

DOI: 10.24143/2073-5529-2018-2-15-24
УДК 597.554.3-153.08

А. П. Стрельникова, Н. Н. Жгарева, И. В. Шляпкин

РАСХОЖДЕНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ У СЕГОЛЕТКОВ ДВУХ СОВМЕСТНО ОБИТАЮЩИХ ВИДОВ РЫБ – ОБЫКНОВЕННОГО ГОЛЬЯНА *PHOXINUS PHOXINUS* (L.) И ОБЫКНОВЕННОГО ПЕСКАРЯ *GOBIO GOBIO* (L.)¹²

Определены спектры питания сеголетков обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) и обыкновенного пескаря *Gobio gobio* (L.), обитающих в среднем течении р. Кесьма (приток Рыбинского водохранилища), а также границы нагульных биотопов их молоди и соотношение структурных зон, определяющих их «экологические ниши» на первом году жизни. Проанализированы сходство и различие состава потребленной пищи молодью указанных видов рыб, использующей общие кормовые ресурсы в условиях их совместного обитания. Показано, что питание мальков пескаря более разнообразно по сравнению с питанием гольяна. Организмы, обнаруженные в пищевом комке пескаря, относятся к семи классам беспозвоночных, у молоди гольяна – к четырем. Общими кормовыми объектами у сеголетков обоих видов рыб были малощетинковые черви и личинки амфибиотических насекомых. Преобладающими в питании мальков являлись личинки хирономид – это прослеживается как в частоте встречаемости данного вида кормовых объектов в пищеварительных трактах (100 %), так и в показателях их массы в пищевых комках. При этом видовой состав личинок хирономид, обнаруженных в питании пескаря и гольяна, значительно отличается. Эти различия обусловлены как особенностями биологии отдельных видов этой группы беспозвоночных (в частности, приуроченностью к определенным местам обитания), так и пищевым поведением молоди рыб. В связи с отсутствием на сегодняшний день гидробиологических исследований на р. Кесьма практическую ценность представляет предварительный список беспозвоночных, которые были обнаружены в пищевом рационе молоди рыб, обитающих в данном водоеме.

Ключевые слова: трофические связи, питание, кормовые объекты, особенности биологии, места обитания, масса пищевого комка.

Введение

Ключом к пониманию структуры и функционирования различных природных биологических систем является знание пищевых взаимоотношений всех составляющих эти системы организмов. На базе прямых трофических связей возникают сложные формы взаимодействий отдельных сочленов данной системы. К их числу ряд авторов относят конкуренцию за пищевой ресурс у организмов одного трофического уровня с близкими экологическими потребностями, а также во взаимоотношениях доминантных видов [1, 2].

На примере естественных сообществ наземных животных впервые было показано, что ниши близкородственных и потенциально конкурентных видов являются достаточно дифференцированными, чтобы допустить их сосуществование. Сбалансированность пищевых взаимоотношений при этом обеспечивается такими механизмами, как смена объектов питания в онтогенезе, подразделение времени суточной и сезонной трофической активности, пространственная разобщенность и дивергенция массы у потенциальных конкурентов [3–5].

Аналогичные результаты были получены при исследовании пространственно-временной организации многовидовых группировок личинок рыб в литоральной зоне Верхневолжских водохранилищ [6, 7]. Показано, что факторами, сглаживающими пищевую конкуренцию среди молоди близкородственных видов рыб, являются их экологическая разобщенность, выраженная во времени появления личинок рыб в водоеме и перехода на экзогенное питание, обитание на разных микробиотопах, видовая и возрастная структура стай.

Река Кесьма является одним из многочисленных водотоков Волжского бассейна. Питание реки смешанное. Одним из источников поступления воды в русло, предположительно, являются ключи и родники. Температура воды в районе проведения работ в июле не превышала 10–14 °С. Гидробиологические исследования на этой реке не проводились, за исключением ежегодных

¹ Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690102-9 при частичной поддержке темы Президиума РАН: 0122-2018-0001.

² Авторы выражают глубокую благодарность ведущему научному сотруднику лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН, кандидату биологических наук Столбунову И. А. за предоставленные материалы.

мальковых съежек, в результате которых был выяснен видовой состав молоди рыб, ее численность и доля отдельных видов в уловах. Данных по составу зоопланктонных и зообентосных беспозвоночных – основных кормовых объектов молоди рыб – по этой реке нет.

Цель исследования – анализ характера трофических связей и степени перекрытия пищевых рационов у сеголетков двух доминантных видов рыб при едином уровне обеспечения пищей.

Материал и методы исследования

Работа выполнена по материалам, собранным в р. Кесьма в июле 2015 г. в ходе комплексного изучения прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища и его притоков. Молодь рыб отлавливали 5-метровой волокушей с размером ячеи 4 мм. Отлов производили в прибрежных участках реки с песчано-илистым, песчано-каменистым и каменистым грунтом, наличием перекатов и затишных участков, с различной степенью зарастания макрофитами. Лов осуществляли в светлое время суток, с 10 до 11 часов. Камеральная обработка собранного материала проводилась в лаборатории экологии рыб Института биологии внутренних вод РАН. Видовую принадлежность сеголетков рыб определяли по [8].

Питание было исследовано у мальков двух видов рыб – обыкновенного голяна и обыкновенного пескаря, взятых из одного улова, что является принципиально важным для решения поставленной задачи. Выбор объектов изучения был обусловлен тем, что эти виды рыб являются представителями одного семейства (Сурпинidae), входят в состав практически всех реофильных сообществ и часто доминируют в них [9, 10]. В р. Кесьма их доля в улове мальковой волокуши составляла: у пескаря – 29,6 %, у голяна – 47,4 % [11]. Исследование их питания проводилось по стандартной методике [12]. Определяли относительное значение кормовых объектов в пищевом комке как по числу экземпляров, так и по массе. Для восстановления массы пищевых организмов использовали таблицы [13]. Частоту встречаемости разных объектов питания устанавливали исходя из общего количества обработанных пищеварительных трактов и тех, в которых обнаружены эти организмы. Степень сходства состава пищи (СП коэфф.) определяли по [14]. Спектр питания исследован у 69 сеголетков рыб.

