

УДК 597.553.2.591.53

## ПИТАНИЕ ПЕЛЯДИ *COREGONUS PELED* (COREGONIDAE) В ОЗЁРАХ БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ

© 2010 г. Г. П. Сидоров

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН–ИБ, Сыктывкар

E-mail: sidorov@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 02.05.2007 г.;  
после переработки 05.05.2009 г.

Исследовано питание пеляди *Coregonus peled* в озёрах Большеземельской тундры. Основное внимание уделено изменению значения ведущих кормовых компонентов в питании пеляди в разных экосистемах, на протяжении вегетационного периода в разные по погодным условиям годы.

*Ключевые слова:* Большеземельская тундра, озёра, пелядь, питание, зоопланктон, бентос.

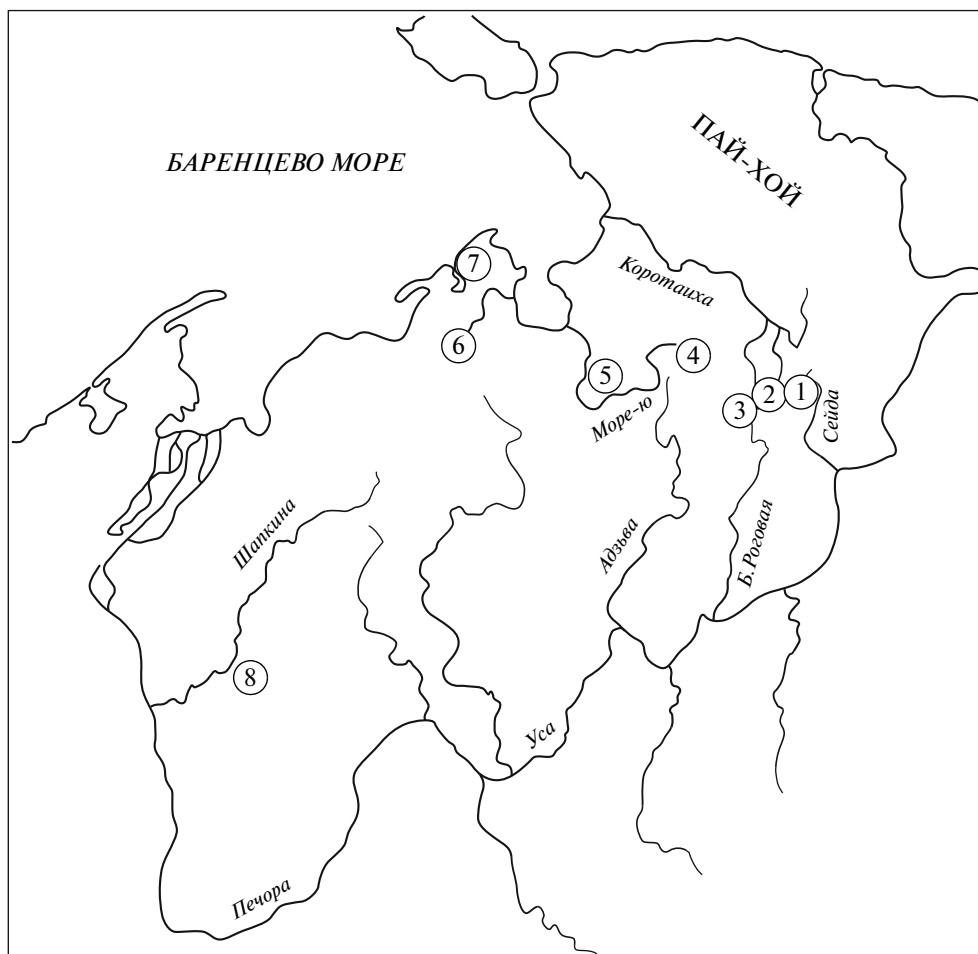
Пелядь *Coregonus peled* повсеместно распространена в озёрах Большеземельской тундры, обитает в различных по морфометрии, трофности, гумозности водоёмах и является здесь одним из основных видов в рыбной части сообществ (Бурмакин, 1953; Сидоров, 1974, 2002). Устойчивость численности озёрных группировок, согласно опубликованным материалам по питанию пеляди (Бурмакин, 1941, 1953; Соловкина, 1966; Сидоров, 1974; Продуктивность озёр ..., 1976; Никитина, 1984; Пелядь ..., 1989), обеспечивается за счет эврифагии. Ведущий комплекс кормов представлен зоопланктоном, хирономидами, моллюсками, воздушными насекомыми. Преимущественное питание пеляди зоопланктоном приходится на время массового развития низших ракообразных, пик которого в зависимости от погодных условий приурочен к разным периодам лета или ранней осени.

