

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Котельникова Валентина Сергеевна

Научный доклад об основных результатах подготовленной научно-
валификационной работы (диссертации)

«Трофические связи русской быстрянки (*Alburnoides rossicus*)

с донными биоценозами водотоков»

06.06.01 Биологические науки

Заведующий отделом аспирантуры
ЗИН РАН, доктор биологических наук
Синев С.Ю.

Научный руководитель,
член-корреспондент РАН, доктор биологических наук
Голубков С.М.

Рецензент,
доктор биологических наук,
Щербина Г.Х.

Санкт-Петербург
2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	5
2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ.....	13
3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	28
4. ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЦЕНОЗОВ ВОДОТОКОВ.....	39
4.1. Фитопланктон и фитоперифитон.....	39
4.2. Зоопланктон.....	41
4.3. Зообентос.....	42
4.4. Дрифт донных беспозвоночных.....	52
4.5. Ихтиофауна.....	59
4.6. Общая характеристика лотических систем, населенных быстрижкой.....	60
5. КАЧЕСТВЕННЫЕ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПАРАМЕТРЫ ПИТАНИЯ РУССКОЙ БЫСТРИЖКИ.....	62
5.1. Общая характеристика спектра питания русской быстрижки.....	62
5.2. Зависимость состава пищи и количественных параметров питания от возраста и пола.....	96
6. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ РУССКОЙ БЫСТРИЖКИ ВО ВРЕМЕННОМ И ПРОСТРАНСТВЕННОМ АСПЕКТАХ.....	110
6.1. Суточная динамика питания.....	110
6.2. Сезонная динамика питания.....	112
ВЫВОДЫ.....	116
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	118
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	119
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Общий таксономический состав донных беспозвоночных исследованных водотоков.....	127
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Общий таксономический состав компонентов пищеварительных трактов русской быстрижки <i>Alburnoides rossicus</i>	135

ВВЕДЕНИЕ

В водных экосистемах трофические связи имеют большое значение, составляя основу его существования. Этот тип отношений удерживает друг возле друга организмы разных видов, объединяя их в сравнительно стабильные сообщества разных масштабов.

Взаимоотношения донных сообществ и ихтиоценозов водотоков очень многогранны и малоизучены, так как экосистемы такого типа непостоянны и сложны. В данной работе предполагается количественно оценить такие взаимосвязи на примере русской быстрянки.

Род *Alburnoides* Jeitteles, 1861 со значительным количеством видов относится к широко распространенным рыбам Европы (Ручин, 2013). Для быстрянок характерен стайный образ жизни, поэтому они формируют большие скопления в населенных ими реках, зачастую превосходя всех прочих представителей ихтиоценозов. Таким образом, представители этого рода являются важным элементом трофической цепи рек. Кроме того, велика индикаторная роль этих видов, остро реагирующих как на изменение гидрологических параметров водотока, так и на загрязнение (Raikova-Petrova et al., 2011).

В настоящее время к представителям рода *Alburnoides* возрос интерес, как к важнейшему компоненту экосистем текучих вод. В последнее время увеличивается число находок популяций русской быстрянки в бассейнах рек Каспийского и Балтийского морей. Скорее всего, это связано с увеличением и детализацией исследований, проводимых на малых и средних реках, и необходимостью оценки роли непромысловых видов рыб в структуре и функционировании реобиомов. Последнее невозможно без точных данных об их численности. К сожалению, в литературе отсутствуют данные об абсолютной и относительной численности быстрянки, имеются лишь ориентировочные оценки её доли в ихтиоценозах по данным различных, несравнимых орудий лова.

Таким образом, цель данной работы: выявление трофических связей между донными биоценозами и русской быстрянкой *Alburnoides rossicus* в водотоках с разного типа на территории европейской части России.

Для достижения цели поставлены следующие задачи:

1. изучить состав и количественное развитие донных биоценозов водотоков, населенных 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 *Alburnoides rossicus*;

4. определить роль отдельных компонентов биоценозов (фитоперифитон, зообентос, дрефт) рек разного типа в питании русской быстрянки восточной части ареала.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Представители рода *Alburnoides* отличаются от таковых близкого рода *Alburnus* гладкими, незазубренными глоточными зубами. Глоточные зубы с формулой 2.5–4.2 или 2.5–5.2, на вершине вытянуты в заметный крючок и никогда не бывают косо срезанными. Жерновок трехлопастной, сердцевидный. Жаберные тычинки короткие, редко сидящие или длинные. Чешуя средней величины (39–62), тонкая, неплотно сидящая, легко опадающая. На спине впереди спинного плавника нет бороздки. За брюшными плавниками киль, не покрытый чешуей на всем протяжении вплоть до анального отверстия, но иногда покрытый на всем протяжении и лишь в задней части не покрытый. В анальном плавнике III 9–18 лучей.

Ранее в составе рода *Alburnoides* ранее выделяли 4 вида, населяющие Европу, Малую Азию, Кавказ, северный Иран и среднюю Азию: Обыкновенная быстрянка *Alburnoides bipunctatus* (Bloch), Полосатая быстрянка *Alburnoides tenuatus* (Kessler), Чернобровка *Alburnoides urmianus* (Günther), Ташкентская верховодка *Alburnoides oblongus* Bulgakov, видовыми признаками которых является наличие или отсутствие чешуи на киле за брюшными плавниками и общее количество чешуй в боковой линии (Берг, 1949).

До недавнего времени считалось, что на территории Пермского края обитает обыкновенная быстрянка *Alburnoides bipunctatus*. По данным Л. С. Берга (1949) этот вид характеризуется следующими параметрами: ДII–III 7–8 (9), АIII (11) 12–17, 1.1. $44\frac{9}{4}$ –51. Глоточные зубы с формулой 2.5–4.2, в редких случаях 2.5–5.2. Тело высокое: высота его в длину (без С) 3–4 раза. Рот конечный, но рыло выдается над нижней челюстью. Позвонков 38–40. Отверстия боковой линии сверху и снизу густо окаймлены черными точками, благодаря чему вдоль боковой линии тянется узкая двойная полоска. Выше боковой линии иногда несколько рядов темных пятнышек. Широкая темная полоса от верхнего края жаберного отверстия до основания хвостового плавника. Длина 100–125 мм, изредка 150 мм. Населяет Бассейны Бискайского залива, Ламанша, Северного и Балтийского морей, бассейн Роны от Швейцарии до низовьев. Обитает во Франции, Бельгии, Германии, в притоках Балтийского моря на восток до бассейна Псковского моря (Эмбах), в Дунае от верховьев до бассейна Прута. Отсутствует в Ирландии, Англии, Дании, Финляндии, к югу от Альп.

Вид *Alburnoides bipunctatus* подразделялся Л. С. Бергом (1949) на 4 подвида: Русская быстрянка *Alburnoides bipunctatus rossicus* Berg, Кубанская быстрянка *Alburnoides bipunctatus rossicus natio kubanicus* Berg, Южная быстрянка *Alburnoides bipunctatus fasciatus* (Nordmann), Восточная быстрянка *Alburnoides bipunctatus eichwaldi* (Filippi), отличающиеся друг от друга

совокупностью признаков, таких как формула глоточных зубов, количество лучей в анальном плавнике и общее количество чешуй в боковой линии.

По данным Н. Г. Богущкой и Б. Кода (2009) формы, ранее выделяемые Л. С. Бергом, являются самостоятельными видами, отличающиеся некоторыми морфометрическими, остеологическими и экологическими параметрами.

На сегодняшний день в составе рода описано 25 видов (Kottelat & Freyhof, 2007; Bogutskaya & Coad, 2009a, 2009b; Bogutskaya et al., 2010; Esmaeili et al., 2018):

Alburnoides bipunctatus (Bloch, 1782) – Западная Европа.

Alburnoides coadi Mousavi-Sabet, Vatandoust & Doadrio, 2015 – р. Нам, р. Хабле, бассейн Кавир (провинция Тегеран, Иран).

Alburnoides damghani Jouladeh-Roudbar, Eagderi, Esmaeili, Coad & Bogutskaya, 2016 – притоки реки Дамган, недалеко от города Дамган, бассейн Дашт-е-Кавир (провинция Семнан, Иран).

Alburnoides devolli Bogutskaya & Coad, 2009 – верховье речной системы Девол.

Alburnoides eichwaldi (De Filippi, 1863) – реки бассейна Каспийского моря.

Alburnoides fangfangae Bogutskaya & Coad, 2009 – верховье речной системы Осум.

Alburnoides fasciatus (Nordmann, 1840) – южное, западное, восточное побережье Черного моря (Крым).

Alburnoides gmelini Bogutskaya & Coad, 2009 – р. Сунжа, бассейн р. Терек, Восточное Предкавказье (Россия).

Alburnoides holciki Coad & Bogutskaya, 2012 – бассейн р. Хари (Теджен).

Alburnoides idignensis Bogutskaya & Coad, 2009 – бассейн р. Тигрис, речная система Гав Масиаб, бассейн р. Тигрис (Иран).

Alburnoides kubanicus Berg, 1932 – бассейн р. Кубань, Витязевский лиман Чёрного моря.

Alburnoides maculatus (Kessler, 1859) – малые реки Крымского полуострова.

Alburnoides namaki Bogutskaya & Coad, 2009 – бассейн оз. Намак (Иран).

Alburnoides nicolausi Bogutskaya & Coad, 2009 – р. Семарех речной системы Каркхех, бассейн р. Тигрис (Иран).

Alburnoides oblongus Bulgacov, 1923 – р. Сырдарья.

Alburnoides ohridanus (Karaman, 1928) – оз. Орид (Албания).

Alburnoides parhami Mousavi-Sabet, Vatandoust & Doadrio, 2015 – р. Баба-Аман, р. Атрак, юго-восточный бассейн Каспийского моря (провинция Хорасан-э-Шомали, Иран).

Alburnoides petrubanarescui Bogutskaya & Coad, 2009 – бассейн оз. Урмия (Иран).

Alburnoides prespensis Karaman, 1924 – оз. Преспа (Албания).

Alburnoides quanati Bogutskaya & Coad, 2009 – бассейн р. Кур.

Alburnoides rossicus Berg, 1924 – Днестр, Южный Буг, реки северного побережья Азовского моря, бассейн р. Дон, бассейн Каспийского моря, север Тверской области, р. Ока, р. Кама, реки и озера Самарской области.

Alburnoides samiii Mousavi-Sabet, Vatandoust & Doadrio, 2015 – р. Сэфид, р. Туткабон (провинция Гуйлан, Иран).

Alburnoides tabarestanensis Mousavi-Sabet, Anvarifar & Azizi, 2015 – р. Таян в бассейне южного Каспийского моря (провинция Мазандаран, северный Иран).

Alburnoides taeniatus (Kessler, 1874) – р. Амударья, р. Сырдарья.

Alburnoides varentsovi Bogutskaya & Coad, 2009 – р. Ашхабадка, северный склон Копетдага.

По данным Н. Г. Богуцкой и Б. Кода (2009) русская быстрянка *Alburnoides rossicus* является самостоятельным видом и обладает следующими признаками: хвостовой плавник четко раздвоен. Брюшной киль обычно чешуйный. Очень редко 1–2 чешуи покрывают переднюю часть кия (вплоть до 1/3 длины кия); голова треугольной вытянутой формы, морда четко обозначена; верхняя и нижняя челюсти находятся на одном уровне или нижняя челюсть слегка выдается; рот конечный или слегка перевернут; конец ротовой щели на уровне середины глаза или выше этого уровня (до верхнего края зрачка).

Общее число чешуй в боковой линии 41 (42)–50, обычно 43–49; жаберных тычинок 6–8; общее число позвонков 42–43 (почти в равной степени); предорсальных позвонков (13) 14–15 с модой 14; число брюшных позвонков 20–21 с модой 21, число хвостовых позвонков 21–22 (23) с модой 22; различия между брюшным и хвостовым отделом варьируют от 0 до -3; общая формула 21+22 и 20+22.

По данным Л. С. Берга (1949) подвид *Alburnoides bipunctatus rossicus* – русская быстрянка, отличающийся по следующим морфометрическим и экологическим показателям: ДШ 8 (9) (10), АШ 14–18 (обычно 15–16), 1.1. (42) $44\frac{8-10}{3-4}49$ (50). Число лучей в спинном плавнике $8\frac{1}{2}$, число разветвленных лучей в анальном плавнике (14) $15-17\frac{1}{2}$ с модой $16\frac{1}{2}$ (Берг, 1949), но может достигать $18\frac{1}{2}$ (Мовчан, Смирнов, 1983).

Глоточные зубы с формулой 2.5–5.2. по предположению Л. С. Берг (1949) в западной части региона может быть формула 2.5–4.2. Ю. В. Мовчан и А. И. Смирнов (1983), основываясь на своих материалах глоточных зубов, в 38% изученных образцов обнаружили формулу 2.5–4.2. Длина тела до 127 мм. Распространение: Бассейны Днестра, Южного Буга,

Днепра (в Днепре до устья), Дона и Волги (реки Москва, Кама, Вятка); в Волге ниже Камы не известен.

Таким образом, диагностические различия между *Alburnoides rossicus* и *Alburnoides bipunctatus* заключаются в следующем:

- 1 (2). Количество ветвистых лучей в анальном плавнике 14–17 модой 15. Число чешуй в боковой линии 36–51 с модой 42. Общее количество позвонков 41–44 с модой 43, количество позвонков в брюшном отделе 20–22 с модой 21, количество позвонков в хвостовом отделе 20–24 с модой 22. Формула глоточных зубов в подавляющем большинстве случаев 2.5–5.2. Различия между брюшным и хвостовым отделом от 1 до –4*Alburnoides rossicus*
- 2 (1). Количество ветвистых лучей в анальном плавнике 13–14 в равной степени. Число чешуй в боковой линии 44–51. Общее количество позвонков 41–42 с модой 41, количество позвонков в брюшном отделе 20, количество позвонков в хвостовом отделе 21–22 с модой 22. Формула глоточных зубов в большинстве случаев 2.5–4.2. Различия между брюшным и хвостовым отделом от 1 до –3*Alburnoides bipunctatus*

Таким образом, русская быстрянка *Alburnoides rossicus* выделена как самостоятельный вид не так давно, и данные по её морфологии, экологии и биологии в литературе довольно ограничены.

Современное систематическое положение следующее (Богущкая, Насека, 2004; Bogutskaya & Coad, 2009):

- Тип: Chordata – Хордовые
- Подтип: Vertebrata (Craniata) – Позвоночные (Черепные)
- Надкласс: Gnathostomata – челюстноротые
- Класс: Actinopterygii – лучеперые
- Подкласс: Neopterygii – новопёрые рыбы
- Отдел: Teleostei – костистые рыбы
- Подотдел: Euteleostei – истинные костистые рыбы
- Надотряд: Ostariophysii – костнопузырные
- Отряд: Cypriniformes – карпообразные
- Семейство: Cyprinidae Fleming, 1822 – карповые
- Подсемейство: Leuciscinae Bonaparte, 1837 – ельцовые
- Триба: Alburnini Girard, 1859 – альбурнины
- Род: *Alburnoides* Jeitteles, 1861 – быстрянки

Вид: *Alburnoides rossicus* Berg, 1924 – русская быстрянка (рис. 1).



Рис. 1. *Alburnoides rossicus* р. Чепцы (фото Е.Ю. Крайнева).

По данным Л. С. Берга (1949) подвида *Alburnoides bipunctatus rossicus* был широко распространен в Европейской части бывшего СССР в бассейнах Черного и Каспийского морей, а также в южных притоках Балтийского моря. Со второй половины XX века в литературе стали появляться сообщения о сокращении распространения русской быстрянки в равнинных реках этого региона (Ручин, 2007). Было выдвинуто мнение, что наблюдаемое сокращение её ареала связано с исчезновением биотопов в результате гидростроительства, а также с загрязнением и эвтрофикацией водоемов (Ручин, 2003).

В настоящее время в бассейне Камы, Верхней и Нижней Волги известны находки русской быстрянки из малых и средних рек на территории Пермского края, Удмуртской республики и республик Татарстан и Башкортостан. Так же существуют литературные данные о её присутствии на территории Кировской области – в бассейне р. Вятки.

На предмет наличия русской быстрянки *Alburnoides rossicus* нами обследованы малые, средние и крупные реки бассейна Камы на территории Кировской и Свердловской областей, Пермского края, республик Удмуртия, Башкортостан и за его пределами: в бассейне Верхней Волги – реки республик Марий Эл и Чувашия, в бассейне Нижней Волги – река Республики Татарстан.

Анализ литературных данных и результатов наших исследований позволяет говорить о «бассейновости» распространения данного вида рыб. Если русская быстрянка отмечена в каком либо притоке средней или крупной реки, то велика вероятность её обитания во всём бассейне, а именно, в самой реке и в других притоках со сходными гидрологическими характеристиками. Так, *Alburnoides rossicus* довольно многочисленна в бассейне р. Буй – притока Камы первого порядка. Быстрянка отмечена как, собственно в р. Буй, так и в её

притоках – реках Ошья, Пизь на территории Пермского края, Удмуртии и Башкирии. Также русская быстрянка обнаружена в р. Суре – притоке первого порядка р. Волги – от верховьев до нижнего течения и в её притоках (Ручин, 2007).

Исходя из этого, действительно новыми местообитаниями русской быстрянки следует считать те бассейны рек, где ранее она не была обнаружена. В настоящее время говорится о многочисленных находках русской быстрянки из притоков тех рек, в которых она уже известна. В 2015 г. быстрянка отмечена в р. Вала – притоке р. Кильмезя (далее – Вятка, Кама). И мы можем уверенно говорить о том, что русская быстрянка обитает и в самом Кильмезе и в других его притоках.

По литературным данным одной из главных причин снижения численности и распространения быстрянки является изменение условий обитания под влиянием естественных и антропогенных факторов: зарегулирование течения рек, в том числе зоогенное, вырубка лесов и развитие земледелия на водосборных территориях, эвтрофирование и загрязнение хозяйственными и бытовыми стоками (Соколов, Цепкин, 1992, 2000; Шашуновский, 1997). На наш взгляд, изменения условий обитания, подходящих для быстрянки, происходят, главным образом, из-за антропогенного и зоогенного зарегулирования стока – строительство мостовых переходов с подпруживанием вод, создание водохранилищ и появление бобровых плотин. Смена условий обитания происходит, как выше, так и ниже мест гидростроительства. Например, И. П. Дьяченко (1995) указывает быстрянку для р. Нугуш. Наши исследования 2013 г. показали отсутствие быстрянки в данном водотоке, как выше, так и ниже Нугушской ГЭС, построенной в 1967 г.

В притоках р. Иж – Селычка и Чур, по данным Б. Г. Котегова (2006) быстрянка считается обычной рыбой. По нашим данным 2014 г., эти реки на обширных участках были зарегулированы бобровыми плотинами, и быстрянка в них отсутствует.

По данным Л. П. Сабанеева (1959), полученным еще в 1873 г. и относящимся, вероятно, к виду *Alburnoides bipunctatus*, это пресноводная, преимущественно речная рыба, предпочитающая относительно крупные реки. В мелких речках, чистых озерах и прудах встречается редко. Держится на участках с быстрым течением, плавает небольшими стайками у самой поверхности воды. Миграций не отмечено. Нереститься начинает на 2 году жизни при длине 5.0–5.5 см. Нерестится с середины мая до конца июня на быстринах с твердым песчаным или каменистым грунтом. Икрометание порционное, плодовитость составляет 715–7400 икринок. Икра откладывается преимущественно на камни. Достигает длины 13 см, обычно 8.0–8.5 см. При длине тела 5.8–7.9 см имеет массу 4.3–9.2 г. Предельный возраст не превышает 5–6 лет.

По более современным данным *Alburnoides bipunctatus* – пелагическая рыба, предпочитающая приустьевые участки крупных и средних рек с быстрым течением, преимущественно тепловодные. Способной к размножению становится на 3 году жизни. Во время нереста не мигрирует, выбирая для откладывания икры твердые каменистые субстраты (Penczak et al., 1998; Kesminas & Virbickar, 2000; Aarts & Nienhuis, 2003; Verneaux et al., 2003; Angermeier & Davideanu, 2004; Irz et al., 2006).

Alburnoides bipunctatus обитает в средних и малых реках у подножьев гор, в быстротекущей воде, богатой кислородом. Нерестится на гравийных грунтах при быстром течении. Первый раз нерестится на 2-ом году жизни обычно только 1 или 2 сезона: в мае-июле, когда температура поднимается выше 12°C. Самки нерестятся неоднократно в течение сезона. Нерестятся небольшими группами и откладывают яйца глубоко в гравий. Ювенильные особи широко распространены в различных биотопах вдоль береговой линии. Все возрастные группы обитают в открытой воде средних и небольших рек. Питаются наземными и дрейфующими беспозвоночными (Kottelat & Freyhof, 2007).

В литературе присутствуют сведения по питанию подвидов обыкновенной и русской быстрянок, но они носят исключительно качественный характер. Кроме того, проблемы с идентификацией этих видов не позволяют проводить сравнительный анализ.

Так, например, в 36 кишечниках подвида *Alburnoides bipunctatus rossicus* на территории Украины отмечено 13 животных компонентов, определённых до отряда: Spongia (27% общего количества животных компонентов), Oligochaeta (0.7%), Arachnoidea (1%), Insecta (78.1%). Среди последних были отмечены: Diptera (60.1%), Coleoptera (10.6%), Trichoptera (9.5%), Hymenoptera (8.8%), Ephemeroptera (4.6%), Odonata (0.4%), Orthoptera (3.5%), Homoptera (1.4%), Heteroptera (0.4%), Lepidoptera (0.7%). Также в одном кишечнике выявлена икра рыб. В 19 кишечниках зафиксированы семечки, в 7 – остатки макрофитов и в 2 – нитчатые водоросли и песок (Мовчан, Смирнова, 1983).

Считается, что обыкновенная быстрянка питается растительной и животной пищей: личинками насекомых, а также наземными формами, которые попадают на поверхность воды. Кроме насекомых, обыкновенная быстрянка употребляет мелких ракообразных, червей и диатомовые водоросли (Lelek, 1987).

По данным Г. В. Никольского (1971) обыкновенная быстрянка питается преимущественно или нектобентическими организмами, или воздушными насекомыми. Имеет некоторое значение как форма, поедающая личинок малярийного комара.

Пища *Alburnoides bipunctatus* (Treer et al., 2006) представлена 8 таксономическими группами: цианобактерии (отдел Cyanophyta), разножгутиковые водоросли (отдел

Xanthophyta), диатомовые водоросли (отдел Bacillariophyta), зеленые водоросли (отдел Chlorophyta), малощетинковые черви (класс Oligochaeta), ракообразные *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758) (класс Crustacea), поденки (отряд Ephemeroptera) и прочие неидентифицированные насекомые (класс Insecta). Наибольшей частотой встречаемости в пище *Alburnoides bipunctatus* отличаются диатомовые водоросли. Зеленые и разножгутиковые водоросли являются второстепенными компонентами по этому показателю. Животные объекты отнесены авторами к случайным компонентам.

По данным, представленным в работе П. Ангермейера и Г. Давидеану (2004), обыкновенная быстрянка питается преимущественно зообентосом и зоопланктоном.

По данным, представленным в работе Б. Аартса и П. Ниенхиуса (2003), можно сказать, что типы питания русской и обыкновенной быстрянок ничем не отличаются. Оба вида являются фито- и зоофагами.

Русская быстрянка была включена в «Красную книгу Российской Федерации» со статусом II категория, как сокращающийся в численности подвид (Васильева, 2001). В Пермском крае состояние вида соответствует II категории редкости Красной книги Российской Федерации. Кроме того, русская быстрянка занесена в Красные книги Удмуртской Республики (III категория редкости), Республики Башкортостан (II) и Кировской области (II), Республики Марий Эл (V категория редкости – восстанавливающийся вид), Республики Татарстан (II категория редкости) (Красная книга ..., 2008, 2012, 2014, 2015, 2016; Соловьёв, 2001).

2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

На предмет наличия русской быстрянки *Alburnoides rossicus* нами обследованы малые, средние и крупные реки бассейна Камы на территории Пермского края (Ласьва, Буй, Ошья, Пизь), республик Удмуртия (Вала, Кильмезь, Иж с притоками Сельчка и Чур), Башкортостан (Нугуш, Юрюзань) и за его пределами: в бассейне Верхней Волги – река республики Марий Эл (Илеть), в бассейне Нижней Волги – река Республики Татарстан (Мёша).

Бассейн Камы

Бассейн Камы расположен на востоке европейской части России. Он граничит с бассейнами Северной Двины, Печоры, Оби, Урала, Верхней и Нижней Волги.

Кама является самым большим и мощным притоком Волги. До зарегулирования она занимала второе место среди рек Европейской части СССР, после Волги, по площади водосбора (522 000 км²) и длине (2030 км) (Соколов, 1952).

Затем, в зарегулированном состоянии (созданы Камское и Воткинское водохранилище на Каме, Куйбышевское водохранилище на Волге и низовьях Камы), река спрямилась, уменьшилась. После создания Нижнекамского водохранилища происходит дальнейшее спрямление излучин Камы.

В связи с гидротехническим строительством сложилось следующее деление Камы: Верховья Камы (гидрологически это – от истоков до устья Весляны, а практически – от истоков до западной границы Пермской области); Верхняя Кама (гидрологически – до зоны выклинивания подпора Камского водохранилища, а фактически – до устья Вишеры, как более чётко представленного створа). В условиях подпора Кама делится на участки: Средняя кама (Камское и Воткинское водохранилища – до плотины Воткинской ГЭС), Нижняя Кама (Нижнекамское водохранилище), Камский залив Куйбышевского водохранилища на Волге до бывшего Камского устья (Комлев, Черных, 1984).

Своё начало Кама берёт в пределах Верхне-Камского плато, представляющего собой северную часть Высокого Заволжья. Сначала река течёт на север, затем под прямым углом поворачивает на восток и, достигнув предгорий Урала, вновь меняет своё направление, резко поворачивая на юг. Расстояние от истока до устья по прямой равно около 445 км. Кама принадлежит к числу равнинных рек, в среднем уклон оставляет около 0.11‰ (Георгиевский, 2015а).

В настоящее время длина Камы составляет 1805 км, площадь бассейна равна 507 тыс. км². В пределах бассейна Камы полностью или частично находится территория 11 субъектов РФ.

В верховьях Кама сравнительно маловодна. Только после впадения в неё Вишеры, отличающейся очень высокой водностью, река действительно становится полноводной. От устья Вишеры до впадения следующего большого притока – Чусовой – Кама течёт преимущественно в глубокой долине с высокими берегами. Ниже впадения Чусовой долина расширяется, а пойма местами достигает 10–15 км. Русло изобилует песчаными перекатами (Соколов, 1952). Такой характер река сохраняла до её устья.

Бассейн Камы полностью расположен в пределах зоны избыточного увлажнения (лесная зона), и поэтому отличается высокой водоносностью. При слиянии Волга и Кама имеют почти одинаковые расходы воды. Средний годовой расход Камы в устье равен 3800 м³/сек, что соответствует модулю стока 7.2 л/сек км². Особенно обильное питание она получает за счёт левобережных притоков – Вишеры, Чусовой и Белой, бассейны которых расположены на западных склонах Урала (Соколов, 1952)

Основную роль в питании Камы играют талые снеговые воды, доля которых в общем годовом стоке превышает 50%. Значительным является также дождевое и грунтовое питание. Для Камы характерна неустойчивая летняя межень, часто прерываемая дождевыми паводками, иногда достигающими значительной силы. Амплитуда колебания уровня воды достигает 10–12 м. Замерзает река в середине ноября, вскрывается во второй половине апреля (Георгиевский, 2015а).

Кама принимает большое число притоков, из которых главными являются Вишера, Чусовая, Белая и Вятка (Соколов, 1952). Крупнейшие притоки – реки Белая и Вятка – впадают в Каму в нижнем течении. Водосборная площадь правобережных притоков равна 164 тыс. км², левобережных – 273 тыс. км².

Средняя густота речной сети составляет 0.50 км/км². Средняя густота речной сети в пределах бассейна Камы плавно уменьшается с севера на юг под влиянием нестабильности составляющих водного баланса территорий и азональных факторов. В разных частях бассейна она изменяется в 2.5 и более раз.

Русловая сеть бассейна включает более 74 000 водотоков. Большинство из них – малые реки, имеющие длину менее 10 км. Лишь 4048 рек имеют длину 10 и более километров, а 42 – более 200 км (Георгиевский, 2015а).

Бассейн Камы располагается на востоке умеренно-теплой и умеренно-влажной атлантико-континентальной европейской области умеренного климатического пояса. С

севера он граничит с умеренно теплой и избыточно влажной атлантико-арктической областью, с юга – с очень теплой и недостаточно влажной областью умеренного климата. Зима длинная, холодная, с устойчивым снежным покровом. Удаленность от Атлантического океана способствует увеличению континентальности климата с запада на восток, что проявляется в уменьшении количества осадков и увеличению годовой амплитуды температур по сравнению с районом Верхней Волги. Годовая амплитуда температур (разность между средней месячной температурой самого теплого и холодного месяцев) в этом районе составляет 30–35°C, возрастая к востоку до 37–40°C.

В течение года преобладает влияние умеренных морских и континентальных воздушных масс, дополнительные черты климату придает регулярная адвекция арктического и тропического воздуха.

По степени увлажнения бассейн Камы относится к зоне достаточного увлажнения – количество осадков превышает испарение. В верховьях Камы годовая сумма осадков составляет 700–800 мм/год. Меньше всего выпадает осадков в феврале – апреле. Всего с ноября по март на севере бассейна в среднем выпадает от 150 до 200 мм, в нижнем течении – 100–150 мм, местами менее 100 мм.

Появление снежного покрова в бассейне Камы наблюдается в основном в середине и конце октября. Устойчивый снежный покров образуется в среднем на три недели позже, в конце октября – первой половине ноября, а разрушается в основном в середине апреля, на северо-востоке – в конце апреля. Окончательный сход снежного покрова в среднем происходит на 4–10 дней позже по сравнению со средними датами. Продолжительность залегания снежного покрова составляет 150–200 дней; она уменьшается с северо-востока на юго-запад (Георгиевский, 2015а).

Р. Чепца

Река Чепца – крупнейший левый приток Вятки. Берет начало на Верхнекамской возвышенности из родников в километре к северо-западу от дер. Игнатьево Очерского района Пермского края и протекает по территории Удмуртии и Кировской области. Впадает слева в реку Вятка в черте города Кирово-Чепецк Кировской области. Длина реки – 501 км, площадь бассейна – 20 400 км². Среднее падение р. Чепцы 10 см/км (Ресурсы ..., 1967).

Бассейн реки представляет собой холмисто-увалистую равнину. Левобережная часть водосбора по площади почти в два раза превышает правобережную, поверхность которой сильно изрезана глубокими (до 60–90 м) долинами рек и оврагов. Левобережье отличается более мягкими формами рельефа. Бассейн р. Чепцы богат пойменными озёрами. Величина стариц различна – от 100 м до 3–7 км в длину и шириной в пределах 40–150 м. Некоторые из

них соединены с Чепцой рукавами-протоками. Всего на водосборе расположено 504 озера, общей площадью 26.6 км².

Преобладающая ширина русла – 80–120 м, наибольшая – до 200 м. Плёсы и перекаты чередуются через 1–1.5 км. Длина перекатов до 2 км, глубина 0.7–1.5 м при скорости течения в межень до 0.5–1.4 м/с. Плёсы имеют длину до 4 км с глубинами по фарватеру 4-7 м, скорость течения на них составляет 0.1–0.3 м/сек. Дно реки неровное, преимущественно песчаное, местами галечное, в ямах и на плёсах – песчано-илистое.

Замерзает р. Чепца в ноябре. Наибольшая толщина льда (выше 60 см) наблюдается в марте. Летом река сильно мелеет; минимальные уровни воды наблюдаются в июле и августе.

Температура воды в реке с весны постепенно повышается до 19–20°C в июле. В отдельные годы вода прогревается до 29°C (Соловьев, 1972).

На берегах реки расположены города Глазов, Балезино, сёла Полом, Дебессы и десятки деревень. Ранее для судоходства был освоен участок в нижнем течении реки в пределах Кировской области длиной 148 км. Сейчас судоходство прекращено. Чепца имеет свыше 387 притоков. Наиболее крупные правые притоки – Пыхта (34 км), Медла (15 км), Лып (53 км), Пызеп (59 км). Левые притоки – Лем (25 км), Ирымка (24 км), Лоза (127 км), Кеп (45 км) (Ресурсы поверхностных ..., 1967).

Исследованный участок (N57.726988° E053.622222°) расположен в верхнем течении р. Чепцы на 419 км от устья (территория Удмуртской Республики) и представляет собой перекат с песчано-гравийно-галечным дном и скоростью течения около 0.5–0.7 м/с (рис. 2). Ложе реки относительно ровное, без ярко выраженного стрежня. Средняя глубина составляла 0.3 м, максимальная – 0.7 м. Правый берег – подмывной, обрывистый, сложенный суглинками, левый берег – намывной, представляет собой песчано-гравийные отложения, большей частью заросшие ивняком, луговой и околородной растительностью.



Рис. 2. Перекат на р. Чепце в районе исследования (август 2013 г.) (фото автора).

Во время проведения исследований температура воды варьировала от 10.0°C в сентябре до 24.2°C в августе. В течение суток наименьшие температуры воды зарегистрированы в ночное время (в июле – 20.9°C, в августе – 21.0°C, в сентябре – 10.0°C), максимальные температуры – в 15.00–18.00 (в июле – 22.9°C, в августе – 24.2°C, в сентябре – 14.4°C).

Р. Буй

Река Буй – левый приток р. Камы первого порядка. Начало берет на юге Пермского края в Куединском районе, и течет вначале на юг, а затем на юго-запад в пределах этого района. В верхнем течении р. Буй огибает юго-западные отроги Тулвинской возвышенности и протекает по Буйской низменности. Далее река протекает по Янаульскому р-ну Башкирии, где на реке образовано Кармановское водохранилище. В низовьях р. Буй заходит на территорию Удмуртии, где и впадает в Каму на расстоянии 240 км от ее устья на границе с Башкирией ниже г. Камбарка.

Длина реки 228 км, общая площадь водосбора – 6 530 км², средняя высота водосбора – 153 м. По классификации А. М. Комлева и Е. А. Черных (1984) р. Буй относится к средним рекам. Средний уклон – 0.4 м/км. В реку впадают 28 притоков длиной более 10 км. Наиболее крупные правые притоки – Пизь (159 км), Ирмиза (47 км), Ошья (45 км), Савва (43 км),

Шагирт (34 км). Наиболее крупные левые притоки – Амзя (151 км), Арей (49 км), Орья (34 км). На водосборе расположено 19 озер, общей площадью 0.97 км² (Ресурсы поверхностных ..., 1967).

Бассейн р. Буй округлой формы, граничит на севере с бассейном р. Тулвы, на востоке и юге – с бассейном р. Быстрого Таныпа, на западе – с водосбором р. Камы. Долина реки трапецеидальной формы, широкая, местами заболоченная, по берегам много населенных пунктов. Среднегодовой расход воды в среднем течении (дер. Чишмы) 24.3 м³/сек.

В нижнем течении реки находится Кармановское водохранилище, введенное в эксплуатацию в сентябре 1967 г. Створ плотины расположен в 28 км выше устья р. Буй. Полный объем водохранилища 13.4 км³, полезный – 1.96 км³. Площадь зеркала 35.5 км². Длина водохранилища 15 км, ширина максимальная 3.5 км, средняя – 2.4 км, при максимальной глубине 12.8 м и средней 3.8 м. Назначение водохранилища – охлаждение циркуляционных вод, сезонное регулирование стока и обеспечение водопотребления Кармановской ГРЭС (Гончаренко и др., 1988).

По гидрологическому режиму водотоки бассейна р. Буй относятся к восточно-европейскому типу с четко выраженным весенним половодьем, весенне-осенними дождевыми паводками и длительной устойчивой зимней меженью, которая характеризуется постепенным снижением уровня воды к концу зимы до минимальных отметок. Замерзают реки в середине ноября. Вскрываются – в начале апреля и к концу мая полностью очищаются ото льда. Ледоход проходит спокойно, как правило, лед тает на месте. Высота паводка 1–2 м, скорость течения в этот период 0.6-1.5 м/сек.

Весеннее половодье обычно начинается в первых числах апреля. Амплитуда колебаний сроков начала весеннего подъема по годам сравнительно невелика – в среднем около месяца. Продолжительность половодья зависит от размеров рек и высотного положения их водосборов, а также от увлажненности территории и от величины снеготаяния. Продолжительность половодья – 39–42 суток.

Летняя межень устанавливается в мае-июне и прерывается обычно одним-тремя дождевыми паводками с подъемом уровня воды до 1 м. Значительные паводки формируются при выпадении сильных ливней, а также при затяжных дождях; осенние паводки иногда имеют смешанное происхождение за счет дождей и таяния снега во время потеплений.

Местность рассматриваемой территории бассейна р. Буй равнинная, лесостепная. Пойма симметричная, шириной до 4 км, правобережная пойма частично заболочена. Склоны долины сильно изрезаны оврагами. В пойме имеются многочисленные старицы, а в ее

правобережной части располагаются ирригационные каналы. В период весеннего половодья, практически ежегодно, пойма затапливается.

Пойма рек покрыта луговой растительностью и кустарником, используется под пастбища. Приустьевая часть поймы покрыта ивняком. Берега обрывистые, высотой 1.5–3 м, сложены глиной (Справочник по ..., 1936; Ресурсы поверхностных ..., 1973).

Исследования на р. Буй проводились в 2010 и в 2013 г. на одном и том же участке (N56.407903° E055.465690°). Данный пережат расположен на 171 км от устья в Куединском р-не Пермского края (рис. 3).



Рис. 3. Пережат на р. Буй в районе исследования (июнь 2013 г.) (фото автора).

В районе исследований ширина русла р. Буй в бровках пойменных берегов составляет 5–13 м. Русло реки извилистое, развивается по типу свободного меандрирования. Ширина пояса меандрирования 0.4–0.5 км. Дно на плесовых участках глинистое с песчаными наносами, на пережатах – песчано-гравийное или гравийно-галечное. Скорости течения р. Буй изменяются от 0.1 м/с в межень до 1.5 м/с в паводки. Во время отбора проб скорости течения составляли от 0.1 м/с на плесах до 1 м/с на пережатах.

Р. Вала

Река Вала – приток 2-го порядка р. Вятки. Река берет начало в Можгинском р-не Удмуртской Республики, далее протекает по территории Вавожского и Сюмсинского р-нов Удмуртии и впадает в р. Кильмезь на территории Кировской области. Длина реки – 196 км,

площадь бассейна – 7 360 км² (Ресурсы поверхностных ..., 1967). По совокупности признаков (длина, площадь водосбора) данный водоток относится к средним рекам (Комлев, Черных, 1984; Нежиховский, 1988). В среднем течении р. Вала (рис. 4) имеет ширину русла 20–30 м, глубину 0.5–1.5 м на перекатах и 2.0–2.8 м на плесах.



Рис. 4. Перекат на р. Вала в районе исследования (август 2015 г.) (фото В.В. Безматерных).