Для таксономического анализа объектов питания использованы определители [15–18]. Когда видовая принадлежность не могла быть установлена, идентификацию проводили до рода или иной таксономической группы. Присутствие в кишечниках олигохет и их идентификацию проводили по наличию щетинок, поэтому в итоговых таблицах отмечена лишь частота встречаемости этих организмов без указания их количественных и качественных характеристик в пищевом комке. Исключение составляют олигохеты из сем. Lumbriculidae. Несколько свежезаглоченных олигохет, принадлежащих к данному семейству, были обнаружены в составе пищи голяна. Сведения о местообитаниях кормовых объектов, обнаруженных в кишечниках рыб, получены из определителей, материалов статей по биологии водных беспозвоночных [19–25], а также на основании собственных наблюдений при исследовании зарослевой фауны в малых притоках Рыбинского водохранилища.

Результаты исследования и их обсуждение

Анализ содержимого пищеварительных трактов сеголетков пескаря и голяна показал, что основную часть в питании молоди этих видов рыб в р. Кесьма в июле 2015 г. составляли личинки амфибиотических насекомых – хирономиды, поденки, ручейники, мухи-береговушки, мокрецы и симулиды. У пескаря – 94,4 % массы пищевого комка, у голяна – 91,4 %. Наиболее разнообразно были представлены личинки хирономид – 20 видов (табл.).

Состав кормовых объектов, обнаруженных в питании сеголетков пескаря и голяна в р. Кесьма в июле 2015 г.

Организмы	Пескарь			Голян		
	% по количеству	% по массе	Частота встречаемости, %	% по количеству	% по массе	Частота встречаемости, %
PROTOZOA (простейшие)						
Кл. Sarcodina (саркодовые)						
Отр. Testacida (раковинные амёбы)						
<i>Diffugia corona</i> (Wallich, 1864)	3,1	+	14,3	–	–	–
<i>Cyclopyxis penardi</i> (Deflandre, 1929)	2,0	–	14,3	–	–	–

Продолжение табл.

Организмы	Пескарь			Гольян		
	% по количеству	% по массе	Частота встречаемости, %	% по количеству	% по массе	Частота встречаемости, %
Кл. Rotatoria (коловратки)						
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejskiet Zacharias,1893)	4,6	0,013	28,6	–	–	–
<i>Lecane luna</i> (O. F. Müller, 1776)	2,9	0,026	14,3	–	–	–
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	3,6	0,002	14,3	–	–	–
<i>Scaridium longicaudum</i> (O. F. Müller, 1776)	1,6	0,005	14,3	–	–	–
<i>Mytilina crassipes</i> (Luck,1912)	1,6	0,019	14,3	–	–	–
<i>Euchlanis dilatata</i> (Ehrenberg,1832)	4,6	0,019	28,8	–	–	–
Кл. Oligochaeta (малощетинковые черви)						
Отр. Naidomorpha						
Сем. Naididae	+	+	71,4	+++*	++	50,0
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus,1767)						
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruithuisen, 1828)						
<i>Nais sp.</i>						
Сем. Tubificidae	–	–	–	+	+	12,5
Отр. Lumbricomorpha						
Сем. Lumbriculidae	–	–	–	1,8	1,4	12,5
<i>Lumbriculus variegatus</i> (O. F. Müller, 1773)						
Кл. Hirudinei (пиявки)						
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus,1758)	1,25	0,69	14,3	–	–	–
Кл. Crustacea (ракообразные)						
П/кл. Ostracoda (ракушковые)						
Сем. Cypridae	8,85	0,57	42,8	–	–	–
П/кл. Branchiopoda – листоногие						
Отр. Cladocera (ветвистоусые)						
<i>Alona quadrangularis</i> (O. F. Müller, 1773)	0,5	0,34	14,3	0,8	0,1	12,5
<i>Camptocercus sp.</i>	0,3	0,20	28,6	2,1	0,2	12,5
<i>Pleuroxus sp.</i>	0,5	0,24	14,3	0,1	0,1	12,5
П/кл. Copepoda (веслоногие)						
Отр. Cyclopoidae						
<i>Eucyclops sp.</i>	1,3	0,34	14,3	–	–	–
Кл. Arachnoidea (паукообразные)						
Отр. Acariformes – клещи						
Сем. Hydrachnidae						
<i>Нимфа клеща</i>	1,3	0,27	28,6	3,6	4,0	12,5
Кл. Insecta (насекомые)						
Отр. Diptera (двукрылые)						
Сем. Chironomidae						
П/сем. Diamisinae						
<i>Potthastia gaedii</i> (Meigen,1838)	1,5	1,7	14,3	–	–	–
<i>Protanypus sp.</i>	4,2	8,48	42,8	–	–	–
П/сем. Orthoclaadiinae						
<i>Diamesa insignipes</i> (Kieffer,1908)	1,5	3,0	14,3	–	–	–
<i>Orthocladus frigidus</i> (Zetterstedt,1840)	1,9	1,0	14,3	–	–	–
<i>Metriocnemus terrester</i> (Pagast,1941)	3,7	4,0	14,3	–	–	–
<i>Symposiocladius lignicola</i> (Kieffer,1915)	1,5	1,6	14,3	–	–	–
<i>Krenosmittia sp.</i>	3,4	2,3	28,6	–	–	–
<i>Hererotrissocladius sp.</i>	1,7	0,7	28,6	–	–	–
<i>Aricotopus lucens</i> (Zetterstedt,1840)	3,4	4,0	14,3	–	–	–
<i>Orthocladus sp.</i>	1,9	3,0	14,3	2,4	4,0	37,5
<i>Orthocladus gr. saxicola</i> (Kieffer,1911)	–	–	–	4,1	6,2	37,5
<i>Cricotopus gr. bicinctus</i> (Meigen, 1818)	–	–	–	8,8	12,6	25,0
<i>Limnochironomus gr. nervosus</i> (Staeger, 1893)	–	–	–	5,3	15,6	25,0
<i>Cricotopus sp.</i>	–	–	–	2,9	2,3	12,5
<i>Paratrichocladius sp.</i>	–	–	–	0,6	6,3	12,5
П/сем. Chironominae						
Триба Tanitarsini						
<i>Cladotanytarsus gr. mancus</i> (Walker, 1856)	1,5	2,1	14,3	6,4	20,4	37,5
<i>Куколки, линяющие на имаго</i>	–	–	–	1,2	2,8	12,5
<i>Tanitarsus sp.</i>	1,1	0,7	28,6	–	–	–
<i>Tanitarsus gr. Gregarious</i> (Kieffer,1909)	–	–	–	2,4	0,8	12,5
П/сем. Tanytopodinae						
<i>Aspectrotanytus trifascipennis</i> (Zetterstedt,1838) – синоним <i>Anatopynia trifascipennis</i>	4,2	6,5	42,8	–	–	–
<i>Ablabesmyia sp.</i>	0,6	0,6	28,6	–	–	–
Сем. Ephydriidae (мухи-береговушки)						
<i>Notiphyla nigricornis</i> (Stenhammar, 1844)	2,6	1,5	14,3	0,6	0,5	12,5
<i>Scatella paludum</i> (Meigen,1830)	7,6	7,4	57,1	2,9	0,2	12,5
<i>Eloephila maculate</i> (Meigen,1804)	4,1	3,8	14,3	–	–	–

