

УДК 597.5(282.256.35)

ВИДОВОЙ СОСТАВ, ЧИСЛЕННОСТЬ И ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МОЛОДИ РЫБ ВОРОГОВСКОГО МНОГООСТРОВЬЯ (РЕКА ЕНИСЕЙ)

© 2024 г. Н. О. Яблоков¹, *, М. В. Ерёмкина¹, Н. И. Кислицина¹, Е. В. Дербинова¹

¹Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии – НИИЭРВ, Красноярск, Россия

*E-mail: noyablokov@mail.ru

Поступила в редакцию 13.10.2023 г.

После доработки 19.12.2023 г.

Принята к публикации 25.12.2023 г.

Представлены сведения о видовом составе, численности, особенностях питания и пищевых взаимоотношений молоди рыб Вороговского многоостровья (р. Енисей). Зарегистрировано 13 видов рыб, относящихся к четырём отрядам: лососеобразных (Salmoniformes), щукообразных (Esociformes), окунеобразных (Perciformes) и карпообразных (Cypriniformes). По численности и биомассе в уловах преобладала молодь карпообразных (елец *Leuciscus leuciscus*, пескарь *Gobio gobio*) и окунеобразных (окунь речной *Perca fluviatilis*). В пище молоди большей части видов преобладают организмы зообентоса. Молодь всех видов рыб характеризовалась высокими значениями упитанности и индексов наполнения желудочно-кишечных трактов, что свидетельствует об обеспеченности рыб исследованной акватории кормовыми ресурсами.

Ключевые слова: молодь рыб, видовой состав, питание, индекс пищевого сходства, Вороговское многоостровье, Енисей.

DOI: 10.31857/S0042875224050013 **EDN:** QZDONF

Река Енисей – одна из самых протяжённых и полноводных рек мира, представляющая собой естественную границу между Западной и Восточной Сибирью. Со второй половины XX века бассейн р. Енисей подвержен влиянию крупномасштабного гидростроительства, что обусловило перестройку термического и гидрологического режимов в русле реки (Куклин, 1999; Космаков и др., 2011). Наряду с действием комплекса антропогенных факторов (разработка россыпных месторождений, техногенное загрязнение вод, нерациональный рыбный промысел, случайная и преднамеренная интродукция чужеродных видов и другое) интенсивное гидростроительство послужило причиной качественных и количественных изменений в структуре ихтиоценов р. Енисей (Куклин, 1999; Гадинов, Долгих, 2008).

В условиях преобразований, происходящих в ихтиоценох р. Енисей, изучение районов (участков) реки, играющих ключевую роль в жизненном цикле рыб (нерестилища, зимовальные ямы, места нагула), имеет большое значение для сохранения биологического разнообразия и ра-

ционального управления промысловыми запасами водных биологических ресурсов. В системе р. Енисей одним из таких районов является Вороговское многоостровье (Подлесный, 1958; Белов, Заделёнов, 2011; Вышегородцев, Заделёнов, 2013).

Вороговское многоостровье – участок общей площадью 302.7 км², расположенный на 1600–1660 км от устья реки, является местом обитания и воспроизводства свыше 25 видов рыб, что определяет его высокую значимость для поддержания рыбных запасов р. Енисей (Белов, Заделёнов, 2011; Космаков и др., 2011). Акватория реки в пределах этого многоостровья представляет значительный интерес, учитывая наличие традиционных мест нереста, нагула и зимовки сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt, 1869 и стерляди *A. ruthenus* Linnaeus, 1758 (Заделёнов, 2007). Кроме того, в Вороговской системе островов расположены нерестилища полупроходных сиговых (Coregoninae): нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773), омуля арктического *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776)

и муксуна *C. muksun* (Pallas, 1814)), а также тайменя *Hucho taimen* (Pallas, 1773) и речного сига *C. lavaretus fluviatilis* Issatschenko, 1925 – видов с особым природоохранным статусом (Белов, Заделёнов, 2011). Обилие в районе исследований проток и заводей, характеризующихся низкими скоростями течения, значительной площадью мелководий и большим разнообразием грунтов, способствует отложению взвешенных наносов, в том числе органических веществ (Грезе, 1957). Это обеспечивает благоприятные условия для развития сообществ бентосных организмов – основных объектов питания молоди большинства видов рыб, населяющих бассейн р. Енисей (Вышегородцев, Заделёнов, 2013).

Необходимо отметить, что в открытой печати имеются только общие сведения о наличии нерестилищ и мест нагула рыб в районе Вороговских островов. Вместе с тем детальное представление о строении и функционировании этого уникального участка реки позволит уточнить его значение для естественного воспроизводства рыб в р. Енисей.

Цель нашей работы – оценить видовой состав молоди рыб в районе Вороговского многоостровья р. Енисей, проанализировать их пищевые взаимоотношения. Проведённые исследования – первая попытка изучить современное состояние водных биоресурсов системы Вороговских островов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

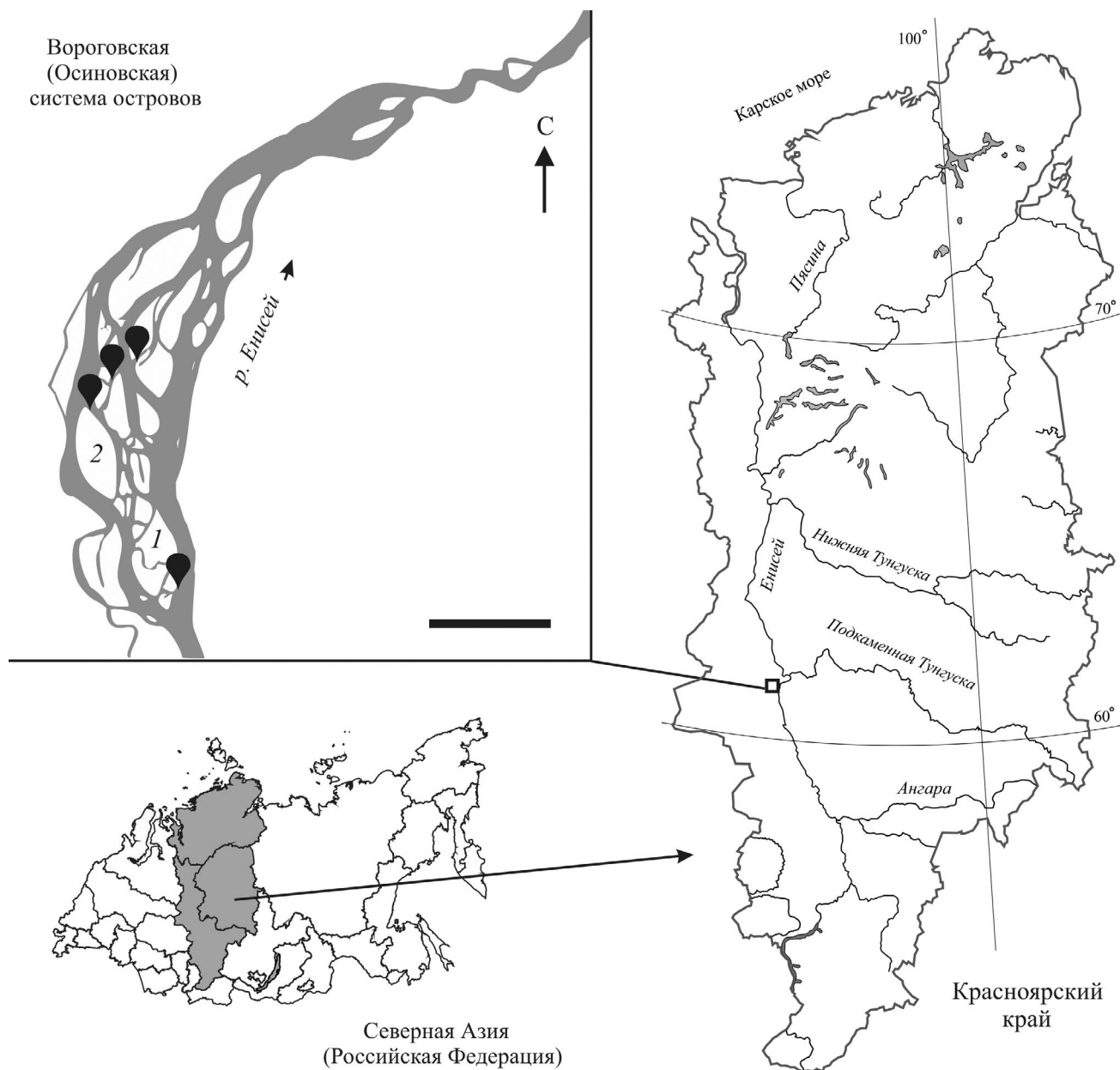
Молодь рыб отлавливали в районе островов Нижний Амбетов и Нижний Выгов (рисунок) 15.08.2020 г. с 13:00 до 16:00 мальковым неводом (длина 12 м, высота 1.5 м) с шагом ячеи 5 мм. Интегральная проба включала уловы четырёх притонений, охватывающих основные биотопы Вороговской системы островов (по одному в каждом биотопе): мелководный залив (курья), заросший высшей водной растительностью (61°15'53.52" с.ш., 89°32'34.78" в.д.); прибрежные зоны: у ухвостья острова (61°14'12.17" с.ш., 89°28'11.67" в.д.), в протоке (61°15'09.77" с.ш., 89°30'23.45" в.д.) и в русловой части р. Енисей (61°07'03.59" с.ш., 89°35'34.30" в.д.). Грунты на первых трёх участках песчаные с включениями детрита, на участке основного русла – галечно-песчаные. Глубины не превышали 2 м. Площадь обловов на каждом участке составляла ~0.25 га.