Исследованный участок (N56.453008° E052.369820°) расположен в верхнем течении р. Вала на 152 км от устья в Можгинском р-не Удмуртской Республики и представляет собой перекат с гравийно-песчаным дном и большим количеством высшей водной растительности, преимущественно рдестами. Скорость течения на стрежне переката достигала 0.25 м/с. Русло реки глубоко врезано, берега обрывистые. Средняя глубина составляла 0.6 м, максимальная – 1.5 м.

Р. Юрюзань

Одной из основных крупных рек на территории Республики Башкортостан является река Юрюзань, принадлежащая Камско-Бельскому бассейну. Р. Юрюзань (левый приток р. Уфа) начинается из болота у подножия хр. Машак. Она пересекает хребты Урала, южную часть Юрюзано-Айской равнины и восточную часть Уфимского плоскогорья. Длина реки 404 км, площадь водосборного бассейна 7 240 м², среднегодовой расход воды 62.2 м³/сек, скорость течения в среднем 0.8 м/сек. Льдом река покрывается со второй половины ноября по апрель. Ледоход начинается 15–18 апреля и длится 3–6 дней. Половодье длится 60–65

дней, когда вода поднимается от 3 до 5 м. Осенний подъем воды не превышает 3 м. Питание реки снеговое, дождевое и подземными водами. Средний уклон реки 0.8–1.2 м на 1 км, глубина реки на плесах достигает 3 м. Дно реки каменистое, местами песчаное. В пределах Юрюзано-Айской равнины долина реки широкая с поймами и террасами, на Уфимском плоскогорье она узкая и каньонообразная. В устьевой зоне долина реки подтоплена водами Павловского водохранилища. Притоков длиной менее 10 км – 176, их общая длина составляет 451 км, на водосборе есть 24 озера с общей площадью зеркала 7.39 км².

Р. Юрюзань огибает хребет Каратау. На правобережье этой реки в пределах описываемой равнины восточная окраина хребта Каратау представляет собой увалообразное поднятие, простирающееся в северо-восточном направлении. На плоской поверхности увала выступают две округленные вершины — горы Бальзяк (506 м) и Толок (449 м). Долина р. Юрюзань широкая (рис. 5), хорошо выработанная, асимметричная, в ней также существуют низкая и высокая поймы и надпойменные террасы (Ресурсы поверхностных ..., 1967; Гареев, 2002; Турикешев и др., 2015).



Рис. 5. Перекат на р. Юрюзань в районе исследования (август 2016 г.) (фото автора).

Исследованный участок (N55.355497° E057.989065°) расположен в среднем течении реки Юрюзани на 144 км от устья в Салаватском районе Республики Башкортостан и представляет собой перекат с песчано-гравийно-галечным дном и скоростью течения около 0.2 м/с. Средняя глубина составляла 0.3 м (рис. 5).

Бассейн Верхней Волги

Бассейн Верхней Волги расположен в центре Восточно-Европейской равнины. В пределах бассейна полностью или частично находится территория 25 субъектов РФ и столица России – г. Москва.

Бассейн Верхней Волги граничит с бассейном Северной Двины, Невы, Западной Двины, Днепра, Дона, Нижней Волги, Камы. Длина Волги от ее истока до устья Камы составляет 1780 км, площадь водосбора равна 675 тыс. км². Распределение речной сети по рассматриваемой территории, ее структура и особенности носят различный характер и значительно меняются по территории (Георгиевский, 2015б).

Верхняя Волга имеет асимметричный правосторонний рисунок речной сети. Большинство основных притоков впадает в Волгу с левого берега, однако ее крупнейшие притоки (Ока и Сура) – правобережные притоки. Площадь правобережных притоков равна 329 тыс. км², а левобережных – 111 тыс. км². Средняя густота речной сети составляет 0.42 км/км². В разных частях бассейна она изменяется в два и более раза.

Абсолютное большинство рек региона имеют площадь водосбора менее 1000 км². Только для 98 рек она превышает 2000 км². Гидрологический режим таких водных объектов в существенной мере зависит от местных физико-географических и гидрогеологических условий. Зональные условия формирования стока характерны для средних рек. Их площадь водосбора изменяется от 2000 до 50 000 км². Таких рек в бассейне Верхней Волги 94.

Район Верхней Волги относится к атлантико-континентальной европейской области умеренного пояса с умеренно-теплым летом, продолжительной холодной зимой с устойчивым снежным покровом. Континентальность климата увеличивается с запада на восток. В течение года в районе преобладает влияние умеренных морских и континентальных воздушных масс. Важным фактором формирования климата является регулярная адвекция арктического и тропического воздуха. Изменчивость атмосферной циркуляции создает большую неустойчивость режима увлажнения и температуры.

Средняя годовая температура воздуха в пределах Верхневолжского бассейна уменьшается с юго-запада на северо-восток и составляет 3.0–4.5°C. Годовая амплитуда составляет 26–33°C, возрастая к востоку (Георгиевский, 2015б).

Бассейн Верхней Волги относится к зоне достаточного увлажнения – количество осадков превышает испарение. В отдельные засушливые годы на юго-востоке региона это соотношение может меняться. На западных склонах водосборов и на возвышенных участках Валдайской, Среднерусской, Смоленско-Московской возвышенностей количество осадков возрастает. Средняя многолетняя годовая сумма осадков и сумма за теплый период убывает с

северо-запада на юго-восток. Режим осадков в основном определяется циклонической деятельностью. Летом заметный вклад в изменение количества осадков и интенсивности их выпадения вносят внутримассовый характер погоды и активизация атмосферных фронтов, определяющих выпадение конвективных осадков. В зимний и летний период интенсивность осадков заметно возрастает (Георгиевский, 2015б).

Р. Илеть

Илеть – левый приток Волги. Протекает по Республике Марий Эл, заходя в среднем течении на границу Татарстана. Река начинается в Мари-Турекском р-не, течет на юго-запад и юг и впадает в Волгу в 9 км выше Волжска. Длина реки 204 км, площадь водосбора 6471 км². Средняя скорость течения около 0.8 м/с, достигая местами 1.4–1.7 м/с. Илеть – живописная река лесного Заволжья, несущая свои воды в песчаном русле среди хвойных, а в нижнем течении – лиственных лесов.

Илеть среди малых рек самая многоводная, с интенсивным подземным питанием. Поэтому она во многих местах не замерзает даже зимой, а летом ее вода холодна (6–8°C), жесткость воды высокая. Долина реки неясно выраженная. Склоны ее пологие, сливаются с прилегающей местностью, покрыты кустарником и смешанным лесом, сложены песчаными и супесчаными грунтами. Пойма двухсторонняя, умеренно пересеченная, шириной до 0.5 км, покрыта кустарником и смешанным лесом, местами заболоченная. Русло реки извилистое, деформирующее, шириной 60–80 м. Берега пологие, покрыты лесом (Перетьягина, 2015).

По территории Республики Татарстан протекает в лесном массиве по северо-западу Высокогорского муниципального района на протяжении 34 км. Территория основного бассейна расположена на востоке Республики Марий Эл. Исток реки лежит 0.9 км к востоку от с. Сабанур Республики Марий Эл на высоте 157 м, устье в 4 км западнее г. Волжска и в 1.5 км восточнее с. Мари-Отары на высоте 53 м (Куйбышевское водохранилище).

Илеть принимает 56 притоков, наибольшие из которых: Параньгинка (22 км), Шора (49 км), Ировка (66 км), Яранка (24 км), Ашит (83 км), Кужерка (18 км), Вонча (49 км), Петьялка (54 км), Юшут (122 км) (Горшкова и др., 2015).

Исследованный участок (N56.135791° E048.333173°) расположен в нижнем течении р. Илеть на 49 км от устья в Звениговском р-не Республики Марий Эл. Ширина русла 70–100 м, разделено большим количеством небольших песчаных островов, перевалено топьяками. Брёвна и ветки, погружённые в воду, обильно покрыты прикрепленными нитчатыми водорослями *Ulothrix* sp. Грунт песчаный. Скорость течения 0.1 м/с в прибрежье

и 0.4 м/с – на стрежне. Преобладающая глубина 0.3–0.5 м, максимальная – 1.0 м. Во время сбора материала температура воды составляла 12.5°С.

Бассейн Нижней Волги

Бассейн Нижней Волги находится в юго-западной части европейской территории России. Он вытянут с севера на юг более чем на 1200 км; ширина бассейна с запада на восток превышает 500 км. В пределы этого региона полностью или частично входит территория 9 субъектов РФ.

Бассейн Нижней Волги граничит с регионом Верхней Волги и Камы, бассейном Дона и Урала. Длина участка Волги от устья Камы до морского края дельты составляет 1751 км. Площадь бассейна Нижней Волги равна 280 тыс. км². Большинство основных притоков впадает в Нижнюю Волгу с левого берега. Наиболее крупные левобережные притоки – Самара и Вятка. Площадь правобережных притоков равна 13.9 тыс. км², а левобережных – 117 тыс. км².

Средняя густота речной сети составляет 0.14 км/км² и плавно уменьшается с севера на юг под влиянием нестабильности составляющих водного баланса территорий и азональных факторов. В южной части бассейна ее значения близки к нулю (Георгиевский, 2015в).

Русловая сеть этой части волжского бассейна включает более 6300 водотоков. Большинство из них – малые реки, имеющие длину менее 10 км. Лишь 777 рек имеют длину 10 км и больше, а 18 – больше 200 км. Самый крупный приток Нижней Волги – р. Самара. Длина Самары составляет 594 км, площадь бассейна – 46 500 км². В ее бассейне находится три реки с длиной более 20 км (крупнейшая из которых – р. Большой Кинель).

На рассматриваемой территории по бассейну Нижней Волги имеется 10 475 водотоков, общей длиной 62 499 км. Основная доля речной сети приходится на самые малые реки (менее 25 км), количество которых составляет 97% от общего числа и длина 56% суммарной длины всех водотоков

Значительная меридиональная протяженность региона обуславливает существенные различия радиационного баланса, режима влажности, осадков и глубины промерзания почвы. Часть бассейна (от широты Самары до Волгограда) относится к атлантико-континентальной европейской области умеренного пояса с очень теплым летом и холодной зимой с устойчивым снежным покровом.

Южнее Волгограда территория относится к очень теплой и умеренно сухой континентальной восточноевропейской области умеренного климата.

В условиях удаленности бассейна от океанов основное влияние на климат оказывают континентальные воздушные массы, формирующиеся в центре Евразийского материка. Они определяют большую годовую амплитуду температуры, жаркое лето, морозную и довольно продолжительную зиму, короткие переходные сезоны. Велика и внутрисезонная изменчивость температуры – резкие зимние оттепели, весенние возвраты холодов, высокая вероятность летних заморозков, засухи. Смягчающее действие на режим температуры и осадков оказывают вторжения атлантического воздуха. Западный перенос и связанная с ним циклоническая деятельность особенно заметно влияют на верхнюю часть бассейна (от Самары до Волгограда). Южнее возрастает роль континентальных воздушных масс, трансформирующихся над материком (Георгиевский, 2015в).

Средняя годовая температура воздуха в пределах бассейна увеличивается от 3.0°C в районе Казани до 9.5°C в устьевой области Волги. Разность между средней месячной температурой самого теплого и холодного месяцев составляет 30-40°C, возрастая к востоку бассейна.

По степени увлажнения бассейн Нижней Волги подразделяется на три участка. Территория от Казани до Самары относится к зоне достаточного увлажнения – здесь количество осадков превышает испарение. Средняя разность годовой суммы осадков и испаряемости может изменяться от 200 до –100 мм (в отдельные засушливые годы). От Самары до Волгограда увлажнение недостаточное, испаряемость устойчиво превышает осадки в среднем на 200–400 мм в год. Ниже по течению территория умеренно сухая, разница осадков и испаряемости за год изменяется от –400 до –700 мм (Георгиевский, 2015в).

Р. Мёша

Река Мёша берет начало на отрогах Вятского Увала у н.п. Ятмас-Дусай Кукморского р-на Республики Татарстан. Протекая в юго-западном направлении, Мёша впадает в Куйбышевское водохранилище у н.п. Карадули Лаишевского р-на.

Мёша – типично равнинная река со смешанным питанием, сток которой формируется за счёт талых вод, подземного притока и дождевых осадков. Средний уклон водотока составляет 0.7–0.8‰, общее падение 82 м, густота речной сети бассейна 0.35 км/км². Количество притоков – 54. Для её гидрологического режима характерно наличие двух резко отличающихся периодов – межени и половодья, на время которого приходится до 70–80% годового стока. Средние многолетние характеристики годового стока Мёши у н.п. Пестрцы

составляют: модуль стока – 3.04 л/с км², расход воды – 17.2 м³/с, слой стока – 168 мм, объём стока – 542 млн. м³ (Экологические проблемы ..., 2003).

Бассейн р. Мёши имеет форму неправильного прямоугольника, который вытянут с запада на восток (протяжённость 80–100 км), а с севера на юг – 60–75 км. Длина реки – 204 км.

Поверхность водосбора р. Мёши представляет собой холмистую равнину, расчленённую долинами многочисленных притоков, балками и оврагами, резко ассиметричную по форме (большая часть его гидрографической сети сосредоточена в правобережье) с общим уклоном поверхности к юго-западу. Площадь водосбора равна 4180 км², средняя высота 140–160 м, средняя ширина почти на всём его протяжении 20–21 км.

Границы бассейна водораздельные пространства со следующими реками: Казанкой на севере, Вяткой на востоке, Камой на юге и Волгой на западе. Водосборную площадь бассейна можно условно разделить на 3 части – верхнюю (Сабинский и Тюлячинский р-ны), среднюю (Пестречинский р-н) и нижнюю (Лаишевский р-н).

Верхняя часть бассейна (около 1700 км²) – это плоская, местами слабо всхолмлённая равнина расчленена балками и оврагами на пологие и широкие гряды, которые в свою очередь распадаются на более мелкие второстепенные гряды и пологие холмы. Абсолютные отметки водоразделов достигают 180–200 м. Наивысший участок местности расположен севернее селения Сабабаш на водоразделе Мёши и Казнаш (до 208 м). Ввиду незначительной относительности высот яростность рельефа в этой части бассейна не прослеживается. Все водоразделы – генетически однородная поверхность. Наиболее чётко она выражена по водоразделам Мёши и Нысы, Мёши и Малой Мёши и Сабы, Сабы и Казнаша. В этих местах она крутыми уступами спускается непосредственно к речным долинам. На крутых склонах водоразделов, а также в местах, где ширина разделов между соседними речными долинами незначительна, имеются своеобразные, выработанные в коренных породах, террасы. Поверхность их слабо наклонена к долине, а от вышележащего водораздела они повсюду отделяются четко выраженным уступом крутизной 8–10°. Русло реки извилистое, глубиной от 0.5 до 4 м, не зарастает. Берега реки в истоках имеют высоту до 4 м, ниже – до 2 м. Берега преимущественно крутые и очень крутые, иногда обрывистые. Дно реки ровное (Экологические проблемы ..., 2003).

Средняя часть бассейна (около 1700 км²) – сравнительно невысокая, слегка всхолмлённая равнина, сильно изрезанная долинами притоков и оврагами. Русло р. Мёши узкое, извилистое, с наличием обширных плёсовых участков, имеющих длину от 0.8 до 2 км.

Ширина плёсовых участков 15–40 м, глубина 2–5 м, скорости течения не превышают 0.1–0.2 м/с. На остальном протяжении реки плёсы меньших размеров (длина 0.2–0.3 км, ширина до 30 м, средняя глубина 1.5–2.0 м) чередуются с перекатами. Ширина реки на перекатах до 10 м, глубина 0.2–0.6 м, скорость течения достигает 1–2 м/с. Русло реки в прибрежной полосе зарастает. Берега достигают высоты до 2 м. Дно реки преимущественно ровное, лишь на излучинах встречаются ямы.

Нижняя часть бассейна (около 800 км²) полого наклонена на юго-запад к месту слияния двух крупных рек – Волги и Камы. Высоты поверхности закономерно уменьшаются от 130–150 м до 70–100 м. Русло реки извилистое, местами разветвляется на рукава, образуя острова длиной 15–65 м, шириной до 20 м, высотой до 3 м. берега реки высотой до 4.5 м. Нижнее течение Мёши находится в зоне влияния Куйбышевского водохранилища и превратилось в широкий залив (Экологические проблемы ..., 2003).

Исследованный участок (N55.750765 E049.671744°) расположен в нижнем течении р. Мёши на 60 км от устья в Пестречинском р-не Республики Татарстан. Данный перекат представляет собой протяжённый прямой участок реки длиной 300 м. Грунт песчано-гравийно-галечный с куртинами нитчатых зелёных водорослей и высшей водной растительности – тончайшего и нитевидного рдестов. Местами лежат отдельные валуны. Ширина русла 30–40 м. Скорость течения на стрежне переката достигала 0.2–0.5 м/с. Глубина на перекате не превышала 0.75 м, средняя глубина – 0.5 м. Температура воды во время сбора материала составляла 16.7°C.

3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для данной работы послужили пробы фитопланктона (3), фитоперифитона (3), зоопланктона (76), зообентоса (78), сиртона (43), ихтиофауны (4), а также собственно особи русской быстрянки *Alburnoides rossicus* (964) для данных по питанию, отобранные в период 2010–2017 гг. в ходе экспедиционных исследований на реках бассейна Камы, а также в реках бассейна Верхней и Нижней Волги (табл. 1). Материал собран в 6 водотоках 5 субъектов РФ: 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. 6).

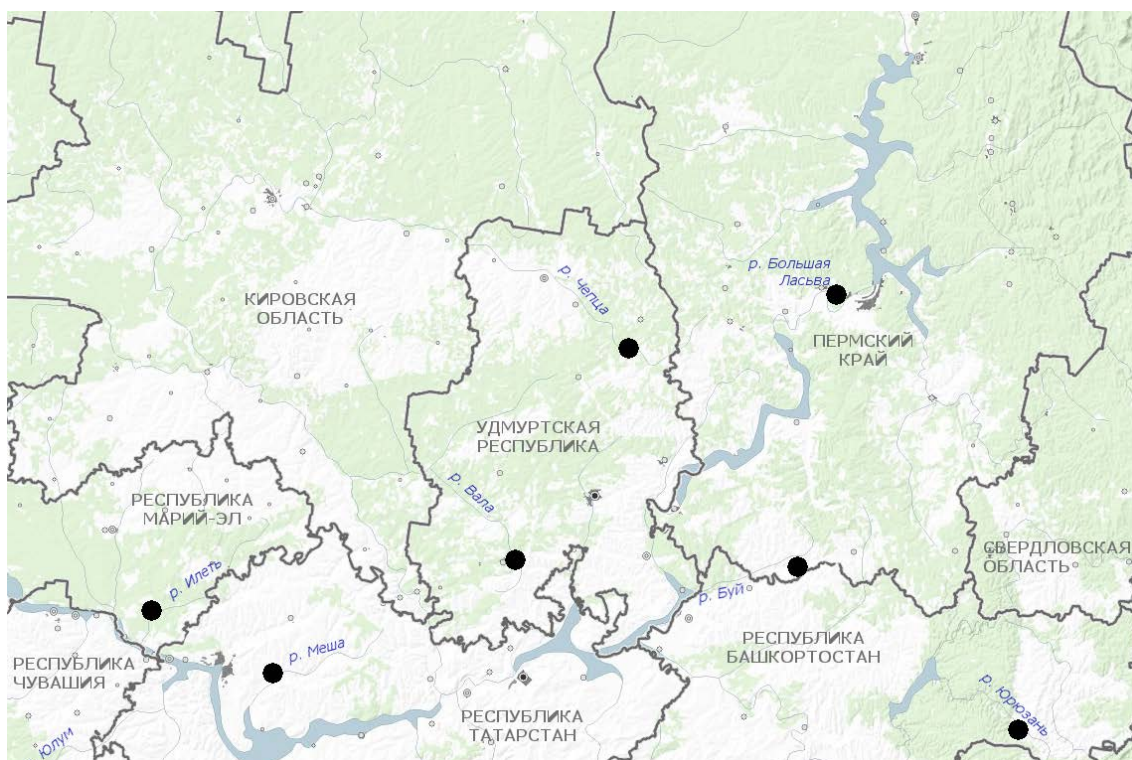


Рис. 6. Район исследования и места сбора материала.

Характеристики участков сопоставимы между собой. На каждом водотоке зона облова – два плёса, разделённые одним перекатом. Таким образом, выбранные для проведения исследований участки максимально стандартизованы, в полной мере отражают характер водотока и являются типичными для бассейна каждой реки. В связи с этим результаты исследований могут рассматриваться как репрезентативные для каждого речного бассейна.

Отлов рыб проводили на ограниченных участках перечисленных водотоков. При выборе локализации исходили из того, чтобы каждый участок удовлетворял следующим

условиям: 1) на участке должна обитать русская быстрянка в соотношении, характерном для всего водотока в целом; 2) размеры участков должны быть достаточными для сбора репрезентативных выборок популяции и более или менее сопоставимыми между собой.

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

Каждая проба по возможности включала 20–25 экз. каждой сравниваемой (возрастной, половой) группы русской быстрянки. При статистической обработке не учитывались пробы, состоявшие менее чем из 15 пищеварительных трактов.

Одновременно со сбором ихтиологических и гидробиологических проб измеряли глубину, температуру и прозрачность воды, скорость течения, отмечали тип грунта, наличие (и степень) или отсутствие заиления, макрофитов, водорослевых обрастаний.

Таблица 1. Объём (проба) собранного материала на различных водотоках

Административная территория	Водоток	Период сбора	Зоопланктон	Зообентос	Фитоперифитон и фитопланктон	Сиртон	Ихтиофауна	<i>Alburnoides rossicus</i> (пищеварительные тракты)
Удмуртская республика	Чепца	07-09.2013	34	34	2	33	3	491
	Вала	16.08.2015	4	6	1	–	3	51
Республика Татарстан	Мёша	17.08.2015	2	2	1	18	–	114
Республика Марий Эл	Илеть	18.08.2015	3	3	1	2	–	19
Республика Башкортостан	Юрюзань	06.08.2016	7	7	–	–	3	49
Пермский край	Буй	07.08.2010	12	12	1	–	–	129
		26-27.08.2012	9	9	–	–	–	–
		11.06.2013	5	5	–	–	3	109

Фитопланктон и фитоперифитон

Всего, для данной работы отобрано 6 качественных и количественных проб.

При наличии каменистых грунтов отбирали пробу фитоперифитона путём изъятия камней разного размера. Камни отмывали в ведре, после чего пробу процеживали через мельничное сито с размером ячеек ... мкм (№70). После этого определяли проективную площадь камней. В случае если грунт был представлен исключительно песками, отбирали пробу воды (из толщи речного потока) объёмом 1 л. Затем пробу фиксировали раствором формалина (доведя его концентрацию в пробе до 4%) для дальнейшей камеральной обработки. Сгущение проведено фильтрационным методом. Количественный учет проводилось в камере «Учинской» объёмом 0.02 см³. Биомасса определялась счётно-объёмным методом, при котором 109 мкм³ соответствует 1 мг сырой биомассы. Стереометрическим методом определялись средние размеры для каждого вида; плотность водорослей считали равной 1 г/м³. (Методические рекомендации ..., 1984; Водоросли, 1989). Обработка проб проводилась с помощью микроскопа фирмы «Ломо-Микмед 1».

Обработка проб выполнена лаборантом лаборатории экологии водоёмов Пермского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ» Н.А. Мартыненко.

Зоопланктон

Сбор и обработку проб зоопланктона проводили по стандартным методикам (Рылов, 1948; Боруцкий, 1952; Мануйлова, 1964; Кутикова, 1970; Методика изучения ..., 1975; Методические рекомендации ..., 1982; Определитель пресноводных ..., 1994, 1995). При отборе проб зоопланктона воду в объёме 100 л процеживали через сеть Джели с ячейкой 0.1 мм (газ №70) и фиксировали в 4% растворе формалина для дальнейшей камеральной обработки. Камеральную обработку материала проводили в камере Богорова под стереомикроскопом. Определение организмов до вида проводили под микроскопом после приготовления специальных препаратов. Для определения массы все организмы в пробах просчитаны и измерены их индивидуальные размеры. На основании полученных результатов рассчитаны численность и биомасса зоопланктёров на единицу объёма.

Для расчёта индивидуальной массы зоопланктёров использовали уравнения изометрического (для коловраток) и аллометрического (для ракообразных) роста (Методические рекомендации ..., 1982).

Обработка проб выполнена лаборантом лаборатории исследования сырьевых ресурсов Пермского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ» Л. С. Кошелевой.

Зообентос

Сбор проб зообентоса осуществляли с помощью бентометра с площадью захвата 625 см² на глубинах до 0.5 м, на глубинах до 1.2 м применяли гидробиологический скребок с длиной ножа 0.2 м. На валунных и валунно-галечных грунтах побережья и медиали водотоков, где использование указанных орудий сбора крайне затруднено, применяли метод Шредера в модификации Жадина. Камни изымали со дна реки руками, при этом подставляли под камни скребок, для поимки животных, переходящих в дрейф. Площадь вычисляли путем определения проективного покрытия камней (Жадин, 1960, Жадин, Герд, 1961). Во всех случаях – и при использовании скребка, и при использовании метода Шредера-Жадина – собирали подстилающий грунт, так как взятие проб без учёта подстилающего грунта приводит к потере до 10% численности личинок насекомых (подёнок, веснянок, хирономид) (Шубина, 1986; Паньков, 2000). Собранный грунт перекладывали в ведро, тщательно отмывали, мелкие фракции (песок, гравий) многократно отмучивали и промывали через капроновое сито с размером ячеек 200–220 мкм. Пробы складывали в банки и фиксировали 8% формалином.

Одновременно со сбором проб бентофауны измеряли глубину, температуру и прозрачность воды, скорость течения, отмечали тип грунта, наличие (и степень) или отсутствие заиления, макрофитов, водорослевых обрастаний.

Дальнейшая обработка материала производилась в лабораторных условиях с использованием бинокулярного микроскопа МБС-9 и микроскопа Ломо Микмед-1. Все донные животные более 2 мм подсчитывались и взвешивались после обсушивания на фильтровальной бумаге (до исчезновения мокрых пятен). Для взвешивания хирономид использовались весы WT-50 с точностью 0.1 мг, крупных моллюсков – электронные весы MW-300T с точностью 0.1 г, остальные гидробионты взвешивались на весах WT-500 с точностью 2 мг.

Всех донных животных определяли по возможности до вида. Некоторых зообентонтов определяли лишь до семейства или рода ввиду несформировавшихся систематически значимых признаков: ювенальные особи тубифицид (олигохеты), унионид (двустворки), лимнэид (брюхоногие моллюски), лимнефилид и лептоцерид (ручейники). Значительное затруднение возникает при идентификации личиночных стадий развития нехирономидных двукрылых, систематика которых разработана недостаточно. Также лишь до семейства или рода идентифицировались пауки и жуки.

Определение олигохет велось по определителю О. В. Чекановской (1962) и Определителю пресноводных... (1994); пиявок – по Е. И. Лукину (1976) и Определителю

пресноводных... (1994); двусторчатых и брюхоногих моллюсков – по В. Я. Старобогатову (Определитель пресноводных..., 1977) и Определителю пресноводных... (2002); ракообразных – по Ф. Д. Мордухай-Болтовскому и В. Я. Старобогатову (Определитель пресноводных..., 1977); пауков, поденок, веснянок, стрекоз, клопов – по Определителю пресноводных... (1997); ручейников – по С. Г. Лепнёвой (1964, 1966) и Определителю пресноводных... (2001); жуков, большекрылых, бабочек – по Определителю пресноводных... (2001); нехириноmidных двукрылых – по Определителю пресноводных... (1999).

Полные видовые названия донных беспозвоночных приводятся в Приложении 1.

Результаты обработки бентосных проб сопоставлялись с определениями экзубиев личинок и куколок амфибиотических насекомых или их крылатыми стадиями из проб дрифта, а также были проведены опыты по выведению хирономид.

Обработка проб выполнена автором.

Дрифт донных беспозвоночных

Материалом для данной работы послужили 43 качественные и количественные пробы дрифта донных беспозвоночных:

Пробы сиртона отобраны двумя сачками-ловушками из мельничного сита с размером ячеей 200–220 мкм, имеющими входное отверстие 1000 см² и глубину мешка 75 см, которые одновременно устанавливали на 5 минут, таким образом, общая экспозиция каждой пробы составляла 10 минут. Всех беспозвоночных выбирали из проб живыми и фиксировали 8%-ным формалином. Сбор и обработку материала осуществляли по стандартной методике (Методика изучения..., 1975, Богатов, 1994). Результаты обработки проб дрифта сопоставлялись с определениями донных животных из проб зообентоса, а также для уточнения видовой принадлежности было проведено 103 опыта по выведению хирономид в соответствии с методикой А. И. Шиловой (1976).

Обработка проб выполнена заместителем директора по науке Пермского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ» И.В. Поздеевым. Авторы всех видов дрейфующих беспозвоночных приводятся в Приложении 1.

Для выделения доминантных комплексов донных сообществ (зообентос) и выявления значимости отдельных видов, находящихся в речном потоке (сиртон) использовали модифицированный индекс плотности Л. В. Арнольди (Щербина, 1993):

$$Id = \sqrt[3]{P \cdot N \cdot B}$$

где P – встречаемость (%), N – относительная численность вида (%), B – относительная биомасса вида (%). К числу доминантов относили виды, величина индекса для которых составила 15 и более, к субдоминантам – 10–15.

Структуру сообществ анализировали при помощи числа видов (S), коэффициента видового сходства Чекановского-Серенсена (I_{CZS}), индекса видового разнообразия Шеннона по численности (H_N , бит/экз.) и биомассе (H_B , бит/г), его стандартной ошибки (m_H), максимального и минимального видового разнообразия (H_{max} , H_{min}) при данном наборе видов и индекса выравненности Пиелу (H'). Также использовали показатель доминирования Симпсона, рассчитанный как по численности, так и по биомассе (C_N , C_B) и показатель видового разнообразия (d) Маргалефа (Одум, 1975; Pielou 1975; Песенко, 1982; Алимов, 2001).

Экологическое состояние грунтов оценивали при помощи метода Пантле-Букк в модификации Сладечека – по уровню представленности индикаторных организмов зообентоса (Pantle, Buck, 1955; Sladecsek, 1973). Индикаторные веса отдельных видов принимали по литературным данным (Макрушин, 1974; Щербина, 2009).

Ихтиофауна

Для сбора ихтиофауны и проб рыбы на питание использовали активные орудия лова рыбы: электролов ЭЛЛОП-2 и два мальковых неводка. Первый – длиной 5 м, высотой 1.5 м, диаметром ячеи 4 мм использовался на участках рек, ширина которых не превышала 5–7 м. Второй – длиной 10 м, высотой 1.8 м, диаметром ячеи 3 мм применяли на участках рек с большей шириной.

В каждом водотоке были взяты особи рыб для видовой идентификации по остеологическим параметрам (табл. 2). Материал для измерения остеологических признаков фиксировался 70% спиртом.

Изучение остеологических признаков велось с использованием рентгенографической установки под руководством к.б.н. Н. Г. Богущкой и д.б.н. А. В. Балушкина в лаборатории ихтиологии ЗИН РАН. Анализ скелетных структур осуществлялся автором визуально по тотальным цифровым рентгеновским снимкам (рис. 7).

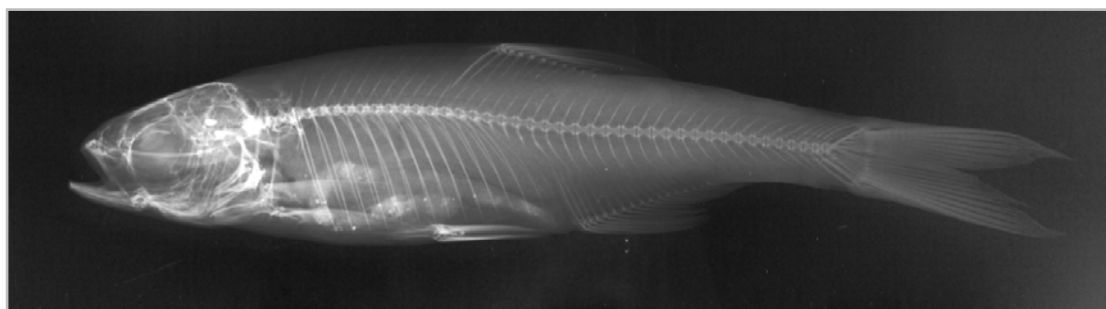


Рис. 7. Рентгенографический снимок *Alburnoides rossicus* p. Буй (фото автора).

Учитывались следующие остеологические признаки: общее количество позвонков, количество предорсальных позвонков – от начала позвоночника, учитывая веберов аппарат, до начала спинного плавника, число позвонков в туловищном – от начала спинного плавника до начала анального, хвостовом отделах, а также количество лучей в непарных плавниках.

Для выявления взаимосвязи морфомлогических характеристик с составом пищи и количественными параметрами питания особи из водотоков с наиболее многочисленными популяциями были использованы для изучения морфометрических признаков (пластических и меристических).

Также, у всех особей, взятых для изучения питания проводился полный биологический анализ (ПБА): общая длина рыба, длина тела рыбы до конца чешуйного покрова, масса рыбы, масса рыбы без внутренностей, пол и стадия зрелости (табл. 2). Материал для измерения морфометрических признаков и ПБА фиксировался 4%-ным формалином

Таблица 2. Объем собранного материала особей русской быстрянки *Alburnoides rossicus* для изучения морфологических признаков

Водоток	Количество особей для изучения остеологических признаков	Количество особей для изучения морфометрических признаков	Количество особей для ПБА
Буй, 2010	93	102	129
Чепца, 2012	100	99	99
Буй, 2013	–	–	109
Чепца, 2013	35	491	491
Вала, 2015	–	–	51
Илеть, 2015	20	–	19
Мёша, 2015	30	–	114
Юрюзань, 2016	17	–	49

Расчеты и измерения морфометрических признаков с точностью до 0.1 мм при помощи штангенциркуля проводились в соответствии с работой К. Хуббса и К. Лаглера (Hubbs & Lagler, 1958). Длина тела измерялась до конца прободенных чешуй. Полную массу тела рыб устанавливали с помощью весов WT-300 с точностью до 0.01 г. Пол и стадию зрелости гонад определяли по И. Ф. Правдину (Правдин, 1966). Для определения возраста с левого бока рыбы отбирали чешую.

Кроме того, были использованы два показателя числа чешуй в боковой линии. При подсчете общего количества чешуй в боковой линии учитывались все прободенные чешуйки от первой, расположенной сразу после надклейтрума, и до самой последней. Для второго показателя учитывались прободенные чешуйки от первой, расположенной сразу после надклейтрума, до расположенной у основания лучей хвостового плавника (до заднего края гипуралий). Таким образом, второй показатель не учитывает 1, 2 или 3 чешуйки, расположенные в основании лучей хвостового плавника.

Обработка проб выполнена автором.

Питание рыб

Рыб, использовавшихся для изучения питания, фиксировали 4% раствором формалина (Боруцкий, 1974). Пищеварительные тракты были вынуты целиком при помощи скальпеля, этикетированы и зафиксированы 4% раствором формалина. Затем пищеварительные тракты были вскрыты, и из них извлекалось все содержимое, с учётом распределения по отделам. Анализ пищеварительных трактов сводился к идентификации содержимого, определению видового состава кормовых организмов и процентного соотношения различных компонентов в пищевом комке по массе. Для этого пищевой комок каждой особи просушивали на фильтровальной бумаге, взвешивали на торсионных весах WT-500 с точностью 0.1 мг, затем помещали в чашку Петри и разводили водой до консистенции, удобной для просмотра. Идентификация содержимого пищеварительных трактов проводилась под бинокулярным микроскопом МСП-1 с приготовлением временных препаратов в глицерине.

Все животные объекты, по возможности, были определены до рода или вида. Остатки покрытосеменных растений и цианобактерии не идентифицировались. Водоросли и мохообразные были определены до рода или вида.

После этого кормовые животные были подсчитаны и взвешены. Для пересчета массы пищевого комка были использованы данные гидробиологических проб, взятых одновременно с материалом по питанию.

Обработка проб на питание и идентификация содержимого пищеварительных трактов произведены автором по стандартным методикам (Методические рекомендации ..., 1980, 1984). Определение водорослей проводилось по Н. Н. Ворончихину и Е. В. Шляпину (1949). Определение видовой принадлежности животных компонентов проводилось по «Определителям пресноводных ...» (1976, 1977, 1994, 1997, 1999, 2001, 2006), С. Я. Лепневой (1964, 1966), В. Я. Панкратовой (1970), М. Хирвенойе (1973), А. Сопонис (1977), Э. П. Нарчук (2003).

Авторы всех видов растительных и животных компонентов питания русской быстрянки приводятся в Приложении 2.

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. Балушкиной (Балушкина, 1987):

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

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

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

Общий индекс наполнения (*ОИН*, ‰) рассчитывался по формуле

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

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

Общий индекс потребления (*ОИП*, ‰) рассчитывался по формуле

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

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

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

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

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

Большее или меньшее совпадение пищевых спектров у рыб разных сравниваемых групп (пол, возраст) свидетельствует о степени сходства состава пищи. Степень

перекрывания пищевых ниш возрастных и половых групп рассчитывали по индексу Мориситы-Хорна (Horn, 1966):

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

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

При оценке встречаемости компонентов в питании рыб, за 100% принималось общее количество пищеварительных трактов, в том числе и пустых (Боруцкий, 1974). Для каждого водотока нами была принята различная классификация встречаемости компонентов питания, в зависимости от процентного соотношения пустых пищеварительных трактов: р. Буй, р. Чепца, р. Юрюзань: $\leq 10.0\%$ – случайный компонент, $10.0-20.0\%$ – второстепенный компонент, ≥ 20.0 – основной компонент; р. Вала и р. Илеть: $\leq 20.0\%$ – случайный компонент, $20.0-50.0\%$ – второстепенный компонент, $\geq 50.0\%$ – основной компонент; р. Мёша: $\leq 20.0\%$ – случайный компонент, $20.0-30.0\%$ – второстепенный компонент, $\geq 30.0\%$ – основной компонент.

Для оценки статистической значимости различий половых и возрастных групп рыб использовали однофакторный дисперсионный анализ. Апостериорные сравнения средних значений в ходе дисперсионного анализа проводили с использованием *LSD*-теста Снедекора-Фишера. Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$. Индекс Мориситы-Хорна рассчитывали в статистической среде *R* (R Core Team, 2017) с использованием функции *similarity* (Шитиков, Розенберг, 2013). Стандартную ошибку индекса находили методом бутстрепа на основе 1000 итераций.

4. ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЦЕНОЗОВ ВОДОТОКОВ

4.1. Фитопланктон и фитоперифитон

Р. Буй. В эпицитоне р. Буй идентифицирован 51 таксон рангом ниже рода из 26 родов, 17 семейств, 12 порядков, 6 классов и 3 отделов. Отдел Bacillariophyta представлен подавляющим большинством таксонов (88% от общего списка). Лидирующие семейства в нём: Naviculaceae (13 внутривидовых таксонов), Cymbellaceae (6), Gomphonemataceae (5) и Fragilariaceae (5). Особо выделяются роды *Navicula* (12), *Cymbella* (5) и *Nitzschia* (4). Отделы зелёных водорослей и цианопрокариот содержат в себе 4 и 2 внутривидовых таксона, соответственно.