Окончание табл.

Организмы	Пескарь			Гольян		
	% по количеству	% по массе	Частота встречаемости, %	% по количеству	% по массе	Частота встречаемости, %
П/отр. Nematocera (длинноусые двукрылые) Сем. Limoniidae (комары болотницы, или луговики)	3,75	3,46	42,8	–	–	–
П/сем. Pedicinae <i>Dicranota claripennis</i>	0,4	0,4	14,3	–	–	–
Сем. Simuliidae (мошки) <i>Metacnephia sp.</i>	3,75	3,46	28,6	12,9	10,0	37,5
Сем. Ceratopogonidae (мокрецы) <i>Probezzia seminigra</i> (Panzer, 1798)	1,2	7,3	14,3	0,6	2,4	12,5
<i>Dasyhelea sp.</i>	0,8	4,8	14,3	–	–	–
<i>Bezzia sp.</i>	1,8	11,0	28,6	–	–	–
Отр. Ephemeroptera (по денки) Сем. Baetidae <i>Baetis vernus</i> (Curtis, 1834)	2,6	5,22	28,6	2,4	10,1	62,5
Отр. Trichoptera (ручейники) Сем. Polycentropodidae	1,4	10,84	14,3	–	–	–
Диатомовые водоросли: <i>Pinnularia, Nitzschia, Navicula</i>	++		57,1	+		18,2
Нитчатые водоросли	+		14,3	–		–

* (+) – отмечены в питании.

** (++) – очень много в пищевом комке рыб.

Такое разнообразие видов личинок хирономид, обнаруженных в питании сеголетков рыб, свидетельствует о том, что в пределах небольшого участка реки, где производили отлов молоди, имеет место значительная неоднородность среды обитания для данной группы организмов. Различные грунты и глубины, наличие перекатов и выхода грунтовых вод, различные скорости течения и степень зарастания макрофитами способствуют образованию в речных экосистемах нескольких, иногда и большого количества биоценозов, различающихся составом и обилием их населения [26], а также распределением гидробионтов на микробиотопах. Все это обуславливает характер перемещения и питания молоди рыб.

Ввиду отсутствия необходимых данных по видовому составу и экологии бентоса в р. Кесьма мы использовали публикации по эколого-фаунистическим характеристикам личинок хирономид и некоторых других организмов, в пределах их ареалов, населяющих различные биотопы сопоставимых речных экосистем. В реках Южного Урала, например на каменистых грунтах, обычны хирономиды *Cladotanytarsus gr. mancus*, *Microtendipes pedellus* и *Cricotopus algarum*. На таких же биотопах наиболее часто встречается *Orthocladius saxicola*, в условиях выраженной проточности на каменистом грунте – *Diamesa insignipes*. При этом наиболее заселены личинками хирономид твердые грунты – каменистые, каменисто-галечные и галечные (от 24 до 46 форм). Видовой состав заиленных биотопов беднее, всего 9–15 видов [27]. В составе зообентоса родниковых ручьев и малых рек Урала и Предуралья (Пермское Прикамье) отмечены личинки мошек (сем. Simuliidae), комаров-болотниц (сем. Limoniidae) *Dicranota*; хирономиды – *Acricotopus lucens*, *Potthastia gaedii* *Potthastia gaedii*; виды родов *Metrocnemus*, *Krenosmittia* *Diamesa*; по денки – *Baetis vernus*, *B. scambus*; личинки двукрылых *Dicranota*; водяные клещи *Hydracarina* *Hydracarina* и ракушковые раки *Ostracoda*. Из малощетинковых червей *Lumbriculus variegatus*, *Limnodrilus sp.* (сем. Tubificidae) и неидентифицированные представители семейства *Naididae* [28]. Подобный список организмов бентоса, обитающих в малых реках и родниковых ручьях бассейна Средней и Нижней Волги, Западной Камчатки и Магаданской области, Клиско-Дмитровской гряды, холодноводных водотоков Северного Кавказа и Кабардино-Балкарии, малых рек бассейна оз. Севан, представлен в работах [20–25, 29–31].

Обзор этих материалов и анализ видового состава кормовых объектов, обнаруженных в питании сеголетков пескаря и гольяна, свидетельствуют о том, что в р. Кесьма бентосные организмы представлены типичными обитателями холодноводных водоемов и малых рек с родниковым питанием, а их распределение по биотопам соответствует особенностям их биологии.