Численность и биомассу молоди рыб из уловов пересчитывали на единицу площади (га) в

соответствии с общепринятыми методиками (Сечин, 1990). Коэффициент уловистости малькового невода в расчётах не учитывали в связи с невозможностью его натурального определения по стандартной методике (выпуск меченых рыб в зону облова).

Пробы молоди рыб фиксировали на месте 9%-ным раствором формальдегида для последующего определения видового состава. Камеральную обработку ихтиологических проб и видовую идентификацию молоди рыб выполняли, руководствуясь пособиями Правдина (1966) и Петлиной и Романова (2004). Общую длину тела рыб измеряли с точностью до 1 мм, массу – с точностью до 0.01 г. Общий объём выборки молоди рыб составил 2112 экз. Видовые названия рыб приведены в соответствии с “Атласом пресноводных рыб России” (2003а, 2003б).

Исследование питания проводили в соответствии с “Руководством по изучению питания рыб ...” (1961). Всего проанализировано содержимое 223 желудочно-кишечных трактов (ЖКТ). Разделение содержимого ЖКТ по отделам пищеварительного тракта не проводили. Определяли общую массу пищевого комка, а также массу его отдельных компонентов. Качественный состав объектов питания выявляли под бинокулярным микроскопом МБС-10. Животные компоненты и одноклеточные водоросли перифитона определяли до вида или до таксона более высокого ранга с использованием определителей (Мануйлова, 1964; Левадная, 1986; Определитель ..., 1977, 1995, 1999, 2001). Современные наименования таксонов приведены согласно базе данных Национального центра биотехнологической информации, США (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>). Вычисляли частоту встречаемости (в %) кормовых объектов и общий индекс наполнения ЖКТ (в ‰). Значения компонентов в пище оценивали долями по массе (в %). Для выявления основного компонента питания применяли индекс относительной значимости (*IR*), который интегрирует встречаемость компонента и его долю в массе пищевого комка (Попова, Решетников, 2011). Для оценки сходства состава пищи молоди рыб рассчитывали индекс пищевого сходства (Шорыгин, 1952) и объём пищевой конкуренции (сумма индексов пищевого сходства для каждого вида). При расчёте индексов учитывали только наполненные ЖКТ (доля пустых не превышала 8% для каждого вида).



Район проведения контрольных обловов (▼) в августе 2020 г.: 1 – о. Нижний Амбетов, 2 – о. Нижний Выгов, (→) – направление течения. Масштаб: 12 км.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав, численность и размерно-возрастная характеристика рыб

Видовой состав уловов был представлен 13 видами рыб, относящимся к четырём отрядам: лососеобразных (Salmoniformes), щукообразных (Esociformes), окунеобразных (Perciformes) и карпообразных (Cypriniformes). Наибольшим видовым разнообразием и относительной численностью характеризовался отряд карпообразных. Среди его представителей основу уловов составляли елец *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) (38.3%)

и пескарь *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) (37.2%). В меньшей степени был представлен обыкновенный голяк *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) – 3.2%. Доли в уловах леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) и язя *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) были почти равны и составляли соответственно 1.4 и 1.3%. Плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) и сибирская щиповка *Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925 встречались единично, их суммарная численность не превышала 0.3%. Относительная численность окунеобразных составляла 16.7%, из них 16.2% приходилось на речного окуня *Perca fluviatilis*

Linnaeus, 1758; 0.5% – на ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758). Отряд лососеобразные был представлен тремя видами рыб: хариус сибирский *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776), сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) и тугун *C. tugin* (Pallas, 1814). Суммарная численность молоди лососеобразных в уловах составила 1.7%. Щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758 была представлена единственной особью. Информация о численности в уловах рыб отдельных видов представлена в табл. 1.

По биомассе в уловах также преобладали карпообразные, суммарно составившие ~60% общей массы. Доминантом по данному показателю выступал елец (37.9%), субдоминантом – пескарь (~16.0%). Относительная биомасса плотвы в уловах составляла 2.5, щиповки – 0.05%. Значения биомассы прочих представителей карпообразных составляли ~1% (табл. 1). Окунеобразные в сумме составили 22.2% массы уловов, из них ~21.9% приходились на окуня, оставшаяся доля – на ерша. Суммарная доля лососеобразных рыб составила ~16.9%, при этом наибольшими

значениями характеризовался сиг, наименьшими – тугун. Доля щуки в уловах не превысила 1.3%. В пересчёте уловов на единицу площади средние значения относительной численности и биомассы молоди рыб составили соответственно 21.1 тыс. экз/га и 13.1 кг/га.

Стоит отметить, что все представленные в уловах виды рыб являлись жилыми. Молодь полупроходных видов, традиционные места нерестилищ которых располагаются в районе Вороговской системы островов (омуль, нельма, муксун, осётр сибирский), в уловах отсутствовала.