Исследования, проведенные автором, позволяют полнее и глубже рассмотреть разные аспекты питания как в различающихся, так и в сходных по своим свойствам экосистемах. Анализ имеющихся данных по трофике пеляди представляет интерес в связи с необходимостью эффективного управления ресурсами вида в условиях усиления освоения нефтегазовых месторождений в регионе.

В работе особое внимание уделено изменению значения основных групп беспозвоночных в питании пеляди в разных по структурно-функциональной организации экосистемах на протяжении вегетационного сезона в разные по погодным условиям годы, а также другие особенности питания.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Питание пеляди исследовалось Институтом биологии Коми НЦ УрО РАН с перерывами на протяжении 1960–2001 гг. Работы велись в восточной части Большеземельской тундры на крупных озёрных системах – Вашуткинской (82.4 км<sup>2</sup>) и Харбейской (26.1 км<sup>2</sup>), представляющих собой последовательно соединенные протоками озера с площадью водного зеркала от 1.7 до 21.4 км<sup>2</sup> и относящихся к бассейну р. Печора. Группа Падимейских озёр (25.1 км<sup>2</sup>) расположена частично на водосборе р. Печора (оз. Большой Падимейты), частично – в бассейне р. Коротаиха (оз. Малый Падимейты). В ряде относительно малых (0.5–2.5 км<sup>2</sup>) и меньших по площади водоёмах в окрестностях озерных систем также были взяты пробы пеляди. Такие же по площади водоёмы (Амбарты, Няньты, Кебесаты, Каляты и др.), не входящие в компактные системы, исследовались на водосборах Падимейвис и Тар-ю – левых притоков р. Коротаиха (рисунок). Краткосрочные работы выполнялись на озёрах в северной части тундры – в бассейнах рек Море-ю (безымянное озеро), Наульяха (оз. Наульто), Песчанка (безымянное озеро), впадающих непосредственно в Баренцево море, а также в западной части тундры – на водосборе р. Шапкина, притоке р. Печора. Происхождение озёр Большеземельской тундры, в том числе и обследованных, связывается с деятельностью ледника, тектоническими и термокарстовыми процессами, перестройкой гидрографической сети (Зверева и др., 1966; Голдина, 1972; Сидоров, 1974; Продуктивность озёр ..., 1976). Максимальная глубина водоёмов достигает 4.2–57.0 м, средняя – 0.8–13.7 м. Все озёра, за некоторым исключением, сточные. Прозрачность воды не менее 2.5 м. По



Карта-схема Большеземельской тундры и места взятия проб для изучения питания пеляди *Coregonus peled*: 1 – Харбейские озера, 2 – группа озёр в бассейне р. Коротаиха, 3 – Падимейские озёра, 4 – Вашуткины озёра, 5 – безымянное озеро в бассейне р. Море-ю, 6 – оз. Наульто, 7 – безымянное озеро в бассейне р. Песчанка, 8 – безымянное озеро в бассейне р. Шапкина.

значениям химических показателей (содержанию минерального фосфора и аммонийного азота) озера принадлежат к категории олиготрофных с чертами мезотрофии. Однако некоторые из них по величине биомассы зоопланктона (до  $2.7 \text{ г/м}^3$ ) и бентоса (до  $12.0 \text{ г/м}^2$ ) приближаются к эвтрофным (Власова и др., 1973; Продуктивность озёр ..., 1976; Барановская, 1977).

