средних водотоков являлась преимущественно зоофагом. Здесь было отмечено наименьшее количество водорослей, не игравших значимой роли в пищевых комках ни по встречаемости, ни по массе. Основное значение в питании имели либо личинки мошек, не отмеченные в бентосе водотоков, либо личинки подёнки *B. vernus*.

В потамали крупных водотоков помимо животных компонентов большую роль по массе в пищевом комке играли нитчатые зелёные водоросли, потребляемые быстрянкой вместе с альгофильными видами беспозвоночных. Соответственно, по составу пищи русская быстрянка этих водотоков является как фито-, так и зоофагом.

Разнообразие и видовое богатство содержимого пищеварительных трактов русской быстрянки в исследованных реках свидетельствует о высокой степени полифагии в отношении беспозвоночных животных, при этом, по типу питания *A. rossicus* фито- и зоофаг. На основе сопоставления содержимого пищеварительных трактов и проб сиртона и зообентоса можно сделать вывод, что характер питания быстрянки зависит от уровня развития донных и фитофильных сообществ и может быть, как пелагическим, так и бентическим.

6.2. Зависимость состава пищи и количественных параметров питания от возрастной, половой и онтогенетической структуры популяции

В большинстве случаев популяции русской быстрянки были представлены особями шести возрастных групп от сеголеток до шестилеток. Только в популяции р. Юрюзань были отмечены рыбы возраста б+, который, по литературным данным, является максимальным для данного вида. Онтогенетическая структура популяции быстрянки в исследованных водотоках представлена неполовозрелыми особями, они же сеголетки, и половозрелыми особями (самцы и самки) от двухлеток до семилеток.

В условиях ритрала отмечено значительное перекрытие пищевых ниш разных онтогенетических, возрастных и половых групп: $c\lambda = 0.94-1.00$. Это

связано с большим разнообразием аллохтонных компонентов, которые выступают легкодоступной пищей для всех особей популяции.

Анализ пищевых отношений русской быстрянки в потамали говорит о значительном перекрытии пищевых ниш половозрелых групп всех возрастов (в большинстве водотоков $c\lambda > 0.6$). В то же время пищевые спектры онтогенетических групп были весьма неоднородны: $c\lambda = 0.17-0.55$. В большей степени это связано с тем, что в питании неполовозрелых особей было большое количество таксонов хирономид, не отмеченных у остальных групп.

У молоди рыб всех популяций отмечены наименьшие величины ВМПК, при наибольших значениях интенсивности питания, что является вполне обусловленным эколого-физиологическим фактором. В питании старших особей не выявлено значимых различий ни по одному параметру питания. В целом, наблюдалась тенденция сужения спектра питания с увеличением возраста рыб.

В питании особей младших возрастов наибольшую роль в питании играли животные компоненты, представленные мелкими формами: личинками подёнок рода *Baetis*, личинками и имаго мошки *S. ornatum* и разными стадиями развития комаров-звонцов. Абсолютные величины восстановленной массы хирономид у ювенильных особей (0+) во всех популяциях были существенно выше, чем у рыб всех остальных возрастов. За счёт видового разнообразия хирономид обеспечивался широкий спектр питания молоди рыб. В целом, можно заключить, что питание младших особей происходило в толще воды в прибрежье, о чём свидетельствует значимо меньшее количество неорганических компонентов, детрита, а также прикреплённых водорослей, либо их отсутствие.

Взрослые особи быстрянки держались в медиали перекатов рек. С возрастом происходило снижение потребления личинок хирономид и увеличение индивидуальных размеров объектов питания. В составе пищи разных популяций преобладали одни и те же виды беспозвоночных – крупные личинки ручейника *H. contubernalis* и подёнки *Ephemera lineata* Eaton, 1870. Стоит отметить, что в питании взрослых особей отмечено большое количество прикреплённых водорослей, песка и детрита, даже при преобладании животного компонента. Это говорит о том, что при достижении половозрелости быстрянка может потреблять пищу как из толщи воды, так и со дна.