Численность клеток водорослей и цианопрокариот на исследованном участке р. Буй составляла 321 млн. кл./м². В доминантный комплекс входили навикулоидные диатомовые водоросли *Navicula tripunctata* (O. Müll.) Borg (31% от общей численности) и *N. lanceolata* Ehrenb. (16%), как доминанты, и бесшовная диатомея *Diatoma vulgare* Borg (7%), как субдоминант. Биомасса эпицитона была равна 1.46 г/м². По биомассе доминантами становились *N. tripunctata* (20% от общей биомассы), *N. lanceolata* (18%), *D. vulgare* (14%) и навикулоидная диатомея *Gyrosigma attenuatum* (Kütz.) Rabenh. (10%), субдоминантами – гомфодимбеллоидная диатомея *Cymbella neolanceolata* W. Silva (6%) и *N. gottlandica* Grunow (5%).

Р. Чепца. В фитоперифитоне р. Чепцы обнаружено 98 таксонов рангов ниже рода из 52 родов, 29 семейств, 18 порядков, 8 классов и 5 отделов. Ведущим отделом становился Bacillariophyta с 61 таксоном рангом ниже рода (62%). Внутри него по видовому богатству лидируют семейства Fragilariaceae (11), Naviculaceae (11) и Cymbellaceae (9) и роды *Navicula* (10), *Fragilaria* (4), *Cymbella* (4) и *Nitzschia* (4). Среди зелёных водорослей, общее видовое богатство которых составляет 21 внутривидовой таксон (22%), в одинаковых пропорциях представлены семейства Scenedesmaceae (6), Selenestraceae (5) и Hydrodictyaceae (5). Ведущими родами становились *Desmodesmus* (4) и *Monoraphidium* (4). На третьем месте по представленности внутривидовых таксонов располагается отдел Streptophyta с 8 таксонами (8%). Здесь выделяется семейство Desmidiaceae (7) с родом *Cosmarium* (6). Незначительно уступает последнему отделу Суаногросаргота с 7 таксонами рангом ниже рода (7%). В нём наиболее представлено семейство Merismopediaceae (3) с родом *Merismopedia* (3). Эвгленовые водоросли представлены только одним таксоном (1%).

Численность эпицитона р. Чепцы варьировала от 706 до 1990 млн. кл./м². По численности доминировали мелкоклеточные цианопрокариоты *Pseudanabaena galeata*

Böcher, *Merismopedia punctata* Meyen, зелёная водоросль *Dictyosphaerium pulchellum* H.C. Wood и одношовная диатомея *Cocconeis pediculus* Ehrenb. Биомасса фитоперифитона сильно изменялась с 1.20 до 7.82 г/м². По биомассе доминировали крупноклеточные диатомеи, относящиеся к разным порядкам: амфороидная *Amphora ovalis* (Kütz.) Kütz, гомфоцимбеллоидная *C. neolanceolata*, навикулоидная *G. attenuatum*, одношовная *Coc. pediculus*, бесшовные *D. vulgare* и *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère и десмидиевая водоросль *Cosmarium botrytis* Menegh. (отдел Streptophyta).

Р. Вала. Альгофлора р. Вала представлена 81 таксоном рангом ниже рода, принадлежащих к 45 родам, 33 семействам, 19 порядкам и 6 отделам. Треть таксономического списка (67%) составляют диатомовые водоросли (Bacillariophyta). Ведущие семейства – Cymbellaceae (10), Naviculaceae и Fragilariaceae – по 6 внутривидовых таксонов в каждом. По видовому богатству лидируют роды *Cymbella* и *Navicula* (по 5 таксонов рангом ниже рода), а также *Gomphonema* (4). Почти 15% от общего числа видов составляют зелёные водоросли (Chlorophyta). Наиболее представлено здесь семейство Scenedesmaceae с 4 внутривидовыми таксонами. Около 10% от общего числа видов принадлежит к отделу Streptophyta. В данном отделе – два равно представленных семейства Closteriaceae и Desmidiaceae, по 4 таксона рангом ниже рода в каждом. Отделы Cyanoprocarota, Euglenophyta и Chrysophyta в сумме составляют менее 9% от общего числа видов.

Р. Мёша. В альгофлоре р. Мёши идентифицировано 77 внутривидовых таксонов водорослей и цианопрокариот, относящихся к 45 родам, 29 семействам, 19 порядкам, 11 классам и 7 отделам. Наиболее представлен отдел Bacillariophyta с 48 таксонами (62%). В нём выделяются семейства Naviculaceae (11), Fragilariaceae (8) и Cymbellaceae (6) и роды *Navicula* (11), *Cymbella*, *Fragilaria*, *Gomphonema* и *Nitzschia* (по 4 внутривидовых таксона в каждом). На втором месте находится отдел Chlorophyta с 20 таксонами (26%). Здесь наиболее богаты семейства Scenedesmaceae (8), Selenestraceae (5) и роды *Monographidium* (5) и *Desmodesmus* (4). Цианопрокариоты с 4 внутривидовыми таксонами (5%) располагались на третьем месте по числу видов. Отделы Streptophyta, Chrysophyta, Euglenophyta и Xanthophyta не представлены большим количеством таксонов и в сумме составляют 7% от общего богатства альгофлоры.

Р. Илеть. Среди водорослей и цианопрокариот р. Илеть обнаружено 103 таксона рангом ниже рода, принадлежащих к 53 родам, 32 семействам, 19 порядкам, 9 классам и 6 отделам. Здесь также преобладают диатомовые водоросли – 80 внутривидовых таксонов (77%). Лидируют семейства Naviculaceae (20), Cymbellaceae (12) и Fragilariaceae (11).

Наиболее представлены роды *Navicula* (18), *Placoneis* (5), а также *Fragilaria*, *Nitzschia* и *Amphora* (по 4 внутривидовых таксона). Значительно уступали им зелёные водоросли – 10 таксонов рангом ниже рода (10%). В рамках отдела особо представлено семейство Scenedesmaeae (6) с родом *Desmodesmus* (4). На третьем месте располагались цианопрокариоты – 9 внутривидовых таксонов (9%). Среди них выделялось семейство Oscillatoriaceae (5) с родами *Oscillatoria* (3) и *Phormidium* (2). Отделы Chrysophyta, Euglenophyta и Streptophyta имеют по одному представителю и в сумме составляют 3% от общего богатства альгофлоры.

4.2. Зоопланктон

Р. Буй. Зоопланктон р. Буй в районе исследований в 2012 г. был представлен 4 видами, в том числе 2 вида коловраток, 2 вида ветвистоусых, веслоногие ракообразные не идентифицированы, так как представлены младшевозрастными стадиями. Наибольшее распространение (встречаемость составила 100%) получила коловратка *Cephalodella gibba* (Ehrenberg), клadoцеры *Bosmina longirostris* (O. F. Muller), *Chydorus sphaericus* (O. F. Muller).

Средняя биомасса зоопланктона рассматриваемого участка реки в 2012 г. составляла 0.08 ± 0.03 мг/м³ при численности 1.06 ± 0.38 тыс.экз./м³. Основу численности и биомассы в сообществах водотока создавали коловратки, 55% и 49%, соответственно. Доля клadoцер в общей биомассе зоопланктона составляла 22%, в общей численности – 27%. Веслоногие рачки обеспечивали своим развитием 28% биомассы и 18% численности зоопланктона. Ведущая роль в формировании численности и биомассы сообщества принадлежала коловратке *C. gibba*.

Р. Вала. Зоопланктон р. Вала в районе исследований в 2015 г. был представлен 11 видами, в том числе 7 видами коловраток и 4 видами ветвистоусых. Веслоногие ракообразные не идентифицированы, так как представлены младшевозрастными стадиями. Наибольшее распространение (встречаемость составила 100%) получила клadoцера *Bosmina longirostris* (O. F. Muller).

Средняя биомасса зоопланктона рассматриваемого участка реки составляла 0.11 ± 0.05 мг/м³ при численности 3.45 ± 1.75 тыс.экз./м³. Основу численности и биомассы в сообществах водотока создавали коловратки: 83% и 48%, соответственно. Доля клadoцер в общей биомассе зоопланктона составляла 41%, в общей численности – 15%. Веслоногие рачки обеспечивали своим развитием 11% биомассы и 2% численности зоопланктона. Ведущая роль в формировании численности сообщества принадлежала коловратке *Trichotria truncata* (Whitelegge), биомассы – коловратке *Cephalodella gibba* (Ehrenberg).

Монодоминантом в донных сообществах выступала коловратка *C. gibba*, субдоминантом – клadoцера *B. longirostris*.

Р. Илеть. Зоопланктон р. Илеть в районе исследований в 2015 г. был представлен 8 видами, в том числе 6 видов коловраток, 2 вида ветвистоусых, веслоногие ракообразные не идентифицированы, так как представлены младшевозрастными стадиями. Наибольшее распространение (встречаемость составила 100%) получила коловратка *Euchlanis oropha* Gosse

Средняя биомасса зоопланктона рассматриваемого участка реки составляла 0.05 ± 0.05 мг/м³ при численности 1.15 ± 0.49 тыс.экз./м³. Основу численности в сообществах водотока создавали коловратки – 87%, при 25% общей биомассы. Большую часть биомассы обеспечивали клadoцеры, формируя 53%, при доле в общей численности – 8%. Ведущая роль в формировании биомассы сообществ принадлежала клadoцере *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Muller). Наибольшую численность имела коловратка *Euchlanis oropha* Gosse.

Монодоминантом в донных сообществах выступала коловратка *Cephalodella gibba* (Ehrenberg), субдоминантом – коловратка *E. oropha*.

Р. Мёша. Зоопланктон р. Мёша в районе исследований в 2015 г. был представлен 7 видами, в том числе 3 вида коловраток, 4 вида ветвистоусых, веслоногие ракообразные не идентифицированы, так как представлены науплиальными стадиями.

Средняя биомасса зоопланктона рассматриваемого участка реки составляла 0.14 ± 0.25 мг/м³ при численности 1.68 ± 0.76 тыс.экз./м³. Основу численности в сообществах водотока создавали коловратки – 68%. Большую часть биомассы обеспечивали своим развитием коловратки и клadoцеры, формируя по 38%. Ведущая роль в формировании биомассы сообществ принадлежала коловратке *Cephalodella gibba* (Ehrenberg). Наибольшую численность имела коловратка *Keratella quadrata* (O. F. Muller).

Монодоминантом в донных сообществах выступала коловратка *C. gibba*, субдоминантом – клadoцера *Chydorus sphaericus* (O. F. Muller).

4.3. Зообентос

Всего в донных сообществах биотопа, занимаемого быстрянкой зарегистрирован 171 вид из олигохет, пиявок, двустворчатых моллюсков, брюхоногих моллюсков и насекомых. Наибольшим видовым богатством отличались хирономиды (59 видов), подёнки (18) и ручейники (17). Преобладающая группа зообентонтов – реофильные формы, приуроченные к жёстким грунтам, где они занимают как собственно поверхность субстрата, так и маты прикреплённых водорослей.

Р. Буй. Всего в составе бентофауны реки в районе исследования отмечено 95 видов и форм, представителей олигохет (4), пиявок (3), двустворчатых (9) и брюхоногих (8) моллюсков, подёнок (7), стрекоз (1), веснянок (2), клопов (2), ручейников (12), жуков (6), большекрылых (2), бабочек (1), мокрецов (не идентифицировались), комаров-долгоножек (не идентифицировались), болотниц (3), мошек (1), слепней (1), настоящих мух (1) и хирономид (30). Биомасса зообентоса составила в среднем 99.06 г/м^2 при численности около 8.5 тыс.экз./м^2 , биомасса зообентоса без учёта унионид равнялась 21.96 г/м^2 .

В июне 2013 года бентофауна реки в районе исследований была представлена 30 видами и формами, принадлежащими к 4 классам: малощетинковые черви (3 вида), двустворчатые моллюски (5), брюхоногие моллюски (2) и насекомые (20). Среди последних отмечены подёнки (3), ручейники (3), жуки (3), клопы, комары-болотницы, слепни, комары-долгоножки (по 1 виду) и хирономиды (7 видов и форм). Биомасса зообентоса реки на данном биотопе в среднем составила $76.38 \pm 70.77 \text{ г/м}^2$ при численности $3.6 \pm 0.7 \text{ тыс. экз./м}^2$. Наибольшая доля в биомассе зообентоса принадлежала крупным двустворчатым моллюскам (90%), без их учёта биомасса зообентоса составляла $11.73 \pm 6.27 \text{ г/м}^2$; по численности преобладали хирономиды (80%). Доминантом в донных сообществах, исключая унионид, выступал вид хирономид *Orthocladius rubicundus*. Величина индекса Шеннона, рассчитанного по численности донных сообществ, составила $2.70 \pm 0.02 \text{ бит/экз.}$, по биомассе – $1.14 \pm 0.04 \text{ бит/г.}$ (табл. 3).

В августе в бентофауне реки зарегистрировано 86 видов и форм, принадлежавших 5 классам: малощетинковые черви (3 вида и формы), пиявки (2) двустворчатые моллюски (6), брюхоногие моллюски (7) и насекомые (44). Среди последних отмечены подёнки (4 вида), ручейники (10 видов и форм), клопы и комары-болотницы (по 2 вида и формы), жуки, большекрылые, слепни (по 1 виду), мокрецы (не идентифицированы) и хирономиды (22 вида и формы). Биомасса зообентоса реки на исследованном перекате в среднем составила $175.89 \pm 127.34 \text{ г/м}^2$ при численности $13.2 \pm 1.5 \text{ тыс.экз./м}^2$. Биомасса зообентоса без учёта унионид равнялась $175.82 \pm 127.36 \text{ г/м}^2$. Наибольшая доля в биомассе зообентоса за этот период принадлежала двустворчатым моллюскам семейства Sphaeriidae (85%), по численности преобладали хирономиды (45%) и поденки (21%). Доминантом в донных сообществах выступал вид двустворчатых моллюсков *Rivicoliana rivicola*, субдоминантом – вид поденок *Ephemera lineata*. Величина индекса Шеннона, рассчитанного по численности донных сообществ, составила $4.61 \pm 0.02 \text{ бит/экз.}$, по биомассе – $2.16 \pm 0.04 \text{ бит/г}$ (табл. 3).

В октябре бентофауна реки в районе исследований была представлена 62 видами и формами, принадлежащими 5 классам: малощетинковые черви (1 вид), пиявки (4)

двустворчатые моллюски (4), брюхоногие моллюски (3) и насекомые (50). Среди последних отмечены веснянки (2 вида), подёнки (6), ручейники (9), жуки (3), клопы и комары-болотницы (по 2 вида и формы), большекрылые, чешуекрылые, мошки (по 1 виду), мокрецы, слепни, комары-долгоножки (не идентифицированы) и хирономиды (20 видов и форм). Биомасса зообентоса реки составила в среднем 44.91 ± 14.97 г/м² при численности 10.7 ± 3.5 тыс. экз./м², биомасса зообентоса без крупных двустворчатых моллюсков равнялась 43.54 ± 14.91 г/м². Наибольшая доля в биомассе зообентоса принадлежала ручейникам (30%) и подёнкам (22%), по численности преобладали хирономиды (33%) и поденки (28%). Доминантом в донных сообществах выступал вид ручейников *Hydropsyche contubernalis*, субдоминантами – виды поденок *Ephemera lineata* и олигохет *Tubifex tubifex*. Величина индекса Шеннона, рассчитанного по численности донных сообществ, составила 4.50 ± 0.02 бит/экз., по биомассе – 3.80 ± 0.04 бит/г (табл. 3).

К постоянным видам-зообентонтам р. Буй, частота встречаемости которых на биотопе, занимаемом быстрянкой, в течение вегетационного сезона составила 50% и более, относились 11 – это виды олигохет *Tubifex tubifex*, двустворчатых моллюсков *Euglesa casertana*, подёнок *Caenis macrura* и *Ephemera lineata*, ручейников *Hydropsyche contubernalis*, *Hydroptila tineoides* и *Psychomyia pusilla*, жуков *Elmis maugetii*, клопов *Aphelocheirus aestivalis*, хирономид *Polypedilum scalaenum* и *Thienemannimyia carnea*.

Таким образом, за период исследования в течение вегетационного сезона наблюдались следующие изменения в структуре донных сообществ р. Буй. Видовое богатство, численность и биомасса зообентоса, а также видовое разнообразие донных сообществ, рассчитанное по их численности, увеличивались в течение лета от июня к августу и снижались осенью к октябрю. При этом величины индекса Шеннона, рассчитанного по общей биомассе зообентонтов, последовательно возрастали за период исследования от июня к октябрю.

Таблица 3. Показатели численности и биомассы донных сообществ ($M \pm m$) р. Буй с июня по октябрь в 2010-2013 гг.

Группа	Июнь		Август		Октябрь	
	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²
Oligochaeta	310±258	0.56±0.54	817±341	1.13±0.51	864±636	1.33±1.20
Hirudinea	–	–	17±10	0.93±0.90	33±23	0.71±0.57
Bivalvia	55±25	68.24±68.09	858±613	149.91±128.22	64±24	2.25±1.23
Bivalvia (без унионид)	50±21	3.59±3.44	833±618	149.84±128.24	50±32	0.88±0.68
Gastropoda	40±22	2.89±1.78	693±551	4.58±3.43	314±243	3.42±2.04
Ephemeroptera	105±43	0.7±0.35	2747±993	8.74±7.19	2995±1140	9.89±5.20
Odonata	–	–	–	–	25±25	1.00±1.00
Plecoptera	–	–	–	–	88±88	0.37±0.37
Trichoptera	90±33	0.35±0.25	388±106	1.41±0.74	1114±712	13.65±10.20
Coleoptera	25±15	0.10±0.08	990±145	0.34±0.07	692±285	0.75±0.30
Megaloptera	–	–	50±29	1.39±0.90	8±8	0.20±0.20
Lepidoptera	–	–	–	–	8±8	0.34±0.34
Heteroptera	40±34	0.51±0.32	281±115	3.49±2.58	418±243	1.91±1.13
Ceratopogonidae	–	–	338±183	0.05±0.03	368±203	0.10±0.05
Muscidae	–	–	–	–	63±63	0.25±0.25
Limoniidae	10±10	0.14±0.14	50±39	0.89±0.81	15±9	0.03±0.02
Simuliidae	–	–	–	–	50±50	0.01±0.01
Tabanidae	10±10	1.53±1.53	8±8	0.05±0.05	25±25	1.90±1.90
Tipulidae	5±5	<0.01	–	–	23±16	2.02±1.59
Chironomidae	2855±520	1.37±0.57	5948±1108	3.00±1.03	3556±1605	4.80±2.42
Всего зообентоса	3545±687	76.38±70.77	13185±1541	175.89±127.34	10723±3523	44.91±14.97
Всего зообентоса без унионид	3540±686	11.73±6.27	13160±1535	175.82±127.36	10709±3527	43.54±14.91
Количество видов	30		86		62	
Индекс Шеннона, бит/экз. и бит/г	1.99±0.03	3.38±0.02	4.58±0.01	2.15±1.26	4.49±0.01	3.72±0.02
Индекс Симпсона	0.54±0.13	0.87±0.05	0.94±0.003	0.59±0.09	0.94±0.001	0.86±0.02

Примечание. ± – здесь и далее предельная ошибка среднего значения.

Р. Чепца. В бентофауне реки в районе исследований зарегистрировано 90 видов, принадлежащие 5 классам: малощетинковые черви (4 вида), пиявки (3), двустворчатые моллюски (10), брюхоногие моллюски (5) и насекомые (72). Среди последних отмечены подёнки (9 видов), стрекозы (3), веснянки, жуки (по 2), ручейники (11), клопы, бабочки, атерициды, болотницы, мошки (по 1 виду), мокрецы (не идентифицированы) и хирономид (35 видов). Биомасса зообентоса составила в среднем 71.27 г/м^2 при численности около 6.1 тыс.экз./м^2 , биомасса зообентоса без унионид равнялась 21.48 г/м^2 .

В июне бентофауна реки в районе исследований была представлена 42 видами, принадлежащими к 5 классам: малощетинковые черви (1 вид), пиявки (2), двустворчатые моллюски (5), брюхоногие моллюски (1) и насекомые (33). Среди последних отмечены подёнки (4), ручейники (4), мокрецы, болотницы (по 1 виду) и хирономиды (23). Биомасса зообентоса реки на данном биотопе в среднем составила $181.38 \pm 153.64 \text{ г/м}^2$ при численности $6.3 \pm 1.2 \text{ тыс. экз./м}^2$, биомасса зообентоса без крупных двустворчатых моллюсков равнялась $22.18 \pm 11.56 \text{ г/м}^2$. Наибольшая доля в биомассе зообентоса принадлежала двустворчатым моллюскам (95%), по численности преобладали хирономиды (64%). Доминантами в донных сообществах, исключая вид унионид *Crassiana nana*, выступали виды хирономид *Thienemannimyia fusciceps* и подёнок *Caenis macrura*. Субдоминантами выступали виды ручейников, подёнок и двустворчатых моллюсков: *Hydropsyche contubernalis*, *Potamanthus luteus*, *Neopisidium trigonum*. Величина индекса Шеннона, рассчитанного по численности донных сообществ, составила $4.16 \pm 0.01 \text{ бит/экз.}$, по биомассе – $3.21 \pm 0.02 \text{ бит/г.}$ (табл. 4).

В июле в составе бентофауны зарегистрировано 48 видов из 3 классов: олигохеты (1), двустворчатые моллюски (3) и насекомые (44). Насекомые были представлены подёнками (7 видов), стрекозами (2), веснянками (1), клопами (1), ручейниками (8), жуками, бабочками, атерицидами, мокрецами, болотницами (по 1 виду каждая) и хирономидами (20). Биомасса зообентоса реки в этот период в среднем составила $16.41 \pm 4.53 \text{ г/м}^2$ при численности $5.1 \pm 0.3 \text{ тыс. экз./м}^2$. Наибольшую долю в биомассе зообентоса обеспечивали своим развитием болотницы (30%) и двустворчатые моллюски (23%), по численности преобладали хирономиды (57%). Доминантом выступал комар-болотница *Hexatoma bicolor*, субдоминантом – двустворчатый моллюск *Euglesa casertana*. Величина индекса Шеннона, рассчитанного по численности донных сообществ, составила $4.65 \pm 0.01 \text{ бит/экз.}$, по биомассе – $3.47 \pm 0.03 \text{ бит/г}$ (табл. 4).

В августе видовое богатство донных сообществ снизилось до 24 видов из 4 классов: олигохеты (1), двустворчатые (1) и брюхоногие (2) моллюски и насекомые (20). Последние были представлены подёнками (4), ручейниками (3), веснянками, клопами, жуками,

атерицидами, болотницами (по 1 виду каждая) и хирономидами (8 видов). Количественные показатели развития донных сообществ увеличились относительно июля и составили 7.2 ± 1.7 тыс.экз./м² и 18.36 ± 14.09 г/м². Более половины биомассы зообентоса (55%) формировали болотницы, более половины численности (52%) – хирономиды. В доминантный комплекс, по-прежнему, входил вид болотниц *Hexatoma bicolor*, к нему присоединялась хирономида *Polypedilum scalaenum*. Также расширился состав субдоминантов: в его число всходили виды моллюсков *Pisidium amnicum*, *Ancylus fluviatilis* и ручейников *Psychomyia pusilla*. Видовое разнообразие донных сообществ по численности выражалось величиной 3.22 ± 0.02 бит/экз., по массе – 2.47 ± 0.05 бит/г.

В сентябре было зарегистрировано 34 вида зообентонтов, принадлежавших 5 классам: малощетинковые черви (1), пиявки (2), двустворчатые моллюски (4), брюхоногие моллюски (5), насекомые (22). Из насекомых отмечены подёнки (6 видов), ручейники (3), веснянки, стрекозы клопы (по 1), жуки (по 2), болотницы (1) и хирономиды (4). Биомасса и численность зообентоса составили, соответственно, 32.70 г/м² и 6.8 тыс.экз./м². Биомасса зообентоса без учёта унионид равнялась 32.51 г/м². Видами-доминантами были 3 вида: ручейник *Hydropsyche contubernalis*, болотница *Hexatoma bicolor* и хирономида *Polypedilum scalaenum*. Согласно величинам индекса плотности, ни один из видов не мог быть отнесён к числу субдоминантов. Величины индекса Шеннона, рассчитанные по численности и биомассе донных сообществ оказались очень близки: 3.54 ± 0.03 бит/экз. и 3.40 ± 0.03 бит/г, соответственно (табл. 4).

Таким образом, в течение вегетационного сезона наблюдались следующие изменения в структуре донных сообществ р.Чепцы. Максимальные видовое богатство и видовое разнообразие донных сообществ, рассчитанное как по численности, так и по биомассе, зарегистрированы в июле. Численность и биомасса зообентоса (без учёта унионид), снижались от июня к июлю и далее повышались к августу и сентябрю. Наиболее широкие доминантные комплексы зарегистрированы в июне и сентябре.

Таблица 4. Сезонная динамика численности и биомассы ($M \pm m$) основных групп зообентоса р. Чепцы в 2013 г.

Группа	Июнь		Июль		Август		Сентябрь	
	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²	г/м ²	экз./м ²
Oligochaeta	112±84	0.26±0.20	50±50	0.05±0.05	44±44	0.02±0.02	55±17	0.02±0.01
Hirudinea	48±35	0.29±0.22	–	–	–	–	29±29	0.70±0.70
Bivalvia	292±122	172.10±152.97	411±250	3.76±2.46	286±286	1.83±1.83	689±516	6.69±6.10
Bivalvia без унионид	276±111	12.90±10.59	411±250	3.76±2.46	286±286	1.83±1.83	675±501	6.50±5.91
Gastropoda	8±7	0.98±0.87	0	0	286±286	2.35±2.35	213±127	2.68±1.36
Ephemeroptera	948±338	4.14±1.80	433±120	2.41±1.20	616±528	0.35±0.31	1254±464	8.58±8.45
Odonata	–	–	15±15	2.57±2.57	–	–	88±88	2.95±2.95
Plecoptera	–	–	15±9	0.02±0.02	22±22	0.04±0.04	81±51	0.08±0.04
Trichoptera	656±319	1.53±0.74	482±211	1.17±0.53	1188±1188	1.75±1.75	473±260	5.51±3.62
Coleoptera	–	–	66±66	0.03±0.03	22±22	0.01±0.01	22±22	0.12±0.12
Lepidoptera	–	–	7±7	0.02±0.02	–	–	–	–
Heteroptera	–	–	137±65	0.47±0.25	220±220	0.31±0.31	110±79	0.38±0.28
Athericidae	–	–	133±85	0.32±0.21	22±22	0.84±0.84	–	–
Ceratopogonidae	200±178.89	0.10±0.09	15±15	<0.01	–	–	–	–
Limoniidae	8±8	<0.01	398±136	4.88±1.96	792±264	10.03±6.82	290±172	3.71±1.86
Simuliidae	–	–	–	–	–	–	15±15	0.01±0.01
Chironomidae	4028±1118	1.99±0.36	2916±480	0.72±0.18	3718±1122	0.82±0.15	3447±1753	1.27±0.58
Всего зообентоса	6300±1201	181.38±153.64	5077±245	16.41±4.53	7216±1672	18.36±14.09	6765±2281	32.70±24.73
Всего зообентоса без унионид	6284±1200	22.18±11.56	5077±245	16.41±4.53	7216±1672	18.36±14.09	6750±2270	32.51±24.54
Количество видов	42		48		24		34	
Индекс Шеннона, бит/экз. и бит/г	4.16±0.01	3.21±0.02	4.65±0.01	3.47±0.03	3.22±0.02	2.47±0.05	3.54±0.03	3.40±0.03
Индекс Симпсона	0.92±0.03	0.79±0.05	0.94±0.03	0.85±0.03	0.81±0.03	0.67±0.05	0.85±0.03	0.86±0.03

Р. Вала. В бентофауне реки в районе исследований зарегистрировано 46 видов и форм, принадлежащие 4 классам: малощетинковые черви (4 вида), двустворчатые моллюски (5), брюхоногие моллюски (1) и насекомые (36). Среди последних отмечены подёнки (5 видов), ручейники и жуки (по 2 вида), стрекозы, клопы, большешкрылые, атерициды, комары-болотницы, слепни (по 1 виду), мокрецы (не идентифицированы) и хирономиды (20 видов и форм).

Биомасса зообентоса реки на исследованном перекате в среднем составила 32.37 ± 8.53 г/м² при численности 7.8 ± 1.2 тыс. экз./м². Биомасса зообентоса без унионид равнялась 31.98 ± 8.53 г/м². Наибольшая доля в биомассе зообентоса в период исследований принадлежала двустворчатым моллюскам (48.2%), малощетинковым червям (21.7%) и ручейникам (8.4%), по численности преобладали хирономиды (54.4%) и ручейники (11.6%) (табл. 5).

К постоянным зообентонтам, частота встречаемости которых превысила 50%, относятся 3 вида, из них олигохета *Lumbriculus variegatus* и хирономида *Stictochironomus sticticus*. Они отмечены в 60-80% проб. Максимальной частотой встречаемости (более 80%) характеризовались хирономида *Cladotanytarsus mancus*.

Р. Илеть. В бентофауне реки в районе исследований зарегистрировано 10 видов, принадлежащие 3 классам: малощетинковым червям (2 вида), пиявкам (1) и насекомым (7). Среди последних отмечены комары-болотницы (1 вид) и хирономиды (6 видов).

Биомасса зообентоса реки на исследованном перекате в среднем составила 8.49 ± 6.99 г/м², при численности 4.4 ± 2.1 тыс. экз./м². Наибольшая доля в биомассе зообентоса в период исследований принадлежала малощетинковым червям (66.8%). По численности преобладали хирономиды (75.6%) (табл. 5).

К постоянным видам-зообентонтам, частота встречаемости которых составила более 65%, относился ряд видов, таких как: малощетинковые черви *Lumbriculus variegatus* и *Tubifex newaensis*, комар-болотница *Hexatoma bicolor*. Максимальной частотой встречаемости (100%) отличалась хирономида *Paracladopelma camptolabis*.

Монодоминантом в донных сообществах выступала хирономида *Paracladopelma camptolabis*, субдоминантом – олигохета *Lumbriculus variegatus*. Величина индекса Шеннона, рассчитанного по численности донных сообществ, составила 2.64 ± 0.20 бит/экз., по биомассе – 1.95 ± 0.35 бит/г.

Таблица 5. Численность и биомасса ($M \pm tm$) зообентоса рек Вала, Илеть, Мёша, Юрюзань по данным 2012-2016 гг.

	Вала		Илеть		Мёша		Юрюзань	
	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²
Oligochaeta	801±391	7.03±3.81	867±433	5.67±4.88	600±325	4.19±3.93	619±327	0.98±0.52
Hirudinea	–	–	33±33	0.77±0.77	38±13	0.34±0.24	20±13	0.16±0.12
Bivalvia	583±174	15.61±8.31	–	–	113±38	3.74±3.36	12±7	11.82±11.81
Bivalvia без унионид	567±163	15.22±8.41	–	–	75±25	0.44±0.19	5±5	0.01±0.01
Gastropoda	17±17	0.08±0.08	–	–	38±13	0.13±0.08	26±26	0.13±0.13
Ephemeroptera	567±527	0.88±0.85	–	–	1650±25	2.35±1.87	1499±380	1.95±0.74
Odonata	33±33	0.05±0.05	–	–	13±13	0.12±0.12	13±8.08	0.16±0.14
Plecoptera	–	–	–	–	–	–	118±31	0.21±0.09
Heteroptera	133±62	1.05±0.89	–	–	75±0	0.30±0.22	145±85	1.36±0.85
Trichoptera	900±880	2.73±2.71	–	–	213±163	0.21±0.10	1078±223	5.42±2.63
Coleoptera	33±21	0.01±0.01	–	–	13±13	0.01±0.01	916±565	0.89±0.52
Megaloptera	17±17	0.25±0.25	–	–	13±13	0.64±0.64	–	–
Athericidae	67±42	1.67±1.14	–	–	125±125	2.74±2.74	10±10	0.11±0.11
Ceratopogonidae	217±217	0.03±0.03	–	–	–	–	–	–
Empididae	–	–	–	–	13±13	0.01±0.01	–	–
Limoniidae	133±99	0.52±0.37	167±120	1.10±0.86	–	–	24±10.52	0.48±0.21
Tabanidae	50±34	0.50±0.32	–	–	–	–	–	–
Chironomidae	4236±676	1.96±0.40	3300±1550	0.95±0.48	2450±700	0.89±0.29	416±95	0.17±0.04
Всего зообентоса	7787±1172	32.37±8.53	4367±2137	8.49±6.99	5354±1450	15.63±13.57	4896±1149	23.85±15.42
Всего зообентоса без унионид	7771±1159	31.98±8.53	4367±2137	8.49±6.99	5316±1438	12.34±10.41	4890±1146	12.04±4.30
Индекс Шеннона, бит/экз. и бит/г	4.23±0.05	3.05±0.06	2.64±0.20	1.95±0.35	3.97±0.03	3.35±0.14	4.12±0.01	3.33±0.03
Индекс Симпсона	0.89±0.05	0.76±0.05	0.80±0.09	0.60±0.12	0.90±0.03	0.84±0.10	0.92±0.01	0.79±0.03

Монодоминантом в донных сообществах выступала олигохета *Lumbriculus variegatus*, субдоминантом – двустворчатый моллюск *Pisidium amnicum*. Величина индекса Шеннона, рассчитанного по численности донных сообществ, составила 4.23 ± 0.05 бит/экз., по биомассе – 3.05 ± 0.06 бит/г.

Р. Мёша. В бентофауне реки в районе исследований зарегистрировано 38 видов, принадлежащие 5 классам: малощетинковые черви (4 вида), двустворчатые моллюски (4), брюхоногие моллюски (1), пиявки (1) насекомые (28). Среди последних отмечены подёнки (5 видов), ручейники (4 вида), стрекозы, жуки, клопы, большекрылые, атерициды, толкунчики (по 1 виду), и хирономиды (12 видов).

Биомасса зообентоса реки на исследованном перекате в среднем составила 15.63 ± 13.57 г/м² при численности 5.4 ± 1.5 тыс. экз./м², Биомасса зообентоса без учёта унионид равнялась 12.04 ± 4.30 г/м². Наибольшая доля в биомассе зообентоса в период исследований принадлежала малощетинковым червям (26.8%) и двустворчатым моллюскам (23.9%), по численности преобладали хирономиды (45.8%) и подёнки (30.8%) (табл. 5).

Монодоминантом в донных сообществах выступала подёнка *Caenis macrura*, субдоминантом – олигохета *Lumbriculus variegatus*. Величина индекса Шеннона, рассчитанного по численности донных сообществ, составила 3.97 ± 0.03 бит/экз., по биомассе – 3.35 ± 0.14 бит/г.

Р. Юрюзань. В бентофауне реки в районе исследований зарегистрировано 20 видов, принадлежащие 3 классам: малощетинковые черви (1 вид), двустворчатые моллюски (1), насекомые (18). Среди последних отмечены подёнки, ручейники и хирономиды (по 4 вида), жуки (2 вида), веснянки, клопы, атерициды, комары-болотницы (по 1 виду).

Биомасса зообентоса реки на исследованном перекате в среднем составила 23.85 ± 15.42 г/м² при численности 4.9 ± 1.2 тыс. экз./м². Наибольшая доля в биомассе зообентоса в период исследований принадлежала ручейникам (37.9%) и клопам (23.7%), по численности преобладали подёнки (38.6%) и ручейники (33.7%) (табл. 5).

К постоянным видам-зообентонтам, частота встречаемости которых составила 100%, относятся 3, из них стрекоза *Isogenus nubecula*, подёнка *Baetis vernus* и ручейник *Hydropsyche contubernalis*.

Монодоминантом в донных сообществах выступал ручейник *Hydropsyche contubernalis*, субдоминантом – подёнка *Baetis vernus*. Величина индекса Шеннона, рассчитанного по численности донных сообществ, составила 4.12 ± 0.01 бит/экз., по биомассе – 3.33 ± 0.0 бит/г.

4.4. Дрифт донных беспозвоночных

В результате исследований зообентоса и дрифта донных беспозвоночных реки Чепцы зарегистрировано 165 видов и таксонов, не определённых до видового уровня, принадлежащие 5 классам (табл. 4): малощетинковые черви (9 видов), пиявки (2), двустворчатые моллюски (5), брюхоногие моллюски (5) и насекомые (144). Среди последних отмечены подёнки и ручейники (по 14 видов), жуки и стрекозы (по 5), клопы и комары-болотницы (по 2), веснянки, перепончатокрылые, сетчатокрылые, бабочки, большекрылые, атерициды, мошки и мокецы (по 1) и хирономиды (97 видов и личиночных форм). Часть видов (25), главным образом относящихся к хирономидам и подёнкам, отмечена только по экзuviaм личинок и куколок, такие формы не учитывались в дальнейших расчётах (табл. 6).

Таблица 6. Видовое богатство зообентонтов в донных сообществах и сиртоне р. Чепцы

Группа	Бентофауна	Сиртон	Всего
Oligochaeta	2	7	9
Bivalvia	4	1	5
Gastropoda	4	3	5
Ephemeroptera	8	14	14
Odonata	2	3	5
Trichoptera	8	10	14
Coleoptera	2	5	5
Chironomidae	22	93	97
Прочие*	6	10	11
Итого	58	146	165

Примечание. * – Hirudinea, Plecoptera, Hemiptera, Megaloptera, Lepidoptera, Neuroptera, Hymenoptera, Athericidae, Ceratopogonidae, Limoniidae, Simuliidae.

По данным обработки проб макрозообентоса выявлено 58 видов, видовое богатство донных сообществ в июле составило 48 видов, в августе и сентябре – 24 и 22 вида, соответственно. Видовое богатство дрифтующих донных беспозвоночных оказалось значительно выше – 109 видов и таксонов, не определённых до видового уровня, из них в июле зарегистрировано 56, в августе – 66, в сентябре – 50. Только в бентосе были зарегистрированы веснянки, бабочки, атерициды и мокрецы, только в сиртоне – пиявки, большекрылые, сетчатокрылые и мошки. Видовой состав олигохет, двустворчатых моллюсков и стрекоз в бентосе и дрифте полностью различался. Общее видовое сходство бентофауны и сиртона, оцениваемое по величине индекса Чекановского-Серенсена оказалось равным 0.35. Видовое сходство донных животных, находящихся на дне и в речном потоке

снижалось от июля к сентябрю. Состав сиртона в разные месяцы был более постоянным: $I_{CzS} = 0.47-0.49$, в донных сообществах наблюдались изменения, выраженные в увеличении коэффициента видового сходства между соседними временными выделами (июль-август и август-сентябрь) и снижении сходства между крайними (июль-сентябрь) (Табл 7).

Таблица 7. Сходство фаун беспозвоночных бентоса и сиртона р. Чепцы (I_{CzS}).

Месяц	Июль	Август	Сентябрь
Июль	0.31	0.49	0.47
Август	0.52	0.27	0.47
Сентябрь	0.37	0.61	0.22

Примечание. Курсивом выделены коэффициенты видового сходства бентоса, полужирным – сиртона, без выделения – коэффициенты сходства бентоса и сиртона.