Материалы по питанию пеляди обрабатывали стандартными количественно-весовыми методами (Руководство ..., 1961). Определяли частоту встречаемости кормовых объектов (ЧВ), долю по массе каждой группы корма в пищевом комке (ДМ), общий индекс наполнения желудочно-кишечного тракта (ИНЖ). Выборки взяты в основном из неводных уловов (ячей в мотне 10–36 мм). В подледных условиях на Вашуткиных и Падимейских озёрах применяли исключительно жаберные сети, которые использовали также весной и летом на оз. Амбарты, где их проверяли дважды

в сутки. Поскольку такая кратность проверки сетей недостаточна для получения достоверных оценок ИНЖ (Григораш, Спановская, 1976), эти данные для оценки интенсивности питания не использовали. Повторные наблюдения, совпадающие по календарным срокам, проведены на Харбейской озёрной системе и оз. Амбарты. Общая выборка пеляди только из неводных уловов составила более 500 экз. Преобладающая часть исследованных особей имела длину по Смитту (АС) более 190 мм, когда возрастные особенности питания проявляются уже слабо.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Спектр питания.** Состав пищи пеляди в озёрах Большеземельской тундры, по проведенным ранее исследованиям (Бурмакин, 1941, 1953; Соловкина, 1966; Сидоров, 1974; Продуктивность озёр ..., 1976; Никитина, 1984; Пелядь ..., 1989) включает 14 таксономических групп водных бес-

позвоночных — Nematoda, Mollusca, Ostracoda, Cladocera, Copepoda, Hydracarina, Plecoptera, Coleoptera, Trichoptera, Chironomidae, Ceratopogonidae, Simuliidae, Diptera, а также рыб и их икру. В некоторых озёрах, по нашим материалам, в пищевом спектре вида отмечены также Oligochaeta, Hirudinea, Amphipoda, Ephemeroptera, обрывки макрофитов, семена растений. Таким образом, пищевой спектр пеляди включает 23 компонента. Ведущий комплекс кормов в большинстве водоёмов представлен массовыми гидробионтами (Зверева, 1966; Изъюрова, 1966; Продуктивность озёр..., 1976; Лоскутова, Фефилова, 1996).

Ни один из ведущих объектов питания не оставался таковым на протяжении всего активного нагула, и их число в любой период вегетационного сезона не превышало двух. В определенные фазы вегетационного периода среди основных кормов преобладали зоопланктон (до 100%) и хирономиды. В то же время низшие ракообразные в отдельных озёрах вообще не зарегистрированы не только в качестве основного, но даже дополнительного корма, и в этих случаях на протяжении нагула доминировали хирономиды, моллюски, воздушные насекомые.

**Питание в разных озёрах.** Исследования, совпадающие по срокам проведения, выявили значительные различия в частоте встречаемости и доле по массе главных кормовых компонентов у пеляди не только между различающимися, но и между сходными по тем или иным параметрам озёрами (табл. 1).

В разных озёрах бассейна р. Коротайха в июле 1973 г. в питании пеляди доминировала одна из трех групп кормовых объектов — зоопланктон, хирономиды или воздушные насекомые. Зоопланктон преобладал в оз. Амбарты, отличающемся высоким уровнем развития пелагических организмов, а также в сравнительно мелководном безымянном озере 1, где он был представлен в пище более чем на 50% копеподами. Хирономиды составляли основную долю пищевого комка у пеляди в безымянных озёрах 4 и 5, в то время как значения их биомассы существенно различались (2.8 против 0.7 г/м<sup>2</sup>). Причем в водоёме с высокой биомассой хирономид пелядь потребляла преимущественно их куколок, а с низкой — личинок. Наконец, воздушные насекомые преобладали в питании пеляди в оз. Няньги.

В относительно малом оз. Наульто и безымянном водоёме (0.25 км<sup>2</sup>) в северной части тундры в начале августа 1992 г. биомасса зоопланктона не превышала 0.5 г/м<sup>3</sup>, и он практически отсутствовал в пищеварительных трактах пеляди. Большую часть пищевого комка составляли относительно многочисленные в бентосе этих водоёмов моллюски. Второе место по значимости в питании

пеляди в оз. Наульто занимали воздушные насекомые, а в безымянном — хирономиды, среди которых, как и в оз. Наульто, преобладали личинки (63%).