Личинки хирономид, обнаруженные в питании пескаря, отличаются от таковых у гольяна. Это отличие выражается, прежде всего, в том, что в большинстве своем они представляют п/сем.

Diamisinae и п/сем Orthoclaadiinae (50 %). В речных экосистемах хирономиды из этих семейств заселяют биотопы в зонах с ярко выраженным течением [20]. Живут в холодноводных потоках, в местах выхода грунтовых вод (*Protanypus sp.*), на перекатах – в смачиваемых водой моховых подушках и на камнях (*P. gaedii*, *Metriocnemus terrester*, *Krenosmittia sp.*, *D. insignipes*), в обрастаниях холодноводных ручьев (*Orthocladus frigidus*, *Heterotrissocladius sp.*), в иле холодных водотоков (*A. lucens*), минируют гниющую древесину в холодноводных ручьях (*Symposiocladius lignicola*).

Приуроченность пескаря к поиску пищи в местах с ярко выраженным течением объясняется особенностями его биологии. Главное условие его существования – это чистая вода с достаточным количеством растворенного в ней кислорода [32–34]. Все то, что создает турбулентность водного потока, а следовательно, перемешивание воды с воздухом, обогащает воду кислородом. Это речные перекаты на отмелях с каменистым грунтом, различные крупные предметы в русле, например, остатки упавших деревьев, крупные камни и другие предметы. Помимо благоприятного кислородного режима, плотность населения на относительно мелководных галечных перекатах значительно выше, чем на песчано-галечных заиленных песках. Численность и биомасса кормовых объектов составляет 24, тыс. экз./м²; 15,09 г/м² и 8,2 тыс. экз./м²; 7,89 г/м² соответственно [21].

Помимо реофильных видов личинок хирономид, на таких биотопах обитают и другие организмы, также используемые пескарем в пищу. Например, личинки мошек из сем. Simuliidae. Все этапы их развития протекают в текучей воде. Яйца приклеиваются самками к листьям и стеблям растений, камням и другим предметам, погруженным в воду. Значительные скопления этих личинок наблюдаются на поверхности камней мелководных галечных перекатов [30]. Несмотря на то, что значение этих личинок в питании пескаря невелико и составляет всего 3,46 % массы пищевого комка, само их присутствие в пищеварительных трактах указывает на то, что сеголетки в поисках кормовых объектов заходят на данный биотоп.

У гольяна в питании отмечены хирономиды, которые также являются представителями п/сем. Orthoclaadiinae, однако их места обитания не совпадают с таковыми у ортокладиин, обнаруженных в питании пескаря. Это обитатели песчаных и каменистых грунтов (*Cricotopus gr. bicinctus*), живут в обрастаниях водорослей прибойной зоны рек и ручьев (*Or. gr. saxicola*, *Orthocladus sp.*), на заиленно-галечных биотопах (*Limnochironomus gr. nervosus*), в обрастаниях камней и на заиленных песках (*Cricotopus sp.*), некоторые из них обитатели родников в ручьях и холодноводных малых реках (*Paratrichocladus sp.*). Потребление гольяном литоральных форм личинок хирономид, обитающих на песчаных и заиленных грунтах, в десятки раз превышает их значение у пескаря.

Обращает на себя внимание тот факт, что у гольянов количество хирономид из п/сем. Orthoclaadiinae, обитающих на песчаных и заиленно-галечных биотопах, достаточно значительно. В одном пищевом комке гольяна количество *C. bicinctus*, *L. gr. nervosus* и *Or. gr. saxicola* составляло 15, 9 и 7 экземпляров соответственно, при частоте встречаемости этих хирономид 25 и 37 %. Это означает, что каждый 3-й или 4-й сеголеток гольяна в поисках объектов питания посетил эти биотопы. Доля указанных хирономид в массе пищевого комка составила 34,4 %. У молоди пескаря эти организмы в питании не были отмечены.

Определенным показателем распределения молоди пескаря и гольяна на биотопах р. Кесьма является использование ими малощетинковых червей (*Oligochaeta*) в качестве кормовых объектов. Эти беспозвоночные были отмечены в пищевых комках и пескаря, и гольяна. Разница заключалась лишь в том, что у пескаря олигохеты имели статус случайных компонентов питания, даже при достаточно высокой частоте их встречаемости, т. к. присутствовали в составе пищи в незначительном количестве (единичные находки щетинок олигохет). В то же самое время у некоторых особей гольяна пищеварительный тракт был буквально забит остатками переварившихся червей из сем. Naididae. Вместе с ними находились диатомовые водоросли и ветвистоусые ракообразные. Помимо наидид в пище гольяна было обнаружено некоторое количество щетинок червей из другого семейства – Tubificidae. Исходя из того, что данные организмы обитают на поверхности илистых, песчаных и каменистых грунтов, а также в водорослевых обрастаниях зарослей макрофитов, и учитывая характер распределения и значение в питании ортокладиин, обнаруженных в пищеварительных трактах гольяна, можно судить об особенностях перемещения и распределения сеголетков этого вида рыб по отдельным биотопам в поисках кормовых объектов.