Молодь рыб была представлена в уловах неполовозрелыми особями в возрасте от 0+ до 2+. Язь, щиповка, щука, тугун и ёрш были только одной возрастной группы. Возраст единственной особи щуки составил 1+, она превосходила все прочие виды рыб как по длине, так и по массе. Среди рыб, представленных в уловах двумя и более возрастными группами, молодь лососеобразных (сиг, хариус) превосходила всех исследованных представителей других видов рыб как по длине, так и по массе. В первый год жизни длина тела молоди сига и хариуса в два и более раз была выше таковой сеголеток карпообразных и окунеобразных, масса тела – более чем в 10 раз. Молодь окунеобразных и карпообразных в возрасте 0+ характеризовалась близкими значениями длины (30–40 мм), за исключением гольяна, линейные размеры которого не превышали 25 мм. На втором год у жизни темпы роста карпообразных рыб расходятся на две группы: первая включает быстрорастущие виды – лещ и плотву, вторая – ельца, пескаря и гольяна. Близкие к ельцу и пескарю значения прироста по длине и массе на втором году жизни имела также молодь окунеобразных. Длина и масса тела, а также коэффициенты упитанности молоди рыб Вороговской системы островов представлены в табл. 2.

Питание молоди рыб

Хариус сибирский. В пищевом комке хариуса основными компонентами являлись организмы зообентоса – личинки амфибиотических насекомых и амфиподы (Amphipoda). В пище хариуса в возрасте 0+ и 1+ по массе доминировали подёнки (Ephemeroptera) (табл. 3) с преобладанием типичного реолитофила *Rhithrogena* sp. Также среди подёнок встречались *Seratella ignita*, *Ephemerella mucronata* и личинки из семейства Baetidae. Субдоминантом по массе и доминантом по частоте встречаемости были личинки ру-

Таблица 1. Численность и биомасса молоди рыб в уловах малькового невода в районе Вороговского многоостровья р. Енисей 15.08.2020 г.

Отряд, вид	Численность		Биомасса	
	экз.	%	г	%
Лососеобразные:	36	1.70	220.88	16.86
хариус сибирский	12	0.57	64.46	4.92
сиг	17	0.80	130.07	9.93
тугун	7	0.33	26.35	2.01
Щукообразные:	1	0.05	16.80	1.28
щука	1	0.05	16.80	1.28
Окунеобразные:	352	16.67	291.40	22.24
окунь речной	341	16.15	286.55	21.87
ёрш	11	0.52	4.85	0.37
Карпообразные:	1723	81.58	781.34	59.62
елец	808	38.26	497.29	37.94
плотва	5	0.24	32.48	2.48
лещ	29	1.37	14.29	1.09
язь	28	1.32	15.28	1.17
гольян	67	3.17	12.55	0.96
пескарь	785	37.17	209.02	15.95
щиповка сибирская	1	0.05	0.43	0.03

Таблица 2. Размерно-возрастная характеристика молоди рыб из уловов малькового невода в районе Вороговского многоостровья р. Енисей 15.08.2020 г.

Вид	Возраст, лет	Общая длина, мм	Масса, г	Упитанность по		Число рыб, экз.
				Фульгону	Кларк	
Хариус сибирский	0+	84.8 ± 4.0 60–99	4.79 ± 0.59 1.48–7.22	6.35 ± 0.58 2.96–8.60	5.46 ± 0.48 2.60–7.51	11
	1+	110	11.80	12.50	11.11	1
Сиг	0+	77.0 ± 3.5 52–92	3.97 ± 0.48 1.23–6.24	5.87 ± 0.49 2.79–8.00	4.87 ± 0.48 2.29–7.08	11
	1+	116.7 ± 4.4 102–132	14.38 ± 1.81 8.10–19.61	14.14 ± 1.32 9.41–17.35	12.16 ± 1.24 8.02–15.25	6
Тугун	1+	78.0 ± 3.3 69–95	3.76 ± 0.53 2.55–6.72	5.56 ± 0.49 4.25–8.19	4.83 ± 0.45 3.61–7.10	7
Щука	1+	152	16.80	12.73	12.20	1
Окунь речной	0+	37.8 ± 0.2 30–44	0.53 ± 0.01 0.30–0.79	1.65 ± 0.02 1.14–2.32	1.29 ± 0.01 0.80–1.91	248
	1+	49.9 ± 0.7 41–76	1.22 ± 0.07 0.48–4.97	2.74 ± 0.10 1.50–7.77	2.26 ± 0.09 0.97–6.48	87
	2+	95.6 ± 2.1 91–104	8.04 ± 0.68 6.61–11.03	10.00 ± 0.61 8.70–12.68	8.65 ± 0.53 7.57–11.11	6
Ёрш	0+	34.7 ± 1.8 27–44	0.44 ± 0.06 0.22–0.81	1.46 ± 0.12 0.91–2.25	1.17 ± 0.11 0.74–1.73	11
Елец	0+	36.5 ± 0.2 22–50	0.39 ± 0.01 0.07–0.88	1.25 ± 0.01 0.37–2.82	1.01 ± 0.07 0.32–1.74	716
	1+	61.3 ± 1.1 31–81	1.86 ± 0.08 0.79–3.66	3.50 ± 0.11 1.88–5.75	3.33 ± 0.20 2.04–4.47	83
	2+	91.1 ± 1.9 80–102	5.96 ± 0.40 3.89–7.68	7.72 ± 0.43 5.56–9.97	5.88 ± 0.66 4.63–6.87	9
Плотва	0+	38.0 ± 3.0 35–41	0.50 ± 0.11 0.38–0.61	1.60 ± 0.24 1.36–1.85	1.23 ± 0.23 1.00–1.46	2
	1+	96.0 ± 4.0 92–100	7.88 ± 1.23 6.64–9.11	11.60 ± 1.23 10.38–12.83	9.69 ± 1.21 8.48–10.90	2
	2+	118.0	15.7	16.4	14.11	1
Лещ	0+	33.1 ± 0.6 26–38	0.27 ± 0.01 0.15–0.40	1.01 ± 0.03 0.68–1.38	0.86 ± 0.03 0.43–1.10	28
	1+	91.0	6.70	9.65	7.75	1
Язь	0+	39.1 ± 0.8 30–48	0.55 ± 0.03 0.30–0.97	1.62 ± 0.06 1.07–2.37	1.29 ± 0.06 0.82–1.97	28
Гольян обыкновенный	0+	22.5 ± 0.4 18–32	0.11 ± 0.01 0.04–0.28	0.54 ± 0.02 0.27–1.04	0.45 ± 0.02 0.20–0.81	57
	1+	40.8 ± 1.8 31–49	0.64 ± 0.07 0.28–0.91	1.81 ± 0.15 1.00–2.33	1.52 ± 0.12 0.82–1.92	10
Пескарь	0+	31.6 ± 0.2 18–47	0.26 ± 0.01 0.05–0.77	1.00 ± 0.07 0.29–2.03	0.94 ± 0.01 0.19–1.71	780
	1+	54.6 ± 3.1 48–63	1.36 ± 0.22 0.81–2.03	2.93 ± 0.21 2.51–3.90	2.90 ± 0.34 2.03–3.25	5
Щиповка сибирская	н/о	47	0.40	1.05	0.93	1

Примечание. Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя. Здесь и в табл. 3: “н/о” – возраст не определяли.