6.3. Связь морфологических характеристик с количественными параметрами питания и составом пищи

Строение пищеварительной системы у вида *A. rossicus* свидетельствует о его питании животными организмами сравнительно крупных размеров из толщи воды и со дна водотока.

Проведённый анализ связи параметров питания русской быстрянки с одной стороны и морфометрических характеристик рыб с другой, выявил слабые взаимосвязи между ними: коэффициент детерминации R^2 варьировал от 0.27 до 0.49. Заметная взаимосвязь выявлена между величинами ОИН

($R^2 = 0.50–0.51$) и всеми пластическими признаками, которая выражается в возрастании значений накормленности с увеличением размеров рыб. Это говорит о постоянном характере питания в течение всей жизни рыб.

При изучении зависимости состава пищи (абсолютная восстановленная масса всех компонентов пищеварительных трактов) от тех же морфометрических параметров рыб, выявлена очень слабая положительная корреляция со всеми компонентами, в том числе формировавшими основу пищевого комка: коэффициент детерминации R^2 варьировал от 0.17 до 0.41. То есть, рыбы, независимо от их размерных характеристик, потребляли одни и те же компоненты питания, что свидетельствует о постоянном типе питания рыб в течение жизни.

Тип и характер питания русской быстрянки не зависели от морфометрических параметров рыб, оставаясь постоянными в течение жизни. То есть проявляется универсализм питания вида, для которого объектом питания является любой живой объект подходящих размеров.

ГЛАВА 7. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ РУССКОЙ БЫСТРЯНКИ ВО ВРЕМЕННОМ И ПРОСТРАНСТВЕННОМ АСПЕКТАХ

Суточная ритмика и сезонная динамика питания рассмотрены на примере популяции русской быстрянки р. Чепца в 2013 г.

7.1. Суточная ритмика питания

В суточной ритмике питания русской быстрянки в июле зафиксирован один интенсивный ночной пик (с максимумом в 02:00 часа) (рис. 3). В это время отмечены значимо большие величины параметров питания (ВМПК – $F = 4.79, p < 0.001$; ОИН – $F = 3.493, p \ll 0.001$; ОИП – $F = 3.493, p \ll 0.001$) по сравнению с остальным временем суток. Доля особей с наполненными пищеварительными трактами составляла около 86%. В остальное время активность питания рыб снижалась до 41%, за счёт особей старших возрастов.

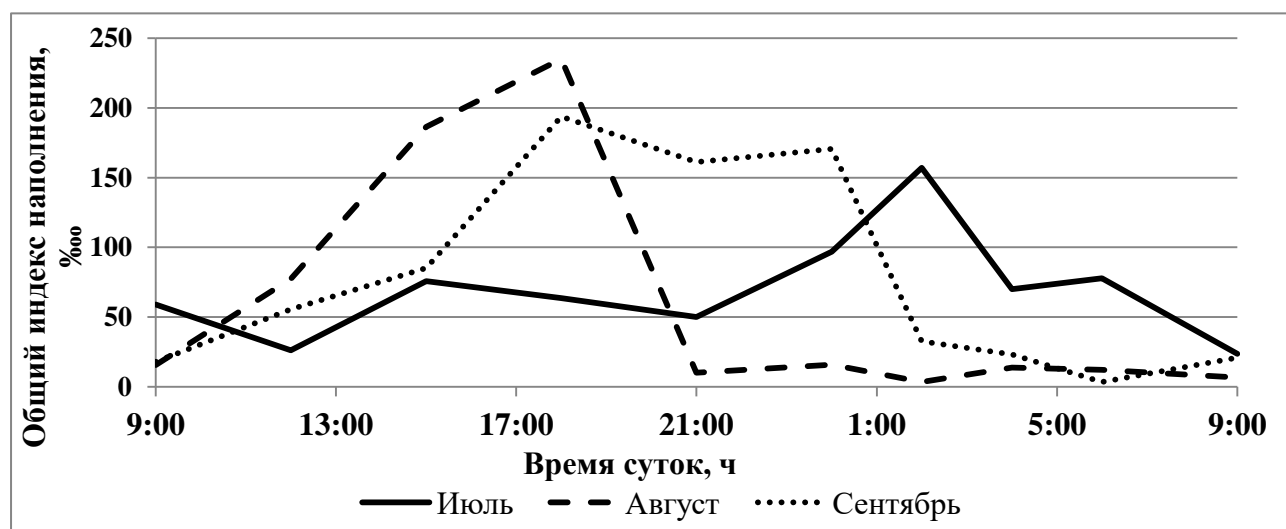


Рисунок 3. Суточная ритмика питания *Alburnoides rossicus* в р. Чепца в течение летне-осеннего сезона.