Нельзя, однако, даже и предполагать, что зоны поисков пищевых организмов у сеголетков пескаря и голяна не пересекаются и не совпадают. Об этом свидетельствует тот факт, что в питании сеголетков обоих видов отмечены одни и те же представители макрозообентоса, обитающие на определенных биотопах. Это хирономида *C. gr. mancus*, личинка мухи-береговушки *Scatella paludum*, личинки мошек из сем. Simuliidae и другие амфибионты. Важное значение при этом имеет показатель соотношения массы этих организмов в пищевом комке рыб. У пескаря доля хирономиды *C. gr. mancus* в общей массе пищевого комка составляет 2,1 %, у голяна – 20,4 %. Личинки мухи-береговушки – у пескаря 7,4 %, у голяна 0,2 %. Личинки мошек – у пескаря 3,46 %, у голяна 10,0 %. На основании этих данных можно предполагать, что хотя сеголетки пескаря и голяна и заходят на биотопы, где обитают указанные виды личинок водных насекомых, рыбы не задерживаются на них и не используют их как зону нагула в одинаковой степени. Это можно рассматривать как пример территориального поведения молоди рыб в поисках микробиотопов, на которых, возможно, требования к среде обитания молоди рыб совпадают с таковыми у их потенциальных жертв. Так, личинки двукрылых насекомых мухи-береговушек *S. paludum*, хирономиды *D. insignipes* и *M. terrester*, составляющие вместе 1/6 часть массы пищевого комка у пескаря, в большинстве случаев живут в скоплениях нитчатых водорослей, где и питаются фитопланктоном. Здесь же проводят темное время суток и сами сеголетки, спасаясь от хищников. А оксифильные формы личинок амфибиотических насекомых, такие как *P. gaedii* и *O. frigidus*, являются представителями сообщества перекастов и отмечены только в питании пескаря, у которого требования к качеству воды по этому параметру высоки.

Заключение

Из анализа результатов исследования следует, что у молоди пескаря и голяна состав кормовых организмов, входящих в рацион питания, значительно различается. Особенно заметны эти различия при анализе потребления сеголетками личинок хирономид. Эти различия обусловлены как особенностями биологии отдельных видов этой группы беспозвоночных, так и характером перемещения молоди рыб на биотопах. При выборе индивидуальных кормовых территорий молодью пескаря и голяна показатель разнообразия и обилия населения на них, как выяснилось, не всегда играет решающую роль. Вероятно, более важное значение имеет совпадение экологических предпочтений потребителя и его кормовых объектов, определяющих типологическую приуроченность каждого из них. Поэтому биотопы, населенные относительно многочисленными видами беспозвоночных с высокой средней численностью и биомассой бентоса, являлись зонами нагула сеголетков пескаря, исходя из состава потребленных им личинок хирономид, не использовались в этом статусе сеголетками голяна. Это объясняет тот факт, что при почти полном совпадении количественных характеристик значимости личинок амфибиотических насекомых в питании обоих видов молоди рыб (94,4 % массы пищевого комка у пескаря и 91,4 % у голяна) показатель степени пищевого сходства у них достаточно низкий (по всему спектру потребления личинок амфибиотических насекомых СП-коэффициент равен 16,9; отдельно по личинкам хирономид – 5,1).

На основании данного исследования были определены, с достаточной степенью вероятности, границы нагульных биотопов молоди обыкновенного пескаря и обыкновенного голяна в р. Кесьма и соотношение структурных зон, определяющих их «экологические ниши» на первом году жизни.

Немаловажное значение имеет и то, что составлен предварительный список беспозвоночных, обнаруженных в питании молоди рыб и, следовательно, обитающих в р. Кесьма, на которой никогда ранее не проводились гидробиологические исследования, а состав фауны личинок амфибиотических насекомых и других водных беспозвоночных был неизвестен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Schoener T. W. Field experiments on interspecific competition // *Amm. Nat.* 1983. Vol. 122. P. 240–285.
2. Loreau M. Competition in a carabid beetle community // *Oikos*. 1990. Vol. 58. P. 25–38.
3. Dawson N. A comparative study of the ecology of eight species of Fenland Carabidae (Coleoptera) // *J. Anim. Ecol.* 1965. Vol. 34. P. 299–314.
4. Hanski J., Koskela K. Niche relations among dung inhabiting beetles // *Oecologia (Berl.)*. 1977. Vol. 28. P. 201–203.

5. *Сергеева Т. К.* Трофические отношения, структура и механизм устойчивости сообществ хищных беспозвоночных: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 61 с.
6. *Стрельникова А. П.* Пространственно-временная организация многовидовых группировок личинок рыб с близкими экологическими потребностями в литоральной зоне Верхне-Волжских водохранилищ // Тез. докл. Всерос. конф., посв. 60-летию Ин-та систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, 15–22 сентября 2004 г.). Новосибирск: Изд-во ИСЭЖ РАН, 2004. С. 332.
7. *Стрельникова А. П., Стрельников А. С.* Структурная организация нагульных скоплений молоди рыб в литорали Рыбинского водохранилища // Материалы докл. XXVIII Междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» (Петрозаводск, 5–8 октября 2009 г.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 533–538.
8. *Коблицкая А. Ф.* Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Легк. и пищев. пром-сть, 1981. 208 с.
9. *Корякина О. И., Зиновьев Е. А.* Молодь рыб реки Сылвы в пределах «Предуралья» // «Молодые ученые и студенты – науке и производству»: тез. докл. на конф. сов. мол. ученых и сов. НИРС Перм. гос. ун-та. Пермь, 1996. С. 113–114.
10. *Бознак Э. И., Зиновьев А. И.* К анализу кадастра бассейна реки Вычегды // Материалы 13-й Респ. науч. конф. мол. ученых Коми (Сыктывкар, 1997). Сыктывкар, 1997. С. 88–89.
11. *Стольников И. А., Стрельникова А. П., Жгарева Н. Н., Шляпкин И. В.* Размерно-массовая характеристика и питание молоди обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) в притоках Рыбинского водохранилища // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Сер.: Рыбное хозяйство. 2016. № 2. С. 15–23.
12. *Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях.* М.: Наука, 1974. 254 с.
13. *Мордохай-Болтовской Ф. Д.* Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона // Тр. проблем. и темат. совещ. 1954. Вып. 2. С. 223–241.
14. *Шорыгин А. А.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 268 с.
15. *Кутикова Л. А.* Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Планктон, бентос. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 648 с.
16. *Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий:* в 6 т. / под общ. ред. С. Я. Цалолыхина. СПб.: Наука, 1997. 440 с. Т. 3: Паукообразные. Низшие насекомые. 440 с.
17. *Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий:* в 6 т. / под общ. ред. С. Я. Цалолыхина. СПб.: Наука, 1999. Т. 4: Высшие насекомые. Двукрылые. 998 с.
18. *Марченко Е. А.* Комары-звонцы (Chironomidae) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. (Высшие насекомые. Двукрылые) / под общ. ред. С. Я. Цалолыхина. СПб.: Наука, 1999. С. 235; 712–713.
19. *Панкратова В. Я.* Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae). Л.: Наука, 1983. 296 с.
20. *Зинченко Т. Д.* Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек Средней и Нижней Волги: атлас. Тольятти: Кассандра, 2011. 258 с.
21. *Есин Е. В.* Структура населения и условия обитания рыб типичной малой реки западной Камчатки: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 296 с.
22. *Арефина Т. И., Иванов П. Ю., Кочарина С. Л., Лафер Г. Ш., Макаренко М. А., Тесленко В. А., Тиунова Т. М., Хаменкова Е. В.* Фауна водных насекомых бассейна реки Тауй (Магаданская область) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 2. С. 45–60.
23. *Чертопруд М. В.* Фауна макробентоса малых рек Клиньско-Дмитровской гряды // Биология внутренних вод. 2002. № 3. С. 16–24.
24. *Дементьев М. С.* Предварительная сводка видов водных беспозвоночных животных Центрального Предкавказья (Северный Кавказ) и прилегающих горных территорий // Успехи современного естествознания. 2015. № 6. С. 102–118.
25. *Якимов А. В., Львов В. Д., Ерижиков А. Л., Катаев С. В., Тезаев Р. Т., Немно Е. В.* Об особенностях биологии комара-звонца (*Diamesa insignipes*, Kieffer, 1908: Chironomidae) из водных экосистем Кабардино-Балкарии // Материалы XI Всерос. науч. конф. с междунар. участием «Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран» (27–29 апреля 2015 г.). Владикавказ: Изд-во СОГУ, 2015. С. 132–134.
26. *Мордохай-Болтовской Ф. Д.* Особенности водных биогеоценозов и методов их изучения // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 5–9.
27. *Боев В. Г.* Эколого-фаунистический обзор личинок хирономид водоемов Южного Урала: сб. науч. тр. Екатеринбург: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН 1997. С. 115–118.
28. *Паньков Н. Н., Крашенинников А. Б.* Зообентос родников Урала и Предуралья (Пермское Прикамье) // Вестн. Перм. ун-та. 2012. Вып. 1. С. 18–24.
29. *Чебанова В. В.* Бентос лососевых рек Камчатки: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2008. 49 с.