Таблица 3. Характеристика питания молоди Вороговского многоостровья р. Енисей

Вид	Возраст, лет	Число проб	Компонент пищевого комка																		ИН
			Oligochaeta		Chironomidae		Trichoptera		Ephemeroptera		Amphipoda		Img.		Z/p		Ph/p		прочие		
			F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	
Лососообразные																					
Хариус сибирский	0+	11			70.0	1.7	80.0	30.4	70.0	44.3	10.0	3.4	50.0	18.9					30.0	1.3	174.2 ± 22.2
	1+	1			100	4.9	100	91.3	100	1.8									100	2.0	189.8
Сиг	0+	11			100	72.9	100	27.3	8.7					81.8	12.7			36.4	5.7	142.7 ± 18.7	
	1+	6			100	47.8	50.0	33.2	83.3	9.2	33.3	2.3		33.3	1.4			66.7	6.1	132.4 ± 39.8	
Тугун	1+	7			100	42.4	57.1	3.3	14.3	1.6	14.3	0.1	100	50.2	42.9	2.2		14.3	0.2	161.9 ± 21.6	
	Окунеобразные																				
Окунь речной	0+	12			75.0	80.8												8.3	0.4	145.4 ± 29.1	
	1+	12			100	72.3					25.0	15.3		8.3	1.8			16.7	7.5	76.8 ± 12.2	
Ёрш	2+	6			66.7	61.2				33.3	38.8									34.1 ± 7.2	
	0+	11			100	76.2				9.1	1.8	27.3	9.2	36.4	10.4			9.1	2.4	144.8 ± 28.8	
Карпообразные																					
Елец	0+	22			31.8	22.4				22.7	24.1	31.8	34.9	18.2	18.6					109.5 ± 25.3	
	1+	11			36.4	7.7				27.3	14.9	72.7	76.8					9.1	0.6	68.2 ± 18.7	
Плотва	2+	2								33.3	40.0	66.7	60.0							26.8 ± 20.4	
	0+	2								100	35.2	50.0	26.5							469.6 ± 22.2	
Лещ	1+	2										100	14.5	100	100					98.8 ± 54.9	
	2+	1																		74.3	
Язь	0+	28			7.1	2.8								78.6	86.9			14.3	10.3	82.2 ± 5.7	
	1+	1												100	100					37.5	
Гольян обыкновенный	0+	28			39.3	20.2				7.1	1.1	39.3	19.5		67.9	54.3		21.4	4.3	123.0 ± 9.1	
	0+	10			60.0	20.2	40.0	13.0						90.0	53.0					316.1 ± 52.1	
Пескарь	1+	9			77.8	62.8	11.1	2.5				44.4	34.7							94.5 ± 18.6	
	0+	27			59.3	20.2			22.2	5.1	7.4	4.8	88.9	69.3				3.7	0.3	145.9 ± 13.8	
Щиповка сибирская	1+	2			100	19.5			50.0	47.2				50.9	33.3					58.1 ± 13.8	
	н/о	1			100	52.9								100	47.1					47.0	

Примечание. F – частота встречаемости, %; P – доля компонента по массе, %; ИН – индекс наполнения желудочно-кишечного тракта (среднее значение и его ошибка), %ос. Здесь и в табл. 4: Img. – имаго Insecta и пауки (Araneae), Z/p – зоопланктонные организмы (Cladocera и Seroptera), Ph/p – организмы фитоперифитона (Bacillariophyceae); прочие – Nematoda, Ostracoda, Insecta, личинки Diptera и Plecoptera; Nematophora, Mollusca, Tricladida, семена растений и * растительные остатки.

чейников (Trichoptera), представленные одним видом, *Ceratopsyche newae*. Доминирование реофильных личинок подёнок и ручейников в пище говорит о преимущественном питании хариуса на биотопах с галечным грунтом и высокими скоростями течения. У 70% особей возраста 0+ в желудках встречались личинки хирономид (Chironomidae) (*Microtendipes* gr. *pedellus*, *Tvetenia* gr. *discoloripes*, *Cladotanytarsus* gr. *mancus*), которые из-за небольшого размера и численности не вносили большой вклад в массу комка. Наибольшими *IR* для рыб в возрасте 0+ характеризова-

лись личинки подёнок и ручейников (36.4%), у двухлеток – личинки подёнок (табл. 4).

Сиг. Спектр питания молоди сига представлен организмами зообентоса (личинки подёнок, ручейников, веснянок (Plecoptera) и двукрылых (Diptera); амфиподы и моллюски (Mollusca)) и зоопланктона. Доминантным компонентом пищевого комка у сеголеток и двухлеток сига были личинки хирономид (табл. 3, 4) с доминированием пелофильных личинок рода *Chironomus*, численность которых достигала 180 экз. в одном ЖКТ. При этом отмечалось большое видовое богатство хирономид – в пище сига обнаруже-

Таблица 4. Индекс относительной значимости (*IR*) пищевых компонентов молоди рыб Вороговского многоостровья р. Енисей, %

Вид	Возраст, лет	Oligochaeta	Chironomidae	Trichoptera	Ephemeroptera	Amphipoda	Img.	Z/p	Ph/p	Прочие
Лососеобразные										
Хариус сибирский	0+		1.8	36.4	46.5	0.5	14.2			0.6
	1+		1.8	5.0	93.1					2.1
Сиг	0+		83.1		2.7			11.9		2.4
	1+		61.8	21.4	10.0	1.0		0.6		5.2
Тугун	1+		44.3	1.9	0.2	<0.1	52.5	1.0		0.1
Окунеобразные										
Ёрш	0+		91.9		0.2	3.0		4.6		0.3
	0+		86.5					13.4		0.1
Окунь речной	1+		92.9		0.3	4.9		0.2		1.6
	2+		76.0			24.0				
Карпообразные										
Елец	0+		26.3			20.2	41.0	12.5		
	1+		4.5			6.5	89.0			<0.1
	2+					25.0	75.0			
Плотва	0+				52.1	28.4	19.6			
	1+							100		
	2+						14.5	51.3		34.2
Лещ	0+		0.3					97.6		2.1
	1+							100		
Язь	0+	0.1	14.8			0.2	14.4		68.9	1.7
Гольян обыкновенный	0+	7.8	17.1	1.1				74.0		
	1+		75.6	0.4			23.9			
Пескарь	0+	<0.1	16.0			1.5	0.5	82.0		<0.1
	1+		32.6			39.5		27.9		

Примечание. Число проб соответствует указанному в табл. 3, полужирным шрифтом выделены индексы доминирующих компонентов питания.

но 22 их вида. У некоторых особей в пищевом комке в большом количестве присутствовали реофильные личинки мошек из семейства Simuliidae. Высокое разнообразие хирономид с доминированием пелофилов, а также присутствие литореофилов в пище могут указывать на питание сига в различных биотопах. У сигов возраста 0+ в ЖКТ присутствовали также представители зоопланктона, среди которых доминировал вид *Alona affinis*, реже встречались *Eurycercus lamellatus* и копепоиды.

Тугун. Основную массу пищевого комка молодого тугуна составляли воздушные и наземные насекомые и личинки хирономид, которые встречались в ЖКТ всех исследованных рыб (табл. 3). Значения *IR* указанных групп организмов были близки (52.5% для имаго насекомых и 44.3% для личинок хирономид) (табл. 4). Во время массового вылета амфибиотических насекомых тугун питался преимущественно воздушными насекомыми.