Биомасса зообентоса реки на исследованном перекате в среднем составила 14.24 г/м² при численности около 5.8 тыс.экз./м². Наибольшую долю в биомассе зообентоса за весь период исследований обеспечивали своим развитием комары-болотницы (39.5%), двустворчатые моллюски (14.5%) и ручейники (11.3%), по численности преобладали хирономиды (58.1%) и ручейники (11.0%). Большая часть видов была отмечена лишь однажды или только в один из сезонов. К постоянным видам, частота встречаемости которых превысила 50%, относятся 8, из них такие формы подёнок, ручейников, клопов и хирономид как *Caenis macrura*, *Hydropsyche contubernalis* и *Psychomyia pusilla*, *Aphelocheirus aestivalis*, *Orthocladus rhyacobius* и *Thienemannimyia fusciceps*, отмечены в 60-80% проб. Максимальной частотой встречаемости (90%) характеризовались 2 вида, принадлежащие комарам-болотницам и хирономидам – *Hydropsyche contubernalis* и *Polypedilum scalaenum*.

Структура донных сообществ претерпевала следующие сезонные изменения. Численность и биомасса зообентоса в июле были относительно высоки: 5.1 тыс.экз./м² и 16.40 г/м², соответственно. Доминантом выступал вид лимонид *Hexatoma bicolor*, субдоминантом – представитель двустворчатых моллюсков *Euglesa casertana*. В августе количественные показатели донных сообществ увеличились и составили 7.2 тыс.экз./м² и 18.36 г/м². В доминантный комплекс, по-прежнему, входила *Hexatoma bicolor*, к ней присоединялся *Polypedilum scalaenum*. Также расширился состав субдоминантов: в его число входили виды моллюсков и ручейников *Pisidium amnicum*, *Ancylus fluviatilis*, *Psychomyia pusilla*. К сентябрю биомасса и численность зообентоса снизились, составив, соответственно, 7.99 г/м² и 5.0 тыс.экз./м². Видами-доминантами были 3 вида: *Hydropsyche contubernalis*,

Hexatoma bicolor и *Polypedilum scalaenum*. Согласно величинам индекса плотности, ни один из видов сообщества не может быть отнесён к числу субдоминантов.

Средние численность и биомасса донных животных, сносимых за сутки через сечение потока шириной 1 м и высотой, равной глубине участка в исследуемый период времени составили 19.0 тыс.экз./($\text{м}^2 \cdot \text{сутки}$) и 14.77 г/($\text{м}^2 \cdot \text{сутки}$). Наибольшую долю в биомассе дрефта донных животных в среднем за период исследования создавали подёнки (44.8%), хирономиды и ручейники, наибольшую численность сиртона обеспечивали хирономиды, подёнки, мошки и олигохеты. В сиртоне частота встречаемости только трёх видов из олигохет и хирономид, *Stylaria lacustris*, *Thyenemanimyia fusciceps* и *Cricotopus bicinctus*, превысила 50%, их можно отнести к постоянным компонентам дрефта (табл. 8).

Таблица 8. Относительные численность (*N*) и биомасса (*B*) донных животных в суточном дрефте р. Чепцы, %.

Группа	Июль		Август		Сентябрь	
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
Oligochaeta	5.4	2.9	3.3	1.0	15.5	2.6
Bivalvia	0.6	6.8	0.4	2.6	–	–
Gastropoda	0.4	0.2	0.8	1.1	0.6	0.8
Ephemeroptera	27.4	28.3	27.3	34.7	39.4	56.0
Odonata	–	–	0.5	4.9	1.0	8.8
Trichoptera	4.4	9.6	1.4	3.5	8.3	16.6
Coleoptera	0.7	0.6	1.1	2.7	0.7	0.3
Neuroptera	2.5	10.5	0.3	1.0	–	–
Simuliidae	4.3	3.2	16.7	14.1	1.5	0.6
Chironomidae	51.5	30.4	47.3	30.1	31.3	8.8
Прочие*	2.8	7.5	0.9	4.3	1.7	5.5

Примечание. * – Hirudinea, Hemiptera, Megaloptera, Hymenoptera, Limoniidae.

В суточной динамике дрефта донных беспозвоночных отмечены следующие закономерности. В утренние и дневные часы (06:00–18:00) сиртон отсутствовал или отличался минимальными численностью и биомассой. В это время в составе сиртона преобладали хирономиды, меньшее значение имели подёнки, ручейники и олигохеты, остальные группы были представлены единично или отсутствовали. Большинство донных животных дрефовало в сумеречные и ночные часы. Начало массового выхода в дрефт наблюдалось примерно за час до захода солнца. Наибольшие численность и биомасса дрефующих беспозвоночных регистрировались в период с 21:00 до 02:00 часов ночи с максимумом в полночь. Окончание массового выхода зообентонтов в поток происходило за 1–2 часа до восхода солнца. Все преобладающие в сиртоне виды донных животных не

обнаруживали строгой связи со временем суток, дрейфуя как в ночные часы, так и днём (рис. 8).

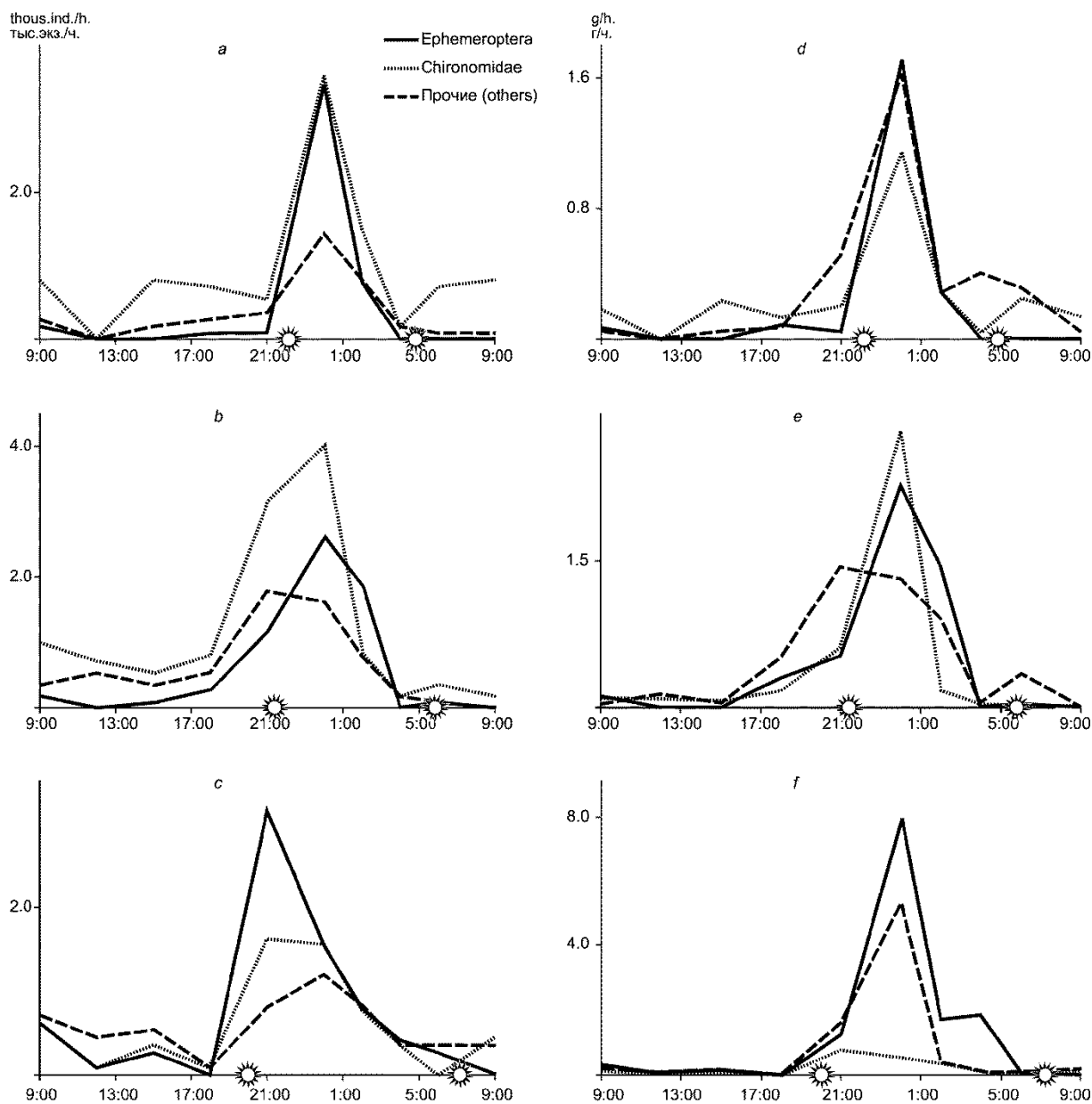


Рис. 8. Суточная динамика численности (a-c) и биомассы (d-f) дрейфующих донных животных через учётное сечение потока р. Чепцы. Даты: 16–17.07.2013 (a, d), 15–16.08.2013 (b, e), 14–15.09.2013 (c, f).

Сезонная динамика количества дрейфующих донных беспозвоночных имела следующий вид. В июле отмечены наименьшие показатели биомассы и численности дрейфа – 7.70 г/(м²·сутки) и 16.6 тыс.экз./(м²·сутки), среди них доминировал *Procloeon bifidum* из подёнок, в качестве субдоминанта выступал *Thyenemanimyia fusciceps* из хирономид. В августе общая биомасса и численность дрейфующих беспозвоночных возросли, составив

13.44 г/(м²·сутки) и 22.9 тыс.экз./(м²·сутки), соответственно. Полностью сменился состав доминантных комплексов. Его составляли мошки и подёнки – *Simulium ornatum* (доминант), *Baetis buceratus* и *Baetis vernus* (субдоминанты). В сентябре биомасса дрейфующих донных беспозвоночных возросла почти вдвое, составив 23.18 г/(м²·сутки) при численности около 17.4 тыс.экз./(м²·сутки). Доминантные комплексы снова полностью сменились: в качестве доминантов выступали виды подёнок и хирономид *Ephemera lineata*, *Cricotopus bicinctus*, в качестве субдоминантов – подёнка *Baetis digitatus* и олигохета *Stylaria lacustris*.

В июле в составе сиртона было отмечено 56 видов, из них 42 вида (75%) – по зрелым нимфам (подёнки), куколкам и имаго (прочие амфибиотические насекомые). Максимальное количество видов (66) в речном потоке приходилось на август, но доля вылетающих видов проходящих несколько снизилась (67%). Наименьшее видовое богатство сиртона (50) и доля вылетающих видов (36%) зарегистрированы в сентябре (табл. 9). Таким образом, интенсивность дрейфа амфибиотических насекомых, связанная с вылетом, снижалась от июля к сентябрю. Во все месяцы большая часть видов, находящихся на стадии вылета в сиртоне была представлена формами, отсутствующими на исследованном перекате. Лишь немногие виды подёнок и ручейников, например, *Baetis vernus*, *Psychomyia pusilla*, виды рода *Hydropsyche*, вылетали или переходили к дрейфу непосредственно с переката. Самыми массовыми формами, по-видимому, получающими развитие как на перекате, так и на вышележащем плёсе, выступали хирономиды *Cricotopus bicinctus* и подёнки *Ephemera lineata*. Их личинки разных возрастов, куколки и имаго встречались в сиртоне в течение всего периода исследований.

Таблица 9. Структурные характеристики донных сообществ и сиртона на исследованном участке р. Чепцы

Параметр	Зообентос			Сиртон		
	Июль	Август	Сентябрь	Июль	Август	Сентябрь
<i>S</i>	48	24	22	56	66	50
<i>H</i>	4.65	3.20	2.26	4.78	4.93	4.46
<i>m_H</i>	0.020	0.021	0.033	0.011	0.011	0.014
<i>H_{max}</i>	5.62	4.52	4.46	5.83	6.04	5.64
<i>H_{min}</i>	0.13	0.04	0.06	0.05	0.05	0.04
<i>C_N</i>	0.06	0.19	0.43	0.06	0.06	0.08
<i>d</i>	5.62	2.48	2.46	5.76	6.47	5.02
<i>H'</i>	0.83	0.71	0.51	0.82	0.82	0.79

Структурные характеристики, рассчитанные по численности сиртона, свидетельствуют о его высоком видовом богатстве, видовом разнообразии и низкой степени

доминирования отдельных видов. В сезонном аспекте, согласно величинам индекса Шеннона, потенциального разнообразия и индекса разнообразия Маргалефа, наблюдалось усложнение структуры сиртона от июля к августу и её упрощение к сентябрю параллельно изменениям количества видов *S*. При этом независимый от числа видов показатель выравненности Пиелу, а также индекс доминирования Симпсона, оставались очень стабильными. Структурированность донных сообществ, напротив, постоянно снижалась в течение периода исследований, что показывают все рассчитанные показатели (табл. 7).

Таким образом, согласно проведенным данным, в течение вегетационного сезона прослеживается динамика доминантных комплексов донных сообществ. От июля к сентябрю последовательно увеличивалось число доминирующих видов (с 1 до 3), число субдоминантов возрастало от июля к августу (с 1 до 3), в сентябре комплекс субдоминантов отсутствовал. Для середины лета (июль) были характерны монодоминантные донные сообщества с высоким видовым богатством. В конце лета (август) формировались донные сообщества с пониженным видовым богатством, но широким спектром видов, входящих в доминантные комплексы. Начало осени (сентябрь) отличалось полидоминантными сообществами донных беспозвоночных, имеющими низкое видовое богатство. Личинки *Hexatoma bicolor*, с продолжительным циклом развития, входили в доминантные комплексы весь период исследования, остальные доминирующие формы сменяли друг друга. В ходе смены сезонов структура донных сообществ претерпевала значительные изменения, выраженные в снижении видового богатства, видового разнообразия и выравненности, усилении степени доминирования отдельных видов. Лишь в июле структурные показатели зообентоса были относительно высоки и сопоставимы с таковыми сиртона, к сентябрю структурированность донных сообществ сильно ослабевала.

Преобладающие виды в составе сиртона постоянно сменялись. Основу численности сиртона на исследованном перекате составляли донные животные, населяющие вышележащий плёс, что подтверждают низкие величины коэффициента видового сходства с бентосом переката. Их переход в дрейф происходил главным образом с целью вылета (подёнки, хирономиды, мошки) и, в меньшей степени, с целью миграции на нижележащие участки (олигохеты, личинки амфибиотических насекомых младших возрастов). Соотношение этих групп менялось от июля к сентябрю – доля вылетающих форм снижалась, доля мигрантов возрастала. Меньшую часть сиртона на перекате слагали собственно реофильные формы, населяющие перекат (ручейники, клопы, хирономиды). Их добровольный выход в дрейф был вызван вылетом (июль-август), в конце вегетационного периода со снижением интенсивности лёта амфибиотических насекомых, формы,

населяющие перекат, оказывались в речном потоке вынужденно – вместе с кусками населенных ими колоний водорослей.

В сезонной динамике состава и количества сиртона зарегистрировано снижение видового богатства дрефтующих донных беспозвоночных от июля к сентябрю, сопровождавшееся увеличением их биомассы. Соответственно, увеличивалась средняя индивидуальная масса дрейфующих зообентонтов, о чём можно судить также и по изменению состава преобладающих форм среди подёнок: в июле это были мелкие Baetidae, в сентябре – крупные Ephemeraeidae. Доля хирономид в количественных показателях сиртона от июля к сентябрю снижалась, а доля подёнок, ручейников и олигохет – возрастала. Кроме этого, по мере сокращения светлого времени суток расширялся период высокой активности гидробионтов в дрефте за счёт увеличения их присутствия в ночные часы (02:00–06:00).

В целом, отмеченные закономерности согласуются с данными, полученными на водотоках разного типа и размера (Паньков, 2007; Чебанова, 2009; Астахов, 2012, 2014; Кашеваров, Яковлев, 2013). Так, у донных беспозвоночных в период исследования наблюдался преимущественно ночной тип активности, наиболее многочисленными группами в сиртоне выступали хирономиды, симулииды и подёнки, в частности баэтиды. Сходны и тенденции в соотношении групп беспозвоночных: в летние месяцы преобладали личинки двукрылых, в осенние – подёнки. При этом общее количество донных беспозвоночных в речном потоке равнинных водотоков было меньше, нежели в предгорных.

Общей закономерностью для водотоков разного типа также является нарастание валовых показателей интенсивности дрефта донных беспозвоночных в течение вегетационного сезона. Так, максимальная интенсивность дрефта беспозвоночных наблюдалась в период половодья (май), после чего происходил резкий спад численности и биомассы дрефтующих животных (Барышев, Веселов, 2007; Астахов, 2014). Увеличение показателей интенсивности дрефта в разных реках регистрировались до июня (Барышев, Веселов, 2007; Паньков, 2007), июля (Барышев, Веселов, 2007; Чебанова, 2009) или августа (Астахов, 2014), после чего следовал «осенне-зимний» минимум дрефта донных животных (Барышев, Веселов, 2007; Чебанова, 2009; Кашеваров, Хабибуллина, 2012).

Таким образом, ход сезонной динамики интенсивности дрефта донных беспозвоночных в р. Чепце отличается от приведённых в литературе данных. А именно, увеличение биомассы (и средней индивидуальной массы) дрефтующих зообентонтов продолжалось не только в летние месяцы, но и в сентябре и определялось фитофильными донными животными, мигрирующими с вышележащего плёсового участка. Возможно, величина интенсивности дрефта зообентоса разнотипных водотоков в летний период

подчиняется общим закономерностям – массовое развитие и вылет двукрылых насекомых, а в осенний период в большей степени определяется трофностью водотока – наличием и обилием первичных продуцентов, служащих для животных не только пищей, но и субстратом.

От лета к осени в зообентосе переката р. Чепцы наблюдались изменения, выраженные в снижении видового богатства и разнообразия, увеличении степени доминирования отдельных видов и упрощении структуры донных сообществ. В летнем сиртоне (июль-август) преобладают формы добровольно выходящие в дрейф с целью вылета как с вышележащего плёса, так и собственно с исследованного переката. Осенью (сентябрь) основу сиртона формируют формы, переходящие в дрейф вынужденно в связи с разрушением их местообитания – отмиранием зарослей макрофитов и водорослей. Формирование сиртона, таким образом, происходит за счёт различных источников (фитофильные и реофильные донные сообщества) и животных, переходящих в толщу воды по разным причинам: добровольно (вылет) и вынужденно (миграция). По-видимому, это обеспечивает однородно высокую структурированность сиртона в течение вегетационного периода независимо от интенсивности дрейфа донных беспозвоночных.

4.5. Ихтиофауна

Р. Вала. На исследованном перекате р. Валу отловлено 29 особей 6 видов рыб, относящихся к 3 семействам: Cyprinidae (4 вида), Cobitidae (1 вид), Esocidae (1 вид). Относительная численность рыб составила 5403 экз./га, относительная масса – 61.36 кг/га (табл. 10). В структуре рыбного сообщества по численности преобладала русская быстрянка *Alburnoides rossicus* (83%), по массе – голавль *Squalius cephalus* (50%), также большую роль по массе играла русская быстрянка (36%), доля остальных видов были значительно ниже. Таким образом, *A. rossicus* формирует основу данного ихтиоценоза, превосходя по численности все прочие компоненты.

Таблица 10. Относительные численность (экз./га) и масса (кг/га) рыб исследованного переката р. Вала в 2015 г.

Вид	экз./га	кг/га
<i>Squalius cephalus</i> (Linnaeus, 1758)	133	30.68
<i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	400	5.34
<i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	67	1.33
<i>Cobitis taenia</i> Linnaeus, 1758	67	0.67
<i>Alburnoides rossicus</i> Berg, 1924	4469	22.01
<i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	267	1.33

Всего	5403	61.36
-------	------	-------

Все виды рыб, обитающие на данном участке р. Валы, по классификации Никольского (Никольский, 1980) относятся к 2 пресноводным фаунистическим комплексам: понто-каспийский комплексу представлен голавлем, уклеей и быстрянкой, бореальный равнинный комплекс – плотвой, щукой, щиповкой.

По отношению к течению все рыбы относятся к реофильным и рео-лимнофильным видам, что характерно для верховий рек (Никольский, 1974).

Практически все виды рыб отличаются по характеру питания, формируя 5 групп: хищники (щука), бентофаги (щиповка), планктофаги (уклея), полизоофаги (голавль), поли(эври)фаги (плотва и быстрянка). При этом по составу пищи большинство видов преимущественно зоофаги, кроме плотвы и быстрянки, которые способны питаться не только животными, но также растительной пищей и детритом. (Никольский, 1974; Kottelat, Freyhof, 2007).

Все отмеченные виды рыб нерестятся преимущественно поздней весной, за исключением щуки, которая начинает размножаться при температуре воды 5°C. Для откладки икры все виды используют определённый субстрат. Фитофилами являются плотва, щука и уклея, литореофилы – голавль и быстрянка, щиповка предпочитает песчаный субстрат (псамморефил) (Никольский, 1974; Kottelat, Freyhof, 2007).

4.6. Общая характеристика лотических систем, населенных быстрянкой

Основу рыбного сообщества исследованного участка р. Валы составляют реофильные виды понто-каспийского пресноводного комплекса (русская быстрянка и голавль), которые приспособлены к жизни в реках с каменистым дном, прозрачной водой, насыщенной кислородом. Здесь к представителям понтического комплекса присоединяются реолимнофильные рыбы бореального равнинного комплекса (плотва).

Фауна донных сообществ исследованного участка р. Валы включает в себя эвритермные и тепловодные организмы, среди которых доминируют формы, достигающие своего максимального развития в стоячих водах, например, моллюски и олигохеты. По классификации Хайнса данный участок реки может быть отнесён к потамали (Hynes, 1970).

Также большое значение в зообентосе имели пассивные фильтраторы (Hydropsychidae), альгофаги-соскребатели обрастаний (Heptageniidae, Baetidae), щелевые детритофаги (Chironomidae), жизнь которых в основном связана с более или менее быстрым течением, и все жизненные формы отличаются наличием приспособлений к течению, из

которых основное – способность надёжно прикрепляться к стабильному субстрату, что характеризует население ритрالي (Illies, 1961; Чертопруд, 2013).

Таким образом, по гидробиологическим характеристикам исследованный участок реки можно отнести к переходной зоне от ритрали к потамали, а с учётом гидрологических параметров – к эпипотамали.

В неоднородной по своему происхождению фауне наиболее напряжённые пищевые отношения складываются между видами, принадлежащими к разным фаунистическим комплексам, но потребляющими сходные экологические группы кормов. Особенностью ихтиоценоза исследованного участка р. Валы является расхождение видов рыб по типу питания. На наш взгляд, таким образом, ослабляется межвидовая конкуренция внутри сообщества.

5. КАЧЕСТВЕННЫЕ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПАРАМЕТРЫ ПИТАНИЯ РУССКОЙ БЫСТРЯНКИ

5.1. Общая характеристика спектра питания русской быстрянки

Р. Буй, 2010. Для изучения питания русской быстрянки р. Буй было исследовано содержимое 129 пищеварительных трактов. Длина тела рыб варьировала в диапазоне от 1.7 до 8.8 см, масса тела от 0.05 до 11.05 г. Восстановленная масса пищевого комка составила 57.6 ± 12.5 мг (табл. 11).

Таблица 11. Характеристика питания русской быстрянки ($M \pm tm$) р. Буй ($n=129$) в 2010 г.

Показатель	<u>Среднее значение</u> <i>min-max</i>
Длина рыб, см	5.03 ± 0.34 <i>1.70-8.80</i>
Масса рыб, г	2.75 ± 0.47 <i>0.05-11.05</i>
Общий индекс наполнения (ОИН), ‰	198.12 ± 29.77
Общий индекс потребления (ОИП), ‰	247.43 ± 38.16
Восстановленная масса пищевого комка, мг	57.62 ± 12.52
Количество потребленных беспозвоночных животных, экз./особь	4 ± 1

Примечание. \pm – здесь и далее предельная ошибка среднего значения.

Пищевой спектр русской быстрянки состоял из 81 компонента (74 таксона), из которых около 29% видового состава (24 объекта) приходилось на растительные объекты, относящиеся к 5-ти отделам: Cyanophyta (Цианобактерии), Bacillariophyta (Диатомовые водоросли), Chlorophyta (Зеленые водоросли), Bryophyta (Мохообразные), Magnoliophyta (Покрывтосеменные) (табл. 12).

Наиболее разнообразен отдел диатомовых, представленный 16 таксонами, имеющие большую численность, но не играющие роли по массе в питании русской быстрянки, формируя вместе менее 0.1% восстановленной массы пищевого комка. Из них чаще всего встречались: *Navicula* sp. (72% проб), *Diatoma* sp. (70%), входящие в доминатные и субдоминатные комплексы альгофлоры р. Буй, а также *Diploneis* sp. (60%), *Cyclotella* sp. (43%), *Amphora* sp. (40%).

Наименьшее значение имели цианобактерии, встреченные единично и представленные одной формой, которую не удалось идентифицировать.

Зеленые водоросли представлены 5 родами, из них наибольшие встречаемость и долю в реконструированной массе пищевого комка имели зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix tenuissima* (в 85% проб).

Стоит отметить, что все растительные объекты в пищеварительных трактах русской быстрянки имели вид целых неразрушенных клеток с хлорофиллом независимо от их местоположения в кишенике (от глотки к анусу). Это говорит об их неусваиваемости в процессе пищеварения (Боруцкий, 1974).

Таблица 12. Состав и встречаемость (*P*, %) растительных компонентов в пищеварительных трактах русской быстрянки р. Буй в 2010

Компонент	<i>P</i>
Цyanophyta indet.	0.8
Bacillariophyta	
<i>Amphora</i> sp.	40.3
<i>Cyclotella</i> sp.	43.4
<i>Cocconeis</i> sp.	1.6
<i>Cymatopleura</i> sp.	0.8
<i>Cymbella</i> sp.	28.7
<i>Diatoma</i> sp.	69.8
<i>Diploneis</i> sp.	58.9
<i>Fragilaria</i> sp.	28.7
<i>Frustulia</i> sp.	0.8
<i>Gomphonema</i> sp.	39.5
<i>Gyrosigma</i> sp.	7.8
<i>Melozira</i> sp.	0.8
<i>Navicula</i> sp.	72.1
<i>Nitzchia</i> sp.	27.1
<i>Stauroneis</i> sp.	1.6
<i>Stephanodiscus</i> sp.	20.2
Chlorophyta	
<i>Cladophora globulina</i>	7.8
<i>Closterium</i> sp.	35.7
<i>Mougeotia</i> sp.	1.6
<i>Scendesmus</i> sp.	3.1
<i>Ulothrix tenuissima</i>	85.3
Bryophyta	
<i>Fontinalis antipyretica</i>	2.3
Magnoliophyta indet.	8.5

Среди животных компонентов было отмечено 56 объектов, относящихся к 3 классам беспозвоночных: Oligochaeta – малощетинковые черви, Arachnida – паукообразные и Insecta (Насекомые) (табл. 13).

Таблица 13. Состав, встречаемость (P , %) и индекс элективности Ивлева (E) различных компонентов в пищеварительных трактах русской быстрянки и их встречаемость в бентофауне р. Буй в 2010 г.

Компонент	Питание		Бентос		E
	Стадия развития	P	Стадия развития	P	
Oligochaeta indet		1.6			
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>				25.0	
<i>Tubifex tubifex</i>				75.0	
Hirudinea					
<i>Erpobdella octoculata</i>				25.0	
<i>Glossiphonia complanata</i>				25.0	
Bivalvia					
<i>Euglesa casertana</i>				100.0	
<i>Pisidium amnicum</i>				25.0	
<i>Rivicoliana rivicola</i>				50.0	
<i>Sphaerium nitidum</i>				25.0	
<i>Sphaerium nucleus</i>				50.0	
<i>Unio pictorum</i>				50.0	
Gastropoda					
<i>Ancylus fluviatilis</i>				75.0	
<i>Anisus albus</i>				25.0	
<i>Anisus laevis</i>				25.0	
<i>Lymnaea auricularia</i>				25.0	
<i>Lymnaea balthica</i>				75.0	
<i>Valvata ambigua</i>				75.0	
Arachnida					
Acariformes indet.	Larvae	2.3			
Insecta					
Ephemeroptera					
<i>Baetis rhodani</i>	Larvae	21.7	Larvae	75.0	0.9
<i>Caenis macrura</i>	Larvae	1.6	Larvae	100.0	- 1.0
<i>Ephemera lineata</i>			Larvae	100.0	
<i>Paraleptophlebia submarginata</i>			Larvae	50.0	
Homoptera					
Aphrophoridae	Imago	1.6			
Heteroptera					
<i>Aphelocheirus aestivalis</i>	Larvae	10.9	Larvae	100.0	0.1
<i>Gerris</i> sp.	Imago	1.6			

<i>Micronecta</i> sp.			Larvae	25.0	
<i>Velia saulii</i>	Imago	0.8			
Trichoptera					
<i>Apatania muliebris</i>			Larvae	25.0	
<i>Brachycentrus subnubilus</i>			Larvae	25.0	
<i>Hydropsyche contubernalis</i>	Larvae	7.8	Larvae	50.0	0.7
<i>Hydroptila tineoides</i>			Larvae	50.0	
<i>Ithytrichia lamellaris</i>			Larvae	50.0	
<i>Ceraclea fulva</i>			Larvae	75.0	
<i>Limnephilus rhombicus</i>			Larvae	25.0	
<i>Mystacides azureus</i>			Larvae	25.0	
<i>Oecetis furva</i>	Larvae	3.9	Larvae	25.0	0.6
<i>Psychomyia pusilla</i>	Larvae	5.4	Larvae	25.0	0.9
Coleoptera					
Dytiscidae	Larvae Imago	2.3 10.1			
<i>Elmis maugetti</i>	Larvae Imago	0.8 2.3	Larvae	100.0	- 0.9
<i>Haliplus</i> sp.	Larvae Imago	1.6 13.2			
<i>Hydrochus</i> sp.	Imago	1.6			
<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	Imago	0.8			
<i>Limnius</i> sp.	Larvae	0.8			
Megaloptera					
<i>Sialis fuliginosa</i>			Larvae	75.0	
Hymenoptera					
<i>Myrmica laevinodis</i>	Imago	43.4			
Diptera					
Athericidae					
<i>Atherix ibis</i>	Larvae	2.3			
Ceratopogonidae indet.			Larvae	100.0	
<i>Sphaeromyias</i> sp.	Larvae	0.8			
Limoniidae					
<i>Eloeophila submarmorata</i>					
<i>Hexatoma bicolor</i>	Larvae	17.1	Larvae	25.0	0.6
Muscidae					
<i>Musca</i> sp.	Imago	2.3			
Simuliidae					
<i>Montisimulium</i> sp.	Larvae	0.8			
Tabanidae					
<i>Chrysops flavipes</i>			Larvae	25.0	
<i>Tabanus</i> sp.	Larvae	6.2			
Chironomidae					
Chironomidae indet.	Larvae Imago	2.3 11.6			
<i>Ablabesmyia monilis</i>			Larvae	25.0	

<i>Chironomus obtusidens</i>			Larvae	75.0	
<i>Cladotanytarsus mancus</i>	Larvae	0.8	Larvae	75.0	- 0.9
<i>Cricotopus bicinctus</i>	Larvae Pupa	7.8 1.6	Larvae	50.0	- 0.6
<i>Cricotopus festivellus</i>	Larvae	8.5			
<i>Cricotopus sylvestris</i>	Larvae	0.8	Larvae	25.0	
<i>Cricotopus tremulus</i>	Larvae	0.8			
<i>Cricotopus triannulatus</i>	Larvae	10.9			
<i>Cricotopus trifascia</i>	Larvae	7.8			
<i>Epoicocladius ephemerae</i>	Larvae	0.8	Larvae	25.0	- 0.6
<i>Euorthocladius sp.</i>	Larvae	1.6			
<i>Harnischia curtilamellata</i>			Larvae	25.0	
<i>Microtendipes chloris</i>	Larvae	1.6	Larvae	75.0	- 1.0
<i>Monodiamesa bathyphila</i>	Larvae	0.8	Larvae	50.0	- 0.6
<i>Nilotanypus dubius</i>	Larvae	0.8	Larvae	25.0	- 0.5
<i>Orthocladius clarkei</i>	Larvae	0.8			
<i>Orthocladius rhyacobius</i>	Larvae	17.8	Larvae	50.0	0.0
<i>Orthocladius rubicundus</i>	Larvae	4.7			
<i>Paratanytarsus dissimilis</i>	Larvae	0.8			
<i>Polypedilum convictum</i>	Larvae	0.8			
<i>Polypedilum cultellatum</i>	Larvae	0.8			
<i>Polypedilum nubeculosum</i>	Larvae	0.8	Larvae	25.0	- 0.2
<i>Polypedilum scalaenum</i>			Larvae	100.0	
<i>Potthastia gaedii</i>	Larvae	0.8	Larvae	100.0	
<i>Potthastia longimana</i>	Larvae	0.8			
<i>Procladius culiciformis</i>			Larvae	25.0	
<i>Rheocricotopus atripes</i>	Larvae	6.2			
<i>Rheotanytarsus curtistylus</i>	Larvae	7.0			
<i>Stictochironomus crassiforceps</i>			Larvae	25.0	
<i>Tanytarsus lestagei</i>			Larvae	25.0	
<i>Tanytarsus medius</i>			Larvae	50.0	
<i>Tanytarsus pallidicornis</i>	Larvae	7.0	Larvae	75.0	- 0.6
<i>Thienemanniella gr. clavicornis</i>	Larvae	1.6	Larvae	25.0	0.4
<i>Thienemanniella gr. flaviforceps</i>	Larvae	4.7			
<i>Thienemannimyia carnea</i>			Larvae	75.0	
<i>Tvetenia vitracies</i>			Larvae	25.0	
Неорганические компоненты (песок)		14.7			

Многие водные малощетинковые черви – типичные эврибионты и имеют всесветное и голарктическое распространение, широко встречаются в бентосе исследованной реки. То же можно сказать о водяных клещах – представителях отряда Acariformes, среди которых в пищеварительных трактах отмечены личинки одного вида (идентифицировать не

представлялось возможным). Эти компоненты пищи русской быстрянки можно признать случайными – были встречены в 2% проб.

Наибольшим разнообразием отличались насекомые, среди которых отмечено 54 компонента, относящихся к 49 таксонам из 9 отрядов. Из них к разным стадиям развития амфибиотических насекомых относилось 50 объектов, и 4 к наземно-воздушным.

Из поденок, (Ephemeroptera) довольно разнообразно представлены в бентосе р. Буй, было отмечено 4 вида. При этом в пищеварительных трактах русской быстрянки зарегистрированы всего 2 вида: *Baetis rhodani* и *Caenis macrura*, играющие большую роль в донных сообществах. При этом представители рода *Baetis* обладали очень высокой величиной индекса избирательности, а *Caenis* наоборот отрицательной, хотя по составу пищу оба вида являются фито-детритофагами с преобладанием диатомовых водорослей (Монаков, 1998). Возможно, такая разница связана с тем, что *Baetis rhodani* является плавающей формой подёнок, активно передвигаясь в толще воды, тогда как *Caenis macrura* – ползающая форма, обитающая на дне или на растительных объектах (Райков, Римский-Корсаков, 1994).

Представители равнокрылых (Homoptera) встречены единично, и их наличие носит случайный характер.

Клопы (Heteroptera) представлены бентосными и нейстонными формами. Клоп *Aphelocheirus aestivalis* получает значительное развитие в зообентосе изученной реки и имеет близкую к нейтральной величину индекса элективности. Его встречаемость в пищеварительных трактах русской быстрянки составила 11%. Нейстонные формы, относящиеся к родам *Gerris* и *Velia*, встречаются единично (табл. 13).

Среди ручейников (Trichoptera) в зообентосе изученной реки зарегистрировано 10 видов, тогда как пищевых комках отмечено 3 вида, 2 из которых – *Hydropsyche contubernalis* и *Psychomyia pusilla* входили в доминантные комплексы донных сообществ и имели большое значение в питании русской быстрянки по массе. Эти виды относятся к типичным донным беспозвоночным, по способу питания относящиеся к цедителям (*Psychomyia pusilla*) и к фильтраторам, строящим ловчие сети (*Hydropsyche contubernalis*). Тогда как *Oecetis furva* является пасущейся формой, собирающей кормовые объекты, в частности различные водные и наземные растения и нитчатые водоросли (Монаков, 1998). Кроме того, все виды ручейников, отмеченные в пищеварительных трактах, обладают наибольшими индексами избирания (0.7-0.9).

Жуки (Coleoptera) – одна из самых разнообразных групп среди насекомых. В пищеварительных трактах русской быстрянки отряд представлен 9 формами, которые

формировали 4% восстановленной массы пищевого комка. Имаго семейств Haliplidae и Dytiscidae, несомненно, играли немаловажную роль в питании, встречаясь в 13% и 10% проб, соответственно. При этом представители жуков-плавунцов типичные подвижные хищники, питающиеся различными водными беспозвоночными, охотятся на небольшой глубине и постоянно перемещаются в поисках добычи при её невысокой плотности. Представители плавунчиков же наоборот являются фитофагами, поедая различные водные растения (Монаков, 1998).

Из перепончатокрылых (Hymenoptera) в питании оказались многочисленны представители семейства Мугmicidae – муравьи *Myrmica laevinodis*. Высокая частота встречаемости (в 43% проб) этих наземных насекомых в пище русской быстрянки, на наш взгляд, связана с процессами дренирования речной долины. Быстрым течением подмываются берега, а вместе с ними и муравейники, многие из которых не имеют наземного купола и целиком находятся в почве. В результате чего муравьи в больших количествах попадают в воду и становятся легкодоступной пищей.

Двукрылые (Diptera) наиболее разнообразно представлены в питании русской быстрянки. В пищеварительных трактах нами обнаружено 35 объектов, относящихся к 33 таксонам из 7 семейств двукрылых, что составляет около 65% от общего таксономического списка беспозвоночных животных. Представители семейств атерицид (Athericidae), мокрецов (Ceratopogonidae), мошек (Simuliidae), настоящих мух (Muscidae) и слепней (Tabanidae) встречались довольно редко (1–5% проб). Несколько чаще были отмечены представители семейства комаров-болотниц (Limoniidae) – *Hexatoma bicolor* (в 16% проб), при этом обладали положительным индексом элективности. Представители рода *Hexatoma* типично водные формы, обитающие в толще грунта (Ланцов, 1999).

Около 84% от всего видового богатства двукрылых насекомых составили разные стадии развития семейства комаров-звонцов – 29 таксонов. Наибольшую частоту встречаемости обнаружили представители рода *Cricotopus* (до 27%). Практически все виды хирономид, встреченные в бентосе и в питании имели отрицательные или нейтральные значения индекса элективности и по способу питания являются собирателями-эврифагами, а по составу пищи альгофагами (Монаков, 1998).

Наряду с беспозвоночными и растительными объектами довольно часто (в 14% пищеварительных трактов) встречается песок, который не является пищей, но может быть косвенным признаком того, что русская быстрянка потребляет пищу со дна.

Анализ разнообразия и видового богатства содержимого пищеварительных трактов русской быстрянки свидетельствует о высокой степени ее полифагии. Основное значение по

массе играли зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix tenuissima*, составляя около 77% восстановленной массы пищевого комка. Из животных объектов преобладали наземно-воздушные насекомые – муравьи *Myrmica laevinodis*, формируя около 6% восстановленной массы пищевого комка (табл. 14).

Таблица 14. Весовое отношение различных компонентов в пищеварительных трактах русской быстрянки р. Буй в 2010 г.