Основное значение по массе в пищеварительных трактах всех особей имели животные компоненты, независимо от времени суток и возраста рыб. В течение суток питание младших особей происходило преимущественно в толще воды – дрефтующими беспозвоночными (личинки подёнок рода *Baetis*, личинки и имаго мошки *S. ornatum*, имаго хирономид). Старшие особи в светлое время суток потребляли пищу преимущественно со дна (личинки ручейника *H. contubernalis* и подёнки *E. lineata*). Ночью взрослые особи в большей степени переходили на питание дрефтующими беспозвоночными – личинками мелких подёнок и разными стадиями развития мошки *S. ornatum*.

В августе был зафиксирован один интенсивный дневной–вечерний пик (рис. 3): в 15:00–18:00 часов величины большинства параметров питания были существенно выше, чем в остальное время суток (ВМПК – $F = 5.457$, $p < 0.001$; ОИН – $F = 8.696$, $p \ll 0.001$; ОИП – $F = 8.836$, $p \ll 0.001$). В утреннее, дневное и вечернее время питание взрослых особей происходило непосредственно со дна водотока – личинками подёнки *B. buceratus* и ручейника *H. contubernalis*, не отмеченными в сиртоне. Также, в это время в пищеварительных трактах было зарегистрировано значимо большее количество водорослей, песка и детрита, которые являются неусваиваемыми компонентами, в связи с чем, в последующие часы активность и интенсивность питания рыб оставались минимальными. Питание молоди рыб оставалось постоянным в течение суток, преимущественно в толще воды. Излюбленным объектом питания русской быстрянки выступали личинки подёнки *B. buceratus*. Они являлись постоянными объектами питания в течение суток, независимо от их местоположения в водотоке.

В сентябре была отмечена высокая активность и интенсивность питания рыб в течение довольно продолжительного времени: с 18:00 часов до полуночи (рис. 3). Суточная ритмика питания русской быстрянки в сентябре зависела от поведения массовых пищевых животных объектов питания – личинок ручейника *H. contubernalis* и подёнки *E. lineata*, которые потреблялись рыбами постоянно как со дна водотока, так и из толщи воды, что совпадало со временем выхода этих видов в дрефт.

Активность и интенсивность питания особей младших возрастов была довольно высока и постоянна в течение суток, это связано с тем, что основную роль в их питании играли мелкие животные, а именно разные стадии развития хирономид (в особенности *Orthocladus rhyacobius* Kieffer, 1911, *Thienemannimyia fusciceps* (Edwards, 1929)), мелкие личинки подёнок *B. buceratus* и *B. vernus*, личинки и имаго мошки *S. ornatum*, независимо от их местоположения в русле водотока. Ночью потребление пищи молодью происходило преимущественно из толщи воды. Основную роль в питании играли дрефтующие беспозвоночные, наибольшая интенсивность питания молоди рыб совпадала с активностью дрефта беспозвоночных. Днём младшие особи в некоторой степени переходили на питание со дна водотока, но теми же видами донных животных.

В питании старшевозрастных особей отмечена наибольшая активность и интенсивность питания в вечернее и ночное время. В утреннее и дневное время особи старших возрастов питались довольно скудно. В некоторой степени их активность и интенсивность питания зависела от качества и количества трудноусваиваемых или неперевариваемых сопутствующих объектов – водорослей, песка и детрита. Основными компонентами питания выступали одни и те же животные, потребляемые рыбами преимущественно со дна – крупные личинки подёнки *E. lineata* и ручейника *H. contubernalis*, но в ночное время особи отчасти переходили на потребление животных из толщи воды, питаясь также и мелкими дрейфующими беспозвоночными – личинками подёнки *V. buceratus*, личинками и имаго мошки *S. ornatum*.