В оз. Головка биомасса зоопланктона в августе 1999 г. была почти в 2 раза выше, чем в оз. Б. Харбейты — сравнительно крупном и глубоководном водоёме той же озёрной системы. Однако в первом водоёме низшие ракообразные по значимости в питании пеляди занимали лишь третью позицию (после хирономид, преимущественно их куколок, и воздушных насекомых), а во втором — являлись доминирующим кормом. При этом следует отметить, что в оз. Головка среди ракообразных преобладали копеподы, а в оз. Б. Харбейты — кладоцеры. Воздушных насекомых в этих озёрах пелядь потребляла в равной степени, а моллюски в пищевых комках отсутствовали. Массовое использование в пищу пелагических организмов в подобных Б. Харбейты по площади озёрах и при более низком уровне (0.2–0.4 г/м<sup>3</sup>) их развития отмечено нами ранее (Сидоров, 1974).

Таким образом, во всех озёрах в разные годы в период нагула в состав пищевого спектра пеляди входили хирономиды и воздушные насекомые. В большинстве случаев не прослеживалось соответствие между биомассой бентических организмов и уровнем их потребления, что видно на примере озёр, в которых зоопланктон практически отсутствовал в пище пеляди (табл. 1). Массовое потребление воздушных насекомых отмечено там, где по разным причинам слабо использовались хирономиды, за исключением оз. Головка, где интенсивно поедались и те, и другие. Не установлена прямая зависимость доли бентических организмов в пище пеляди от площади и глубины водоёмов, хотя более интенсивное поедание хирономид зафиксировано все же в самых мелководных озёрах.

**Межгодовые особенности питания.** Повторные исследования в июле в оз. Амбарты выявили различия в потреблении пелядью редких и второстепенных объектов питания. В умеренно теплый вегетационный сезон 1973 г. в пище не найдены водные клещи, жуки, поденки, но обнаружены олигохеты и рыбы. Данные, характеризующие соотношение ведущих кормовых групп в разные по температурным условиям годы, приведены в табл. 2<sup>1</sup>. При более высоком прогреве водных масс в 1974 г. меньшее значение имел зоопланктон, несмотря на возросшую его численность и увеличение абсолютного и относительного содержания предпочитаемых рыбой ветвистоусых рачков (Барановская, 1977). Уменьшение роли

<sup>1</sup> Данные за 1973 г. для оз. Амбарты приведены за более длительный, чем в табл. 1 (08–13.07.1973 г.), период июля, различия между ними объясняются сезонными особенностями развития кормовой базы и ее доступности хищнику.

**Таблица 1.** Частота встречаемости (ЧВ) и доля по массе (ДМ) разных компонентов в питании пеляди *Coregonus peled* в озёрах Большеземельской тундры в июле 1973 г. и августе 1992 и 1999 г.