Таксономическая группа	Масса, мг	Масса, %
Cyanophyta	<0.01	<0.01
Bacillariophyta	<0.01	<0.01
Chlorophyta	44.89±10.67	77.92
Bryophyta	0.06±0.07	0.11
Magnoliophyta	0.27±0.18	0.46
Arachnida	0.01±0.01	0.02
Oligochaeta	0.03±0.04	0.05
Ephemeroptera	0.18±0.08	0.32
Homoptera	0.12±0.17	0.20
Heteroptera	1.53±0.92	2.65
Trichoptera	0.68±0.38	1.18
Coleoptera	2.46±1.02	4.27
Hymenoptera	3.62±1.22	6.29
Athericidae	0.10±0.11	0.17
Ceratopogonidae	0.01±0.02	0.01
Chironomidae	0.60±0.15	1.05
Limoniidae	0.94±0.47	1.63
Muscidae	0.12±0.14	0.20
Simuliidae	0.01±0.02	0.01
Tabanidae	1.47±1.24	2.56
Неорганические компоненты	0.51±0.36	0.88
Восстановленная масса пищевого комка	57.62±12.52	100
Амфибиотические беспозвоночные	7.63±2.42	13.24
Наземно-воздушные беспозвоночные	4.10±1.39	7.12

В целом, основную часть животной пищи русской быстрянки формировали разные стадии развития амфибиотических беспозвоночных, также большую роль играли наземно-воздушные насекомые (муравьи). Таким образом, у быстрянок р. Буй можно говорить о «бенто-пелагическом» типе питания – большую часть пищевого комка составляли прикрепленные зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix tenuissima* и зообентонты, представленные, в основном, альгофильными и фитофильными формами. Имаго амфибиотических насекомых в большинстве своем относятся к видам, личиночные стадии которых также ведут донный или прикрепленный образ жизни. Вполне вероятно, что

потребление имагинальных форм происходило в тот момент, когда те находились в толще воды, например во время вылета или дрейфа.

Р. Буй, 2013. Для изучения питания русской быстрянки р. Буй в 2013 г. исследовано содержимое 109 пищеварительных трактов. Длина тела рыб варьировала в диапазоне от 2.5 до 8.5 см, масса тела от 0.23 до 11.85 г. Восстановленная масса пищевого комка составила 29.1 ± 7.1 мг (табл. 15).

Таблица 15. Характеристика питания русской быстрянки ($M \pm tm$) р. Буй ($n=109$) в 2013 г.

Показатель	Среднее значение <i>min-max</i>
Длина рыб, см	4.96 ± 0.37 2.50-8.50
Масса рыб, г	3.22 ± 0.69 0.23-11.85
Общий индекс наполнения (ОИН), ‰	58.75 ± 9.17
Общий индекс потребления (ОИП), ‰	144.74 ± 27.03
Восстановленная масса пищевого комка, мг	29.06 ± 7.10
Количество потребленных беспозвоночных животных, экз./особь	5 ± 1

Пищевой спектр русской быстрянки р. Буй в июне 2013 г. состоял из 47 компонентов (37 таксонов), из которых около 3% таксономического состава (5 объектов) приходилось на растительные, относящиеся к 2-м отделам: Chlorophyta (Зеленые водоросли) и Bacillariophyta (Диатомовые водоросли).

Зеленые водоросли представлены 2 родами, из них наибольшая встречаемость и долю в массе пищевого комка имели зеленые нитчатые водоросли *Cladophora globulina* (в 24% проб), также не усваиваемые (табл. 16).

Таблица 16. Состав, встречаемость (P , %) индекс элективности Ивлева (E) различных компонентов в пищеварительных трактах русской быстрянки и их встречаемость в бентофауне р. Буй в 2013 г.

Компонент	Питание		Бентос		E
	Стадия развития	P	Стадия развития	P	
Bacillariophyta					
<i>Diatoma vulgare</i>		5.5			
<i>Fragilaria</i> sp.		1.8			

<i>Navicula</i> sp.		4.6			
Chlorophyta					
<i>Cladophora globulina</i>		23.9			
<i>Ulothrix tenuissima</i>		11.9			
Oligochaeta					
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>				25.0	
<i>Lumbriculus variegatus</i>				25.0	
<i>Spirosperma ferox</i>				25.0	
Bivalvia					
<i>Crassiana crassa</i>				25.0	
<i>Neopisidium tenuilineatum</i>				50.0	
<i>Rivicoliana rivicola</i>				25.0	
<i>Sphaerium nitidum</i>				25.0	
Gastropoda					
<i>Ancylus fluviatilis</i>				50.0	
<i>Lymnaea ovata</i>				75.0	
<i>Valvata pulchella</i>				25.0	
Insecta					
Ephemeroptera					
<i>Baetis buceratus</i>	Larvae	9.2	Larvae	75.0	0.8
<i>Caenis macrura</i>			Larvae	50.0	
<i>Ephemera lineata</i>			Larvae	50.0	
Homoptera					
<i>Aphrophora</i> sp.	Imago	1.8			
Heteroptera					
<i>Aphelocheirus aestivalis</i>	Larvae	3.7	Larvae	50.0	0.4
Aphididae	Imago	33.0			
Trichoptera					
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	Larvae	1.8			
<i>Hydropsyche contubernalis</i>	Larvae Imago	3.7 11.9	Larvae	50.0	0.7
<i>Hydroptila tineoides</i>			Larvae	75.0	
<i>Psychomyia pusilla</i>	Larvae	2.8	Larvae	75.0	0.3
Thysanoptera					
Phloethripidae	Imago	0.9			
Coleoptera					
<i>Elmis aenea</i>	Larvae Imago	1.8 2.8	Larvae	50.0	0.8
<i>Haliplus</i> sp.	Imago	8.3			
<i>Hydrobia hermanni</i>			Imago	25.0	
Hydrophilidae	Imago	0.9			
<i>Limnius</i> sp.	Larvae	0.9	Larvae	25.0	0.7
<i>Plagioderma versicolora</i>	Larvae	27.5			
Lepidoptera	Larvae	1.8			
Hymenoptera					
<i>Myrmica</i> sp.	Imago	7.3			

Diptera					
Erphyridae					
<i>Setacera aurata</i>	Larvae	8.3			
Limoniidae					
<i>Hexatoma bicolor</i>	Larvae	0.9	Larvae	25.0	0.7
Muscidae					
<i>Musca</i> sp.	Imago	0.9			
Tabanidae					
<i>Chrysops flavipes</i>	Imago	5.5	Larvae	25.0	
Tipulidae	Larvae	1.8	Larvae	25.0	
Chironomidae					
<i>Cladotanytarsus mancus</i>			Larvae	25.0	
<i>Corynoneura scutellata</i>	Imago	0.9			
<i>Cricotopus bicinctus</i>	Larvae	20.2			
	Pupa	0.9			
	Imago	34.9			
<i>Cryptochironomus rostratus</i>			Larvae	25.0	
<i>Microtendipes pedellus</i>	Larvae	3.7			
<i>Nanocladius distinctus</i>	Larvae	0.9			
	Imago	9.2			
<i>Natarsia punctata</i>	Larvae	0.9			
<i>Orthocladius rhyacobius</i>	Larvae	10.1			
	Pupa	0.9			
	Imago	0.9			
<i>Orthocladius rubicundus</i>			Larvae	100.0	
<i>Paratrichocladius skirwitensis</i>	Larvae	0.9			
<i>Polypedilum scalaenum</i>	Imago	0.9	Larvae	50.0	
<i>Procladius signatus</i>	Larvae	0.9			
<i>Psectrocladius fabricius</i>	Larvae	0.9			
<i>Synorthocladius semivirens</i>	Larvae	0.9			
<i>Thienemanniella vittata</i>	Larvae	2.8	Larvae	25.0	0.7
	Imago	8.3			
<i>Thienemannimyia lentiginosa</i>	Larvae	0.9			
	Imago	0.9			

Среди животных компонентов было отмечено 42 компонента, относящиеся к 33 таксонам 9 отрядов класса Insecta (Насекомые) (табл. 16).

Из них к разным стадиям развития амфибиотических насекомых относилось 36 объектов, к наземно-воздушным – 6.

В 2013 г. в бентосе р. Буй поденки (Ephemeroptera) были представлены 3-мя видами. При этом в пищеварительных трактах русской быстрянки зарегистрирован только 1 вид *Baetis buceratus*, имеющий довольно большую частоту встречаемости, как в донных сообществах, так и в пищеварительных трактах, а также имевший высокую величину индекса избирательности.

Клопы (Heteroptera) были представлены бентосными и наземно-воздушными формами. Клоп *Aphelocheirus aestivalis* был многочислен в зообентосе изученной реки 2013 г., но его встречаемость в пищеварительных трактах русской быстрянки довольно низкая – 4%. Тогда как имаго представителей семейства Aphididae (настоящие тли) имели высокие показатели встречаемости, численности и биомассы (табл. 16).

Среди ручейников (Trichoptera) в зообентосе изученной реки и в пищевых комках рыб зарегистрировано по 3 вида, 2 из них (*Hydropsyche contubernalis* и *Psychomyia pusilla*) – общие. Наибольшую роль по встречаемости и массе имели имаго представителей рода *Hydropsyche*. И скорее всего, потреблялись быстрянкой во время вылета в толще воды.

Жуки (Coleoptera) – одна из самых разнообразных групп среди недвукрылых насекомых. В пищеварительных трактах русской быстрянки отряд был представлен 6 объектами. Личинки наземно-воздушных жуков *Plagioderia versicolora* играют основную роль в формировании численности и биомассы питания русской быстрянки. Разноцветный листоед – довольно обычный вид для Европейской части России, гигрофил и умброфил (Беньковский, 1999). Личинки *Plagioderia versicolora* ведут открытоживущий образ жизни на листьях рода *Salix* (Павлов, 2016), которые в большом количестве произрастают в пойме р. Буй.

Из перепончатокрылых (Hymenoptera) в питании оказались многочисленны представители семейства Мумициды (Mymecidae). В 2013 г. они встречены в 44% проб.

Представители равнокрылых (Homoptera), бабочек (Lepidoptera) и трипс (Thysanoptera) были встречены единично, и их наличие носило случайный характер.

Двукрылые (отряд Diptera) были наиболее разнообразно представлены в питании русской быстрянки. В пищеварительных трактах нами обнаружено 25 объектов (18 таксонов) из 6 семейств двукрылых. Представители семейств комаров-болотниц (Limoniidae), настоящих мух (Muscidae), слепней (Tabanidae) и комаров-долгоножек (Tipulidae) встречались довольно редко (1–2% проб). Несколько чаще были отмечены личинки представителей семейств мух-береговушек (Ephydryidae) – *Setacera aurata* (в 8% проб) и имаго слепней (Tabanidae) – *Chrysops flavipes* (в 6% проб).

Около 72% от всего разнообразия двукрылых насекомых составляли личинки комаров-звонцов – 20 объектов разных стадий развития, большая часть из них не отмечена в бентосе исследованного участка реки. Наибольшую частоту встречаемости обнаружили личинки и имаго вида *Cricotopus bicinctus* (20–35%).

Анализ разнообразия и видового богатства содержимого пищеварительных трактов русской быстрянки свидетельствует о высокой степени ее полифагии. Ведущую роль в её

питании играли личинки наземно-воздушных жуков *Plagioder a versicolora*, составляя около 29% массы пищевого комка, а также имаго наземно-воздушных клопов Aphididae – 10%. Из растительных компонентов преобладали перифитонные нитчатые зелёные водоросли *Cladophora globulina*, формируя 21% массы пищевого комка (табл. 17).

Таблица 17. Весовое отношение различных компонентов пищи русской быстрянки р. Буй в 2013 г.

Таксономическая группа	В, мг	В, %
Bacillariophyta	<0.01	<0.01
Chlorophyta	8.27±4.22	28.45
Ephemeroptera	0.59±0.51	2.02
Homoptera	0.11±0.15	0.38
Heteroptera	3.40±1.50	11.70
Trichoptera	2.23±1.30	7.69
Thysanoptera	0.04±0.07	0.13
Coleoptera	9.73±3.83	33.47
Lepidoptera	0.94±1.41	3.22
Hymenoptera	0.48±0.42	1.64
Erhpydridae	0.92±0.76	3.16
Chironomidae	1.57±0.46	5.41
Limoniidae	0.25±0.49	0.85
Muscidae	0.06±0.11	0.19
Tabanidae	0.19±0.15	0.66
Tipulidae	0.08±0.12	0.28
Неорганические компоненты	0.22±0.43	0.75
Восстановленная масса пищевого комка	29.06±7.10	100.00
Амфибиотические беспозвоночные	8.50±2.64	29.23
Наземно-воздушные беспозвоночные	12.08±4.27	41.57

Основную часть животной пищи русской быстрянки формировали наземно-воздушные насекомые и имаго амфибиотических беспозвоночных. Таким образом, у быстрянок р. Буй можно говорить о «бенто-пелагическом» типе питания – большую часть пищевого комка составляли беспозвоночные, попадающие на поверхность воды с площади водосбора, имаго ручейников, а также перифитонные водоросли *Cladophora globulina* с альгофильными формами комаров-звонцов.

Р. Чепца, 2013 г. Для изучения питания русской быстрянки р. Чепцы в 2013 г. исследовано содержимое 491 пищеварительного тракта. Длина тела рыб варьировала в диапазоне от 1.9 до 9.2 см, масса тела от 0.09 до 13.29 г. Восстановленная масса пищевого комка составила 32.6±7.2 мг (табл. 18).

Таблица 18. Характеристика питания русской быстрянки ($M \pm tm$) р. Чепцы ($n=491$) в 2013 г.

Показатель	Среднее значение <i>min-max</i>
Длина рыб, см	5.89 ± 0.15 1.90-9.20
Масса рыб, г	4.44 ± 0.30 0.09-13.29
Общий индекс наполнения (ОИН), ‰	69.29 ± 9.77
Общий индекс потребления (ОИП), ‰	85.17 ± 12.52
Восстановленная масса пищевого комка, мг	32.64 ± 7.20
Количество потребленных беспозвоночных животных, экз./особь	5±1

Пищевой спектр русской быстрянки р. Чепцы состоял из 75 компонентов (56 таксонов), из которых 8% таксономического состава приходилось на растительные объекты, относящиеся к 4-м отделам: Bacillariophyta (Диатомовые водоросли), Chlorophyta (Зеленые водоросли), Charophyta (Харовые водоросли), Magnoliophyta (Покрытосеменные) (табл. 19).

Зеленые водоросли были представлены 3 родами, из них наибольшие встречаемость и долю в массе пищевого комка имели зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix subtilissima* (в 24% проб).

Среди животных компонентов было отмечено 65 объектов, относящихся к 52 видам 2 классов беспозвоночных: Arachnida (Паукообразные) и Insecta (Насекомые) (табл. 19).

Таблица 19. Состав, встречаемость (P , %) индекс элективности Ивлева (E) различных компонентов в пищеварительных трактах русской быстрянки и их встречаемость в бентофауне р. Чепцы в 2013 г.

	Питание		Бентос		E
	Стадия развития	P	Стадия развития	P	
Bacillariophyta					
<i>Diploneis</i> sp.		0.2			
Chlorophyta					
<i>Closterium</i> sp.		0.2			
<i>Stigeoclonium</i> sp.		0.4			
<i>Ulothrix subtilissima</i>		23.6			
Charophyta indet		0.2			
Magnoliophyta indet		2.9			
Oligochaeta					

<i>Tubifex newaensis</i>				30.0	
<i>Tubifex tubifex</i>				10.0	
Bivalvia					
<i>Euglesa casertana</i>				50.0	
<i>Neopisidium tenuilineatum</i>				50.0	
<i>Pisidium inflatum</i>				20.0	
<i>Sphaerium nucleus</i>				10.0	
Gastropoda					
<i>Ancylus fluviatilis</i>				20.0	
<i>Anysus laevis</i>				10.0	
<i>Bithynia tentaculata</i>				20.0	
<i>Viviparus viviparus</i>				10.0	
Arachnida					
Halacaridae	Imago	3.3			
Aranei	Imago	0.2			
Insecta					
Ephemeroptera					
<i>Baetis buceratus</i>	Larvae	23.2	Larvae	30.0	0.9
<i>Baetis vernus</i>	Larvae	8.1	Larvae	30.0	0.5
<i>Caenis macrura</i>	Larvae	0.6	Larvae	60.0	- 1.0
<i>Cloeon pulchrum</i>	Larvae	1.8			
<i>Ephemera lineata</i>	Larvae	7.3	Larvae	40.0	- 0.1
<i>Heptagenia flava</i>	Larvae	0.2	Larvae	10.0	- 0.7
<i>Oligoneuriella pallida</i>	Larvae	0.2			
<i>Paraleptophlebia cincta</i>			Larvae	30.0	
<i>Potamanthus luteus</i>	Larvae	0.4	Larvae	50.0	- 0.9
<i>Serratella ignita</i>			Larvae	10.0	
Odonata					
<i>Gomphus vulgatissimus</i>	Larvae	0.4	Larvae	10.0	- 0.8
<i>Ophiogomphus serpentinus</i>			Larvae	10.0	
Plecoptera					
<i>Nemoura cinerea</i>	Larvae	0.2	Larvae	10.0	- 0.9
<i>Taeniopterix nebulosa</i>	Larvae	0.4			
Heteroptera					
<i>Aphelocheirus aestivalis</i>	Larvae	1.2	Larvae	70.0	- 0.8
<i>Velia saulii</i>	Larvae	0.8			
Trichoptera					
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	Larvae	0.4	Larvae	10.0	0.8
<i>Ceraclea fulva</i>			Larvae	20.0	
<i>Ecnomus tenellus</i>			Larvae	10.0	
<i>Holocentropus stagnalis</i>	Larvae	0.2	Larvae	40.0	- 0.8
<i>Hydropsyche contubernalis</i>	Larvae Imago	14.7 0.2	Larvae	60.0	- 0.2
<i>Oxyethira flavicornis</i>			Larvae	40.0	
<i>Phryganea bipunctata</i>	Larvae	0.2	Larvae	10.0	- 0.6
<i>Psychomyia pusilla</i>	Larvae	3.3	Larvae	60.0	- 0.3

Coleoptera					
<i>Elmis aenea</i>	Larvae	0.2			
	Imago	0.8			
<i>Enochrus affinis</i>	Imago	0.2			
<i>Limnius</i> sp.	Larvae	2.2	Larvae	30.0	- 0.4
<i>Orectochilus villosus</i>			Imago	10.0	
Lepidoptera					
<i>Elophila nymphaeata</i>			Larvae	10.0	
Hymenoptera					
<i>Myrmica</i> sp.	Imago	2.0			
Diptera					
Athericidae					
<i>Atherix ibis</i>			Larvae	50.0	
Ceratopogonidae			Larvae	10.0	
Dixidae					
<i>Dixa</i> sp.	Larvae	0.2			
Dolichophodidae					
<i>Dolichopus ungulatus</i>	Imago	0.2			
Limoniidae					
<i>Antocha</i> sp.	Larvae	0.2			
<i>Hexatoma bicolor</i>	Larvae	2.0	Larvae	90.0	- 0.9
Simuliidae					
<i>Simulium ornatum</i>	Larvae	2.9			
	Imago	2.0			
Chironomidae					
<i>Ablabesmyia monilis</i>	Larvae	0.4	Larvae	30.0	- 0.7
<i>Cladotanytarsus mancus</i>	Larvae	1.0	Larvae	30.0	- 0.8
	Imago	1.0			
<i>Corynoneura scutellata</i>	Larvae	1.0			
<i>Cricotopus bicinctus</i>			Larvae	10.0	
<i>Cricotopus festivellus</i>	Larvae	0.4	Larvae	40.0	- 0.9
<i>Cricotopus similis</i>	Imago	0.4			
<i>Cricotopus trifasciatus</i>	Larvae	0.2			
<i>Cryptochironomus rostratus</i>	Larvae	0.2	Larvae	10.0	- 1.0
<i>Cryptotendipes nigronitens</i>	Larvae	0.8	Larvae	20.0	- 1.0
<i>Epoicocladius ephemerae</i>			Larvae	30.0	
<i>Microtendipes chloris</i>	Larvae	1.0	Larvae	30.0	- 0.8
	Imago	0.2			
<i>Nanocladius rectinervis</i>	Larvae	0.2			
<i>Nilotanypus dubius</i>	Larvae	0.4	Larvae	30.0	- 1.0
	Imago	3.1			
<i>Nilothauma brayi</i>			Larvae	40.0	
<i>Orthocladius rhyacobius</i>	Larvae	11.4	Larvae	60.0	- 0.1
	Pupa	0.2			
	Imago	6.1			
<i>Paralauterborniella nigrohalteralis</i>			Larvae	10.0	
<i>Phaenopsectra flavipes</i>			Larvae	10.0	

<i>Polypedilum bicrenatum</i>	Larvae	0.2			
<i>Polypedilum convictum</i>	Larvae	0.8	Larvae	10.0	– 0.6
<i>Polypedilum scalaenum</i>	Larvae	0.8	Larvae	90.0	– 1.0
<i>Potthastia gaedii</i>			Larvae	40.0	
<i>Procladius culiciformis</i>			Larvae	10.0	
<i>Psectrocladius sordidellus</i>	Larvae	0.4			
<i>Rheocricotopus atripes</i>	Larvae Imago	0.2 0.4			
<i>Rheotanytarsus curtistylus</i>	Larvae	1.4			
<i>Synorthocladius semivirens</i>	Larvae	0.2	Larvae	10.0	– 0.8
<i>Tanytarsus pallidicornis</i>	Larvae Pupa	0.8 0.4	Larvae	50.0	
<i>Thienemanniella majuscula</i>	Larvae Imago	0.8 2.4			
<i>Thienemannimyia fusciceps</i>	Larvae Pupa Imago	1.6 3.3 2.4	Larvae	80.0	– 1.0
<i>Tvetenia tshernovskii</i>	Imago	0.4			
<i>Virgatanytarsus arduennensis</i>			Larvae	40.0	
Неорганические компоненты (песок)		15.1			
Органические компоненты (кладки яиц)		8.4			
Детрит		15.3			
Ил		2.0			

Пауков и водяных клещей не идентифицировали. Эти компоненты пищи русской быстрянки можно признать случайными: они были встречены в 0.2-3% проб.

Наибольшим разнообразием отличались насекомые, среди которых отмечено 63 компонента (48 таксонов) из 8 отрядов. Из них к разным стадиям развития амфибиотических насекомых относилось 46 таксонов, к наземно-воздушным – 2.

Видовое богатство поденок (Ephemeroptera) было довольно велико, в бентофауне и в пищеварительных трактах русской быстрянки отмечено по 8 видов. Некоторые виды, такие как *Baetis buceratus*, *Baetis vernus* и *Ephemera lineata* играли немаловажную роль в питании, формируя около 10% восстановленной массы пищевого комка и встречаясь в довольно большом количестве проб. Виды рода *Baetis* – фито-детритофаги, плавающие в толще воды, являлись легкодоступной пищей и обладали положительной величиной индекса избирательности. Тогда как подёнка *Ephemera lineata* – труднодоступный роющий фито-детритофаг и имела отрицательное значение индекса элективности.

Встречаемость стрекоз (Odonata) в донных сообществах р. Чепцы и в пищеварительных трактах невелика, и их наличие в питании быстрянки носит случайный характер.

Клопы (отряд Heteroptera) представлены бентосными и нейстонными формами. Клоп *Aphelocheirus aestivalis* получает значительное развитие в зообентосе изученной реки, но его встречаемость в пищеварительных трактах русской быстрянки невысока и составила 1.2%. Нейстонная форма *Velia saulii*, так же встречается нечасто – в 1% проб (табл. 19).

Среди ручейников (Trichoptera) в зообентосе изученной реки зарегистрировано 7 видов, тогда как пищевых комках отмечено 5 видов (присутствующих в донных сообществах), 2 из которых – *Hydropsyche contubernalis* и *Psychomyia pusilla* имели большое значение в питании русской быстрянки по массе и в бентосе по встречаемости. При этом оба вида обладали отрицательным значением индекса элективности.

Жуки (Coleoptera) пищеварительных трактах русской быстрянки были представлены 4 формами. Но существенной роли в питании они не играли, встречаясь 1–2% проб, каждая.

Двукрылые (отряд Diptera) наиболее богато были представлены как в бентофауне, так и в питании русской быстрянки. В пищеварительных трактах обнаружено 39 объектов (28 таксонов) из 5 семейств двукрылых, что составляет более 50% от общего таксономического списка беспозвоночных животных. Представители нехируномидных двукрылых: земноводные комары (Dixidae), комары-болотницы (Limoniidae), мошки (Simuliidae) встречались довольно редко (0.2–3% проб).

Более 80% от всего видового богатства двукрылых насекомых составили комары-звонцы – 23 таксона. Наибольшую частоту встречаемости обнаружили разные стадии развития вида *Orthocladius rhyacobius* (до 11%). Практически все отмеченные в питании виды хируномид относятся к альгофагам и детритофагам, и имели отрицательные значения индекса элективности, что говорит об их труднодоступности.

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

Наряду с беспозвоночными и растительными объектами в пищеварительных трактах часто встречался детрит и неорганический компонент в виде песка (по 15%).

Ведущую роль по массе в пищевом комке быстрянки играли зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix subtilissima*, составляя около 25% массы пищевого комка. Из животных объектов преобладали ручейник *Hydropsyche contubernalis*, составлявший 6% восстановленной массы пищевого комка, а также поденки *Baetis buceratus* (5%) и *Ephemera lineata* (5%). Кроме того, большое значение в содержимом пищеварительных трактов имели неорганические компоненты в виде песка (21% восстановленной массы пищевого комка) и детрит (19%) (табл. 20).

Таблица 20. Весовое отношение различных компонентов пищи русской быстрянки р. Чепцы в 2013 г.

Таксономическая группа	Масса, мг	Масса, %
Bacillariophyta	<0.01	<0.01
Chlorophyta	8.39±2.53	24.99
Charophyta	0.04±0.07	0.11
Magnoliophyta	0.25±0.24	0.75
Arachnida	0.01±0.01	0.04
Ephemeroptera	3.59±0.99	10.70
Odonata	0.04±0.08	0.13
Plecoptera	0.03±0.04	0.10
Heteroptera	0.22±0.17	0.66
Trichoptera	2.41±0.81	7.18
Coleoptera	0.18±0.12	0.55
Hymenoptera	0.16±0.13	0.48
Dixidae	<0.01	<0.01
Dolichophodidae	0.01±0.02	0.03
Chironomidae	0.52±0.12	1.55
Limoniidae	0.36±0.26	1.06
Simuliidae	0.54±0.65	1.61
Неорганические компоненты	7.03±3.79	20.93
Органические компоненты (кладки яиц)	2.57±1.11	7.66
Детрит	6.21±1.80	18.48
Ил	1.00±0.93	2.98
Восстановленная масса пищевого комка	33.57±7.10	100.00

Восстановленные размеры видов донных беспозвоночных позволяют говорить, что быстрянка потребляет все стадии развития амфибиотических насекомых – личинок разных возрастов, куколок и имаго. Сопоставление этих данных с уровнем развития донных сообществ и динамикой плотности дрефтующих зообентонтов свидетельствует о её питании, как со дна, так и из толщи воды. О наличии у быстрянок р. Чепцы «донного» типа питания свидетельствует большое количество в пищевом тракте прикрепленных зеленых нитчатых водорослей *Ulothrix subtilissima*, песка и детрита. Часть животных объектов питания, отсутствующая в бентосе данного участка реки и отдельные стадии развития донных животных могут быть съедены рыбой только из дрефта, что говорит о «пелагическом» типе её питания. В целом тип питания русской быстрянки р. Чепцы можно определить как «бенто-пелагический».

Р. Вала, 2015 г. Для изучения питания русской быстрянки р. Вала исследовано содержимое 51 пищеварительного тракта. Длина тела рыб варьировала в диапазоне от 5.6 до 7.8 см, масса тела от 2.82 до 8.66 г. Восстановленная масса пищевого комка составила 56.9 ± 14.3 мг (табл.21).

Таблица 21. Характеристика питания русской быстрянки ($M \pm tm$) р. Вала ($n=51$) в 2015 г.

Показатель	Среднее значение <i>min-max</i>
Длина рыб, см	6.87 ± 0.16 5.60-7.80
Масса рыб, г	5.97 ± 0.41 2.82-8.66
Общий индекс наполнения (ОИН), ‰	76.29 ± 20.40
Общий индекс потребления (ОИП), ‰	99.83 ± 24.82
Восстановленная масса пищевого комка, мг	56.85 ± 14.27
Количество потребленных беспозвоночных животных, экз./особь	51 ± 14

Содержимое пищевого тракта русской быстрянки состояло из 32 компонентов, из которых 3 объекта приходилось на растительные формы, относящиеся к 2-м отделам: Chlorophyta (зеленые водоросли), Magnoliophyta (покрытосеменные). Зеленые водоросли были представлены 2 таксонами, из них наибольшие встречаемость (в 8% проб) и долю в восстановленной массе пищевого комка имела зеленая нитчатая водоросль *Ulothrix tenuissima* (табл. 22).

Среди животных компонентов пищеварительного тракта русской быстрянки было отмечено 28 объектов, относящихся к 2 классам беспозвоночных: Arachnida (Паукообразные) и Insecta (Насекомые). Наибольшим разнообразием отличались насекомые, среди которых отмечено 27 объектов (22 таксона) из 5 отрядов. Из них к разным стадиям развития амфибиотических насекомых относилось 27 форм, к наземно-воздушным – 1 форма. Кроме того, в содержимом пищеварительных трактов отмечен песок. Зоопланктон в пищевых комках рыб не зарегистрирован (табл. 22).

Таблица 22. Состав, встречаемость (P , %) индекс элективности Ивлева (E) различных компонентов в пищеварительных трактах русской быстрянки и их встречаемость в бентофауне р. Валы в 2015 г.

Компонент	Питание		Бентос		E
	Стадия	P , %	Стадия	P , %	

	развития		развития		
Chlorophyta					
<i>Mougeotia</i> sp.		2.0			
<i>Ulothrix tenuissima</i>		7.8			
Magnoliophyta indet.		3.9			
Oligochaeta					
<i>Lumbriculus variegatus</i>				66.7	
<i>Stylaria lacustris</i>				33.3	
<i>Tubifex newaensis</i>				50.0	
<i>Uncinaiis uncinata</i>				33.3	
Bivalvia					
<i>Crassiana crassa</i>				16.7	
<i>Neopisidium tenuilineatum</i>				50.0	
<i>Pisidium inflatum</i>				50.0	
<i>Rivicoliana rivicola</i>				16.7	
<i>Sphaerium nitidum</i>				16.7	
Gastropoda					
<i>Cincinna piscinalis</i>				16.7	
Arachnida					
Araneidae (наземные)	Imago	2.0			
Insecta					
Ephemeroptera					
<i>Baetis digitatus</i>			Imago	16.7	
<i>Baetis vernus</i>	Larvae	54.9	Larvae	33.3	0.7
<i>Caenis macrura</i>			Larvae	16.7	
<i>Heptagenia flava</i>			Larvae	16.7	
<i>Potamanthus luteus</i>			Larvae	16.7	
Odonata					
<i>Gomphus vulgatissimus</i>			Larvae	16.7	
Heteroptera					
<i>Aphelocheirus aestivalis</i>	Larvae	2.0	Larvae	50.0	- 0.7
Trichoptera					
<i>Hydropsyche contubernalis</i>	Larvae	9.8	Larvae	16.7	- 0.7
<i>Potamophylax latipennis</i>	Pupa	2.0			
<i>Psychomyia pusilla</i>	Larvae	2.0	Larvae	33.3	- 0.6
Coleoptera					
Dytiscidae	Larvae	13.7			
<i>Elmis aenea</i>			Larvae	16.7	
<i>Limnius</i> sp.			Larvae	16.7	
Megaloptera					
<i>Sialis morio</i>			Larvae	16.7	
Diptera					
Athericidae					
<i>Atherix ibis</i>	Larvae	2.0	Larvae	33.3	- 0.7
Ceratopogonidae			Larvae	16.7	
Limoniidae					
<i>Hexatoma bicolor</i>	Larvae	3.9	Larvae	33.3	- 0.4
Simuliidae					

<i>Simulium ornatum</i>	Larvae Imago	70.6 9.8			
Tabanidae					
<i>Chrysops flavipes</i> Meigen, 1804			Larvae	33.3	
Tipulidae	Larvae	2.0			
Chironomidae					
<i>Chironomus acutiventris</i>			Larvae	16.7	
<i>Cladotanytarsus mancus</i>	Larvae	2.0	Larvae	83.3	- 1.0
<i>Cricotopus bicinctus</i>	Larvae	13.7			
<i>Cryptochironomus rostratus</i>	Larvae Imago	2.0 2.0	Larvae	50.0	- 0.8
<i>Cryptotendipes holsatus</i>	Larvae	2.0	Larvae	33.3	- 0.7
<i>Eukiefferiella</i> sp.	Larvae	2.0			
<i>Harnischia curtilamellata</i>			Larvae	33.3	
<i>Monodiamesa bathyphila</i>			Larvae	50.0	
<i>Orthocladus rhyacobius</i>	Larvae Pupa	13.7 2.0	Larvae	16.7	0.2
<i>Orthocladus rubicundus</i>			Larvae	50.0	
<i>Parachironomus paradigitalis</i>	Imago	2.0			
<i>Paratrichocladus rufiventris</i>	Pupa Imago	3.9 2.0			
<i>Polypedilum</i> sp.	Larvae	2.0			
<i>Polypedilum bicrenatum</i>			Larvae	16.7	
<i>Polypedilum scalaenum</i>			Larvae	33.3	
<i>Potthastia gaedii</i>			Larvae	33.3	
<i>Potthastia longimana</i>			Larvae	16.7	
<i>Procladius culiciformis</i>			Larvae	16.7	
<i>Rheotanytarsus curtystilus</i>			Larvae	16.7	
<i>Stictochironomus crassiforceps</i>			Larvae	66.7	
<i>Tanytarsus bathophilus</i>	Larvae Pupa	5.9 3.9	Larvae	33.3	- 0.3
<i>Thienemanniella majuscula</i>	Larvae	13.7			
<i>Thienemannimyia fusciceps</i>	Larvae	5.9	Larvae	33.3	- 0.8
Неорганические компоненты		3.9			

Видовое богатство поденок (Ephemeroptera) было относительно велико, в бентофауне отмечено 5 видов, из которых в пищеварительных трактах русской быстрянки зарегистрирован только 1 вид – *Baetis vernus*, который играл существенную роль, как в донных сообществах, так и в питании, встречаясь в 33 и 55% проб, соответственно, формировал около 6% восстановленной массы пищевого комка и обладал довольно высокой величиной индекса избирательности.

Клопы (Heteroptera) не играли существенной роли в численности и биомассе зообентоса. Их наличие в питании быстрянки носило случайный характер (2% встречаемости).

Среди ручейников (Trichoptera) в зообентосе изученной реки зарегистрировано 2 вида, тогда как пищевых комках отмечено 3 таксона видового ранга, из которых 1 вид – *Hydropsyche contubernalis* входил в доминантные комплексы донных сообществ, но не имел большого значения в питании русской быстрянки.

Жуки (Coleoptera), представленные семейством Dytiscidae, не были зарегистрированы в зообентосе данного водотока, но выступали второстепенным компонентом питания, встречаясь в 14% проб.

Двукрылые (Diptera) были наиболее богато представлены как в бентофауне, так и в питании русской быстрянки. В пищеварительных трактах обнаружено 21 объект (16 таксонов из 5 семейств двукрылых, что составляет около 67% от общего таксономического списка беспозвоночных животных. Наибольшую частоту встречаемости в питании имел вид мошек (Simuliidae) – *Simulium ornatum* (71% проб), не отмеченный в бентосе исследованного переката. Представители комаров-болотниц (Limoniidae), атерицид (Athericidae), комаров-долгоножек (Tipulidae) встречались в питании быстрянки редко (2–4% проб).

Около 75% от всего видового богатства двукрылых насекомых, отмеченных в питании, составили представител комаров-звонцов – 12 таксонов. Наибольшую частоту встречаемости в питании быстрянки обнаружили *Cricotopus bicinctus*, *Orthocladius rhyacobius* и *Thienemanniella vittata* (14%), также отсутствовавшие в донных сообществах переката (табл. 22).

Наземно-воздушные формы в питании быстрянки были представлены пауками-кругопрядами (Araneidae), которые не играли существенной роли по встречаемости и, по всей видимости, являлись случайным компонентом в пище.

Ведущую роль по массе в пищевом комке быстрянки играли личинки и имаго мошек *Simulium ornatum*, составляя около 84% восстановленной массы пищевого комка (табл. 23). Отсутствие этого вида в бентосе свидетельствует о том, что данный объект потребляется русской быстрянкой из толщи воды. Это объясняется тем, что развитие преимагинальных фаз мошек связано с регулярными (судя по всему обязательными) массовыми миграциями личинок, плывущих вниз по течению; в это время они служат одним из основных компонентов пищи рыб (Янковский, 1999).

Таблица 23. Весовое отношение различных компонентов в пищеварительных трактах русской быстрянки р. Валы в 2015 г.

Компонент	Масса, мг	Масса, %
Chlorophyta	0.69±0.78	1.2

Magnoliophyta	0.01±0.02	<0.1
Aranei	0.29±0.59	0.5
Ephemeroptera	3.24±2.04	5.7
Trichoptera	1.88±2.31	3.3
Heteroptera	0.27±0.55	0.5
Coleoptera	0.61±0.47	1.1
Athericidae	0.59±1.18	1.0
Chironomidae	0.73±0.41	1.3
Limoniidae	0.43±0.60	0.8
Simuliidae	47.99±14.96	84.4
Tipulidae	0.10±0.20	0.2
Неорганические компоненты	0.01±0.02	<0.1
Восстановленная масса пищевого комка	56.85±14.27	100.0

Разнообразие и видовое богатство содержимого пищеварительных трактов русской быстрянки р. Валы свидетельствует о высокой степени полифагии, но по составу пищи *Alburnoides rossicus* данного водотока преимущественно зоофаг.

В целом тип питания русской быстрянки р. Валы можно определить как «бенто-пелагический». Большая часть животных объектов питания – фитофильные формы (мошки, хирономиды и т.д.), отсутствующие в бентосе данного переката, которые могут быть съедены рыбой только из толщи воды, что свидетельствует о преобладании у быстрянки «пелагического» типа питания. Меньшее значение в питании имеют организмы, потребляемые рыбами непосредственно со дна – прикрепленные куколки ручейников, хирономиды, многочисленные на перекате.

Р. Илеть, 2015 г. Для изучения питания русской быстрянки р. Илеть исследовано содержимое 19 пищеварительных трактов молоди рыб. Длина тела рыб варьировала в диапазоне от 26 до 42 мм, масса тела от 0.30 до 1.25 г. Восстановленная масса пищевого комка составила 9.8±2.7 мг (табл. 24).

Таблица 24. Характеристика питания русской быстрянки ($M \pm tm$) р. Илеть ($n=19$) в 2015 г.

Показатель	Среднее значение <i>min-max</i>
Длина рыб, см	3.77 ± 0.21 2.60-4.20
Масса рыб, г	0.93 ± 0.12 0.30-1.25
Общий индекс наполнения (ОИН), ‰	51.28±31.99
Общий индекс потребления (ОИП), ‰	135.03±68.82
Восстановленная масса пищевого комка, мг	9.80±2.74

Количество потребленных беспозвоночных животных, экз./особь	8±2
---	-----

Содержимое пищевого тракта русской быстрянки состояло из 29 компонентов, из которых 2 компонента приходилось на растительные формы, относящиеся к 2-м отделам: Bacillariophyta (диатомовые водоросли) и Chlorophyta (зеленые водоросли).