7.2. Сезонная динамика питания

В июле были отмечены наименьшие значения ВМПК ($F = 3.705, p < 0.05$) и наибольшая величина ОИП ($F = 3.408, p < 0.05$), а вместе с тем и самая высокая доля питавшихся особей – 69%. Это вполне закономерно и обусловлено тем, что 45% популяции в этот месяц представлено ювенильными особями. Порционный нерест заканчивается в июне, поэтому большое количество неполовозрелых особей имело минимальные значения длины и массы. В августе и сентябре снижалась активность питания рыб – доля питавшихся особей составляла 46% в августе и 53% в сентябре, но ВМПК увеличилась практически в два раза. Вместе с тем в целом снижались величины параметров питания – ОИН и ОИП. Это связано с преобладанием в пробах взрослых особей рыб. Все параметры питания в августе и сентябре значимо не отличались (табл. 1).

Таблица 1 – Характеристика питания русской быстрянки в р. Чепца в июле–сентябре 2013 г.

Параметр питания	Июль ($n = 206$)	Август ($n = 143$)	Сентябрь ($n = 142$)
Доля питавшихся особей, %	68.9	45.5	52.8
Длина рыб, см	5.17 ± 0.25	6.47 ± 0.21	6.37 ± 0.25
Масса рыб, г	3.36 ± 0.42	5.05 ± 0.50	5.38 ± 0.59
Восстановленная масса пищевого комка, мг	22.77 ± 5.70	41.72 ± 19.83	44.32 ± 13.01
Общий индекс наполнения, ‰	72.58 ± 13.29	60.46 ± 22.09	73.41 ± 17.12
Общий индекс потребления, ‰	103.39 ± 22.13	64.23 ± 22.31	79.83 ± 18.31
Количество потреблённых беспозвоночных животных, экз./особь	6.98 ± 2.31	5.59 ± 2.67	3.14 ± 0.52
Общее количество компонентов в пищеварительных трактах	57	33	25

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

В июле наблюдались максимальное видовое богатство и разнообразие бентофауны, сиртона, главным образом, за счет размножения большинства амфибиотических насекомых, и, как следствие, спектра питания быстрянки. Основными компонентами питания рыб в это время были личинки подёнок *V. buceratus* и *E. lineata*, (в совокупности $IR = 46\%$), личинки ручейника

H. contubernalis ($IR = 23\%$) и разные стадии развития комаров-звонцов (в совокупности $IR = 9\%$).

Стоит отметить, что масса комаров-звонцов в пищевом тракте быстрянки в июле была значимо выше, чем в августе и сентябре ($F = 24.05$, $p \ll 0.001$). В соответствии с данными по качественному и количественному составу бентоса и сиртона в июле в питании быстрянки преобладали личинки хирономид родов *Cricotopus*, *Orthocladius*, *Thienemannimyia*, потребляемые со дна водотока. По отношению к ним быстрянка имела положительные величины индекса элективности. Развитие водорослей было незначительно, а их масса в содержимом пищеварительных трактов была минимальна и значимо отличалась от остальных месяцев ($F = 13.63$, $p \ll 0.001$).

К августу зеленые водоросли достигали максимального развития и пассивно потреблялись рыбами, в результате чего в пищеварительных трактах было отмечено наибольшая их масса в совокупности с песком. Среди животных компонентов преобладали те же виды подёнок и ручейников, что и в июле. Относительное значение животных компонентов в массе пищевого комка в это время снижалось, но абсолютные величины восстановленной массы беспозвоночных значимо не отличались от остальных месяцев, за исключением хирономид – видовое разнообразие и количественная представленность данного компонента питания резко снижалась. Вероятней всего быстрянка в августе потребляла их из сиртона, что подтверждается данными по дрейфу донных беспозвоночных, а также тем, что по отношению к хирономидам, отмеченным в бентосе, быстрянка характеризовалась отрицательными величинами индекса элективности.