Пищевые компоненты и характеристики озёр	Озера (число рыб, экз.)																	
	июль, 1973				август 1992 г.				август 1999 г.									
	Амбарты (25)	Няньты (16)	№ 1 (19)	№ 4 (14)	№ 5 (18)	Наульго (20)	Безымянное (20)	Б. Харбейты (20)	Головка (19)									
	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ				
Зоопланктон	72	69.8	12	0.1	100	86.3	14	0.1	17	0.1	60	0.1	10	0.1	65	57.0	64	18.3
Хиროномиды	72	11.5	18	12.9	62	2.4	71	81.9	50	71.0	90	2.5	85	23.5	40	13.3	58	53.0
Моллюски	8	6.4	6.0	0.8	5	4.3	0	0	0	0	90	60.6	45	66.4	0	0	0	0
Насекомые (imago)	16	3.1	100	75.0	62	5.1	64	14.9	56	15.0	50	30.5	5	0.1	30	21.7	15	27.1
Прочие	28	9.2	42	11.2	21	1.9	21	3.1	56	13.9	55	6.3	45	9.9	35	8.0	21	1.6
Площадь озера, км <sup>2</sup>	1.46	1.0	1.0	0.8	0.8	1.0	1.0	0.5	0.5	2.1	0.24	2.1	0.24	2.1	21.3	3.2		
Максимальная глубина, м	11.0	11.0	11.0	4.4	4.4	5.1	5.1	4.2	4.2	12.0	11.0	11.0	11.0	11.0	18.5	12.0		
Биомасса зоопланктона, г/м <sup>3</sup>	2.4	—	—	—	—	—	—	—	—	0.23	0.44	0.44	0.44	0.44	0.85	1.6		
Биомасса хириноид, г/м <sup>2</sup>	1.4	1.3	1.3	1.6	1.6	2.8	2.8	0.7	0.7	1.5	0.9	1.5	0.9	2.5	2.5	1.7		
Биомасса моллюсков, г/м <sup>2</sup>	2.7	0.3	0.3	0.8	0.8	0.3	0.3	0.3	0.3	2.4	1.3	2.4	1.3	1.2	1.2	0.5		

Примечание. Биомасса зоопланктона и бентоса — по данным Барановской (1977), Лоскутовой и Фефиловой (1996), неопубликованным материалам О.А. Лоскутовой и автора. Номера обозначены здесь и далее безымянные озёра в бассейне р. Корогайха. Длина рыб в выборках варьировала в пределах 196–423 мм.

**Таблица 2.** Частота встречаемости (ЧВ) и доля по массе (ДМ) разных компонентов в питании пеляди *Coregonus peled* в озёрах Большеземельской тундры в разные по температурным условиям годы

Пищевые компоненты	Озеро, дата/средняя температура воды, °С							
	Амбарты				Б. Харбейты			
	08–26.07.1973 13.1		06–20.07.1974 15.2		01–04.08.1998 18.7		01–07.08.1999 9.1	
	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ
Зоопланктон	73	64.1	56	41.0	71	92.8	65	57.0
Хирономиды	49	4.1	5	0.1	42	5.4	40	13.3
Моллюски	10	24.2	38	52.0	10	0.1	0	0
Насекомые (imago)	31	1.2	25	4.0	37	1.5	30	21.7
Прочие	33	6.4	18	2.9	26	0.2	35	8.0
Число рыб, экз.	41		40		19		20	

планктонных организмов в питании пеляди сопровождалось увеличением доли моллюсков. Хирономиды и другие амфибионтные насекомые поедались в умеренно теплый июль (1973 г.) преимущественно на стадиях куколки и субимаго, а в более теплый (1974 г.) – на стадии личинки.

В пище пеляди оз. Б. Харбейты в чрезвычайно теплый сезон нагула 1998 г. преобладали низшие ракообразные (табл. 2), представленные исключительно кладоцерами. В холодный вегетационный сезон 1999 г. на фоне увеличения биомассы зоопланктона относительно 1998 г. (0.85 против 0.36 г/м<sup>3</sup>), в основном за счет холодолюбивых форм коловраток и копепод (Сидоров и др., 2001), доля зоопланктона в питании пеляди была в 1.6 раза ниже, а на веслоногих приходилось лишь 5% из 57%. Меньшее потребление пелядью планктонных организмов в оз. Б. Харбейты в холодный год компенсировалось потреблением воздушных насекомых и куколок хирономид. Отсутствие моллюсков в пищевом спектре пеляди в этом глубоководном озере, по-видимому, обусловлено ее пелагическим образом жизни.

**Сезонность в питании.** Весной зоопланктон в пище пеляди оз. Б. Харбейты отмечен как редкий компонент, а в оз. Амбарты – как субдоминантный (табл. 3). Указанные водоёмы различались по срокам вскрытия, степени прогрева воды, продуктивности зоопланктона. Так, освобождение оз. Амбарты ото льда в годы наблюдений произошло в конце II декады июня, а озера Харбейской системы вскрылись в III декаде месяца.