Среди животных компонентов пищеварительного тракта русской быстрянки было отмечено 26 компонентов (19 таксонов) из 3 отрядов класса беспозвоночных: Insecta (насекомые). Все относились к разным стадиям развития амфибиотических насекомых. Кроме того, в содержимом пищеварительных трактов отмечен песок (табл. 25).

Таблица 25. Состав, встречаемость (P , %) индекс элективности Ивлева (E) различных компонентов в пищеварительных трактах русской быстрянки и их встречаемость в бентофауне р. Илеть в 2015 г.

Компонент	Питание		Бентос		E
	Стадия развития	P , %	Стадия развития	P , %	
Bacillariophyta					
<i>Melosira</i> sp.		5.3			
Chlorophyta					
<i>Ulothrix</i> sp.		5.3			
Oligochaeta					
<i>Lumbriculus variegatus</i>				66.7	
<i>Tubifex newaensis</i>				66.7	
Hirudinea					
<i>Glossiphonia complanata</i>				33.3	
Insecta					
Ephemeroptera					
<i>Baetis vernus</i>	Larvae	89.5			
Coleoptera					
<i>Hydroporus</i> sp.	Imago	15.8			
Diptera					
Limoniidae					
<i>Hexatoma bicolor</i>			Larvae	66.7	
Simuliidae					
<i>Simulium ornatum</i>	Larvae	47.4			
Tipulidae					
<i>Prionocera turcica</i>	Pupa	5.3			
<i>Tipula</i> sp.	Larvae	10.5			
Chironomidae					
<i>Cladotanytarsus mancus</i>	Larvae Pupa	21.1 10.5	Larvae	66.7	- 0.8
<i>Cricotopus bicinctus</i>	Larvae Pupa	15.8 5.3			

<i>Endochironomus albipennis</i>	Larvae	5.3			
<i>Harnishia curtilamellata</i>	Larvae	5.3			
<i>Lauterborniella</i> sp.	Larvae	5.3			
<i>Micropsectra</i> sp.	Pupa	5.3			
<i>Odontomesa fulva</i>	Larvae	5.3	Larvae	33.3	0.4
<i>Orthocladius rhyacobius</i>	Larvae	47.4	Larvae	33.3	0.8
	Pupa	5.3			
<i>Parachironomus paradigitalis</i>	Imago	10.5			
<i>Paracladopelma camptolabis</i>			Larvae	100.0	
<i>Paratendipes albimanus</i>	Larvae	5.3	Larvae	33.3	0.7
<i>Paratrichocladius rufiventris</i>	Larvae	5.3			
	Pupa	31.6			
	Imago	26.3			
<i>Rheocricotopus</i> sp.	Pupa	5.3			
<i>Stictochironomus crassiforceps</i>			Larvae	33.3	
<i>Tanytarsus</i> sp.	Larvae	5.3			
	Pupa	10.5			
<i>Thienemanniella vittata</i>	Larvae	15.8			
	Pupa	5.3			
Неорганические компоненты		21.1			

Видовое богатство поденок (Ephemeroptera) было довольно бедным, в пищеварительных трактах русской быстрянки был зарегистрирован только 1 вид – *Baetis vernus*, который играл существенную роль в питании, встречаясь в 90% проб и формируя около 56% восстановленной массы пищевого комка. В бентофауне подёнок не отмечено вовсе.

Жуки (Coleoptera), представленные семейством Dytiscidae, не были зарегистрированы в зообентосе данного водотока и выступали случайным компонентом питания, встречаясь в 15.8% проб.

Двукрылые (Diptera) были наиболее богато представлены как в бентофауне, так и в питании русской быстрянки. В пищеварительных трактах обнаружено 24 компонента (17 таксонов из 5 семейств двукрылых, что составляет около 67% от общего таксономического списка беспозвоночных животных. Наибольшую частоту встречаемости в питании имел вид мошек (Simuliidae) – *Simulium ornatum* (встречался в 47% проб), не отмеченный в бентосе исследованного переката. Представители комаров-долгоножек (Tipulidae) встречались в питании быстрянки не часто (5–11% проб).

Около 59% от всего видового богатства двукрылых насекомых, отмеченных в питании, составили комары-звонцы – 17 таксонов. Наибольшую частоту встречаемости в питании быстрянки обнаружили разные стадии развития *Orthocladius rhyacobius* и *Paratrichocladius rufiventris*, также отсутствовавшие в донных сообществах переката (табл. 25).

Ведущую роль по массе в пищевом комке молоди быстрянки играли подёнки *Baetis vernus*, составляя около 56% восстановленной массы пищевого комка. Также большое значение имели представители комаров-звонцов формируя 29% восстановленной массы пищевого комка (табл. 26).

Таблица 26. Весовое отношение различных компонентов в пищеварительных трактах русской быстрянки р. Илеть в 2015 г.

Компонент	Масса, мг	Масса, %
Bacillariophyta	<0.001	<0.1
Chlorophyta	0.01±0.002	0.1
Ephemeroptera	5.48±1.92	55.9
Coleoptera	0.32±0.36	3.2
Simuliidae	0.89±0.62	9.1
Tipulidae	0.21±0.26	2.2
Chironomidae	2.87±1.56	29.3
Неорганические компоненты	0.02±0.03	0.2
Восстановленная масса пищевого комка	9.80±2.74	100.0

Разнообразие и видовое богатство содержимого пищеварительных трактов русской быстрянки р. Илеть свидетельствует о высокой степени полифагии, но по составу пищи *Alburnoides rossicus* данного водотока – зоофаг.

В целом тип питания русской быстрянки р. Валу можно определить как «бенто-пелагический». Большая часть животных объектов питания – плавающие или дрейфующие формы: *Baetis vernus*, имаго хищных жуков, хирономиды, мошки, отсутствующие в бентосе данного переката, которые могут быть съедены рыбой только из толщи воды, что свидетельствует о преобладании у быстрянки «пелагического» типа питания. Меньшее значение в питании имеют организмы, потребляемые рыбами непосредственно со дна – прикрепленные куколки ручейников, хирономиды, многочисленные на перекате.

Р. Мёша, 2015 г. Для изучения питания русской быстрянки р. Мёша исследовано содержимое 114 пищеварительных трактов. Длина тела рыб варьировала в диапазоне от 3.9 до 9.5 см, масса тела от 0.9 до 13.0 г. Восстановленная масса пищевого комка составила 17.1±6.4 мг (табл. 27).

Таблица 27. Характеристика питания русской быстрянки ($M \pm tm$) р. Мёша ($n=114$) в 2015 г.

Показатель	Среднее значение <i>min-max</i>
------------	------------------------------------

Длина рыб, см	6.75 ± 0.24 $3.90-9.50$
Масса рыб, г	5.43 ± 0.53 $0.29-12.95$
Общий индекс наполнения (ОИН), ‰	26.75 ± 8.13
Общий индекс потребления (ОИП), ‰	38.11 ± 10.26
Восстановленная масса пищевого комка, мг	17.13 ± 6.37
Количество потребленных беспозвоночных животных, экз./особь	13 ± 5

Пищевой спектр русской быстрянки р. Мёши состоял из 29 компонентов, из которых только 1 таксон *Ulothrix* sp. приходилось на растительный объект, относящийся отделу Chlorophyta (Зеленые водоросли). Нитчатые зелёные водоросли являлись случайным объектом питания, встречаясь в 9% проб, но имели некоторое значение по массе – 9% восстановленной массы пищевого комка.

Среди животных компонентов было отмечено 27 объектов, относящихся к 22 таксонам 5 отрядов одного класса - Insecta – насекомые (табл. 28).

Из них к разным стадиям развития амфибиотических насекомых относилось 26 компонентов, к наземно-воздушным – 1.

Таблица 28. Состав, встречаемость (P , %), индекс элективности Ивлева (E) различных компонентов в пищеварительных трактах русской быстрянки и их встречаемость в бентофауне р. Мёша в 2015 г.

Компонент	Питание		Бентос		E
	Стадия развития	P , %	Стадия развития	P , %	
Chlorophyta					
<i>Ulothrix</i> sp.		8.8			
Oligochaeta					
<i>Lumbriculus variegatus</i>				50.0	
<i>Slavina appendiculata</i>				50.0	
<i>Spirosperma ferox</i>				100.0	
<i>Tubifex tubifex</i>				50.0	
Bivalvia					
<i>Euglesa casertana</i>				50.0	
<i>Neopisidium tenuilineatum</i>				50.0	
<i>Pseudoanadonta anatina</i>				50.0	
<i>Unio pictorum</i>				100.0	
Gastropoda					
<i>Valvata pulchella</i>				100.0	
Hirudinea					
<i>Glossiphonia complanata</i>				50.0	
<i>Helobdella stagnalis</i>				100.0	

Insecta					
Ephemeroptera					
<i>Baetis muticus</i>	Larvae	21.9	Larvae	50.0	1.0
<i>Caenis macrura</i>			Larvae	100.0	
<i>Procladius pulchrum</i>			Larvae	100.0	
<i>Ephemera lineata</i>	Larvae	1.8	Larvae	50.0	- 0.6
<i>Paraleptophlebia cincta</i>			Larvae	50.0	
Odonata					
<i>Gomphus vulgatissimus</i>			Larvae	50.0	
Heteroptera					
<i>Aphelocheirus aestivalis</i>	Larvae	1.8	Larvae	100.0	- 0.2
Trichoptera					
<i>Brachycentrus subnubilus</i>			Larvae	50.0	
<i>Hydropsyche contubernalis</i>	Larvae	14.9	Larvae	100.0	1.0
<i>Hydroptila tineoides</i>	Larvae	0.9	Larvae	50.0	- 0.8
<i>Psychomyia pusilla</i>			Larvae	50.0	
Coleoptera					
<i>Limnius</i> sp.			Larvae	50.0	
Megaloptera					
<i>Sialis lutaria</i>			Larvae	50.0	
Hymenoptera					
<i>Myrmica</i> sp.	Imago	3.5			
Diptera					
Athericidae					
<i>Atherix ibis</i>	Larvae	1.8	Larvae	50.0	- 0.8
Empididae					
<i>Hemerodromia</i> sp.			Larvae	50.0	
Limoniidae					
<i>Hexatoma bicolor</i>	Larvae	0.9			
Simuliidae					
<i>Simulium ornatum</i>	Larvae	33.3			
Chironomidae					
<i>Cladotanytarsus mancus</i>	Larvae	0.9	Larvae	50.0	- 1.0
<i>Corynoneura scutellata</i>	Larvae Imago	0.9 1.8			
<i>Cricotopus bicinctus</i>	Imago	1.8			
<i>Cricotopus tremulus</i>	Larvae Imago	12.3 10.5	Larvae	100.0	- 0.4
<i>Cryptochironomus defectus</i>	Larvae Imago	0.9 0.9	Larvae	100.0	- 1.0
<i>Dicrotendipes notatus</i>	Larvae	0.9	Larvae	100.0	- 0.5
<i>Microtendipes chloris</i>			Larvae	100.0	
<i>Natarsia punctata</i>			Larvae	50.0	
<i>Orthocladus rhyacobius</i>	Larvae	2.6			
<i>Paraphenocladus</i> sp.	Larvae	0.9			
<i>Paratendipes albimanus</i>			Larvae	50.0	
<i>Polypedilum scalaenum</i>	Larvae Imago	1.8 0.9	Larvae	100.0	- 0.1
<i>Potthastia gaedii</i>			Larvae	100.0	
<i>Psectrocladius fabricius</i>	Larvae	0.9	Larvae	50.0	

<i>Rheotanytarsus curtistylus</i> Goetghebuer, 1921	Larvae	1.8			
<i>Thienemanniella vittata</i>	Larvae Imago	2.6 0.9	Larvae	100.0	- 0.7
<i>Thienemannimyia lentiginosa</i>	Larvae	4.4			
Ил		0.9			

Видовое богатство поденок (Ephemeroptera) было относительно невелико, в бентофауне отмечено 5 видов из них, пищеварительных трактах русской быстрянки, отмечено 2 вида. Один из них – *Baetis muticus* играл немаловажную роль в питании и в донных сообществах, встречаясь в довольно большом количестве проб. Кроме того, именно этот вид обладал максимальной величиной индекса элективности. Второй вид – *Ephemerella lineata* имел небольшое значение по встречаемости и отрицательное значение индекса избирательности, являясь труднодоступным объектом. В целом, подёнки имели довольно большое значение в питании русской быстрянки, образуя 9% восстановленной массы пищевого комка.

Клопы (отряд Heteroptera) представлены 1 видом. Клоп *Aphelocheirus aestivalis* получает значительное развитие в зообентосе изученной реки, но его встречаемость в пищеварительных трактах русской быстрянки невысока и составила 2%.

Среди ручейников (Trichoptera) в зообентосе изученной реки зарегистрировано 4 вида, тогда как пищевых комках из них отмечено всего 2. Вид *Hydropsyche contubernalis* имел большое значение в питании русской быстрянки и в бентосе по встречаемости и также обладал максимальным значением индекса избирания. В целом, ручейники играют большую роль в питании – формируя 31% восстановленной массы пищевого комка (табл. 28, 29).

Двукрылые (Diptera) были наиболее богато представлены как в бентофауне, так и в питании русской быстрянки. В пищеварительных трактах обнаружено 21 компонент (16 таксонов из 4 семейств двукрылых), что составляет около 73% от общего таксономического списка беспозвоночных животных. Наибольшую частоту встречаемости в питании имел вид мошек (Simuliidae) – *Simulium ornatum* (встречался в 33% проб), не отмеченный в бентосе исследованного переката. Именно этот вид формировал основу питания русской быстрянки – 39% восстановленной массы пищевого комка (табл. 28, 29).

Представители комаров-болотниц (Limoniidae) и атерицид (Athericidae) встречались в питании быстрянки редко (1–2% проб). Около 81% от всего видового богатства двукрылых насекомых, отмеченных в питании, составили комары-звонцы – 13 таксонов. Наибольшую частоту встречаемости в питании быстрянки обнаружили представители рода *Cricotopus* (до

12%). При это все виды хирономид, отмеченные в бентосе имели отрицательные величины индекса элективности.

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

Ведущую роль по массе в пищевом комке быстрянки играли животные компоненты: личинки мошки *Simulium ornatum*, формировавшие 39% восстановленной массы пищевого комка, а также ручейники, составляя 31% массы пищевого комка (табл. 29).

Таблица 29. Весовое отношение различных компонентов в пищеварительных трактах русской быстрянки р. Мёша в 2015 г.

Компонент	Масса, мг	Масса, %
Chlorophyta	1.53±1.85	8.9
Ephemeroptera	1.53±0.88	8.9
Heteroptera	0.20±0.34	1.2
Trichoptera	5.30±5.13	30.9
Hymenoptera	0.21±0.22	1.2
Athericidae	0.28±0.42	1.6
Chironomidae	0.76±0.38	4.4
Limoniidae	0.07±0.14	0.4
Simuliidae	6.62±2.98	38.6
Ил	0.63±1.25	3.7
Восстановленная масса пищевого комка	17.13±6.37	100.0

Разнообразие и видовое богатство содержимого пищеварительных трактов русской быстрянки р. Мёши свидетельствует о высокой степени полифагии, но по составу пищи *Alburnoides rossicus* данного водотока преимущественно зоофаг.

В целом тип питания русской быстрянки р. Валы можно определить как «бенто-пелагический». Большая часть животных объектов питания – плавающие и дрейфующие формы (*Baetis vernus*, *Simulium ornatum*), отсутствующие в бентосе данного переката, которые могут быть съедены рыбой из толщи воды, что свидетельствует о преобладании у быстрянки «пелагического» типа питания. Но также большое значение в питании имеют организмы, потребляемые рыбами непосредственно со дна – прикреплённые личинки ручейников.

Р. Юрюзань, 2016 г. Для изучения питания русской быстрянки р. Юрюзань исследовано содержимое 49 пищеварительных трактов. Длина тела рыб варьировала в

диапазоне от 3.6 до 10.4 см, масса тела от 0.7 до 21.4 г. Восстановленная масса пищевого комка составила 22.2 ± 6.6 мг (табл. 30).

Таблица 30. Характеристика питания русской быстрянки ($M \pm m$) р. Юрюзань ($n=49$) в 2016 г.

Показатель	Среднее значение <i>min-max</i>
Длина рыб, см	7.13 ± 0.39 3.60-10.40
Масса рыб, г	6.57 ± 1.34 0.74-21.43
Общий индекс наполнения (ОИН), ‰	34.66 ± 8.96
Общий индекс потребления (ОИП), ‰	40.83 ± 9.86
Восстановленная масса пищевого комка, мг	22.23 ± 6.59
Количество потребленных беспозвоночных животных, экз./особь	5 ± 1

Пищевой спектр русской быстрянки р. Юрюзань состоял из 29 компонентов, из которых 4 объекта приходилось на растительные, относящиеся к 3-м отделам: Bacillariophyta (Диатомовые водоросли), Chlorophyta (Зеленые водоросли), Magnoliophyta (Покрывтосеменные). Из них наибольшей встречаемостью обладали зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix* sp. (47% проб), также формировавшие основу восстановленной массы пищевого комка – 28%. При этом, на протяжении всего кишечника имели целые неразрушенные клетки с хлорофиллом. Также довольно часто встречались мелкие водоросли *Diatoma* sp. (27%), не имеющие большого значения по массе.

Среди животных компонентов было отмечено 23 объекта, относящихся к 18 таксонам 6 отрядов одного класса – Insecta (Насекомые). Из них к разным стадиям развития амфибиотических насекомых относилось 17 компонентов и 1 к наземно-воздушным (табл. 31).

Таблица 31. Состав, встречаемость (P , %) индекс элективности Ивлева (E) различных компонентов в пищеварительных трактах русской быстрянки и их встречаемость в бентофауне р. Юрюзань в 2016 г.

Компонент	Питание		Бентос		E
	Стадия развития	P , %	Стадия развития	P , %	
Bacillariophyta					
<i>Diatoma</i> sp.		26.5			
<i>Fragilaria</i> sp.		2.0			
Chlorophyta					
<i>Ulothrix</i> sp.		46.9			

Magnoliophyta indet.		6.1			
Oligochaeta					
<i>Lumbriculus variegatus</i>				66.7	
Bivalvia					
<i>Neopisidium tenuilineatum</i>				33.3	
Insecta					
Ephemeroptera					
<i>Baetis buceratus</i>	Larvae	36.7			
<i>Baetis vernus</i>			Larvae	100.0	
<i>Caenis macrura</i>			Larvae	33.3	
<i>Ephemera lineata</i>	Larvae	4.1			
<i>Heptagenia coerulans</i>	Larvae	6.1	Larvae	100.0	0.9
<i>Serratella ignita</i>	Larvae	8.2	Larvae	33.3	0.8
Heteroptera					
<i>Aphelocheirus aestivalis</i>	Larvae	2.0	Larvae	33.3	- 0.7
Corixidae	Larvae	2.0			
Trichoptera					
<i>Hydropsyche contubernalis</i>	Larvae Imago	14.3 2.0	Larvae	100.0	- 0.7
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>			Larvae	33.3	
<i>Potamophylax latipennis</i>			Larvae	100.0	
<i>Psychomyia pusilla</i>	Larvae Imago	16.3 4.1	Larvae	66.7	0.2
Coleoptera					
Dytiscidae			Imago	66.7	
<i>Hydroporus</i> sp.	Imago	2.0			
<i>Limnius</i> sp.			Larvae	33.3	
Hymenoptera					
<i>Myrmica</i> sp.	Imago	12.2			
Diptera					
Athericidae					
<i>Atherix ibis</i>	Larvae	16.3	Larvae	33.3	0.6
Simuliidae					
<i>Simulium ornatum</i>	Larvae	8.2			
Chironomidae					
<i>Cricotopus bicinctus</i>	Larvae Imago	2.0 2.0			
<i>Cricotopus trifascia</i>	Larvae	2.0			
<i>Microtendipes chloris</i>			Larvae	33.3	
<i>Orthocladius rhyacobi</i>	Larvae Pupa Imago	22.4 10.2 10.2	Larvae	66.7	0.8
<i>Polypedilum bicrenatum</i>	Imago	10.2			
<i>Tanytarsus bathophilus</i>	Pupa	4.1	Larvae	33.3	
<i>Thienemanniella vittata</i>	Larvae	2.0			
<i>Thienemannimyia lentiginosa</i>			Larvae	100.0	
Неорганические компоненты (песок)		4.1			
Органические компоненты (кладки яиц)		6.1			

Подёнки (Ephemeroptera) были наиболее разнообразно представлены как в питании, так и в бентосе исследованного участка реки. В бентофауне и в пищеварительных трактах отмечено по 4 вида, из них общими являлись 2 – *Heptagenia coeruleans* и *Serratella ignita*, не игравшие большой роли по встречаемости, но имевшие положительные индексы элективности. Кроме того, эти виды являются ползающими фитофагами (перифитон, макрофиты). Вид *Baetis buceratus* играл немаловажную роль в питании, встречаясь в довольно большом количестве проб (37%).

В целом, подёнки имели довольно большое значение в питании русской быстрянки, формируя 22% восстановленной массы пищевого комка.

Клопы (отряд Heteroptera) представлены 2 видами, не играющие большой роли по встречаемости – по 2% проб.

Ручейники (Trichoptera) в питании представлены разными стадиями развития 2-х видов, тогда как в зообентосе изученной реки зарегистрировано 4 вида. Оба вида имели большое значение в питании русской быстрянки по встречаемости и по массе, несмотря на то, что обладали отрицательными или очень низкими величинами индекса элективности. Скорее всего, это связано с тем, что в бентосе данного участка реки эти виды входили в доминантные комплексы и преобладали по встречаемости, то есть не были использованы для питания в полной мере (табл. 31).

Жуки (Coleoptera), представленные семейством Dytiscidae, не были зарегистрированы в зообентосе данного водотока и выступали случайным компонентом питания, встречаясь в 2% проб.

Из двукрылые (Diptera) В пищеварительных трактах обнаружено 11 компонентов (8 видов из 3-х семейств двукрылых). Наибольшую частоту встречаемости в питании имели разные стадии развития хирономид *Orthocladius rhyacobius* от 10 до 22% проб. Также только личинки этого вида отмечены в бентосе исследованного участка реки и обладали положительной величиной индекса элективности

Представители нехирономидных двукрылых – *Atherix ibis* являлись второстепенным компонентом питания по встречаемости, но играли довольно большое значение в питании русской быстрянки, формируя около 10% восстановленной массы пищевого комка. Это типичные водные личинки, которые живут на дне под камнями и ведут хищнический образ жизни (Нарчук, 1999).

Наземно-воздушные насекомые в питании представлены муравьями (Hymenoptera) которые являлись второстепенным компонентом по встречаемости, но не имели большого значения по массе.

По массе в пищевом комке быстрянки большое значение имели как растительные, так и животные компоненты: нитчатые зелёные водоросли *Ulothrix* sp. (28% восстановленной массы пищевого комка), подёнки (22%), ручейники (15%) и атерициды (11%) (табл. 32).

Таблица 32. Весовое отношение различных компонентов в пищеварительных трактах русской быстрянки р. Юрюзань в 2016 г.

Компонент	Масса, мг	Масса, %
Bacillariophyta	<0.01	<0.01
Chlorophyta	6.18±3.34	27.8
Magnoliophyta	0.11±0.12	0.5
Ephemeroptera	4.97±2.15	22.4
Odonata	0.59±0.95	2.7
Heteroptera	1.33±2.25	5.9
Trichoptera	3.43±1.89	15.4
Coleoptera	0.20±0.41	0.9
Hymenoptera	0.72±0.59	3.2
Athericidae	2.35±1.81	10.6
Simuliidae	0.24±0.27	1.1
Chironomidae	1.60±0.75	7.2
Органические компоненты (кладки яиц)	0.18±0.27	0.8
Неорганические компоненты (песок)	0.33±0.54	1.5
Восстановленная масса пищевого комка	22.23±6.59	100.0

Разнообразие и видовое богатство содержимого пищеварительных трактов русской быстрянки р. Юрюзань свидетельствует о высокой степени полифагии, но по составу пищи *Alburnoides rossicus* данного водотока как фито-, так и зоофаг.

Большая часть животных объектов питания – типичные донные формы (*Atherix ibis*, личинки ручейников *Hydropsyche contubernalis* и *Psychomyia pusilla*), отмеченные в бентосе данного переката, которые могут быть съедены рыбой только со дна, что свидетельствует о наличии у быстрянки «донного» типа питания. Но также большое значение в питании имеют организмы, потребляемые рыбами из толщи воды – плавающие подёнки. В целом тип питания русской быстрянки р. Юрюзань можно определить как «бенто-пелагический».

5.2. Зависимость состава пищи и количественных параметров питания от возраста и пола

Р. Буй, 2010 г.

Зависимость состава пищи русской быстрянки от возраста

В данной популяции русской быстрянки р. Буй довольно равномерно представлены особи 5-ти возрастных групп от сеголеток до пятилеток. Стандартная длина рыб варьирует от 1.7 до 8.8 см, масса – от 0.05 до 11.05 г. Наибольшей вариативностью значений массы и длины обладали сеголетки, что характерно для неполовозрелых особей, в связи с порционным нерестом русской быстрянки (табл. 33).

Накормленность (общий индекс наполнения) и интенсивность питания (общий индекс потребления) также варьируют в широких пределах. Наименьшие величины данных индексов отмечены у двухлеток. Скорее всего, это связано с тем, что в данном возрасте русская быстрянка становится половозрелой. Наибольшие величины общего индекса потребления отмечены у ювенильных особей, что является вполне обусловленным эколого-физиологическим фактором. У молоди рыб в несколько раз выше обменные процессы, направленные на рост и развитие организма, в отличие от взрослых – полностью сформировавшихся особей. Необходимость в большом количестве питательных элементов вынуждает младшие возрастные группы на постоянное потребление кормовых организмов.

Разнообразие компонентов питания различных возрастных групп имеет чёткую тенденцию к снижению разнообразия: от 55 у сеголеток до 33 у пятилеток, при этом уменьшается количество как растительных, так и животных объектов (табл. 33).

Таблица 33. Зависимость основных характеристик питания русской быстрянки ($M \pm tm$) р. Буй в 2010 г. от возраста

Показатель	0+ (n=34)	1+ (n=39)	2+ (n=25)	3+ (n=20)	4+ (n=11)
Длина рыб, см	$\frac{2.65 \pm 0.37}{1.70-5.10}$	$\frac{4.46 \pm 0.11}{4.10-5.20}$	$\frac{5.99 \pm 0.13}{5.50-6.40}$	$\frac{7.12 \pm 0.25}{5.70-7.80}$	$\frac{8.41 \pm 0.20}{8.00-8.80}$
Масса рыб, г	$\frac{0.40 \pm 0.18}{0.05-1.93}$	$\frac{1.28 \pm 0.09}{0.94-1.98}$	$\frac{3.18 \pm 0.21}{2.32-4.02}$	$\frac{5.65 \pm 0.69}{2.82-8.01}$	$\frac{8.94 \pm 0.81}{7.58-11.05}$
Общий индекс наполнения (ОИН), ‰	183.19± 94.15	123.19± 27.65	214.38± 35.92	168.31± 49.32	218.16± 60.80
Общий индекс потребления (ОИП), ‰	415.80± 117.79	153.73± 28.61	230.89± 40.67	176.33± 49.31	226.00± 60.69
Восстановленная масса пищевого комка, мг	12.11±7.61	20.02±4.11	73.84±13.47	107.96± 36.23	203.19± 60.99
Количество компонентов	55	49	43	41	33
Количество потребленных	5±1	3±1	4±1	4±1	5±2

беспозвоночных животных, экз./особь					
---	--	--	--	--	--

В целом, в питании рыб всех возрастов доминировали зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix tenuissima*, составляя от 58% до 85% массы пищевого комка (табл. 34).

Основу рациона сеголеток составляли зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix tenuissima* (63% реконструированной массы пищевого комка). Среди животных компонентов преобладали муравьи *Myrmica laevinodis* – 9% массы пищевого комка и разные стадии развития комаров-звонцов – 10%.

Основой пищи для двухлеток служили также нитчатые зеленые водоросли *Ulothrix tenuissima*, составляя около 64% восстановленной массы пищевого комка. Из беспозвоночных также основное значение имели наземно-воздушные насекомые *Myrmica laevinodis* – 15%, а также имаго жуков – 8%.

Основу питания трёхлеток и четырехлеток формировали те же зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix tenuissima* (78-79% реконструированной массы пищевого комка). Из животных компонентов преобладали одни и те же группы: муравьи *Myrmica* sp. (4–10%) и личинки слепней *Tabanus* sp. (по 3%).

Наибольшее значение нитчатые водоросли имели в пище пятилеток – 85% восстановленной массы пищевого комка. Из животных компонентов преобладали личинки амфибиотических насекомых: клопов *Aphelocheirus aestivalis* и слепней *Tabanus* sp. – по 3% (табл. 34).

Таблица 34. Зависимость состава пищи ($M+tm$) русской быстрянки р. Буй от возраста

Таксономическая группа	0+ ($n=34$)		1+ ($n=39$)		2+ ($n=25$)		3+ ($n=20$)		4+ ($n=11$)	
	Масса (мг)	%	Масса (мг)	%	Масса (мг)	%	Масса (мг)	%	Масса (мг)	%
Cyanophyta	<0.01	<0.1	–	–	–	–	–	–	–	–
Bacillariophyta	<0.01	<0.1	<0.01	<0.1	<0.01	<0.1	<0.01	<0.1	<0.01	<0.01
Chlorophyta	7.67±5.86	63.3	12.76±3.82	63.8	58.09±12.53	78.7	84.57±28.48	78.3	171.74±56.73	84.5
Bryophyta	–	–	–	–	–	–	0.10±0.21	0.1	0.55±0.80	0.3
Magnoliophyta	0.01±0.02	0.1	0.12±0.24	0.6	0.14±0.20	0.2	0.60±0.58	0.6	1.27±1.60	0.6
Oligochaeta	–	–	0.05±0.10	0.3	0.08±0.17	0.1	–	–	–	–
Arachnida	0.01±0.03	0.1	0.03±0.04	0.1	–	–	–	–	–	–
Ephemeroptera	0.01±0.03	0.1	0.08±0.07	0.4	0.22±0.14	0.3	0.57±0.48	0.5	0.32±0.22	0.2
Homoptera	–	–	–	–	–	–	0.30±0.63	0.3	0.82±1.80	0.4
Heteroptera	0.76±1.53	6.3	–	–	0.28±0.41	0.4	4.30±4.48	4.0	7.09±4.81	3.5
Trichoptera	0.07±0.06	0.6	0.48±0.58	2.4	0.69±0.94	0.9	1.65±1.54	1.5	1.53±2.13	0.8
Coleoptera	0.85±0.75	7.0	1.67±0.90	8.3	1.12±0.85	1.5	5.88±5.23	5.4	7.09±4.81	3.5
Hymenoptera	1.06±0.70	8.7	3.09±1.47	15.4	7.16±4.80	9.7	4.00±4.00	3.7	4.73±3.10	2.3
Athericidae	–	–	–	–	0.16±0.34	0.2	0.20±0.42	0.2	0.45±1.00	0.2
Ceratopogonidae	0.03±0.06	0.2	–	–	–	–	–	–	–	–
Chironomidae	1.23±0.36	10.2	0.56±0.29	2.8	0.23±0.14	0.3	0.25±0.29	0.2	0.33±0.28	0.2
Limoniidae	0.24±0.33	1.9	0.95±0.69	4.7	2.08±2.12	2.8	0.80±0.77	0.7	0.73±1.07	0.4
Muscidae	–	–	0.08±0.15	0.4	0.48±0.74	0.7	–	–	–	–
Simuliidae	0.03±0.06	0.2	–	–	–	–	–	–	–	–
Tabanidae	–	–	–	–	2.32±3.72	3.1	3.70±6.39	3.4	5.27±5.24	2.6
Неорганические компоненты	0.12±0.16	1.0	0.17±0.19	0.8	0.80±1.28	1.1	1.05±1.59	1.0	1.27±1.46	0.6
Восстановленная масса пищевого комка	12.11±7.61	100.0	20.02±4.11	100.0	73.84±13.47	100.0	107.96±36.23	100.0	203.19±60.99	100.0

Зависимость состава пищи русской быстрянки от пола

Спектры питания самцов, самок и неполовозрелых особей практически не отличались по разнообразию – от 50 до 56 компонентов.

В целом, наибольшие индексы наполнения и потребления имели неполовозрелые особи, при наименьшем значении восстановленной массы пищевого комка. При этом у половозрелых особей показатели питания значимо не различались, так же как и линейно-весовые параметры (табл. 35).

Таблица 35. Зависимость основных характеристик питания русской быстрянки ($M \pm m$) р. Буй в 2010 г. от пола

Показатель	JUV (n=34)	♂ (n=40)	♀ (n=55)
Длина рыб, см	2.65 ± 0.37 1.70-5.10	5.66 ± 0.36 4.10-8.30	6.05 ± 0.43 4.10-8.80
Масса рыб, г	0.40 ± 0.18 0.05-1.93	2.94 ± 0.57 0.98-7.88	4.06 ± 0.84 0.94-11.05
Общий индекс наполнения, ‰	283.19±94.15	161.45±29.93	172.21±27.46
Общий индекс потребления, ‰	415.80±117.79	184.37±28.02	189.20±29.01
Восстановленная масса пищевого комка, мг	12.11±7.61	54.24±12.40	88.21±24.95
Количество компонентов	55	50	56
Количество потребленных беспозвоночных животных, экз./особь	5±1	4±1	3±1

Основу пищи формировали зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix tenuissima* (63–79% восстановленной массы пищевого комка). Среди животных кормовых объектов у всех особей преобладали наземно-воздушные насекомые *Myrmica laevinodis* (5–9%) (табл. 36).

Таблица 36. Зависимость состава пищи русской быстрянки р. Буй в 2010 г. от пола

Компонент	JUV (n=34)		♂ (n=40)		♀ (n=55)	
	Масса (мг)	%	Масса (мг)	%	Масса (мг)	%
Cyanophyta	<0.01	<0.1	–	–	–	–
Bacillariophyta	<0.01	<0.1	<0.01	<0.1	<0.01	<0.1
Chlorophyta	7.67±5.86	63.3	42.42±12.13	78.2	69.70±21.13	79.0
Bryophyta	–	–	–	–	0.15±0.17	0.2
Magnoliophyta	0.01±0.02	0.1	0.47±0.43	0.9	0.28±0.27	0.3
Oligochaeta	–	–	0.05±0.10	0.1	0.04±0.07	<0.1
Arachnida	0.01±0.03	0.1	–	–	0.02±0.03	<0.1
Ephemeroptera	0.01±0.03	0.1	0.36±0.23	0.7	0.16±0.09	0.2
Homoptera	–	–	–	–	0.27±0.39	0.3

Heteroptera	0.76±1.53	6.3	0.63±0.82	1.2	2.65±1.85	3.0
Trichoptera	0.07±0.06	0.6	1.26±0.92	2.3	0.64±0.57	0.7
Coleoptera	0.85±0.75	7.0	1.78±0.89	3.3	3.95±2.22	4.5
Hymenoptera	1.06±0.70	8.7	4.44±2.49	8.2	4.62±2.13	5.2
Athericidae	–	–	0.20±0.28	0.4	0.09±0.18	0.1
Ceratopogonidae	0.03±0.06	0.2	–	–	–	–
Chironomidae	1.23±0.36	10.2	0.37±0.17	0.7	0.39±0.21	0.4
Limoniidae	0.24±0.33	1.9	1.35±0.85	2.5	1.07±0.91	1.2
Muscidae	–	–	0.28±0.42	0.5	0.07±0.15	0.1
Simuliidae	0.03±0.06	0.2	–	–	–	–
Tabanidae	–	–	0.40±0.80	0.7	3.16±2.83	3.6
Неорганические компоненты	0.12±0.16	1.0	0.26±0.24	0.5	0.93±0.81	1.1
Восстановленная масса пищевого комка	12.11±7.61	100.0	54.24±12.40	100.0	88.21±24.95	100.0

Основой содержимого пищеварительных трактов неполовозрелых особей русской быстрянки являлись зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix tenuissima* – 63% восстановленной массы пищевого комка. Помимо нитчатых водорослей, довольно большое значение имели животные объекты. При этом доля наземно-воздушных насекомых *Myrmica laevinodis* (9%) у ювенильных особей больше, чем у самцов и самок. Также, важным компонентом питания выступали хищные клопы *Aphelocheirus aestivalis* (8%) и личинки комаров-звонцов – представители рода *Orthocladus* (около 5%).

Основной пищей самцов и самок русской быстрянки служили зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix tenuissima*: от 78% до 79% массы пищевого комка, соответственно. Среди животных ключевыми компонентами выступали одни и те же таксоны: муравьи *Myrmica laevinodis*, личинки слепней *Tabanus* sp. и комаров-болотниц – *Hexatoma bicolor* (табл. 36).

Р. Буй, 2013 г.

Зависимость состава пищи русской быстрянки от пола

Большая разница между линейно-весовыми параметрами половозрелых и неполовозрелых особей объясняется тем, что в данной популяции отсутствовали двухлетки и трёхлетки, таким образом, самцы и самки представлены возрастными группами 3+, 4+, 5+, 6+ (табл. 37).

Спектры питания половозрелых и неполовозрелых особей русской быстрянки р. Буй в 2013 г. существенно отличались по разнообразию – 20-21 и 42 компонента, соответственно. Высокое разнообразие спектра питания ювенильных особей обеспечивали разные стадии развития комаров-звонцов (личинки, куколки и имаго) – 20 объектов

принадлежащим 10 видам, тогда как у половозрелых особей отмечены только личинки и имаго, всего от 3-х до 6-ти объектов.

Большое количество мелких животных объектов у неполовозрелых особей обеспечивало наибольшее значение индекса потребления и наименьшую величину восстановленной массы пищевого комка, значимо отличающихся от этих показателей у половозрелых особей (табл. 37).

Таблица 37. Зависимость основных характеристик питания русской быстрянки ($M \pm tm$) р. Буй в 2010 г. от пола

Показатель	JUV (n=72)	♂ (n=21)	♀ (n=16)
Длина рыб, см	$\frac{3.60 \pm 0.09}{2.50-4.40}$	$\frac{7.65 \pm 0.25}{6.60-8.50}$	$\frac{7.54 \pm 0.35}{6.60-8.50}$
Масса рыб, г	$\frac{0.73 \pm 0.06}{0.23-1.43}$	$\frac{7.90 \pm 0.70}{5.37-10.99}$	$\frac{8.30 \pm 1.20}{4.87-11.85}$
Общий индекс наполнения, ‰	56.14±10.54	52.08±21.79	79.25±32.31
Общий индекс потребления, ‰	178.00±37.47	69.30±26.53	94.06±37.18
Восстановленная масса пищевого комка, мг	12.15±2.50	53.52±20.66	73.07±26.77
Количество компонентов	42	20	21
Количество потребленных беспозвоночных животных, экз./особь	5±1	5±3	5±2

Основу питания всех групп формировали личинки наземно-воздушных жуков *P. versicolora* (18–41% восстановленной массы пищевого комка) (табл. 38). Легкодоступность данного вида корма можно объясняется тем, что отродившиеся личинки разноцветного листоеда активно поглащают паренхиму листьев кустарниковой ивы (Павлов, 2016), которая в большом количестве растёт по берегам данного водотока.