В течение летних месяцев излюбленными животными компонентами питания быстрянки оставались одни и те же донные беспозвоночные – личинки ручейника *H. contubernalis* и подёнки *B. buceratus*, личинки и имаго комаров-звонцов *O. rhyacobius*, *Th. fusciceps*, которые потреблялись рыбами в любое время суток, независимо от их местоположения в русле.

В сентябре, так же как и в августе, в пищеварительных трактах основное значение по относительной массе имели водоросли, а в связи с тем, что к осени перифитонные маты сильно заиливались, в питании быстрянки увеличивалась доля тонкого детрита. В сентябре абсолютные значения восстановленной массы животных компонентов не отличались ни от июля, ни от августа. В этом месяце происходила смена основных животных компонентов питания. В связи с окончанием вылета подёнки *B. buceratus* и хирономид *O. rhyacobius*, *Th. fusciceps* их представленность в бентосе и сиртоне резко снизилась. В питании быстрянки были отмечены, главным образом, имаго этих видов. Основное значение в бентосе, сиртоне и питании быстрянки приобретали личинки подёнки *E. lineata*, в это время быстрянка обладала положительной избирательностью в отношении этого вида ($E = 1.0$), тогда как в летние месяцы – отрицательной (в июле и августе $E = -0.3$).

7.3. Изменчивость параметров питания в различных водотоках

Анализ различий по отдельным параметрам питания рыб в исследованных водотоках показал, что величины ОИН и ОИП у рыб в ритрале оказались значимо выше, чем в потамали (ОИН – $F = 16.46$, $p \ll 0.001$; ОИП – $F = 24.63$, $p \ll 0.001$). По всей видимости, это связано с большей обеспеченностью пищей рыб, так как кроме довольно разнообразных автохтонных компонентов на данном участке реки присутствовало большое количество легкодоступных для быстрянки аллохтонных объектов.

Среди водотоков в условиях потамали значимых отличий по данным параметрам отмечено не было. Также не было зарегистрировано статистически значимых различий по ФМПК и ВМПК, что может свидетельствовать о схожих потребностях русской быстрянки по всех водотоках, независимо от их географического положения.

Некоторые различия в питании русской быстрянки были обнаружены по количественному составу пищи. В ритрале основное значение в питании имели наземно-воздушные насекомые, восстановленная масса которых была значимо выше, чем в остальных водотоках (наземные клопы – $F = 9.107$, $p \ll 0.001$; наземные жуки – $F = 17.83$, $p \ll 0.001$; муравьи – $F = 13.91$, $p \ll 0.001$) (табл. 2).

Таблица 2 – Индекс относительной значимости (IR , %) основных компонентов в пищеварительных трактах русской быстрянки в различных водотоках.

Компонент	Р. Буй	Р. Чепца	Р. Юрюзань	Р. Мёша	Р. Вала	Р. Ласьва
Chlorophyta	80.7	34.7	35.9	3.6	0.2	–
Ephemeroptera	0.3	20.1	32.4	9.8	4.9	10.5
Heteroptera	2.6	< 0.1	0.7	0.1	< 0.1	–
Trichoptera	1.2	6.5	15.5	21.2	0.6	9.7
Coleoptera	9.3	0.1	< 0.1	< 0.1	0.2	1.1
Hymenoptera	2.7	< 0.1	1.1	0.2	–	0.2
Simuliidae	< 0.1	0.4	0.3	59.3	93.2	40.4
Chironomidae	2.5	2.3	8.9	5.6	0.8	28.9
Неорганические компоненты	0.2	16.8	0.1	–	< 0.1	< 0.1
Детрит	–	15.0	0.2	–	–	< 0.1
Прочие*	0.5	4.1	4.9	0.2	< 0.1	9.2
Всего	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

Примечание. * – Cyanoprocarota, Bacillariophyta, Charophyta, Bryophyta, Magnoliophyta, Oligochaeta, Arachnida, Odonata, Plecoptera, Homoptera, Thysanoptera, Lepidoptera, Megaloptera, Athericidae, Bibionidae, Ceratopogonidae, Dixidae, Dolichopodidae, Ephydriidae, Limoniidae, Muscidae, Tabanidae, Tipulidae, неидентифицированные органические компоненты, ил.