Летом нарастали численность и биомасса низших ракообразных и их значение в пище пеляди (табл. 3). Массовое их потребление, близкое к максимуму, в оз. Амбарты происходило уже в конце I декады августа. Пища особей в выборках, взятых в относительно малых озёрах Няньты, Кебесаты и безымянном озере 10 в окрестностях Ам-

барты, в конце II декады августа, тоже почти полностью состояла из зоопланктона. То же наблюдалось несколько позже (в конце августа, первой половине сентября) в оз. Б. Харбейты. В оз. Головка и придаточных водоёмах Харбейской системы отмечалась та же картина при отборе пищевых проб в начале сентября. В то же время, в пищеварительных трактах пеляди в других как относительно малых, так и больших по площади водоёмах доля пелагических организмов к середине августа в разные годы варьировала в пределах 0.1–29.8%.

Во второй половине сентября, по наблюдениям на водоёмах Вашуткинской и Харбейской систем, потребление пелядью зоопланктона заметно снижалось, но его значение в пище по сравнению с другими компонентами оставалось сравнительно высоким. Причем, как и в первой половине месяца, в пищевых комках отсутствовали моллюски.

Значение низших ракообразных в пище пеляди в подледный период (октябрь, ноябрь) продолжало уменьшаться, но неодинаково в разных водоёмах и в разные годы. В крупном (18.0 км<sup>2</sup>), но мелководном (средняя глубина 1.46 м) оз. Балбанты Вашуткинской системы данный компонент встречался в теплый год (1961) в небольших количествах у 50% вскрытых рыб. В более холодный год (1966) в глубоководном (средняя глубина 8.9 м) оз. Б. Падимейты (9.6 км<sup>2</sup>) у половины особей пища состояла только из кладоцер и копепод. В одном из относительно малых водоёмов Падимейской системы (оз. Коматы) пищевые комки пеляди на 29.0% были представлены ветвистоусыми и веслоногими рачками.

На протяжении активного нагула отмечалось уменьшение доли непланктонных объектов от весны к осени. В озерах Б. Харбейты и Амбарты хирономиды, до их вылета, доминировали в пище

**Таблица 3.** Изменения в питании пеляди *Coregonus peled* в июне–сентябре в озёрах Большеземельской тундры

Показатели	Озеро, дата/средняя температура воды, °С					
	Б. Харбейты					
	24–27.06.1967 5.5		15–20.07.1967 12.7		27.08–15.09.1967 8.0	
	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ
Зоопланктон	10	0.1	12	17.3	100	95.8
Хирономиды	60	87.3	45	31.0	10	4.1
Моллюски	0	0.0	19	14.0	3	0.1
Насекомые (imago)	55	4.1	45	27.0	0	0
Прочие	35	8.5	48	10.7	0	0
Число рыб, экз.	20		17		39	
Длина рыб, мм	210–400		221–441		270–345	
Показатели	Озеро, дата/средняя температура воды, °С					
	Амбарты					
	26.06–3.07.1974 10.1		24–26.07.1973 13.1		07–19.08.1973 13.5	
	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ
Зоопланктон	42	15.2	76	60.8	76	95.4
Хирономиды	68	80.5	28	1.0	8	0.2
Моллюски	0	0	28	32.3	4	4.3
Насекомые (imago)	14	3.4	4	0.3	4	0.1
Прочие	43	0.9	24	5.6	0	0
Число рыб, экз.	14		25		24	
Длина рыб, мм	285–387		333–410		349–390	

пеляди, которая в первом водоёме потребляла преимущественно их личинок, а во втором – куколок (табл. 3). Этот компонент питания, наряду с воздушными насекомыми, составлял основу питания пеляди в оз. Б. Харбейты и во второй половине июля, тогда как в оз. Амбарты в пищевом комке доминировал по массе зоопланктон, а вторую позицию занимали моллюски. Во второй половине лета в обоих озёрах доля планктонных объектов в питании пеляди превышала 95%.

Наблюдения на других относительно малых водоёмах также свидетельствуют о высоком значении хирономид в летнем питании пеляди: доля этого компонента в некоторых водоёмах достигала в июле и августе соответственно 82 и 53% массы пищевого комка. Моллюски реже входили в число ведущих кормов и, как правило, их значение в июле было второстепенным, а в августе достигало в отдельных озёрах 66% массы комка.