Второстепенными компонентами питания выступали различные объекты. У молоди русской быстрянки – разные стадии развития семейства компаров звонцов (18% восстановленной массы пищевого комка), имаго наземно-воздушных клопов Aphididae (17%) и имаго рученика *Hydropsyche contubernalis* (14%). У самок зелёные водоросли *Cladophora globulina* (24% реконструированной массы пищевого комка) и нитчатые водоросли *Ulothrix tenuissima* (19%). Для самцов помимо жуков большое значение в питании имели зелёные водоросли *Cladophora globulina* (32%) и имаго наземно-воздушных клопов Aphididae (14%).

Таблица 38. Зависимость состава пищи русской быстрянки р. Буй в 2013 г. от пола

Компонент	JUV (n=72)		♂ (n=21)		♀ (n=16)	
	Масса (мг)	%	Масса (мг)	%	Масса (мг)	%
Bacillariophyta	<0.01	<0.1	<0.01	<0.1	<0.01	<0.1
Chlorophyta	0.20±0.14	1.7	18.40±13.55	34.4	31.27±19.64	42.8
Ephemeroptera	0.27±0.21	2.2	0.15±0.32	0.3	2.60±3.48	3.6
Homoptera	0.17±0.23	1.4	–	–	–	–
Heteroptera	2.08±0.94	17.1	7.87±6.60	14.7	3.46±4.13	4.7
Trichoptera	1.97±1.01	16.2	2.05±2.13	3.8	3.69±7.85	5.0
Thysanoptera	0.06±0.11	0.5	–	–	–	–
Coleoptera	2.81±1.87	23.1	24.41±13.18	45.6	21.59±15.48	29.6
Lepidoptera	–	–	–	–	6.38±10.14	8.7
Hymenoptera	0.67±0.63	5.5	0.19±0.40	0.4	–	–
Erphydridae	1.39±1.14	11.4	–	–	–	–
Chironomidae	2.23±0.64	18.4	0.15±0.16	0.3	0.48±0.55	0.7
Limoniidae	–	–	–	–	1.69±3.59	2.3
Muscidae	–	–	0.29±0.60	0.5	–	–
Tabanidae	0.19±0.19	1.6	–	–	0.44±0.64	0.6
Tipulidae	0.13±0.18	1.0	–	–	–	–
Неорганические компоненты	–	–	–	–	1.48±3.14	2.0
Восстановленная масса пищевого комка	12.15±2.50	100.0	53.52±20.66	100.0	73.07±26.77	100.0

Р. Чепца, 2013 г.

Особенности питания русской быстрянки в зависимости от возраста.

В целом, у русской быстрянки с возрастом закономерно увеличивались линейно-весовые параметры, а вместе с тем и масса потребленной пищи. Величины ОИП и ОИН варьировали в широких пределах: от 46 до 171⁰/₀₀₀, и от 45 до 114⁰/₀₀₀, соответственно. Величины индексов снижались от сеголеток до пятилеток, а затем возрастали у шести- и семилеток. Только сеголетки статистически значимо отличались от других возрастных групп по величине ОИП. С увеличением возраста русской быстрянки наблюдалось закономерное изменение пищевого спектра: разнообразие содержимого пищеварительных трактов уменьшалось от 44 таксонов у сеголеток до 17 – у семилеток (табл. 39).

Таблица 39. Зависимость основных характеристик питания русской быстрянки ($M \pm tm$) р. Чепцы в 2013 г. от возраста

Показатель	0+ (n=120)	1+ (n=63)	2+ (n=88)	3+ (n=67)	4+ (n=43)	5+ (n=60)	6+ (n=50)
Длина рыб, см	$\frac{3.74 \pm 0.17}{1.90-5.30}$	$\frac{4.81 \pm 0.14}{3.70-6.00}$	$\frac{5.76 \pm 0.09}{5.00-7.40}$	$\frac{6.6 \pm 0.13}{5.60-8.00}$	$\frac{7.36 \pm 0.13}{6.70-8.40}$	$\frac{7.74 \pm 0.12}{6.70-8.90}$	$\frac{8.25 \pm 0.12}{7.20-9.20}$
Масса рыб, г	$\frac{1.01 \pm 0.12}{0.09-2.60}$	$\frac{1.85 \pm 0.14}{0.78-3.07}$	$\frac{3.22 \pm 0.17}{2.13-6.56}$	$\frac{5.08 \pm 0.33}{2.73-8.90}$	$\frac{6.98 \pm 0.45}{4.93-10.56}$	$\frac{8.35 \pm 0.39}{5.03-12.69}$	$\frac{10.32 \pm 0.36}{7.16-13.29}$
Общий индекс наполнения (ОИН), ‰	88.0±17.36	56.35±25.63	44.42±15.71	49.13±18.11	43.75±27.78	86.38±35.79	112.95±52.49
Общий индекс потребления (ОИП), ‰	141.33±34.40	63.40±26.74	48.31±16.24	55.16±19.86	45.27±28.17	86.70±35.29	114.23±52.65
Восстановленная масса пищевого комка, мг	11.95±3.06	13.29±5.88	15.40±5.21	28.38±10.71	32.10±19.10	72.35±29.41	113.10±51.32
Количество компонентов	51	40	27	35	38	29	21
Количество потребленных беспозвоночных животных, экз./особь	6±1	5±3	2±1	9±6	6±9	2±2	4±3

Степень перекрытия пищевых ниш сеголеток и половозрелых (старших) возрастных групп была довольно низка: индекс Мориситы-Хорна $c\lambda$ варьировал от 0.10 до 0.59. В питании сеголеток и двухлеток, в соответствии с величинами этого индекса, наблюдалась высокая степень перекрытия пищевых ниш $c\lambda = 0.87$. Степень перекрытия пищевых ниш трёх-, четырёх-, пяти- и шестилеток также была очень высока – $c\lambda = 0.64–0.95$ (табл. 34).

Таблица 34. Индекс Мориситы-Хорна перекрытия пищевых ниш разных возрастов русской быстрянки ($c\lambda \pm m$) в р. Чепце в 2013 г.

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

Основу рациона сеголеток составляли животные компоненты: ручейники *Hydropsyche contubernalis* (25% восстановленной массы пищевого комка), поденки *Baetis buceratus* (6%), *Baetis vernus* (5%) и *Ephemera lineata* (5%). Кроме того, существенную роль играли личинки хирономид, формируя в среднем 13% восстановленной массы пищевого комка. Стоит отметить, что в питании сеголеток отмечено минимальное количество растительных объектов, но отмечены неорганические остатки и детрит.

Низкое количество прикрепленных водорослей, высокое видовое богатство зообентонтов и анализ пищевых спектров сеголеток позволяет нам сделать вывод, что молодь быстрянки преимущественно зоофаги, в питании которых велика роль дрефты.

Основой пищи для двухлеток так же служили ручейники *Hydropsyche contubernalis* (16% восстановленной массы пищевого комка), поденки *Baetis buceratus* (11%) и *Ephemera lineata* (6%). Кроме того, большое значение приобретали нитчатые зеленые водоросли *Ulothrix subtilissima* (12%).

В отличие от сеголеток и двухлеток, в питании трехлеток по массе явно преобладали нитчатые водоросли в совокупности с песком и детритом, формируя в целом больше половины массы пищевого комка. Среди животных объектов по массе доминировали 2 группы животных – ручейники (11% восстановленной массы пищевого комка) и поденки (9%). Остальные компоненты составляли не более 3% восстановленной массы пищевого комка каждый.

Основой содержимого пищеварительных трактов четырехлеток служили водоросли *Ulothrix subtilissima* и детрит (по 28%). Кроме того, существенную роль играли поденки *Ephemera lineata* (12%) и *Baetis buceratus* (10%), а так же мошки *Simulium ornatum* (8%) и ручейники *Hydropsyche contubernalis* (6%).

В питании пяти-, шести- и семилеток явно доминировали нитчатые водоросли *Ulothrix subtilissima* (от 23% до 39% восстановленной массы пищевого комка), в комплексе с песком и детритом. Из животных объектов преобладали поденки *Baetis buceratus* и *Ephemera lineata* и ручейники *Hydropsyche contubernalis*.

Таким образом, начиная с 2-летнего возраста быстрянки в основном питаются со дна, о чем свидетельствует наличие песка, водорослей и старшевозрастных личинок поденок и ручейников. При этом крупные быстрянки могут питаться и дрифтом, поскольку в их пищевых комках велико количество младшевозрастных личинок мошек и куколок самых мелких видов хирономид.

Анализируя питание рыб всех возрастов мы можем проследить следующую тенденцию: с возрастом в пище рыб увеличивается доля водорослей и неорганических компонентов и снижается значение животных, представленных в дрифте, что может говорить о переходе на непосредственно донное питание.

Таким образом, в пищевом комке рыб всех возрастов существенную роль по массе играют зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix subtilissima*. При этом их доля с возрастом увеличивается от 0.7% до 38% восстановленной массы пищевого комка. Среди животных компонентов наибольшее значение в питании русской быстрянки имеют ручейник *Hydropsyche contubernalis* и поденки *Baetis buceratus* и *Ephemera lineata*. Кроме того, велико значение альгофильных и фитофильных личинок хирономид.

Особенности питания русской быстрянки в зависимости от пола

Спектры питания самцов, самок и неполовозрелых особей были довольно близки по разнообразию – от 41 до 43 компонентов. При этом значения линейно-весовых параметров и восстановленной массы пищевого комка у самок оказались значимо больше, чем у самцов и неполовозрелых особей. У молодых рыб, при наименьших величинах линейно-весовых параметров, показатель ОИП был значимо выше, чем у половозрелых особей (табл. 35).

Таблица 35. Зависимость основных характеристик питания русской быстрянки ($M \pm tm$) р. Чепцы в 2013 г. от пола

Показатель	JUV	♂	♀
------------	-----	---	---

	(n=120)	(n=183)	(n=188)
Длина рыб, см	$\frac{3.60 \pm 0.09}{2.50-4.40}$	$\frac{6.39 \pm 0.16}{3.80-9.00}$	$\frac{6.79 \pm 0.20}{3.70-9.20}$
Масса рыб, г	$\frac{0.73 \pm 0.06}{0.23-1.43}$	$\frac{4.84 \pm 0.37}{0.85-11.86}$	$\frac{6.23 \pm 0.49}{0.78-13.29}$
Общий индекс наполнения, ‰	56.14±10.54	50.29±13.77	75.85±18.77
Общий индекс потребления, ‰	178.00±37.47	54.14±13.87	79.22±19.08
Восстановленная масса пищевого комка, мг	12.15±2.50	28.12±8.89	54.92±16.43
Количество пищевых компонентов	42	41	43
Количество потребленных беспозвоночных животных, экз./особь	5±1	3±1	6±3

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

В питании неполовозрелых особей по массе наибольшее значение имели животные объекты, из которых доли ручейников и хирономид значительно отличались от таковых у половозрелых особей. Зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix subtilissima*, песок и детрит выступали второстепенными компонентами содержимого пищеварительных трактов. В питании половозрелых особей ситуация менялась: основу пищевого комка по массе, как самцов, так и самок, играли зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix subtilissima* в комплексе с песком и детритом, а животные компоненты выступали дополнительными объектами питания (табл. 37).

Таблица 37. Зависимость состава пищи русской быстрянки р. Чепцы в 2013 г. от пола.

Компонент	JUV (n=188)		♂ (n=183)		♀ (n=188)	
	Масса (мг)	%	Масса (мг)	%	Масса (мг)	%
Bacillariophyta	–	–	–	–	<0.01	<0.1
Chlorophyta	1.02±0.91	8.5	6.44±3.05	22.9	17.23±6.06	31.4
Charophyta	–	–	–	–	0.10±0.19	0.2
Magnoliophyta	0.03±0.05	0.3	0.19±0.24	0.7	0.45±0.59	0.8
Arachnida	0.03±0.02	0.3	0.003±0.01	<0.1	0.01±0.01	<0.1
Ephemeroptera	2.81±1.30	23.5	3.57±1.76	12.7	4.11±1.80	7.5
Odonata	–	–	0.01±0.02	<0.1	0.11±0.21	0.2
Plecoptera	0.02±0.03	0.1	0.04±0.08	0.1	0.04±0.07	0.1
Heteroptera	0.08±0.17	0.7	0.34±0.36	1.2	0.20±0.24	0.4
Trichoptera	2.45±1.11	20.5	1.66±0.73	5.9	3.11±1.90	5.7

Coleoptera	0.06±0.06	0.5	0.30±0.30	1.1	0.15±0.15	0.3
Hymenoptera	0.14±0.16	1.1	0.23±0.31	0.8	0.11±0.13	0.2
Chironomidae	1.14±0.31	9.5	0.33±0.15	1.2	0.32±0.16	0.6
Dixidae	0.01±0.004	<0.1	–	–	–	–
Dolichphodidae	–	–	–	–	0.03±0.05	<0.1
Limoniidae	–		0.41±0.51	1.5	0.16±0.23	0.3
Simuliidae	0.27±0.22	2.2	0.32±0.22	1.1	0.93±1.69	1.7
Неорганические компоненты	0.43±0.39	3.6	5.19±5.39	18.5	13.02±8.45	23.7
Органические компоненты (кладка яиц)	2.30±1.42	19.2	2.52±1.98	9.0	2.80±2.01	5.1
Детрит	0.43±0.34	3.6	6.15±3.00	21.9	9.95±3.64	18.1
Ил	0.16±0.31	1.4	0.40±0.56	1.4	2.12±2.38	3.8
Восстановленная масса пищевого комка	11.95±3.06	100.0	28.12±8.89	100.0	54.92±16.43	100.0

Р. Вала, 2015 г.

Особенности питания русской быстрянки в зависимости от пола

В спектрах питания самцов и самок обнаружено разное количество компонентов: 18 и 25, соответственно. Пищевой спектр самок расширился благодаря большей представленности ручейников, растительных компонентов и нехирономидных двукрылых. При этом по величине восстановленной массы пищевого комка, индексам ОИП и ОИН значимых различий не зарегистрировано (табл. 38). Степень перекрытия пищевых ниш ($c\lambda$) самцов и самок весьма высока и составляла 0.99 ± 0.23 .

Таблица 38. Основные характеристики питания самок и самцов русской быстрянки ($M\pm m$) р. Валы в 2015 г.

Показатель	♂ (n=23)	♀ (n=28)
Длина рыб, см	<u>6.63±0.23</u> 5.60-7.50	<u>7.06±0.22</u> 5.60-7.80
Масса рыб, г	<u>5.4±0.6</u> 2.82-7.86	<u>6.46±0.56</u> 3.30-8.66
Восстановленная масса пищевого комка, мг	47.76±19.39	64.31±21.35
Общий индекс наполнения, ‰	69.87±29.38	81.57±29.98
Общий индекс потребления, ‰	93.08±37.75	105.37±35.17
Количество пищевых компонентов	18	25
Количество потребленных беспозвоночных животных, экз./особь	50±22	52±20

Основу пищи по массе, как самцов, так и самок, составляли личинки мошек *Simulium ornatum* и подёнки *Baetis vernus*, доля которых в пищевом комке не зависела от половой принадлежности. Различия заключались лишь в представленности дополнительных объектов питания. Так, у самок это были представители ручейников: *Potamophylax latipennis* и *Hydropsyche contubernalis*, у самцов – представители жуков семейства Dytiscidae и зелёная нитчатая водоросль *Ulothrix tenuissima* (табл. 39).

Таблица 39. Зависимость состава пищи русской быстрянки р. Валы в 2015 г. от пола.

Компонент	♂ (n=23)		♀ (n=28)	
	Масса (мг)	%	Масса (мг)	%
Chlorophyta	0.54±1.08	1.1	0.81±1.18	<0.1
Magnoliophyta	–	–	0.02±0.04	<0.1
Arachnida	–	–	0.54±1.10	0.8
Ephemeroptera	2.40±1.89	5.0	3.93±3.51	6.1
Heteroptera	–	–	0.50±1.03	0.8
Trichoptera	0.24±0.50	0.5	3.23±4.26	5.0
Coleoptera	0.74±0.75	1.5	0.50±0.63	0.8
Athericidae	–	–	1.07±2.20	1.7
Chironomidae	1.01±0.83	2.1	0.50±0.35	0.8
Limoniidae	0.48±0.99	1.0	0.39±0.81	0.6
Simuliidae	42.35±20.08	88.7	52.63±22.84	81.8
Tipulidae	–	–	0.18±0.37	0.3
Неорганические компоненты	0.004±0.009	<0.1	0.02±0.04	<0.1
Восстановленная масса пищевого комка	47.76±19.39	100.0	64.31±21.35	100.0

6. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ РУССКОЙ БЫСТРЯНКИ ВО ВРЕМЕННОМ И ПРОСТРАНСТВЕННОМ АСПЕКТАХ

6.1. Суточная динамика питания

Р. Чепца, 2013 г.

Суточная динамика питания *Alburnoides rossicus* в июле.

В суточной ритмике питания быстрянки в июле зафиксировано 2 пика: продолжительный и более интенсивный ночной и короткий и менее интенсивный дневной.

В ночное время максимальной частотой встречаемости отличалась поденка *Baetis buceratus*. Ключевыми компонентами питания по массе были поденка *Ephemera lineata*, мошка *Simulium ornatum*, ручейник *Hydropsyche contubernalis*. Практически отсутствовали водоросли и песок.

Ключевыми компонентами дневного питания русской быстрянки выступали ручейник *Hydropsyche contubernalis*, комар-болотница *Hexatoma bicolor*, поденка *Baetis buceratus*, которые в это время в дрефте отмечены не были. Основную массу пищевого комка обеспечивали зеленая нитчатая водоросль *Ulothrix subtilissima* и песок.

Суточная динамика питания *Alburnoides rossicus* в августе.

В суточной ритмике питания быстрянки в августе зафиксирован один продолжительный и интенсивный дневной пик. Основными компонентами питания в дневное и вечернее время были нитчатые зеленые водоросли *Ulothrix subtilissima* в сумме с песком и детритом. Из насекомых ключевую роль играли – поденка *Baetis buceratus* и ручейник *Hydropsyche contubernalis*.

Наименьшая пищевая активность приходилась на темное и сумеречное время суток: с 0 часов ночи до 9 часов утра. Основными компонентами питания в это время выступали ручейник *Hydropsyche contubernalis*, поденка *Baetis buceratus*, мошка *Simulium ornatum*, зеленая водоросль *Ulothrix subtilissima*.

Сопоставление времени интенсивности питания быстрянки и активности дрефта показывает, что в августе дрефтующие беспозвоночные не имели большого значения, за исключением мошки *Simulium ornatum*. Массовые представители сиртона, такие как олигохета *Stylaria lacustris* и хирономиды родов *Cricotopus* и *Rheocricotopus* в питании быстрянки не отмечены. В результате, мы можем сделать вывод, что в августе быстрянка была преимущественно бентофагом.

Спектр питания русской быстрянки формировали собственно бентосные формы. При этом в дневные часы в питании быстрянки преобладают растительные компоненты, а животные объекты являются второстепенными, а в ночные часы – наоборот.

Суточная динамика питания *Alburnoides rossicus* в сентябре.

В суточной динамике питания в сентябре отмечено 2 пика: более интенсивный продолжительный дневной пик, переходящий в короткий и менее интенсивный вечерне-ночной. В дневное время быстрянка характеризуется «донным» типом питания, что подтверждается преобладанием водорослей, песка и детрита. Ближе к ночи рыбы переходили на питание дрейфующими животными, среди которых по биомассе преобладали личинки старших возрастов поденок *Ephemera lineata* и ручейников *Hydropsyche contubernalis*.

Ключевыми компонентами питания по массе в вечернее время был комплекс из нитчатых зеленых водорослей *Ulothrix subtilissima*, песка и детрита. Из животных компонентов преобладали поденка *Ephemera lineata* и ручейник *Hydropsyche contubernalis*.

В целом, в суточной динамике питания русской быстрянки отмечена наименьшая интенсивность в утренние часы (с 4 до 9 часов), в остальное время обнаруживается 1 продолжительный или 2 коротких пика. Скорее всего, это связано с наличием и поведением пищевых объектов, а также скоростью переваривания. Так, рыбы, способные питаться детритом и растительностью, используют эту пищу непосредственно на построение собственных тканей, т. е. конечного продукта, а не в качестве промежуточных продуктов, как например, бентосоядные рыбы – бентос. В результате, животные объекты перевариваются быстрее, чем растительные. Таким образом, у быстрянки в разные сезоны отмечено 2 пика при преобладании животного корма и 1 пик при преобладании растительного корма.

Можно предположить, что в ночном питании довольно велика роль дрефта, что косвенно подтверждается данными по его активности и пищевым спектром быстрянки. Наибольшая миграционная активность бентосных животных совпадала по времени с активностью питания быстрянки. Наиболее значимыми пищевыми объектами быстрянки выступали именно те виды, которые преобладали по биомассе и встречаемости в дрефте. Кроме того, в это время в рационах отмечено наименьшее количество нитчатых водорослей и песка. То есть, в ночное время быстрянка переходит на питание дрейфующими организмами.

В дневное и вечернее время у быстрянки «донный тип» питания. Роль дрефта в это время невелика – количество и биомасса дрейфующих животных стабильно низкие или же

дрифт вовсе отсутствовал, а его представители в пищеварительных трактах в это время не обнаружены. Основу пищи формировали водоросли, а также бентосные животные, отсутствующие в дрифте.

6.2. Сезонная динамика питания

Чепца, 2013

Для изучения питания русской быстрянки в июле исследовано содержимое 206 пищеварительных трактов. Восстановленная масса пищевого комка русской быстрянки составила в среднем 22.8 ± 5.7 мг, величина общего индекса потребления – 103.4 ± 22.1 ‰ (табл. 42).

Таблица 42. Характеристика питания русской быстрянки р. Чепцы в разные месяцы 2013 г.

Показатель	Июль (n=206)	Август (n=143)	Сентябрь (n=142)
Длина, см	$\frac{5.17 \pm 0.25}{1.90-8.90}$	$\frac{6.47 \pm 0.21}{3.00-9.20}$	$\frac{6.37 \pm 0.25}{3.25-8.80}$
Масса, г	$\frac{3.36 \pm 0.42}{0.09-12.69}$	$\frac{5.05 \pm 0.50}{0.41-12.48}$	$\frac{5.38 \pm 0.59}{0.51-13.29}$
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 компонентов	57	33	25
Количество потребленных беспозвоночных животных, экз./особь	7 ± 2	6 ± 3	1 ± 1

Пищевой спектр русской быстрянки в июле включал 57 компонентов, из которых 3 – приходилось на растительные объекты, относящиеся к 2-м отделам: Magnoliophyta и Chlorophyta. Остатки высших растений идентифицировать не удалось, зеленые водоросли были представлены двумя таксонами – *Stigeoclonium* sp., *U. subtilissima*.

Среди животных компонентов было отмечен 51 объект, относящийся к 43 таксонам 2-х классов беспозвоночных животных: Arachnida и Insecta. Основу разнообразия питания русской быстрянки формировали насекомые: 41 таксон из 7 отрядов. Из них к разным стадиям развития амфибиотических насекомых относилось 39 форм, к наземно-воздушным – 2 формы.

По частоте встречаемости из животных объектов в июле преобладали поденки *Baetis buceratus* (36%), ручейник *Hydropsyche contubernalis* (23%), хирономида *Orthocladius rhyacobi* (21%).

В среднем, в питании русской быстрянки р. Чепцы доминировали донные беспозвоночные, такие как ручейник *Hydropsyche contubernalis* (15%), поденки *E. lineata* (12%), а также различные донные отложения в виде ила (11%) (табл. 43).

Таблица 43. Зависимость состава пищи русской быстрянки р. Чепцы в 2013 г. в разные месяцы.

Компонент	Июль (n=206)		Август (n=143)		Сентябрь (n=142)	
	Масса (мг)	%	Масса (мг)	%	Масса (мг)	%
Bacillariophyta	–	–	<0.01	<0.1	–	–
Chlorophyta	1.30±0.82	5.7	15.34±7.27	36.8	14.96±5.03	33.7
Charophyta	–	–	0.13±0.25	0.3		
Magnoliophyta	0.16±0.20	0.7	0.05±0.06	0.1	0.59±0.78	1.3
Arachnida	0.03±0.02	0.1	–	–	–	–
Ephemeroptera	4.60±1.94	21.5	3.48±1.57	8.3	1.80±1.14	4.1
Odonata	0.10±0.19	0.4	–	–	0.01±0.03	<0.1
Plecoptera	–	–	0.01±0.03	<0.1	0.10±0.14	0.2
Heteroptera	0.48±0.39	2.1	0.05±0.07	0.1	0.03±0.06	0.1
Trichoptera	3.90±1.35	17.1	1.02±0.55	2.4	1.65±1.94	3.7
Coleoptera	0.31±0.28	1.3	0.13±0.14	0.3	0.07±0.06	0.2
Hymenoptera	0.04±0.05	0.2	0.28±0.29	0.7	0.22±0.34	0.5
Chironomidae	0.98±0.24	4.3	0.26±0.14	0.6	0.12±0.07	0.3
Dixidae	0.002±0.005	<0.1	–	–	–	–
Dolichphodidae	0.02±0.05	0.1	–	–	–	–
Limoniidae	0.69±0.56	3.0	0.23±0.35	0.6	–	–
Simuliidae	1.02±1.53	4.5	0.38±0.26	0.9	–	–
Неорганические компоненты	0.44±0.30	1.9	16.68±11.98	40.0	6.85±5.09	15.5
Органические компоненты (кладка яиц)	6.01±2.57	26.4	0.17±0.25	0.4	–	–
Детрит	–	–	3.52±2.54	8.4	17.91±5.24	40.4
Ил	2.39±2.21	10.5	–	–	–	–
Восстановленная масса пищевого комка	22.77±5.70	100.0	41.72±19.83	100.0	44.32±13.01	100.0

Для изучения питания русской быстрянки в августе исследовано содержимое 143 пищеварительных трактов. В среднем, восстановленная масса пищевого комка увеличилась в 1.8 раза и составила, в среднем, 41.7±19.8 мг, в то время как, средняя

величина общего индекса потребления уменьшилась почти в 1.5 раза – $64.2 \pm 22.3^0/000$ (табл. 42).

Пищевой спектр русской быстрянки в августе включал 33 компонента, из которых 4 – приходилось на растительные объекты, относящиеся к 3-м отделам: Chlorophyta, Charophyta и Magnoliophyta. Зеленые водоросли были представлены тремя формами и видами – *Closterium* sp., *Stigeoclonium* sp., *Ulothrix subtilissima*. Среди животных компонентов были отмечены только насекомые (25 объектов), относящиеся к 21 виду. Из них к разным стадиям развития амфибиотических насекомых относилось 24 объекта, к наземно-воздушным – 1.

Наибольшей частотой встречаемости в питании быстрянки в августе характеризовались нитчатые водоросли *Ulothrix subtilissima* (28%). Среди животных объектов чаще всего были отмечены поденка *Baetis buceratus* (27%) и ручейник *Hydropsyche contubernalis* (9%).

В августе основную массу пищевого комка русской быстрянки формировали зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix subtilissima* (37%), песок (40%) и детрит (8%). Из животных объектов преобладала поденка *Baetis buceratus* (8%) (табл. 43).

В ходе изучения питания русской быстрянки в сентябре исследовано содержимое 142 пищеварительных трактов. Восстановленная масса пищевого комка составила 44.3 ± 13.0 мг, средняя величина общего индекса потребления – $79.8 \pm 18.3^0/000$ (табл. 42).

Пищевой спектр русской быстрянки в сентябре включал 25 компонентов, из которых 2 приходилось на растительные объекты, относящиеся к 2-м отделам: Magnoliophyta и Chlorophyta. Зеленые водоросли были представлены одним видом – *Ulothrix subtilissima*. Среди животных компонентов был отмечен 21 объект, относящийся к 18 таксонам класса Insecta, из них к разным стадиям развития амфибиотических насекомых относилось 20 форм, к наземно-воздушным – 1 форма.

Чаще всего в пищеварительных трактах встречались детрит (47%), нитчатые водоросли *Ulothrix subtilissima* (37%) и песок (29%). Из насекомых по частоте встречаемости преобладали поденка *Ephemera lineata* (10%) и ручейник *Hydropsyche contubernalis* (9%).

В сентябре по массе в пищевом комке преобладали те же компоненты, что и в августе: зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix subtilissima* (34%), песок (15%) и детрит (40%). Но из животных объектов наибольшее значение имели поденка *E. lineata* (3%) и имаго ручейника *Hydropsyche contubernalis* (2%) (табл. 43).

Анализ разнообразия и видового богатства содержимого пищеварительных трактов русской быстрянки свидетельствует о высокой степени ее полифагии. Восстановленные

размеры донных беспозвоночных позволяют говорить, что быстрянка потребляет все стадии развития амфибиотических насекомых – личинок разных возрастов, куколок и имаго. Сравнение этих данных с результатами обработки проб дрефта и бентоса показало следующее: младшие личиночные стадии и куколки амфибиотических насекомых, представляющие эконосиртон, составляют основу дрефта. Личинки старших возрастов, многие из которых ведут роющий образ жизни, строят домики или ловчие сети, наоборот формируют основу донных сообществ, а в дрефте отсутствуют или немногочисленны. Таким образом, качественный и размерный состав пищи быстрянки свидетельствует о её питании, как со дна («донный» тип питания), так и из толщи воды («пелагический» тип).

В середине лета (июль) наблюдается максимальное видовое богатство и разнообразие бентофауны, сиртона и спектра питания быстрянки, главным образом, за счет размножения большинства амфибиотических насекомых. Водоросли являются второстепенным компонентом в связи с их малой вегетацией. Основными компонентами питания в дневное время являются бентосные животные, потребляемые рыбами непосредственно со дна, ночью – взрослые особи в большей степени переходят на питание дрефтующими животными.

К августу зеленые водоросли достигают максимального развития, в результате чего, рыбы переходят на питание этим массовым и легкодоступным растительным объектом. Животные компоненты питания становятся второстепенными, в основном это формы, населяющие водорослевые маты, и попадающие в кишечники вместе с растительным компонентом. В это время питание рыб происходит непосредственно со дна. Ночью, при наибольшей активности дрефта, интенсивность питания рыб минимальна.

В сентябре обилие водорослей по-прежнему велико, при этом, перифитонные маты сильно заиляются, поэтому наряду с растительными объектами в питании быстрянки ключевое значение приобретает тонкий детрит (наилот). Разнообразие и количество животных объектов в это время минимальны. Питание так же, как и в августе типично «донное».

ВЫВОДЫ

1. В ходе проведённых работ установлен состав донных сообществ участков водотоков, занимаемых быстрянкой. Наибольшую частоту встречаемости (более 50%) в донных сообществах биотопа обнаруживали виды подёнок *Caenis macrura*, ручейников *Hydropsyche contubernalis* и *Psychomyia pusilla*, клопов *Aphelocheirus aestivalis*, болотниц *Hexatoma bicolor* и хирономид *Polypedilum scalaenum*. Видами рыб, сопутствующими быстрянке выступают голавль и плотва. Быстрянка занимает ведущее положение по численности в ихтиоценозах исследованных биотопов.

2. Содержимое пищеварительных трактов русской быстрянки было довольно разнообразно и состояло из 18–81 компонентов в различных водотоках. Спектры питания всех изученных популяций включают как растительные, так и животные объекты. Самым разнообразным в пище быстрянки являлся класс насекомых (Insecta), представленный преимущественно амфибиотическими и наземно-воздушными беспозвоночными. Основу пищевого комка формировали массовые компоненты, представленные на данном участке водотока: фитофильные и альгофильные беспозвоночные (подёнки рода *Baetis*, виды хирономид родов *Cricotopus* и *Orthocladius*) в совокупности с нитчатými водорослями родов *Ulothrix* и *Cladophora* либо наземно-воздушные беспозвоночные, попадавшие с площади водосбора – муравьи, тли и жуки (*Myrmica* sp., *Plagioderia versicolora*, Aphididae).

3. Разнообразие спектров питания русской быстрянки различных водотоков не зависит от пола, но зависит от возраста: наибольшее количество компонентов во всех популяциях отмечено у сеголеток и постепенно снижается с возрастом. Причем снижается видовое богатство, как растительных, так и животных объектов питания. Наибольшая интенсивность питания отмечена у рыб возраста 0+. Наименьшие величины общего индекса потребления отмечены у двухлеток. Большую часть пищевого комка всех возрастных и половых групп формировали одни и те же компоненты, составлявшие основу питания всех особей рыб, различия заключались в представленности второстепенных компонентов питания: так, у ювенильных особей второстепенным компонентом питания являлись фитофильные личинки хирономид, прикрепленные формы ручейников, тогда как у половозрелых особей плавающие и дрейфующие формы. В целом, в суточной динамике питания русской быстрянки отмечена наименьшая интенсивность в утренние часы (с 4 до 9 часов), в остальное время обнаруживается 1 продолжительный или 2 коротких пика. Сезонные изменения в питании рыб связаны с циклами развития объектов питания – преобладающих в бентосе беспозвоночных животных и водорослей.

4. По характеру питания русская быстрянка *Alburnoides rossicus* преимущественно бентофаг, она потребляет различных донных беспозвоночных, независимо от их нахождения в водотоке (на дне, в толще воды, среди водорослей). Фитоперифитон и фитопланктон являются сопутствующими компонентами – они потребляются вместе с альгофильными и фитофильными формами донных беспозвоночных. Также как и детрит вместе с детритофагами. Дрифт донных беспозвоночных также играет большую роль в питании русской быстрянки, так увеличивается доступность комромовых объектов питания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ разнообразия и видового богатства содержимого пищеварительных трактов русской быстрянки свидетельствует о высокой степени ее полифагии. Восстановленные размеры донных беспозвоночных позволяют говорить, что быстрянка потребляет все стадии развития амфибиотических насекомых – личинок разных возрастов, куколок и имаго, а также наземно-воздушных насекомых.

Особенностью питания русской быстрянки является высокая экологическая пластичность. Это позволяет ей использовать различные кормовые объекты, развивающиеся в массе, независимо от их пищевой ценности (водоросли, донные беспозвоночные, наземно-воздушные насекомые) и местоположения в русле реки (дно реки или толща воды).

Характер и тип питания рыб находится в тесной связи со строением пищеварительной системы, которая в деталях сильно варьирует.

Так, русская быстрянка имеет относительно маленький рот, лежащий на оси тела, что облегчает захватывание пищи из толщи воды. Рот без челюстных зубов, но с типичными для зоофагов хватательными глоточными зубами без крючковидного конца.

Строение жаберного аппарата у русской быстрянки типично для рыб, питающихся бентосными организмами: жаберные тычинки имеют форму редких гребёнок, которые отцеживают корм от захваченного вместе с ним детрита.

С характером питания тесно связана и длина пищеварительного тракта.

У рыб, которые на всех стадиях развития питаются животными кормами (ихтиофаги, типичные бентофаги и зоопланктофаги) отношение длины кишечника к длине тела меньше или около 1.

У рыб, которые после питания животным кормом (зоопланктон) на личиночных стадиях переходят частично на растительные корма (фитопланктон, обрастания, макрофиты или детрит) отношение от 1 до 3.

Рыбы, которые после предшествующих двух стадий останавливаются исключительно на детритном, бактериальном или растительном питании, имеют очень длинный кишечник, более чем в 3 раза превышающий длину тела.

По данной классификации русская быстрянка относится к типичным зоофагам, так как отношение пищеварительного тракта к длине рыб составляет 0.6, независимо от возраста и длины тела.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А.Ф. 2001. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука. – 147 с.
2. Арнольди Л.В. 1949. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II. Каркинитский залив // Тр. Севастопольской биол. станции. Т. 7. С. 127–192.
3. Астахов М.В. 2012. Таксономический состав водных беспозвоночных в бентосе и сиртоне реки Кедровая (Приморский край) // Чт. памяти А.И. Куренцова. Вып. 23. С. 133–144.
4. Астахов М.В. 2014. Дрифт беспозвоночных на предгорном участке реки Кедровая (Приморский край) в теплый период года // Биол. внутр. вод. № 1. С. 52–59.
5. Балдаев Х.Ф. 2002. Русская быстрянка, *Alburnoides bipunctatus* (Bloch, 1782) // Красная книга Республики Марий Эл. Редкие и исчезающие виды животных. Йошкар-Ола: Изд-во Марийск. полиграфкомбината. С. 106.
6. Балушкина Е.В. 1987. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л. – 179 с.
7. Барышев И.А., Веселов А.Е. 2007. Сезонная динамика бентоса и дрифта беспозвоночных организмов в некоторых притоках Онежского озера // Биол. внутр. вод. № 1. С. 80–86.
8. Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. II. Л., – 456 с.
9. Богатов В.В. 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. – 218 с.
10. Боруцкий Е.В. 1952. Фауна СССР. Ракообразные. Т. III. Вып. 4. Harpacticoida пресных вод. М.-Л.: Из-во АН СССР. – 426 с.
11. Васильева Е.Д. 2001. Русская быстрянка, *Alburnoides bipunctatus rossicus* Berg, 1924 // Красная книга Российской Федерации. М.: ООО Изд-во Астрель. С. 297-298.
12. Водоросли: справочник / С.П. Вассер, Н.В. Кондратьева, Н.П. Масюк и др. Киев: Наук. думка, 1989. – 608 с.
13. Гареев А.М. 2002. Реки и озера Башкортостана. Уфа: Китап. – 260 с.
14. Горшкова А.Т., Урбанова О.Н., Бортникова Н.В., Валетдинов А.Р., Павлова О.В., Каримова А.И. 2015. Оценка состояния и условий формирования водных ресурсов в бассейне реки Илеть // Материалы Всероссийской (с международным

участием) научно-практической конференции. Под ред. О.С. Козловцева. Ишим: Тюменский гос. ун-т. С. 18-21.

15. Дьяченко И.П. 1995. Костные рыбы // Животный мир Башкирии. Уфа: КИТАП. С. 200-210.

16. Дьяченко И.П. 2004. Русская быстрянка *Alburnoides bipunctatus rossicus* Берг, 1924 // Красная книга Республики Башкортостан. Т. 3. Редкие и исчезающие виды животных. Уфа: Башкортостан. С. 60.

17. Жадин В.И. 1960. Методы гидробиологического исследования. – М. – 192 с.

18. Жадин В.И., Герд С.В. 1961. Реки, озёра и водохранилища СССР. Их фауна и флора. М.: Учпедгиз. – 600 с.

19. Жизнь пресных вод СССР Т. II // Водоросли / науч. ред. В.И. Жадин. – Л., 1949. Гл. 19. С. 357-478.

20. Захаров В.Ю., Котегов Б.Г. 2001. Русская быстрянка, *Alburnoides bipunctatus rossicus* (Berg, 1924) // Красная книга Удмуртской республики. Животные. Ижевск: Удмуртия. С. 62.

21. Кашеваров Г.С., Хабибуллина Г.И. 2012. Сезонная динамика зообентоса и дрефта беспозвоночных в средней части реки Мёша (Пестречинский район, Республика Татарстан). Вода: химия и экология. № 4. С. 105–109.

22. Кашеваров Г.С., Яковлев В.А. 2013. Суточная динамика дрефта беспозвоночных в средней части реки Меши (Республика Татарстан). Уч. зап. Казан. ун-та. Серия Естественные науки. Т 155, № 2. С. 209–220.