Окунь речной. В ЖКТ окуней разного возраста обнаружено восемь компонентов животного происхождения (табл. 3, 4). У особей всех трёх представленных возрастных групп в пищевом комке доминировали хирономиды: *Chironomus* sp., *Lipiniella arenicola*, *Orthocladius* sp., *Cryptochironomus* gr. *defectus*, *Psectrocladius fabricius*, *Paracladopelma camptolabis*, *Dicrotendipes tritonus*, *Tanytarsus* sp. У сеголеток также значительную долю комка по массе занимали *E. lamellatus* из отряда Cladocera, а у окуней в возрасте 1+ и 2+ – амфиподы. Стоит отметить, что доля хирономид и кладоцер в пищевом комке снижалась с увеличением возраста рыб, тогда как доля амфипод, наоборот, увеличивалась. Средние индексы наполнения ЖКТ у окуня значительно различались по возрастам. У сеголеток индекс составлял 145.4 ± 29.1 , у двухлеток – 76.8 ± 12.2 , у трёхлеток – $34.1 \pm 7.2\%$. В желудке одного экземпляра окуня в возрасте 0+ обнаружена цестода *Proteocephalus percae* – специфичный паразит окуня, первым промежуточным хозяином которого являются циклопы (Cyclopoidea) (Определитель ..., 1987).

Ёрш. Спектр питания сеголеток ерша состоял из организмов зообентоса и зоопланктона. Основную долю пищевых комков по массе занимали хирономиды. Представители зоопланктона составляли 10.4% (табл. 3). У 72.7% исследованных особей в ЖКТ зарегистрированы хирономиды *Chironomus* sp. Также обнаружены следующие представители этого семейства дву-

крылых: *Monodiamesa bathyphila*, *M. gr. pedellus*, *O. thienemanni* и *Harnischia fuscimana*. *IR* личинок хирономид составил 91.9% (табл. 4).

Язь. Спектр питания сеголеток язя включал как животную (воздушные насекомые, личинки хирономид, олигохеты (*Oligochaeta*), планарии (*Tricladida*), амфиподы) так и растительную (фитоперифитон, семена растений) пищу. Основной вклад в массу комка вносил фитоперифитон с преобладанием диатомовых водорослей (*Bacillariophyceae*) (табл. 3, 4), среди которых доминировали *Diatoma elongata*, *Melosira varians*, единично встречались также *Symbella* sp. и *Didymosphenia geminata*. Данные виды диатомовых являются частыми представителями фитоперифитона быстротекучих рек (Беляева, 2011), поэтому можно полагать, что молодь язя питается преимущественно на каменистых биотопах с быстрым течением. У одной особи внутри кишечника отмечена паразитическая нематода *Rhabdochona denudata*, промежуточными хозяевами которой являются личинки подёнок родов *Heptagenia* и *Ephemerella* и ручейников семейства Hydropsychidae, что свидетельствует о том, что язь может питаться и этими донными беспозвоночными (Определитель ..., 1987).

Лещ. Основу пищевого комка сеголеток леща составляли представители зоопланктона с доминированием кладоцер *A. affinis*. Также встречались остракоды (*Ostracoda*), хирономиды и нематоды (*Nematoda*). Пищевой комок единственного экземпляра возраста 1+ на 100% состоял из организмов зоопланктона – кладоцер *A. affinis*. *IR* зоопланктонных организмов в пищевом комке составил 97.6% у особей в возрасте 0+ и 100% – у двухлетки.

Елец. Анализ содержания кишечников проведён у особей ельца трёх возрастов: 0+, 1+ и 2+ (табл. 3, 4). Основную долю пищевого комка всех особей занимали воздушные насекомые, которые доминировали и по частоте встречаемости. Значимую долю в массе пищевого комка у сеголеток составляли амфиподы, хирономиды и кладоцеры *A. affinis*, у двухлеток – амфиподы и хирономиды, у рыб трёхлетнего возраста – только амфиподы. Индексы наполнения кишечника у ельца различались по возрастам; наибольшее значение зарегистрировано у сеголеток: 109.5 ± 25.3 , у двухлеток – 68.2 ± 18.7 , у трёхлеток – $26.8 \pm 20.4\%$.

Гольян обыкновенный. В пищевом комке гольяна в возрасте 1+ преобладали личинки хирономид с

доминированием *Cricotopus* gr. *sylvestris* и воздушные насекомые, у сеголеток – ветвистоусые рачки (*Cladocera*), которые представлены видами *Pleuroxus* sp., *Macrothrix* sp. и *Alona* sp. (табл. 3, 4). По типу предпочитаемых биотопов обнаруженные *C.* gr. *sylvestris* преимущественно эпифиты. Зоопланктон представлен преимущественно лимнофилами, обитателями придонных слоёв и зарослей макрофитов (Мануйлова, 1964), это указывает на предпочтение обыкновенным гольяном слабопроточных биотопов для питания. В кишечнике у одной особи гольяна возраста 1+ обнаружена паразитическая нематода *Philometra* sp., промежуточные хозяева которой – циклопы.

Плотва. Основную массу пищевого комка молоди плотвы составляли организмы зоопланктона и донные беспозвоночные, небольшой вклад вносили также воздушные насекомые и растительные остатки (табл. 3, 4). Питание плотвы в возрасте 0+ отличается от такового у рыб возрастов 1+ и 2+. У более крупных особей основу пищевого комка составляли организмы зоопланктона, которые встречались у всех исследованных экземпляров, также встречались воздушные насекомые и растительные остатки. Основу пищевого комка сеголеток составляли донные беспозвоночные – литореофильные подёнки семейства *Heptageniidae* и амфиподы. Такие возрастные пищевые различия могут свидетельствовать о смене биотопов для питания по мере роста рыб. Мелкие особи питаются преимущественно на каменистых биотопах с течением, более крупные предпочитают малопроточные участки с зарослями макрофитов. Индекс наполнения кишечника снижался с ростом рыб. Так, у сеголеток он в среднем составил 470 ± 22 , у двухлеток – 99 ± 55 , у единственной выловленной трёхлетней особи – 74‰ .

Пескарь. Основу пищевого комка пескаря в возрасте 0+ составляли ветвистоусые ракообразные с доминированием придонных лимнофилов *Alona* sp. и *Macrothrix* sp. У двухлеток помимо зоопланктона большой вклад в массу комка вносили амфиподы *Gmelinoidea fasciatus*. Также у пескаря обоих возрастов значительную долю в пище занимали личинки хирономид, из которых чаще всего встречались *Tanytarsus* sp. и *Chironomus* sp. Индекс наполнения кишечника у сеголеток – 146 ± 14 , у двухлеток – $58 \pm 14\text{‰}$.

Щиповка сибирская. Пищевой комок единственного выловленного экземпляра щиповки по массе почти поровну поделён между хирономидами *M. bathyphila* и организмами зоопланктона с доминированием кладоцер *A. affinis*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Вороговское многоостровье – крупнейший пойменный комплекс в среднем течении р. Енисей, представляющий собой обширную сеть островов, осерёдков и песчаных кос, связанных мелководными протоками. Площадь акватории р. Енисей в районе Вороговского многоостровья составляет 167.7 км^2 , из них 93.2 км^2 приходится на площадь проток (Космаков и др., 2011). Ширина речной долины в районе расположения крупных островов (Верхний и Нижний Амбетов, Интыгин, Ховой и другие) составляет ~ 10 км. Максимальные глубины р. Енисей в русловой части достигают 7 м, в протоках обычно не превышают 2 м. Скорость течения в русле реки в среднем составляет ~ 1.5 м/с, в протоках не превышает 0.9 м/с. Донные отложения представлены галечными (преимущественно в прибрежных зонах правобережной части русла), галечно-песчаными, песчаными и заиленными грунтами. Большое разнообразие грунтов, а также обилие мелководных участков с низкими скоростями течения обеспечивают благоприятные условия для нереста рыб, а также развития их кормовых объектов (прежде всего организмов зообентоса) (Грезе, 1957; Заделёнов, 2015).