30. Качварян Е. А., Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В., Арутюнова Л. Д. Экологические особенности донных сообществ малых рек бассейна оз. Севан (рр. Масрик, Аргичи) // Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем: тез. докл. Всерос. конф. с междунар. участием (Тольятти, 5–8 сентября 2011 г.). Тольятти: Кассандра, 2011. С. 81–82.

31. Балушкина Е. В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука, 1987. 179 с.

32. Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyrpinoidei и Siluroidei) // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. 1949. Вып. 1. С. 5–531.

33. Никольский Г. В. Частная ихтиология. М.: Высш. шк., 1971. 471 с.

34. Сабанеев Л. П. Жизнь и ловля пресноводных рыб. М.: Авеонт, 2006. 570 с.

Статья поступила в редакцию 26.04.2018

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Стрельникова Александра Павловна – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова Российской академии наук; канд. биол. наук; старший научный сотрудник лаборатории экологии рыб; strela@ibiw.yaroslavl.ru.

Жгарева Нина Николаевна – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова Российской академии наук; научный сотрудник лаборатории экологии беспозвоночных; zhgareva@ibiw.yaroslavl.ru.

Шляпкин Игорь Викторович – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова Российской академии наук; научный сотрудник лаборатории экологии рыб; shiv@ibiw.yaroslavl.ru.



A. P. Strelnikova, N. N. Zhgareva, I. V. Shlyapkin

SPLITTING OF TROPHIC NICHE IN UNDERYEARLINGS OF MINNOW *PHOXINUS PHOXINUS* (L.) AND GUDGEON *GOBIO GOBIO* (L.) SHARING THE SAME HABITAT

Abstract. The article gives the results of determining feeding spectra of underyearlings of minnow (*Phoxinus phoxinus* (L.)) and gudgeon (*Gobio gobio* (L.)) living in the middle flow of the river Kes'ma (tributary of Rybinsk reservoir), as well as limits of feeding biotopes of their juveniles and proportion of structural zones determining their ecological niches at the first year of life. Analysis of similarity and distinction of food composition consumed by fry of both fish species utilizing common foraging resources in the process of sharing the same habitat was performed. It was shown that diet of gudgeon fry is more diverse, compared to minnow fry. Gudgeon was found to forage on invertebrates belonging to seven classes while minnow's diet comprised representatives of four classes. Food objects common for both fish species were oligochaetes and larvae of amphibiotic insects. Chironomid larvae dominated in the food of both fish species. This can be observed in both the frequency of occurrence of these food items in the digestive tract (100%), as well as in the indices of its mass in the boluses. Species composition of chironomid larvae found in the food of gudgeon and minnow was significantly different. These differences are conditioned by both the biological features of single species such as their confinement to certain micro-habitats as well as the foraging behavior of fish fry. Because of current lack of hydrobiological research in the Kes'ma river, the prelist of invertebrates found in dietary intake of fish fry of the local habitat is considered to have a great practical value.

Key words: trophic links, foraging, food items, biological characteristics, habitats, bolus weight.

REFERENCES

1. Schoener T. W. Field experiments on interspecific competition. *Amm. Nat.*, 1983, vol. 122, pp. 240-285.
2. Loreau M. Competition in a carabid beetle community. *Oikos*, 1990, vol. 58, pp. 25-38.