23. Котегов Б.Г. 2006. Фауна и экология рыб малых рек Удмуртии. Ижевск: Ассоциация «Научная книга». – 96 с.

24. Красная книга Пермского края / науч. ред. А. И. Шепель. – Пермь: Книжный мир, 2008. – 256 с.

25. Красная книга Республики Башкортостан: в 2 т. Т. 2: Животные. – 2-е изд., доп. и перераб. – Уфа: Информреклама, 2014. – 244 с.

26. Красная книга Республики Марий Эл. Том «Животные». – Йошкар-Ола: МарГУ, 2015. – 256 с.

27. Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). Издание третье. – Казань. Идательство «Идел-Пресс», 2016. – 760 с.

28. Красная книга Удмуртской Республики. Изд. 2-е. / Под. ред. О.Г. Барановой. – Чебоксары: «Перфектум», 2012. – 458 с.

29. Кутикова Л.А. 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука. – 744 с.

30. Ланцов В.И. 1999. Limoniidae (Комары-болотницы) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Двукрылые. СПб.: Наука. С. 50–69.
31. Лепнёва С.Г. 1964. Личинки и куколки подотряда кольчатощупиковых (Annulipalpia) // Фауна СССР. Ручейники. Т. II. Вып. 1. – М.-Л., – 562 с.
32. Лепнёва С.Г. 1966. Личинки и куколки подотряда цельнощупиковых (Integripalpia) // Фауна СССР. Ручейники. Т. II. Вып. 2. – М.-Л. – 562 с.
33. Макрушин А.В. 1974. Биологический анализ качества вод. Л., Зоол. Ин-т АН СССР. – 60 с.
34. Мамаев Б.М. 1976. Определитель насекомых Европейской части СССР // Учеб. Пособие для студентов биол. специальностей пед. ин-тов. М.: Просвещение. – 304 с.
35. Мануйлова Е.Ф. 1964. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.-Л.: Наука. – 328 с.
36. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. – М.: Наука, 1975. – 240 с.
37. Методические рекомендации по применению современных методов изучения питания рыб и расчета рыбной продукции по кормовой базе в естественных водоемах: методические рекомендации. Л.: ГосНИОРХ, 1980. – 26 с.
38. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Задачи и методы изучения использования кормовой базы рыбой. Л.: ГосНИОРХ, 1984. – 19 с.
39. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1982. – 34 с.
40. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. – 51 с.
41. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. – 32 с.
42. Мовчан Ю.В., Смирнова А.И. 1983. Фауна Украины. Рыбы. Вып. 2. Киев. – 360 с.
43. Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. М. – 320 с.

44. Нарчук Э.П. 1999. Athericidae (Атерициды) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Двукрылые. СПб.: Наука. С. 316–318.
45. Нарчук Э.П. 2003. Определитель семейств двукрылых насекомых (Insecta: Diptera) фауны России и сопредельных стран. // Труды зоологического института ЗИН РАН. Л. – 253 с.
46. Научно-прикладной справочник: Основные гидрологические характеристики рек бассейна Камы [Электронный ресурс] / под ред. Георгиевского В.Ю. Ливны: Издатель Мухаметов Г.В., 2015а. – 135 с.
47. Научно-прикладной справочник: Основные гидрологические характеристики рек бассейна Верхней Волги [Электронный ресурс] / под ред. Георгиевского В.Ю. Ливны: Издатель Мухаметов Г.В., 2015б. – 129 с.
48. Научно-прикладной справочник: Основные гидрологические характеристики рек бассейна Нижней Волги [Электронный ресурс] / под ред. Георгиевского В.Ю. Ливны: Издатель Мухаметов Г.В., 2015в. – 129 с.
49. Никольский Г.В. 1963. Экология рыб. М. – 368 с.
50. Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология. М. – 471 с.
51. Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. – 740 с.
52. Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Двукрылые и блохи. Ч. 4. Владивосток: Дальнаука. 2006 – 938 с.
53. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР / ред. Л.А. Кутикова, Я.И. Старобогатов. Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 512 с.
54. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1. Низшие беспозвоночные. СПб.: Наука, 1994. – 396 с.
55. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. СПб.: Наука, 1995. – 628 с.
56. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3. Паукообразные. Низшие насекомые. СПб.: Наука, 1997. – 440 с.
57. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Двукрылые. СПб.: Наука, 1999. – 998 с.
58. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые. СПб.: Наука, 2001. – 837 с.
59. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски. Полихеты, Немертины. СПб.: Наука, 2004. – 526 с.

60. Павлов С.И. 2016 Стратегия трофического поведения насекомых-фитофагов (на примере жуков-листоедов Coleoptera, Chrysomelidae) // Самарский научный вест. №4 (17). С. 48-54.
61. Панкратова В.Я. 1970. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука. – 344 с.
62. Паньков Н.Н. 2000. Зообентос текучих вод Прикамья. Пермь: Печатный салон «Гармония». – 192 с.
63. Паньков Н.Н. 2007. Основные итоги изучения дрефта реки Сылвы (заказник «Предуралье», 1997–2004 гг.). Вест. Перм. ун-та. Серия Биология. Вып. 5 (10). С. 83–89.
64. Перетягина М.С. 2015. Мониторинг состояния реки Илеть. // Кадастр недвижимости и мониторинг природных ресурсов. 5-я Всероссийская научно-техническая интернет-конференция. Под ред. И. А. Басовой. Тула: Изд-во Тульского гос. ун-та. С. 173–175.
65. Песенко Ю. А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва: Наука. – 288 с.
66. Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность. – 376 с.
67. Радченко И.Г., Капков В.И., Федоров В.Д. 2010. Практическое руководство по сбору и анализу проб морского фитопланктона: Учебно-методическое пособие для студентов биологических специальностей университетов. М: Мордвинцев. – 60 с.
68. Ресурсы поверхностных вод СССР. Основные гидрологические характеристики. Т. 11. Средний Урал и Приуралье. Вып. 1. Кама. Л., 1967. – 536 с.
69. Ручин А.Б., Вечканов В.С., Кузнецов В.А. 2003. Данные о морфологии и биологии быстрянки из р. Явас (Республика Мордовия) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. – № 3. С. 423–425.
70. Ручин А.Б., Кожара А.В., Левин Б.А. и др. 2007. О распространении быстрянки *Alburnoides bipunctatus* (Cyprinidae) в бассейне Волги // Вопр. ихтиологии. Т. 47. – № 5. С. 668–675.
71. Рылов В.М. 1948. Ракообразные. Т. III. Вып. 3. Cyclopoidea пресных вод. М.-Л.: Из-во АН СССР. – 320 с.
72. Сабанеев Л.П. 1959. Жизнь и ловля пресноводных. Киев.– 667 с.
73. Соколов А.А. 1952. Гидрография СССР (Воды суши). Л.: Гидрометеиздат. – 472 с.

74. Соколов Л.И., Цепкин Е.А. 1992. Антропогенные изменения ихтиофауны речных систем центрального района России (на примере бассейна Москвы-реки) // Вестн. Моск. ун-та. Биол. № 1. С. 33-39.
75. Соколов Л.И., Цепкин Е.А. 2000. Исторический обзор антропогенных изменений ихтиофауны рек Центрального региона России (на примере бассейна Москвы-реки и других рек Подмосковья) // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 2. С. 166-175.
76. Соловьев А.Н. 2001. Русская быстрянка, *Alburnoides bipunctatus rossicus* Berg, 1924 // Красная книга Кировской области. Животные. Екатеринбург: Изд-во Уральск, ун-та. С. 80.
77. Соловьев А.И. 1972. Природа Удмуртии. Ижевск. – 397 с.
78. Справочник по водным ресурсам СССР. Т. XII, ч. 1: Урал и южное Приуралье». М., Л.: Гос. гидрол. ин-т и Центр. бюро водного кадастра, 1936. – 664 с.
79. Турикешев Г. Т.-Г., Данукалова Г. А., Кутушев Ш.-И. Б. 2015. Южное Предуралье: география, геология, тектоника и геоморфология. М.: Изд-во «Инфра-М». – 227 с.
80. Чебанова В.В. 2009. Бентос лососевых рек Камчатки. М.: Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 172 с.
81. Чертопруд М.В. 2014. Разнообразие реофильных сообществ макробентоса. Материалы лекций II-й Всероссийской школы-конференции, 18-22 ноября 2014 г. // Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. Том I. Ярославль: Филигрань. С. 112-124.
82. Шашуновский М.И. 1997. Мониторинг биоразнообразия популяций пресноводных рыб // Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН. С. 154-158.
83. Шилова А.И. 1976. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука. – 251 с.
84. Шубина В.Н. 1986. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л.: Наука. – 157 с.
85. Щербина Г. Х. 1993. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Гидрометеиздат. С. 108–144.
86. Щербина Г. Х. 2009. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем северо-запада России под влиянием природных и антропогенных факторов. Дисс. ... докт. биол. наук. СПб. – 468 с.

87. Экологические проблемы малых рек Республики Татарстан (на примере Меши, Казанки и Свяги) / Отв. ред. В.Я. Яковлев. Казань: Издательство «Фэн», 2003. – 289 с.
88. Янковский А.В. Simuliidae (Мошки) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Двукрылые. СПб.: Наука. С. 154–182.
89. Aarts B. & Nienhuis P. 2003. Fish zonations and guilds as the basis for assessment of ecological integrity of large rivers // *Hydrobiologia*. Kluwer Academic Publishers. Printed in the Netherlands. 500: 157–178.
90. Angermeier P. & Davideanu G. 2004. Using fish communities to assess streams in Romania: initial development of an index of biotic integrity // *Hydrobiologia*. Kluwer Academic Publishers. Printed in the Netherlands. 511: 65–78.
91. Bogutskaya N.G. & Coad B.W. 2009a. A review of vertebral and fin-ray counts in the genus *Alburnoides* (Teleostei: Cyprinidae) with a description of six new species. *Zoosystemistica Rossica*. 18(1): 126–173.
92. Bogutskaya N.G. & Coad B.W. 2009b. *Alburnoides qanati*, a new species of Cyprinid fish from southern Iran (Actinopterygii: Cyprinidae). *Zookeys* 13: 67–77.
93. Bogutskaya N.G., Zupančič P. & Naseca A.M. 2010. Two new species of freshwater fishes of the genus *Alburnoides*, *A. fangfangae* and *A. Devolli* (actinopterygii: Cyprinidae), from the Adriatic Sea basin Albania // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. Vol. 314, № 4: 27–47 pp.
94. Esmaili H.R., Sayyadzadeh G., Eagderi S., Abbasi K. 2018. Checklist of freshwater fishes of Iran // *FishTaxa* (2018) 3(3): 1-95
95. Hubbs C.L., Lagler K.F. 1958. *Fishes of the Great Lakes Region*. Ann Arbor: University of Michigan Press. xv+213 pp.
96. Illies J. 1961. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fliessgewasser // *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* Bd. 46, № 2: 205-213.
97. Irz P., Odion M., Argillier C. and Pont D. 2006. Comparison between the fish communities of lakes, reservoirs and rivers: can natural systems help define the ecological potential of reservoirs? // *Aquatic Sciences*. Eawag, Dübendorf. 68 (2006): 109–116.
98. Kesminas V. & Virbickar T. 2000. Application of an adapted index of biotic integrity to rivers of Lithuania // *Hydrobiologia*. Kluwer Academic Publishers. Printed in the Netherlands. 422/423: 257–270.
99. Kottelat M., Freyhof J. 2007. *Handbook of European Freshwater fishes*. Berlin, Germany. 646 p.

100. Pantle R., Buck H. 1955. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. Bd. 96. H. 18. 640 S.
101. Penczak T., Głowacki Ł., Galicka W. & Koszaliński H. 1998. A long-term study (1985–1995) of fish populations in the impounded Warta river, Poland // Hydrobiologia. Kluwer Academic Publishers. Printed in Belgium. 368: 157–173.
102. Pielou E.C. 1975. Ecological diversity. John Wiley, New York, 165 p.
103. R Core Team. 2017. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
104. Raikova-Petrova G.N., Petrov I.K., Hamwi N.I., Marinova D.M. 2011. Growth Rate and Condition of Riffle Minnow (*Alburnoides bipunctatus* Bloch) from the Middle Stream of Iskar River (Bulgaria) // Acta Zoologica 63 (3): 295–300.
105. Schröder S. 1932. Über die Möglichkeit einer quantitativen Untersuchung der Boden- und Ufertierwelt fließender Gewässer. zugleich fischereibiologische Untersuchungen im Wesergebiet // Z. Fisch. Bd. 30. S. 105–127.
106. Siryova S. 2004. External morphology of spiralin *Alburnoides bipunctatus* // Acta Zoologica Universitatis Comenianae 46 (2): 65–74.
107. Sladeček V. 1973. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. Bd. 7. 218 S.
108. Verneaux J., Schmit A., Verneaux V. & Prouteau C. 2003. Benthic insects and fish of the Doubs River system: typological traits and the development of a species continuum in a theoretically extrapolated watercourse // Hydrobiologia. 490: 63–74.

**ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Общий таксономический состав
донных беспозвоночных исследованных водотоков**

Таксон	Буй	Чепца	Вала	Илеть	Мёша	Юрюзань
Oligochaeta						
<i>Haemonais waldvogeli</i> Bretscher, 1900		+				
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede, 1862	+	+				
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Muller, 1774)	+		+	+	+	+
<i>Nais communis</i> Piguët, 1906		+				
<i>Nais elinguis</i> Muller, 1774		+				
<i>Nais pardalis</i> Piguët, 1906		+				
<i>Ophidonais serpentina</i> (Muller, 1774)		+				
<i>Slavina appendiculata</i> (Udekem, 1855)					+	
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879	+				+	
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus, 1767)		+	+			
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelson, 1903)		+	+	+		
<i>Tubifex tubifex</i> (Muller, 1774)	+	+			+	
<i>Uncinaxis uncinata</i> (Orsted, 1842)			+			
Hirudinea						
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus, 1758)	+					
<i>Glossiphonia complanata</i> (Linnaeus, 1758)	+			+	+	
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)					+	
<i>Piscicola fasciata</i> Kollar, 1842		+				
<i>Piscicola geometra</i> (Linnaeus, 1758)		+				
Bivalvia						
<i>Crassiana crassa</i> (Philipsson, 1788)	+		+			
<i>Euglesa casertana</i> (Poli, 1791)	+	+			+	
<i>Henslowiana suecica</i> (Clessin in Westerlund, 1873)		+				
<i>Neopisidium tenuilineatum</i> Stelfox, 1918	+	+	+		+	+
<i>Pisidium amnicum</i> (Muller, 1774)	+					
<i>Pisidium inflatum</i> Porro, 1838		+	+			
<i>Pseudoanadonta anatina</i> (Linnaeus, 1758)					+	

<i>Rivicoliana rivicola</i> (Lamarck, 1818)	+		+			
<i>Sphaerium nitidum</i> Clessin, 1876	+		+			
<i>Sphaerium nucleus</i> (Studer, 1820)	+	+				
<i>Unio pictorum</i> (Linnaeus, 1758)	+				+	
Gastropoda						
<i>Ancylus fluviatilis</i> Muller, 1774	+	+				
<i>Anisus albus</i> Muller, 1774	+					
<i>Anisus laevis</i> (Alder, 1838)	+	+				
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)		+				
<i>Cincinna piscinalis</i> (Muller, 1774)			+			
<i>Lymnaea auricularia</i> (Linnaeus, 1758)	+					
<i>Lymnaea balthica</i> (Linnaeus, 1758)	+	+				
<i>Lymnaea ovata</i> (Draparnaud, 1805)	+					
<i>Valvata ambigua</i> Westerlund, 1873	+					
<i>Valvata pulchella</i> Studer, 1789	+				+	
<i>Viviparus viviparus</i> (Linnaeus, 1758)		+				
Insecta						
Ephemeroptera						
<i>Baetis buceratus</i> Eaton, 1870	+	+				
<i>Baetis digitatus</i> Bengtsson, 1912		+	+			
<i>Baetis muticus</i> (Linnaeus, 1758)					+	
<i>Baetis rhodani</i> Pictet, 1843	+					
<i>Baetis vernus</i> Curtis, 1834		+	+			+
<i>Caenis horaria</i> (Linnaeus, 1758)		+				
<i>Caenis macrura</i> Stephens, 1835	+	+	+		+	+
<i>Caenis robusta</i> Eaton, 1884		+				
<i>Cloeon luteolum</i> (Muller, 1776)		+			+	
<i>Ephemera lineata</i> Eaton, 1870	+	+			+	
<i>Heptagenia coeruleans</i> Rostock, 1878						+
<i>Heptagenia flava</i> Rostock, 1878		+	+			
<i>Kageronia fuscogrisea</i> (Retzius, 1783)		+				
<i>Paraleptophlebia cincta</i> (Retzius, 1783)		+			+	
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> Stephens, 1835	+					
<i>Potamanthus luteus</i> (Linnaeus, 1767)		+	+			
<i>Proclleon bifidum</i> (Bengtsson,		+				

1912)						
<i>Procloeon pulchrum</i> (Eaton, 1885)		+				
<i>Serratella ignita</i> (Poda, 1761)		+				+
Odonata						
<i>Calopteryx splendens</i> (Harris, 1782)		+				
<i>Enallagma cyathigerum</i> (Charpentier, 1840)		+				
<i>Gomphus vulgatissimus</i> (Linnaeus, 1758)		+	+		+	
<i>Onychogomphus forcipatus</i> (Linnaeus, 1758)		+				
<i>Ophiogomphus serpentinus</i> Charpentier, 1825		+				
Plecoptera						
<i>Nemoura cinerea</i> (Retzius, 1783)		+				
Heteroptera						
<i>Aphelocheirus aestivalis</i> (Fabricius, 1794)	+	+	+		+	+
<i>Micronecta</i> sp.	+	+				
Trichoptera						
<i>Apatania muliebris</i> McLachlan, 1866	+					
<i>Brachycentrus subnubilus</i> Curtis, 1834	+	+			+	
<i>Ceraclea fulva</i> Rambur, 1842	+	+				
<i>Chematopsyche lepida</i>		+				
<i>Ecnomus tenellus</i> (Rambur, 1842)		+				
<i>Holocentropus stagnalis</i> (Albarda, 1874)		+				
<i>Hydropsyche angustipennis</i> (Curtis, 1834)		+				
<i>Hydropsyche contubernalis</i> McLachlan, 1865	+	+	+		+	+
<i>Hydropsyche pellucidula</i> (Curtis, 1834)		+				
<i>Hydroptila tineoides</i> Dalman, 1819	+	+			+	
<i>Ithytrichia lamellaris</i> Eaton, 1873	+					
<i>Limnephilus rhombicus</i> Linnaeus, 1758	+					
<i>Mystacides azureus</i> Linnaeus, 1761	+					
<i>Oecetis furva</i> Rambur, 1842	+					
<i>Oxyethira flavicornis</i> Pictet, 1834		+				
<i>Phryganea bipunctata</i>		+				

Retzius, 1783						
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> (Pictet, 1834)		+				+
<i>Potamophylax latipennis</i> Curtis, 1834			+			+
<i>Psychomyia pusilla</i> Fabricius, 1781	+	+	+		+	+
Coleoptera						
<i>Donacia</i> sp.		+				
Dytiscidae indet.						+
<i>Elmis aenea</i> (Muller, 1806)			+			
<i>Elmis maugetti</i> Latreille, 1798	+	+				
<i>Haliplus</i> sp.		+				
<i>Hydrobia hermanni</i> (Fabricius, 1775)	+					
<i>Limnius</i> sp.	+	+	+		+	+
<i>Orectochilus villosus</i> Muller, 1776		+				
Lepidoptera						
<i>Elophila nymphaeata</i> (Linnaeus, 1758)		+				
Megaloptera						
<i>Sialis fuliginosa</i> Pictet, 1836	+					
<i>Sialis lutaria</i> (Linnaeus, 1758)					+	
<i>Sialis morio</i> Klingstedt, 1932			+			
<i>Sialis sordida</i> Klingstedt, 1932		+				
Neuroptera						
<i>Sisyra terminalis</i> Curtis, 1854		+				
Diptera						
Athericidae						
<i>Atherix ibis</i> Fabricius, 1798		+	+		+	+
Ceratopogonidae indet.	+	+	+			
Empididae						
<i>Hemerodromia</i> sp.					+	
Limoniidae						
<i>Hexatoma bicolor</i> Meigen, 1818	+	+	+	+		
Simuliidae						
<i>Simulium ornatum</i> Meigen, 1818		+	+			
Tabanidae						
<i>Chrysops flavipes</i> Meigen, 1804	+		+			
Tipulidae	+					
Chironomidae						
<i>Ablabesmyia longistyla</i> Fittkau, 1962		+				
<i>Ablabesmyia monilis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+				
<i>Ablabesmyia phatta</i> (Egger, 1864)		+				

<i>Chironomus acutiventris</i> Wuelker, Ryser & Scholl, 1983			+			
<i>Chironomus obtusidens</i> Goetghebuer, 1921.	+					
<i>Cladotanytarsus atridorsum</i> Kieffer, 1924		+				
<i>Cladotanytarsus mancus</i> (Walker, 1856)	+	+	+	+	+	
<i>Cladotanytarsus</i> sp.		+				
<i>Cladotanytarsus vanderwulpi</i> (Edwards, 1929)		+				
<i>Conchapelopia melanops</i> (Meigen, 1818)		+				
<i>Conchapelopia pallidula</i> (Meigen, 1818)		+				
<i>Constempellina brevicosta</i> (Edwards, 1937)		+				
<i>Corynoneura carriana</i> Edwards, 1924		+				
<i>Corynoneura prima</i> Makarchenko & Makarchenko, 2006		+				
<i>Cricotopus albiforceps</i> (Kieffer, 1916)		+				
<i>Cricotopus annulator</i> Goetghebuer, 1927		+				
<i>Cricotopus bicinctus</i> Meigen, 1818	+	+				
<i>Cricotopus curtus</i> Hirvenoja, 1973		+				
<i>Cricotopus cylindraceus</i> (Kieffer, 1908)		+				
<i>Cricotopus festivellus</i> (Kieffer, 1906)		+				
<i>Cricotopus flavocinctus</i> (Kieffer, 1924)		+				
<i>Cricotopus fuscus</i> (Kieffer, 1909)		+				
<i>Cricotopus patens</i> Hirvenoja, 1973		+				
<i>Cricotopus sylvestris</i> (Fabricius, 1794)	+					
<i>Cricotopus tremulus</i> (Linnaeus, 1758)		+			+	
<i>Cricotopus triannulatus</i> (Macquart, 1826)		+				
<i>Cricotopus tricinctus</i> (Meigen, 1818)		+				
<i>Cricotopus trifascia</i> Edwards, 1929		+				
<i>Cricotopus vierriensis</i>		+				

Goetghebuer, 1935						
<i>Cryptochironomus rostratus</i> Kieffer, 1921	+	+	+			
<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i>					+	
<i>Cryptotendipes holsatus</i> Lenz, 1959			+			
<i>Cryptotendipes nigrinitens</i> Edwards, 1929		+				
<i>Demicryptochironomus</i> <i>vulneratus</i> (Zetterstedt, 1838)		+				
<i>Diamesa parancysta</i> Serra-Tosio, 1983		+				
<i>Diamesa tonsa</i> (Haliday, 1856)		+				
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger, 1839)		+				
<i>Dicrotendipes notatus</i> Meigen, 1818					+	
<i>Epoicocladius ephemerae</i> (Kieffer, 1924)	+	+				
<i>Eurycnemus crassipes</i> (Meigen, 1810)		+				
<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Meigen, 1818)		+				
<i>Harnischia curtilamellata</i> Malloch, 1915	+		+			
<i>Micropsectra curvicornis</i> Chernovskij, 1949		+				
<i>Microtendipes chloris</i> Meigen, 1818	+	+			+	+
<i>Monodiamesa bathyphila</i> Kieffer, 1918	+		+			
<i>Nanocladius rectinervis</i> (Kieffer, 1911)		+				
<i>Natarsia punctata</i> (Fabricius, 1805)					+	
<i>Nilotanypus dubius</i> Meigen, 1804	+	+				
<i>Nilothauma brayi</i> (Goetghebuer, 1921)		+				
<i>Odontomesa fulva</i> Kieffer, 1919				+		
<i>Orthocladus rhyacobi</i> Kieffer, 1911	+	+	+	+		+
<i>Orthocladus rubicundus</i> Meigen, 1818	+	+	+			
<i>Orthocladus wetterensis</i> Brundin, 1956		+				
<i>Parachironomus gracilior</i> (Kieffer, 1918)		+				
<i>Paracladopelma camptolabis</i> (Kieffer, 1913)		+		+		

<i>Parakiefferiella smolandica</i> (Brundin, 1947)		+				
<i>Paralauterborniella nigrohalteralis</i> (Malloch, 1915)		+				
<i>Paramerina divisa</i> (Walker, 1856)		+				
<i>Paratanytarsus dissimilis</i> (Johannsen, 1905)		+				
<i>Paratanytarsus laetipes</i> (Zetterstedt, 1850)		+				
<i>Paratendipes albimanus</i> Meigen, 1818		+		+	+	
<i>Phaenopsectra flavipes</i> (Meigen, 1818)		+				
<i>Polypedilum acifer</i> Townes, 1945		+				
<i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieffer, 1921			+			
<i>Polypedilum convictum</i> Walker, 1856		+				
<i>Polypedilum cultellatum</i> Goetghebuer, 1931		+				
<i>Polypedilum nubeculosum</i> Meigen, 1804	+	+				
<i>Polypedilum pedestre</i> (Meigen, 1830)		+				
<i>Polypedilum scalaenum</i> (Schränk, 1803)	+	+	+		+	
<i>Polypedilum</i> sp. (Chironominae gen. sp. №3 Lipina, 1926)		+				
<i>Potthastia gaedii</i> Meigen, 1838	+	+	+		+	
<i>Potthastia longimanus</i> Kieffer, 1922		+	+			
<i>Procladius culiciformis</i> Linnaeus, 1767	+	+	+			
<i>Psectrocladius fabricius</i> Zelentsov, 1980					+	
<i>Psectrocladius simulans</i> (Johannsen, 1937)		+				
<i>Rheocricotopus atripes</i> (Kieffer, 1913)		+				
<i>Rheocricotopus chalybeatus</i> (Edwards, 1929)		+				
<i>Rheopelopia maculipennis</i> (Zetterstedt, 1838)		+				
<i>Rheopelopia ornata</i> (Meigen, 1838)		+				
<i>Rheotanytarsus curtistylus</i> (Goetghebuer, 1921)			+			
<i>Rheotanytarsus muscicola</i> Thienemann, 1929		+				

<i>Rheotanytarsus pentapoda</i> (Kieffer, 1909)		+				
<i>Rheotanytarsus photophilus</i> (Goetghebuer, 1921)		+				
<i>Saetheria tylus</i> (Townes, 1945)		+				
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> Kieffer, 1922	+		+	+		
<i>Synorthocladus semivirens</i> (Kieffer, 1909)		+				
<i>Tanytarsus aberrans</i> Lindeberg, 1970		+				
<i>Tanytarsus bathophilus</i> Kieffer, 1911			+			+
<i>Tanytarsus brundini</i> Lindeberg, 1963		+				
<i>Tanytarsus eminulus</i> (Walker, 1856)		+				
<i>Tanytarsus heusdensis</i> Goetghebuer, 1923		+				
<i>Tanytarsus lestagei</i> Goetghebuer, 1922	+	+				
<i>Tanytarsus medius</i> Reiss, 1971	+	+				
<i>Tanytarsus pallidicornis</i> Walker, 1856	+	+				
<i>Tanytarsus usmaensis</i> Pagast, 1931		+				
<i>Telmatopelopia nemorum</i> (Goetghebuer, 1921)		+				
<i>Thienemanniella flaviforceps</i> Kieffer, 1925		+				
<i>Thienemanniella majuscula</i> (Edwards, 1924)		+				
<i>Thienemanniella vittata</i> Edwards, 1924	+				+	
<i>Thienemannimyia carnea</i> (Fabricius, 1805)	+					
<i>Thienemannimyia fusciceps</i> (Edwards, 1929)		+	+			
<i>Thienemannimyia lentiginosa</i> Fries, 1823						+
<i>Tvetenia tshernovskii</i> (Pankratova, 1968)		+				
<i>Tvetenia vitracies</i> Saether, 1969	+					
<i>Virgatanytarsus arduennensis</i> (Goetghebuer, 1922)		+				
<i>Virgatanytarsus triangularis</i> (Goetghebuer, 1928)		+				
<i>Xenochironomus xenolabis</i> (Kieffer, 1916)		+				
Всего видов	71	157	45	10	37	18

**ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Общий таксономический состав
компонентов пищеварительных трактов русской быстрянки
*Alburnoides rossicus***

Компонент	Буй	Чепца	Вала	Илеть	Мёша	Юрюзань
Цианопхита indet.	+					
Вациллариопхита						
<i>Amphora</i> sp.	+					
<i>Cyclotella</i> sp.	+					
<i>Cocconeis</i> sp.	+					
<i>Cymatopleura</i> sp.	+					
<i>Cymbella</i> sp.	+					
<i>Diatoma</i> sp.	+					+
<i>Diatoma vulgare</i> Bory	+					
<i>Diploneis</i> sp.	+	+				
<i>Fragilaria</i> sp.	+					+
<i>Frustulia</i> sp.	+					
<i>Gomphonema</i> sp.	+					
<i>Gyrosigma</i> sp.	+					
<i>Melozira</i> sp.	+			+		
<i>Navicula</i> sp.	+					
<i>Nitzschia</i> sp.	+					
<i>Stauroneis</i> sp.	+					
<i>Stephanodiscus</i> sp.	+					
Хлорофита						
<i>Cladophora globulina</i> Kütz.	+					
<i>Closterium</i> sp.	+	+				
<i>Mougeotia</i> sp.	+		+			
<i>Scendesmus</i> sp.	+					
<i>Stigeoclonium</i> sp.		+				
<i>Ulothrix</i> sp.				+	+	+
<i>Ulothrix subtilissima</i> Rabenhorst		+				
<i>Ulothrix tenuissima</i> (Kütz.)	+		+			
Харопхита indet		+				
Бриофита						
<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	+					
Магнолиофита indet	+	+	+			+
Олигохета indet	+					
Арахнида						
Акариформес indet	+					
Аранеиды (наземно-воздушные)			+			
Аранеи		+				
Халацириды		+				
Иsecta						
Эphemeroptera						

<i>Baetis buceratus</i> Eaton, 1870	+	+				+
<i>Baetis muticus</i> (Linnaeus, 1758)					+	
<i>Baetis rhodani</i> (Pictet, 1843)	+					
<i>Baetis vernus</i> Curtis, 1834		+	+	+		
<i>Caenis macrura</i> Stephens, 1835	+	+				
<i>Ephemera lineata</i> Eaton, 1870		+			+	+
<i>Heptagenia coerulans</i> Rostock, 1878						+
<i>Heptagenia flava</i> Rostock, 1878		+				
<i>Oligoneuriella pallida</i> (Hagen, 1855)		+				
<i>Potamanthus luteus</i> (Linnaeus, 1767)		+				
<i>Procloeon pulchrum</i> (Eaton, 1885)		+				
<i>Serratella ignita</i> (Poda, 1761)						+
Odonata						
<i>Gomphus vulgatissimus</i> (Linnaeus, 1758)		+				
Plecoptera						
<i>Nemoura cinerea</i> (Retzius, 1783)		+				
<i>Taeniopterix nebulosa</i> (Linnaeus, 1767)		+				
Homoptera						
Aphrophoridae	+					
Heteroptera						
<i>Aphelocheirus aestivalis</i> (Fabricius, 1794)	+	+	+		+	+
Aphididae	+					
Corixidae						+
<i>Gerris</i> sp.	+					
<i>Velia saulii</i> Tamanini, 1947	+	+				
Trichoptera						
<i>Brachycentrus subnubilus</i> Curtis, 1834	+	+				
<i>Holocentropus stagnalis</i> (Albarda, 1874)		+				
<i>Hydropsyche contubernalis</i> McLachlan, 1865	+	+	+		+	+
<i>Hydroptila tineoides</i> Dalman, 1819					+	
<i>Oecetis furva</i> (Rambur, 1842)	+					
<i>Phryganea bipunctata</i> Retzius, 1783		+				
<i>Potamophylax latipennis</i> (Curtis, 1834)			+			
<i>Psychomyia pusilla</i> (Fabricius, 1781)	+	+	+			+
Thysanoptera						
Phloethripidae	+					

Coleoptera						
Dytiscidae	+		+			+
<i>Elmis aenea</i> (Muller, 1806)	+	+	+			
<i>Elmis maugetti</i> Latreille, 1798	+					
<i>Enochrus affinis</i> (Thunberg, 1794)		+				
<i>Haliplus</i> sp.	+					
<i>Hydrobia hermanni</i> (Fabricius, 1775)	+					
<i>Hydrochus</i> sp.	+					
Hydrophilidae	+					
<i>Hydroporus</i> sp.				+		+
<i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say, 1824	+					
<i>Limnius</i> sp.	+	+	+			+
<i>Plagioderia versicolora</i> (Laicharting, 1781)	+					
Lepidoptera	+					
Hymenoptera						
<i>Myrmica</i> sp.		+			+	+
<i>Myrmica laevinodis</i> (Linnaeus, 1758)	+					
Diptera						
Athericidae						
<i>Atherix ibis</i> (Fabricius, 1798)	+		+		+	+
Ceratopogonidae indet.						
<i>Sphaeromyia</i> sp.	+					
Dixidae						
<i>Dixa</i> sp.		+				
Dolichophodidae						
<i>Dolichopus unguulatus</i> (Linnaeus, 1758)		+				
Erphyridae						
<i>Setacera aurata</i> (Stenhammar, 1844)	+					
Limoniidae						
<i>Antocha</i> sp.		+				
<i>Hexatoma bicolor</i> (Meigen, 1818)	+	+	+	+	+	
Muscidae						
<i>Musca</i> sp.	+					
Simuliidae						
<i>Montisimulium</i> sp.	+					
<i>Simulium ornatum</i> Meigen, 1818		+	+		+	+
Tabanidae						
<i>Chrysops flavipes</i> Meigen, 1804	+					
<i>Tabanus</i> sp.	+					
Tipulidae	+		+			
<i>Prionocera turcica</i>				+		

(Fabricius, 1787)						
<i>Tipula</i> sp.				+		
Chironomidae						
Chironomidae indet.	+					
<i>Ablabesmyia monilis</i> (Linnaeus, 1758)		+				
<i>Cladotanytarsus mancus</i> (Walker, 1856)	+	+	+	+	+	
<i>Corynoneura scutellata</i> Winnertz, 1846	+	+			+	
<i>Cricotopus bicinctus</i> (Meigen, 1818)	+		+	+	+	+
<i>Cricotopus festivellus</i> (Kieffer, 1906)	+	+				
<i>Cricotopus similis</i> Goetghebuer, 1921		+				
<i>Cricotopus sylvestris</i> (Fabricius, 1794)	+					
<i>Cricotopus tremulus</i> (Linnaeus, 1758)	+				+	
<i>Cricotopus triannulatus</i> (Macquart, 1826)	+					
<i>Cricotopus trifascia</i> Edwards, 1929	+					+
<i>Cricotopus trifasciatus</i> (Meigen, 1810)		+				
<i>Cryptochironomus defectus</i> (Kieffer, 1913)					+	
<i>Cryptochironomus rostratus</i> Kieffer, 1921		+	+			
<i>Cryptotendipes holsatus</i> Lenz, 1959			+			
<i>Cryptotendipes nigronitens</i> (Edwards, 1929)		+				
<i>Dicrotendipes notatus</i> (Meigen, 1818)					+	
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen, 1830)				+		
<i>Epoicocladius ephemerae</i> (Kieffer, 1924)	+					
<i>Eukiefferiella</i> sp.			+			
<i>Euorthocladius</i> sp.	+					
<i>Harnischia curtilamellata</i> (Malloch, 1915)				+		
<i>Lauterborniella</i> sp.				+		
<i>Micropsectra</i> sp.				+		
<i>Microtendipes chloris</i> (Meigen, 1818)	+	+				
<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer, 1776)	+					

<i>Monodiamesa bathyphila</i> (Kieffer, 1918)	+					
<i>Nanocladius distinctus</i> (Malloch, 1915)	+					
<i>Nanocladius rectinervis</i> (Kieffer, 1911)		+				
<i>Natarsia punctata</i> (Fabricius, 1805)	+					
<i>Nilotanypus dubius</i> Meigen, 1804	+	+				
<i>Odontomesa fulva</i> Kieffer, 1919				+		
<i>Orthocladius clarkei</i> Soponis, 1977	+					
<i>Orthocladius manitobensis</i> Saether, 1969	+					
<i>Orthocladius rhyacobius</i> Kieffer, 1911	+	+	+	+	+	+
<i>Orthocladius rubicundus</i> Meigen, 1818	+					
<i>Parachironomus paradigitalis</i> Brundin, 1949			+	+		
<i>Paraphenocladius</i> sp.					+	
<i>Paratanytarsus dissimilis</i> Johannsen, 1905	+					
<i>Paratendipes albimanus</i> Meigen, 1818				+		
<i>Paratrichocladius rufiventris</i> Meigen, 1830			+	+		
<i>Paratrichocladius skirwitensis</i> Edwards, 1929	+					
<i>Polypedilum</i> sp.			+			
<i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieffer, 1921		+				+
<i>Polypedilum convictum</i> Walker, 1856	+	+				
<i>Polypedilum cultellatum</i> Goetghebuer, 1931	+					
<i>Polypedilum nubeculosum</i> Meigen, 1804	+					
<i>Polypedilum scalaenum</i> Schrank, 1803	+	+			+	
<i>Potthastia gaedii</i> Meigen, 1838	+					
<i>Potthastia longimana</i> Kieffer, 1922	+					
<i>Procladius signatus</i> Zetterstedt, 1850	+					
<i>Psectrocladius fabricius</i> Zelentsov, 1980	+				+	
<i>Psectrocladius sordidellus</i> (Zetterstedt, 1838)		+				
<i>Rheocricotopus</i> sp.				+		

<i>Rheocricotopus atripes</i> Kieffer, 1913	+	+				
<i>Rheotanytarsus curtistylus</i> (Goetghebuer, 1921)	+	+			+	
<i>Synorthocladus semivirens</i> Keiffer, 1909	+	+				
<i>Tanytarsus</i> sp.				+		
<i>Tanytarsus bathophilus</i> Kieffer, 1911			+			+
<i>Tanytarsus pallidicornis</i> Walker, 1856	+	+				
<i>Thienemanniella</i> gr. <i>clavicornis</i>	+					
<i>Thienemanniella</i> gr. <i>flaviforceps</i>	+					
<i>Thienemanniella majuscula</i> (Edwards, 1924)		+	+			
<i>Thienemanniella vittata</i> Edwards, 1924	+			+	+	+
<i>Thienemannimyia fusciceps</i> (Edwards, 1929)		+	+			
<i>Thienemannimyia lentiginosa</i> Fries, 1823	+				+	
<i>Tvetenia tshernovskii</i> (Pankratova, 1968)		+				
Неорганические компоненты (песок)	+	+	+	+		+
Органические компоненты (кладки яиц)		+				+
Детрит		+				
Ил		+			+	