Согласно литературным источникам, ихтиофауна р. Енисей в районе Вороговского многоостровья включает до 30 видов рыб (Подлесный 1958; Куклин, 1999; Вышегородцев, Заделёнов, 2013; Пресноводные рыбы ..., 2016). В результате наших контрольных обловов, проведённых в августе 2020 г., обнаружена молодь только 13 представителей ихтиофауны. Видовой состав молоди рыб в р. Енисей в районе Вороговского многоостровья по численности и биомассе характеризовался преобладанием карпообразных и окунеобразных. Встречаемость представителей прочих отрядов была либо редкой, либо единичной. Подобная структура ихтиоценоза является типичной для прибрежно-слабопроточных участков нижнего и среднего Енисея (Подлесный, 1958; Андрианова и др., 2019).

Все виды рыб, представленные в уловах, являлись жилыми. Молодь полупроходных рыб, традиционные места нерестилищ которых расположены в районе Вороговского многоостровья (омуль, нельма, муксун, осётр сибирский), не обнаружена. Данный факт, очевидно, связан с тем, что основная масса молоди омуля и муксуна пассивно сносится течением воды сразу после вылупления (Вышегородцев, Заделёнов, 2013). Часть вылупившихся личинок осетра и нельмы

также скатывается с мест нереста в низовья Енисея. В районах нерестилищ остаётся немногочисленная молодь жилых форм указанных видов рыб (Пресноводные рыбы ..., 2016). В настоящее время енисейские популяции осетра, нельмы и муксуна находятся в напряжённом состоянии (Заделёнов, 2015; Заделёнов, Дербинева, 2020). Численность нерестовых стад рыб этих видов крайне невысока, в связи с этим вероятность обнаружения их молоди в уловах также низка.

В отношении жилых видов рыб, молодь которых не была отмечена в уловах, необходимо подчеркнуть, что нерестилища и места нагула молоди ленка *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773), тайменя, сибирского гольца *Barbatula toni* (Dybowski, 1869) и подкаменщиков (виды родов *Cottus* и *Paracottus*) в бассейне р. Енисей сосредоточены преимущественно в придаточной системе реки (Заделёнов, 2007; Вышегородцев, Заделёнов, 2013). Для енисейских популяций чира *C. nasus* (Pallas, 1814) и пеляди *C. peled* (Gmelin, 1789) Вороговское многоостровье является южной границей распространения, места их обитания приурочены к озёрам бассейна, в русловой части реки встречи указанных видов рыб единичны (Вышегородцев, Заделёнов, 2013). Места нагула стерляди и налима *Lota lota* (Linnaeus, 1758) располагаются преимущественно в мелководных зонах русловой части реки с высокими скоростями течения (Заделёнов, 2007), поэтому сбор материала мальковым неводом здесь крайне затруднителен.

Принимая во внимание сроки нереста, стоит отметить, что основная масса молоди, обнаруженной в уловах, принадлежит к весенне-летне-нерестующим видам рыб. К ним относятся все обнаруженные представители карпообразных и окунеобразных, а также хариус. Большинство из них нерестится в р. Енисей с конца мая по середину июня. Стоит отметить, что пескарь, щиповка и ёрш относятся к порционно-нерестующим рыбам, способным вымётывать отдельные порции икры до начала августа (Пресноводные рыбы ..., 2016). Осенненерестующие рыбы представлены двумя видами – сигом и тугуном, нерестящимися в конце сентября–октябре (Подлесный, 1958). Массовое вылупление сиговых в р. Енисей приходится на конец апреля–начало мая, весенне-летне-нерестующих видов рыб – на середину июня–начало июля (Вышегородцев, Заделёнов, 2013).

По типу предпочитаемого нерестового субстрата молодь, зарегистрированная в аквато-

рии р. Енисей в пределах Вороговской системы островов, принадлежала к литофильным, псаммо-литофильным, фитофильным и индифферентным к нерестовому субстрату видам рыб. Основу уловов (по численности) составляла молодь псаммо-литофильных (пескарь, елец) и индифферентных к нерестовому субстрату видов рыб (окунь). В то же время отдельные представители псаммо-литофильной группы видов – сиг, тугун, щиповка – были немногочисленны. Малочисленной в уловах была и молодь типичных литофильных видов – хариуса и голяна. Стоит отметить, что молодь типичных фитофильных видов рыб (плотва, щука, язь, лещ) также была немногочисленной.

Наиболее значимыми элементами взаимоотношений рыб с другими организмами являются питание и защита от хищников, которые особенно важны в раннем возрасте, когда потребности в пище высоки, а защитные средства развиты слабо (Михеев и др., 2010). Ввиду этого одним из основных факторов, влияющих на состав и распределение молоди рыб в многовидовых сообществах, является пищевая конкуренция. Уровень последней у рыб обусловлен степенью сходства спектров питания, интенсивностью потребления пищи, а также распределением, обилием и доступностью кормовых ресурсов (Шо-рыгин, 1952).

Главным условием стабильного и длительно-го сосуществования отдельных видов рыб является их экологическая дифференциация в пищевых предпочтениях, во времени и пространстве (Стрельникова и др., 2019). Одним из главных примеров является трофическая дифференциация, при которой разные виды в силу специфических приспособлений используют в пищу определённые кормовые организмы (Герасимов, 2012). Анализ пищевых комков молоди рыб Вороговского многоостровья позволил выделить три группы видов. Так, молодь хариуса, сига, тугуна, ерша, окуня и ельца по характеру питания является типичными бентофагами. Молодь язя потребляет преимущественно растительную пищу, леща – организмы зоопланктона.

У голяна, пескаря и плотвы отмечена смена пищевого спектра по мере роста рыб: голян и пескарь меняют с возрастом рацион с зоопланктона на зообентос, у плотвы отмечается обратная картина – сеголетки являются бентофагами, а двух- и трёхлетки преимущественно планктофаги. Также отмечено, что в пищевых комках исследованных особей тугуна и ельца значитель-

ную долю занимают имаго воздушных насекомых. Смена пищевого спектра рыб по мере их роста, а также питание воздушным кормом являются примерами снижающей пищевую конкуренцию экологической дифференциации видов. Питание воздушным кормом является временным, носит сезонный характер и приурочено к массовому вылету амфибиотических насекомых.

Межвидовая пищевая конкуренция может снижаться за счёт биотопических предпочтений видов (дифференциация в пространстве), во многом связанных с пространственной дифференциацией кормовых организмов (Герасимов, 2012). Однако даже в условиях сильной межвидовой конкуренции конкурирующие виды могут сосуществовать в пределах одного биотопа (Svanbäck et al., 2008).

Среди изученных представителей ихтиофауны Вороговского многоостровья высокая степень сходства состава пищи отмечена между сигом и тугуном, сигом и ершом (табл. 5). Основной вклад в массу пищевого комка этих рыб вносили личинки хирономид. Сезонное питание тугуна воздушным кормом может снижать пищевую конкуренцию с сигом. Интенсивное потребление воздушных насекомых отмечено и для ельца, однако конкуренция за этот кормовой ресурс может нивелироваться за счёт различных биотопических предпочтений видов рыб: молодь ельца встречалась преимущественно на участках с илисто-песчаным дном в протоках между

островами, а молодь тугуна – в русловой части с галечно-песчаными грунтами.