3. Dawson N. A comparative study of the ecology of eight species of Fenland Carabidae (Coleoptera). *J. Anim. Ecol.*, 1965, vol. 34, pp. 299-314.
4. Hanski J., Koskela K. Niche relations among dung inhabiting beetles. *Oecologia (Berl.)*, 1977, vol. 28, pp. 201-203.
5. Sergeeva T. K. *Troficheskie otnosheniia, struktura i mekhanizm ustoiichivosti soobshchestv khishchnykh bespozvonochnykh: avtoreferat dis. ... d-ra. biol. nauk* [Trophic relations, structure and mechanism of stable communities of predatory invertebrates: Diss. Abstr. ... Doct.Biol.Sci.]. Moscow, 1994. 61 p.
6. Strel'nikova A. P. Prostranstvenno-vremennaia organizatsiia mnogovidovykh gruppirovok lichinok ryb s blizkimi ekologicheskimi potrebnoostiami v litoral'noi zone Verkhne-Volzhsikh vodokhranilishch [Time-space organization of multispecies groups of fish larvae with similar ecological needs in littoral zone of the upper Volga reservoirs]. *Tezisy dokladov Vserossiiskoi konferentsii, posviashchennoi 60-letiiu Instituta sistematiki i ekologii zhivotnykh SO RAN (Novosibirsk, 15–22 sentiabria 2004 g.)*. Novosibirsk: Izd-vo ISiEZh RAN, 2004. P. 332.
7. Strel'nikova A. P., Strel'nikov A. S. Strukturnaia organizatsiia nagul'nykh skopenii molodi ryb v litali Rybinskogo vodokhranilishcha [Structural organization of fattening stocks of fish juveniles in the littoral zone of the Rybinsk water reservoir]. *Materialy dokladov XXVSh Mezhdunarodnoi konferentsii «Biologicheskie resursy Belogo moria i vnutrennikh vodoemov Evropeiskogo Severa» (Petrozavodsk, 5–8 oktiabria 2009 g.)*. Petrozavodsk, KarNTs RAN, 2009. Pp. 533-538.
8. Koblitkaia A. F. *Opredelitel' molodi presnovodnykh ryb* [Determinant of fresh water fish juveniles]. Moscow, Legkaia i pishchevaia promyshlennost' Publ., 1981. 208 p.
9. Koriakina O. I., Zinov'ev E. A. Molod' ryb reki Sylvy v predelakh «Predural'ia» [Fish juveniles of the Sylva river in the Urals region]. *«Molodye uchenye i studenty – nauke i proizvodstvu»: tezisy dokladov na konferentsii sovremennykh molodykh uchenykh i NIRS Permskogo gosudarstvennogo universiteta*. Perm', 1996. Pp. 113-114.
10. Boznak E. I., Zinov'ev A. I. K analizu kadastra basseina reki Vychehdy [To analysis of cadaster of the Vychehda river basin]. *Materialy 13-i Respublikanskoi nauchnoi konferentsii molodykh uchenykh Komi (Syktyvkar, 1997)*. Syktyvkar, 1997. Pp. 88-89.
11. Stolbunov I. A., Strel'nikova A. P., Zhgareva N. N., Shliapkin I. V. Razmerno-massovaia kharakteristika i pitanie molodi obyknovennogo gol'iana Phoxinus phoxinus (L.) v pritokakh Rybinskogo vodokhranilishcha [Size/mass characteristic and nutrition of minnow (phoxinus phoxinus (L.) in tributaries of the Rybinsk reservoir]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khoziaistvo*, 2016, no. 2, pp. 15-23.
12. *Metodicheskoe posobie po izucheniiu pitaniia i pishchevykh otnoshenii ryb v estestvennykh usloviakh* [Teaching guidebook on studying nutrition and food relations of fish in natural conditions]. Moscow, Nauka Publ., 1974. 254 p.
13. Mordukhai-Boltovskoi F. D. Materialy po srednemu vesu vodnykh bespozvonochnykh basseina Dona [Data on average weight of water invertebrates of the Don basin]. *Trudy problemnykh i tematicheskikh soveshchani*, 1954, iss. 2, pp. 223-241.
14. Shorygin A. A. *Pitanie i pishchevye vzaimootnosheniia ryb Kaspiiskogo moria* [Nutrition and food relations of fish in the Caspian Sea]. Moscow, Pishchepromizdat, 1952. 268 p.
15. Kutikova L. A. *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Evropeiskoi chasti SSSR. Plankton, bentos* [Determinant of fresh water invertebrates of the European part of the USSR. Plankton, benthos]. Leningrad, Gidrometeoizdat, 1977. 648 p.
16. *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii. V 6 t.* [Determinant of fresh water invertebrates of Russia and neighboring territories]. Pod obshechi redaktsiei S. Ia. Tsalolikhina. Saint-Petersburg, Nauka Publ., 1997. Vol. 3: Paukoobraznye. Nizshie nasekomye. 440 p.
17. *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii. V 6 t.* [Determinant of fresh water invertebrates of Russia and neighboring territories] Pod obshechi redaktsiei S. Ia. Tsalolikhina. Saint-Petersburg, Nauka Publ., 1999. Vol. 4: Vysshie nasekomye. Dvukrylye. 998 p.
18. Marchenko E. A. Komary-zvontsy (Chironomidae) [Midge-gnats (Chironomidae)]. *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii / Pod obshechi redaktsiei S. Ia. Tsalolikhina. T. 4. (Vysshie nasekomye. Dvukrylye)*. Saint-Petersburg, Nauka Publ., 1999. Pp. 235; 712-713.
19. Pankratova V. Ia. *Lichinki i kukolki komarov podsemeistva Chironominae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae)* [Subfamily Chironominae larvae and gnat wiggle-tails of the USSR fauna]. Leningrad, Nauka Publ., 1983. 296 p.
20. Zinchenko T. D. *Ekologo-faunisticheskaia kharakteristika khironomid (Diptera, Chironomidae) malykh rek Srednei i Nizhnei Volgi: atlas* [Ecological and faunistical characteristic of chironomids (Diptera, Chironomidae) of small rivers of the middle and lower Volga: atlas]. Tol'iatti, Kassandra Publ., 2011. 258 p.
21. Esin E. V. *Struktura naseleniia i usloviia obitaniia ryb tipichnoi maloi reki zapadnoi Kamchatki: avtoreferat dis. ... kand. biol. nauk* [Structure of fish population and habitat of a typical small river of the west Kamchatka: Diss. Abstr. ... Cand.Biol.Sci.]. Moscow, 2008. 296 p.
22. Arefina T. I., Ivanov P. Iu., Kocharina S. L., Lafer G. Sh., Makarchenko M. A., Teslenko V. A., Tiunova T. M., Khamenkova E. V. Fauna vodnykh nasekomykh basseina reki Tau (Magadanskaia oblast') [Fauna of wa-

ter insects of the Tauy river basin (Magadan region)]. *Chteniia pamiati Vladimira Iakovlevicha Levanidova*. Vladivostok, Dal'nauka Publ., 2003. Iss. 2, pp. 45-60.