В потамали крупных рек в питании быстрянки преобладали личинки подёнки *B. buceratus* и ручейника *H. contubernalis*. Помимо беспозвоночных животных, к сопутствующим компонентам относились нитчатые водоросли, вероятно потребляемые рыбами с личинками хирономид. Таким образом, в питании быстрянки этих водотоков основную роль играли бентосные организмы, потребляемые рыбами преимущественно со дна. Об этом также свидетельствует наличие неорганических компонентов в пищеварительных

трактах рыб и значимо низкие абсолютные величины восстановленной массы мошек ($F = 78.42, p \ll 0.001$), которые были отмечены только в сиртоне.

В потамали малых и средних рек ключевую роль в питании имели личинки и имаго мошки *S. ornatum*. Кроме того, в этих водотоках в пищевых трактах быстрянки среди хирономид большое значение имели фитофильные виды рода *Cricotopus*, которые также отсутствовали в бентосе перекаатов или были немногочисленны. Помимо объектов, потребляемых из толщи воды, важное значение имели животные бентоса – личинки ручейника *H. contubernalis* и подёнок *B. muticus* и *B. rhodani*.

Таким образом, несмотря на некоторое расхождение пищевых спектров в разных водотоках, русская быстрянка имела сходный тип и характер питания. В питании рыб всех водотоков ключевую роль играли животные компоненты, потребляемые рыбами либо со дна, либо из толщи воды. В ритрале в питании быстрянки основное значение имели аллохтонные беспозвоночные – наземно-воздушные насекомые. В условиях потамали – автохтонные беспозвоночные, в основном амфибиотические насекомые.

ВЫВОДЫ

1. В общей сложности в донных сообществах биотопов, занимаемых быстрянкой зарегистрирован 171 вид из олигохет, пиявок, двустворчатых моллюсков, брюхоногих моллюсков и насекомых. Преобладающая группа зообентонтов – реофильные насекомые, приуроченные к твёрдым грунтам, где они занимают как собственно поверхность субстрата, так и маты прикреплённых водорослей.

2. Анализ разнообразия и видового богатства содержимого пищеварительных трактов русской быстрянки свидетельствует о высокой степени ее полифагии. Быстрянка потребляет все стадии развития амфибиотических насекомых: личинок разных возрастов, куколок и имаго, а также наземно-воздушных насекомых. Основу пищевого комка формируют массовые компоненты, представленные на конкретном участке водотока.

3. Разнообразие спектров питания русской быстрянки различных водотоков зависит от половозрелости рыб и от их возраста. Суточная ритмика питания связана с наличием и поведением пищевых объектов, в основном с выходом в дрифт бентосных животных. Сезонные изменения в питании рыб связаны с циклами развития объектов питания: преобладающих в бентосе видов беспозвоночных, а также сопутствовавших им растительных объектов.

4. По типу питания русская быстрянка – преимущественно зоофаг. Основную роль в питании быстрянки в ритрале играют представители наземно-воздушных насекомых, тогда как в потамали – амфибиотические насекомые.

5. Особенностью питания русской быстрянки является высокая экологическая пластичность. Это позволяет ей использовать излюбленные пищевые объекты, развивающиеся в массе: одни и те же виды донных беспозвоночных, наземно-воздушных насекомых независимо от их местоположения в русле реки (на дне или в толще воды).

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. **Котельникова, В.С.** Структура речных сообществ на перекатах, населенных русской быстрянкой (*Alburnoides rossicus* Berg) в восточной части ареала / **В.С. Котельникова**, И.В. Поздеев, С.П. Огородов, Н.А. Мартыненко, Е. Ю. Крайнев, В.В. Безматерных // Вестник Пермского университета. Биология. – 2019. – Вып. 4. – С. 441–451.
2. **Котельникова, В.С.** Бентофауна и ихтиофауна переката средней равнинной реки, населенного русской быстрянкой *Alburnoides rossicus* Berg / **В.С. Котельникова** // Вестник Пермского университета. Биология. – 2017. – Вып. 3. – С. 288–296.
3. **Котельникова, В.С.** Сезонная динамика питания русской быстрянки *Alburnoides rossicus* реки Чепцы на территории Удмуртской Республики / **В.С. Котельникова** // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т. 16, №5(1). – С. 564–568.
4. Поздеев, И.В. Гидробиология малых рек Башкирского государственного природного заповедника / И.В. Поздеев, **В.С. Котельникова**, О.В. Харитоновна, Е.Б. Селеткова, Е.Ю. Крайнев. // Вестник Башкирского университета. Биология. – 2013. – Т. 18. №2. – С. 386–391.