Биотопическое предпочтение может снижать пищевую конкуренцию окуня и ерша, между которыми отмечено максимальное сходство состава пищи за счёт питания преимущественно личинками хирономид. Мы установили, что молодь ерша встречалась преимущественно в прибрежных зонах, примыкающих к руслу реки и характеризующихся значительной проточностью, а окуня – в протоках и курьях. Также высокое сходство спектров питания отмечено между плотвой, лещом и пескарем – в массу их пищевых комков основной вклад в целом вносили организмы зоопланктона. В случае с этими тремя видами конкуренция может снижаться за счёт смены рациона с возрастом у плотвы и пескаря.

Спектры питания молоди хариуса и язя специфичны и мало перекрываются со спектрами других исследованных видов, что подтверждают относительно низкие значения объёма пищевой конкуренции этих видов. У хариуса пищевой комок был в большей мере представлен подёнками и ручейниками, у язя более половины массы комка составил фитоперифитон.

Предпочтение хариусом сибирским питания макрозообентосом подтверждается многими авторами (Шадрин, 2006; Жукова, Безматерных, 2008; Зуев и др., 2017; Колесов, 2018). Однако преобладание в пищевом комке язя диатомовых водорослей-обрастателей, вероятно, имеет ло-

Таблица 5. Индекс пищевого сходства и объём пищевой конкуренции молоди рыб Вороговского многоостровья р. Енисей, %

Вид	Сиг	Тугун	Окунь	Ёрш	Елец	Плотва	Лещ	Язь	Гольян	Пескарь	Объём конкуренции
Хариус	28.1	23.9	8.1	8.9	20.1	33.1	3.8	20.0	24.3	9.8	180.1
Сиг		54.7	73.1	75.8	22.3	23.7	11.6	26.2	58.4	34.2	408.1
Тугун			48.3	48.7	60.3	20.2	7.8	42.6	62.8	27.5	396.8
Окунь				90.9	34.6	25.8	12.3	23.9	48.6	35.7	401.3
Ёрш					25.7	23.8	15.6	23.7	51.9	39.2	404.2
Елец						35.2	9.2	31.0	31.9	28.9	299.2
Плотва							57.1	19.5	52.8	63.3	354.5
Лещ								7.7	42.9	70.2	238.2
Язь									40.5	26.3	261.4
Гольян										57.6	471.7
Пескарь											392.7

кальный характер. По сведениям литературы, язь является преимущественно бентофагом (Попов и др., 2005; Долгин, 2009), питание в летний период происходит также за счёт потребления высшей водной растительности (макрофитов) (Юрьев и др., 2015). Перифитон может являться и случайным компонентом при питании донными беспозвоночными. Как отмечалось ранее, найденный кишечный паразит у язя свидетельствуют о его питании организмами зообентоса. В то же время у 46% особей пищевой комок почти полностью состоял из микроводорослей, а донные беспозвоночные отсутствовали.

Отмеченное перекрытие трофических ниш молоди рыб в р. Енисей в районе Вороговского многоостровья может обеспечиваться высокими количественными характеристиками кормовой базы. Как отмечалось ранее, данный район характеризуется благоприятными условиями для развития зообентосных организмов (низкие скорости течения, разнообразие грунтов). Средняя биомасса зообентоса в пределах Вороговского многоостровья в разные годы составляла от 2.8 до 8.4 г/м², при этом на середину июля—начало августа и третью декаду августа—начало сентября приходятся пики развития зообентосных организмов (Заделёнов, 2007; Ерёмкина, 2023). Примечательно, что первый пик (прежде всего у хирономид) совпадает по времени с переходом молоди большинства бентосоядных рыб р. Енисей на внешнее питание (Заделёнов, 2007; Иванова, 2015), что создаёт благоприятные условия для их нагула.

В литературных источниках, посвящённых рыбохозяйственному изучению р. Енисей, Вороговское многоостровье традиционно рассматривают как нерестовый и нагульный участок енисейских популяций осетра сибирского и стерляди (Подлесный, 1958; Заделёнов, 2007; Вышегородцев, Заделёнов, 2013). Основными объектами питания молоди этих видов являются личинки хирономид, ручейников, веснянок, подёнок и мошек, а также амфиподы и олигохеты. По мнению Заделёнова (2007), осетровые виды рыб, нагуливающиеся в р. Енисей, в летний период не испытывают конкуренции за кормовые ресурсы с молодь других рыб, за исключением налима и тугуна. Тот факт, что молодь стерляди и осетра на основных нагульных участках молоди карпообразных и окунеобразных мы не обнаружили, может служить косвенным подтверждением отсутствия пищевой конкуренции между представителями данных

таксономических групп в р. Енисей. Однако в связи с отсутствием в контрольных уловах молоди осетровых видов рыб и отсутствием соответствующих данных о питании осетра и стерляди в Вороговском многоостровье этот тезис в дальнейшем требует проверки.

Таким образом, полученные данные в целом свидетельствуют об отсутствии напряжённых пищевых отношений в ихтиоценозе р. Енисей в районе Вороговского многоостровья. Устойчивое сосуществование молоди рыб поддерживается их экологической дифференциацией, что подтверждают многие авторы для других видов и сообществ (Мычкова и др., 2019; Стрельникова и др., 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате обловов мальковым неводом в августе 2020 г. в р. Енисей в районе Вороговского многоостровья зарегистрирована молодь 13 видов рыб, относящихся к четырём отрядам — лососеобразных, щукообразных, окунеобразных и карпообразных. По численности и биомассе исследуемый участок реки характеризовался преобладанием молоди карпообразных (елец, пескарь) и окунеобразных (окунь речной).

Молодь большей части изученных видов (хариус, сиг, тугун, ёрш и елец) по типу питания является бентофагом. При этом между сигом, тугуном и ершом отмечена высокая степень сходства спектров питания — основной вклад в массу их пищевого комка вносили личинки хирономид. Помимо этого в пище тугуна и ельца значительную долю занимали воздушные насекомые. Молодь язя по характеру питания являлась фитофагом, леща — преимущественно зоопланктофагом. У голяна, пескаря и плотвы по мере роста рыб отмечена смена пищевого спектра: с зоопланктона на зообентос у голяна и пескаря, с зообентоса на зоопланктон у плотвы. Молодь всех видов рыб в целом характеризовалась высокими значениями упитанности и индексов наполнения ЖКТ, что свидетельствует об обеспеченности рыб исследуемой акватории кормовыми ресурсами.