23. Chertoprud M. V. Fauna makrobentosa malykh rek Klinsko-Dmitrovskoi griady [Macrobenthos fauna of small rivers of the Klinsky-Dmitrovsky range]. *Biologiya vnutrennikh vod*, 2002, no. 3, pp. 16-24.

24. Dement'ev M. S. Predvaritel'naia svodka vidov vodnykh bespozvonochnykh zhyvotnykh Tsentral'nogo Predkavkaz'ia (Severnyi Kavkaz) i prilagaiushchikh gornykh territorii [Prelist of water invertebrate species of the Central part of the Caucasus (Northern Caucasus) and neighboring mountain areas]. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniia*, 2015, no. 6, pp. 102-118.

25. Iakimov A. V., L'vov V. D., Erizhokov A. L., Kataev S. V., Tegaev R. T., Nemno E. V. Ob osobennostiakh biologii komara-zvontsa (*Diamesa insignipes*, Kieffer, 1908: Chironomidae) iz vodnykh ekosistem Kabardino-Balkarii [On specific biologic features of midge-gnat (*Diamesa insignipes*, Kieffer, 1908: Chironomidae) from water ecosystems of Kabardino-Balkaria]. *Materialy XI Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem «Aktual'nye problemy ekologii i sokhraneniia bioraznoobraziia Rossii i sopredel'nykh stran» (27–29 aprelia 2015 g.)*. Vladikavkaz, Izd-vo SOGU, 2015. Pp. 132-134.

26. Mordukhai-Boltovskoi F. D. Osobennosti vodnykh biogeotsenozov i metodov ikh izucheniia [Peculiarities of water biogeocenoses and methods of their studies]. *Metodika izucheniia biogeotsenozov vnutrennikh vodoemov*. Moscow, Nauka Publ., 1975. Pp. 5-9.

27. Boev V. G. *Ekologo-faunisticheskii obzor lichinok khironomid vodoemov Iuzhnogo Urala: sbornik nauchnykh trudov* [Ecological faunistic review of chironomid larvae in water bodies of the Southern Urals: collection of works]. Ekaterinburg, In-t ekologii rastenii i zhyvotnykh UrO RAN, 1997. Pp. 115-118.

28. Pan'kov N. N., Krashennnikov A. B. Zoobentos rodnikov Urala i Predural'ia (Permskoe Prikam'e) [Zoo benthos of water springs of the Urals and the Cis-Ural region]. *Vestnik Permskogo universiteta*, 2012, iss. 1, pp. 18-24.

29. Chebanova V. V. *Bentos lososevykh rek Kamchatki: avtoreferat dis. ... d-ra biol. nauk* [Benthos of salmon rivers of Kamchatka: Diss. Abstr. ... Doct. Biol.Sci.]. Moscow, 2008. 49 p.

30. Kachvarian E. A., Zinchenko T. D., Golovatiuk L. V., Arutiunova L. D. Ekologicheskie osobennosti donnykh soobshchestv malykh rek basseina oz. Sevan (rr. Masrik, Argichi) [Ecological features of bottom communities of small rivers of Lake Sevan basin (the Masrik, Argichy)]. *«Ekologiya malykh rek v XXI veke: bioraznoobrazie, global'nye izmeneniia i vosstanovlenie ekosistem»: tezisy dokladov Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem (Tol'iatti, 5–8 sentiabria 2011 g.)*. Tol'iatti: Cassandra Publ., 2011. Pp. 81-82.

31. Balushkina E. V. *Funktional'noe znachenie lichinok khironomid v kontinental'nykh vodoemakh* [Functional importance of chironomid larvae in continental water bodies]. Leningrad, Nauka Publ., 1987. 179 p.

32. Kryzhanovskii S. G. Ekologo-morfologicheskie zakonomernosti razvitiia karpovykh, v'iunovykh i somovykh ryb (Cyprinoidei i Siluroidei) [Ecologic and morphologic regularities of breeding carp, loach and cat-fish (Cyprinoidei i Siluroidei)]. *Trudy Instituta morfologii zhyvotnykh AN SSSR*, 1949, iss. 1, pp. 5-531.

33. Nikol'skii G. V. *Chastnaia ikhtiologiya* [Private ichthyology]. Moscow, Vysshiaia shkola Publ., 1971. 471 p.

34. Sabaneev L. P. *Zhizn' i lovliia presnovodnykh ryb* [Fresh water fish life and catches]. Moscow, Aveont Publ., 2006. 570 p.

The article submitted to the editors 26.04.2018

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Strelnikova Alexandra Pavlovna – Russia, 152742, Yaroslavl region, Borok; Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences; Candidate of Biology; Senior Researcher of the Laboratory of Fish Ecology; strela@ibiw.yaroslavl.ru.

Zhgareva Nina Nikolaevna – Russia, 152742, Yaroslavl region, Borok; Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences; Researcher of the Laboratory of Invertebrates Ecology; zhgareva@ibiw.yaroslavl.ru.

Shlyapkin Igor Viktorovich – Russia, 152742, Yaroslavl region, Borok; Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences; Researcher of the Laboratory of Fish Ecology; shiv@ibiw.yaroslavl.ru.