Публикации в прочих научных изданиях, сборниках и материалах конференций:

1. **Котельникова, В.С.** Особенности питания русской быстрянки *Alburnoides rossicus* Berg, 1924 / **В.С. Котельникова** // Труды Зоологического института РАН. – СПб: Зоологический институт РАН. – 2016. – Т. 320. № 3. – С. 326–335.
2. Поздеев, И.В. Зообентос реки Лысьва (Бассейн реки Чусовая) Пермского края / И.В. Поздеев, **В.С. Котельникова** // Материалы Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 85-летию Татарского отделения «Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов и пути их рационального использования». – Казань: ГосНИОРХ. – 2016. – С. 860–866.
3. **Котельникова, В.С.** О распространении русской быстрянки *Alburnoides rossicus* на территории Урала и Приуралья / **В.С. Котельникова**, М.А. Бакланов, С.П. Огородов // «Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия в регионах Российской федерации. Красная книга как объект государственной экологической экспертизы». Материалы Межрегиональная научно-практическая конференция (27–29 октября 2015 г.) / – Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т. – 2015. – С. 119–123.
4. **Котельникова, В.С.** Роль донных биоценозов в питании русской быстрянки *Alburnoides rossicus* в условиях потамали / **В.С. Котельникова** // «Функционирование и динамика водных экосистем в условиях климатических изменений и антропогенных воздействий». Материалы 5-й Международной

конференции посвященной памяти выдающегося гидробиолога Г.Г. Винберга. (12–17 октября 2015 г., Санкт-Петербург, Россия). – СПб: Издательство «ЛЕМА». – 2015. – С. 128–129.

5. **Котельникова, В.С.** Суточная динамика питания русской быстрянки *Alburnoides rossicus* верхнего течения реки Чепцы на территории Удмуртской Республики / **В.С. Котельникова** // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Материалы II всероссийской школы-конференции (Борок, 18–22 ноября 2014 г.). – Ярославль: Филигрань. – 2014. – С. 204–207.

6. Электронное издание: ISBN 978-5-91648-022-1. Поздеев, И.В. Общая характеристика зообентоса и сиртона верхнего течения реки Чепцы / И.В. Поздеев, **В.С. Котельникова** // Международная научная конференция, посвященная 100-летию ГОСНИОРХ. Рыбохозяйственные водоемы России. Фундаментальные и прикладные исследования. – Санкт-Петербург. – 2014. – С. 621–633.

7. **Котельникова, В.С.** Особенности питания русской быстрянки *Alburnoides rossicus* реки Буй / **В.С. Котельникова** // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии. Материалы региональной студенческой научной конференции (15–20 апреля 2013 г.). – Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т. – 2013. – С. 110–114.

8. **Котельникова, В.С.** Особенности питания русской быстрянки *Alburnoides rossicus* р. Буй на территории Пермского края / **В.С. Котельникова** // Биология внутренних вод. Материалы XV школы-конференции молодых учёных (Борок, 19–24 октября 2013 г.). – Кострома: ООО «Костромской печатный дом». – 2013. – С. 212–214.

9. **Котельникова, В.С.** Особенности питания русской быстрянки *Alburnoides rossicus* реки Буй / **В.С. Котельникова** // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование. Материалы научно-практической конференции (15–16 октября 2013 г.). – Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т. – 2013. – С. 86–89.

10. **Котельникова, В.С.** Питание хариуса реки Узян / **В.С. Котельникова** // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии. Материалы региональной студенческой научной конференции (16–21 апреля 2012 г.). – Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т. – 2012. – С. 56–58.