Вороговское многоостровье считается основным местом расположения нерестилищ осетровых (осетра сибирского и стерляди) и полупроходных сиговых видов рыб (омуля, нельмы, муксуна), однако в наших уловах молодь этих видов не обнаружена. Данный факт, по всей видимости, связан с тем, что основная масса мо-

лоди полупроходных видов сносится с мест нереста течением воды сразу после вылупления. Аспекты сезонного и пространственного распределения молоди полупроходных видов рыб в акватории р. Енисей требуют дальнейшего комплексного изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрианова А.В., Дербинева Е.В., Гадинов А.Н. и др. 2019. Кормовая база и потенциал рыбопродуктивности бассейна Енисея (верхнее и среднее течение) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. № 45. С. 142–163. <https://doi.org/10.17223/19988591/45/8>
- Атлас пресноводных рыб России. 2003а. Т. 1. М.: Наука, 379 с.
- Атлас пресноводных рыб России. 2003б. Т. 2. М.: Наука, 253 с.
- Белов М.А., Заделёнов В.А. 2011. О возможности создания рыбохозяйственных заповедных зон в связи с сохранением нельмы на реке Енисей // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 7. С. 20–23.
- Беляева П.Г. 2011. Структура фитоперифитонных сообществ в речных экосистемах (обзор) // Изв. ПГПУ. № 25. С. 484–492.
- Вышегородцев А.А., Заделёнов В.А. 2013. Промысловые рыбы Енисея. Красноярск: Изд-во СФУ, 303 с.
- Гадинов А.Н., Долгих П.М. 2008. Пространственно-видовая структура ихтиоценоза, относительная численность и факторы, влияющие на распределение рыб р. Енисей // Вестн. КрасГАУ. № 3. С. 169–174.
- Герасимов Ю.В. 2012. Поведенческие механизмы трофической дифференциации у рыб-бентофагов // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 1. С. 96–115.
- Грезе В.Н. 1957. Кормовые ресурсы рыб Енисея и их использование // Изв. ВНИОРХ. Т. 41. 236 с.
- Долгин В.Н. 2009. Пресноводные моллюски в питании рыб Сибири // Вестн. ТГПУ. № 6. С. 117–120.
- Ерёмина М.В. 2023. Таксономический состав и количественные характеристики макрозообентоса реки Енисея в районе Вороговского многоостровья // Rus. J. Ecosyst. Ecol. Т. 8. № 2. С. 32–41. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-2-3>
- Жукова О.Н., Безматерных Д.М. 2008. Зообентос водотоков бассейна верховьев Чарыша и его роль в питании рыб // Мир науки, культуры, образования. № 5. С. 35–39.
- Заделёнов В.А. 2007. Пищевая обеспеченность молоди осетровых рыб в р. Енисее в районе естественных нерестилищ // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 2. С. 24–30.
- Заделёнов В.А. 2015. Эффективные технологии сохранения редких видов рыб в водных объектах Центральной Сибири в современных условиях (на примере Красноярского края и Республики Хакасия): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск: НГАУ, 34 с.
- Заделёнов В.А., Дербинева Е.В. 2020. Нельма *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) (Salmoniformes, Coregonidae) реки Енисей: структура популяции, промысел, воспроизводство // Вопр. рыболовства. Т. 21. № 2. С. 156–168.
- Зуев И.В., Шулепина С.П., Трофимова, Е.А., Зотина Т.А. 2017. Сезонные изменения в рационе питания и относительной упитанности сибирского хариуса *Thymallus arcticus* на участке среднего течения р. Енисей // Сиб. экол. журн. Т. 10. № 3. С. 287–297. <https://doi.org/10.15372/SEJ20170306>
- Иванова Е.В. 2015. Биотехника искусственного воспроизводства хариуса сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в бассейне р. Енисей в условиях временного рыболовного комплекса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: НГАУ, 25 с.
- Колесов Н.А. 2018. Биология сибирского хариуса *Thymallus arcticus* бассейна реки Томь // Вестн. КемГУ. Сер. Биол., тех. науки и науки о Земле. № 1. С. 27–31. <https://doi.org/10.21603/2542-2448-2018-1-27-31>
- Космаков И.В., Петров В.М., Заделёнов В.А. 2011. Воздействие изменения ледового режима Енисея ниже плотины Красноярской ГЭС на ихтиофауну реки // Геориск. № 1. С. 32–36.
- Куклин А.А. 1999. Ихтиофауна водоёмов бассейна Енисея: изменения в связи с антропогенным воздействием // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 4. С. 478–485.
- Левадная Г.Д. 1986. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука, 288 с.
- Мануйлова Е.Ф. 1964. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.: Наука, 328 с.
- Михеев В.Н., Афонина М.О., Павлов Д.С. 2010. Неоднородность среды и поведение рыб: элементы неоднородности как ресурс и как источник информации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 378–387.
- Мычкова А.В., Шибеев С.В., Шибеева М.Н., Саускан В.И. 2019. Кормовая база и питание молоди массовых видов рыб реки Неман // Изв. КГТУ. № 55. С. 88–102.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные. Ч. 2. Л.: Наука, 583 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. 1977. Л.: Гидрометеиздат, 510 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1995. Т. 2. Ракообразные. СПб.: Наука, 628 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1999. Т. 4. Двукрылые насекомые. СПб.: Наука, 997 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 2001. Т. 5. Высшие насекомые. СПб.: Наука, 836 с.

- Петлина А.П., Романов В.И. 2004. Изучение молоди пресноводных рыб Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 203 с.
- Подлесный А.В. 1958. Рыбы Енисея, условия их обитания и использование // Изв. ВНИОРХ. Т. 44. С. 97–178.
- Попов П.А., Воскобойников В.А., Щенев В.А. 2005. Рыбы озера Чаны // Сиб. экол. журн. Т. 12. № 2. С. 279–293.
- Попова О.А., Решетников Ю.С. 2011. О комплексных индексах при изучении питания рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 5. С. 712–717.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Пресноводные рыбы Средней Сибири. 2016. Норильск: Апекс, 200 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР, 244 с.
- Сечин Ю.Т. 1990. Методические указания по оценке численности рыб в пресноводных водоёмах. М.: Изд-во ВНИИПРХ, 50 с.
- Стрельникова А.П., Смирнов А.К., Шляпкин И.В., Стрельников А.С. 2019. Экологические аспекты организации многовидовых группировок личинок рыб в литорали Рыбинского водохранилища // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3. С. 51–60. <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2019-3-51-60>
- Шадрин Е.Н. 2006. Эколого-трофическая характеристика сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) бассейна р. Енисей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: КрасГАУ, 22 с.
- Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые отношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 268 с.
- Юрьев А.Л., Юрьев И.И., Вокин А.И. и др. 2015. Ихтиофауна бассейна среднего течения реки Нижней Тунгуски: состав и современное состояние // Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология. Т. 14. С. 39–56.
- Svanbäck R., Eklöv P., Fransson R., Holmgren K. 2008. Intraspecific competition drives multiple species resource polymorphism in fish communities // Oikos. V. 117. № 1. P. 114–124. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.16267.x>

SPECIES COMPOSITION, ABUNDANCE AND TROPHIC RELATIONSHIPS OF JUVENILE FISH IN THE VOROGOVSKOE MNOGOOSTROVYE (YENISEI RIVER)

N. O. Yablokov¹, *, M. V. Eremina¹, N. I. Kislitsyna¹, and E. V. Derbineva¹

¹Krasnoyarsk Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Krasnoyarsk, Russia

*E-mail: noyablokov@mail.ru

Information is presented on the species composition, abundance, feeding habits and trophic relationships of juvenile fish in the area of Vorogovskoe Mnogoostrovye (Yenisei River). Thirteen species of fish belonging to four orders: Salmoniformes, Esociformes, Perciformes and Cypriniformes have been recorded. Juveniles of Cypriniformes (common dace *Leuciscus leuciscus*, gudgeon *Gobio gobio*) and Perciformes (common perch *Perca fluviatilis*) dominated in catches in terms of abundance and biomass. Zoobenthos organisms predominate in the diet of juveniles of most species. Juveniles of all fish species were characterized by a high condition factor and indices of stomach fullness, which indicates that fish in the water area studied are provided with food resources.

Keywords: juvenile fish, species composition, feeding, food similarity index, Vorogovskoe Mnogoostrovye, Yenisei River.