**Некоторые особенности питания молоди.** Рост рыб в онтогенезе сопровождается морфологическими изменениями, расширяющими их возмож-

ности потребления разнообразных кормовых объектов. В пищевом спектре молоди пеляди АС 69–190 мм (возраст 1+–3+) в исследованных нами водоёмах зарегистрированы 10 таксономических групп организмов, но основу питания составляли те же кормовые объекты, что и у половозрелых рыб, за исключением моллюсков, обнаруженных в одном из небольших водоёмов лишь у 2 особей (АС > 160 мм) из 21 вскрытых рыб.

Соотношение компонентов в пище молоди во время летнего нагула значительно варьировало (табл. 4, 5). В июле зоопланктон в ее пище в разных озёрах составлял 0.1–98.2%, хирономиды – 0.1–72.1%, воздушные насекомые – 1.7–87.0% массы пищевого комка. В августе молодь в оз. Амбарты полностью переходила на питание низшими ракообразными, что отмечено также в оз. Кебесаты, где такой же характер питания наблюдался и у взрослых рыб. Весьма слабое потребление рачков в некоторых озёрах в середине июля и позже связано, скорее всего, со слабым развитием зоопланктона. В целом молодь, по сравнению со

**Таблица 4.** Основные пищевые компоненты молоди пеляди *Coregonus peled* в озёрах Большеземельской тундры, июль 1973 г.

Пищевые компоненты	Озеро (его площадь, км <sup>2</sup> ), АС, мм							
	№ 9 (1.1)				№ 8 (0.1)		№ 5 (0.5)	
	69–126		148–186		137–164		81–137	
	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ
Зоопланктон	17	0.1	14	0.1	90	98.2	10	0.1
Хирономиды	100	72.1	66	11.4	9	0.1	100	22.4
Насекомые (imago)	50	27.8	92	87.0	36	1.7	70	49.5
Прочие	0	0	33	1.5	0	0	80	28.0
Число рыб, экз.	12		15		11		10	

**Таблица 5.** Основные пищевые компоненты молоди и взрослых особей пеляди *Coregonus peled* в озёрах Большеземельской тундры

Пищевые компоненты	Амбаргы				№ 1			
	06.08.1973		07–19.08.1973		09.07.1973		21–24.07.1973	
	молодь		взрослые		молодь		взрослые	
	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ	ЧВ	ДМ
Зоопланктон	100	100.0	76	95.4	47	70.4	37	5.6
Хирономиды	0	0	8	0.2	47	5.6	87	89.0
Моллюски	0	0	4	4.3	9	7.2	14	0.8
Насекомые (imago)	0	0	4	0.1	42	10.1	37	4.6
Прочие	0	0	0	0	33	6.7	0	0
Число рыб, экз.	11		24		21		16	
Длина рыб, мм	116–139		340–390		168–190		224–309	

взрослыми рыбами, питалась зоопланктерами интенсивнее и раньше переходила на их массовое потребление, что обусловлено, вероятно, как избиранием меньших по размерам организмов, так и нахождением кормовых стаций на более мелко-водных участках.

Меньшая по длине тела молодь при недостатке пелагических объектов потребляла главным образом куколок хирономид, тогда как более крупные особи весьма активно поедали взрослых насекомых, что, по-видимому, связано с доступностью жертв разного размера.

**Интенсивность питания.** Общий индекс наполнения у пеляди, отловленной неводом, варьировал в безледный период в широком интервале — от 0 до 300‰. В выборках из сетных уловов ИНЖ достигал лишь 120‰. Особи с пустыми желудочно-кишечными трактами встречались не только зимой, но и летом — как в первой, так и второй его половине. В исследованных нами озёрах средние значения ИНЖ у молоди обычно были в 1.8–3.0 раза выше, чем у взрослых рыб.

Мелкая молодь (АС 69.0–126.0 мм) питалась активнее, чем более крупная (148.0–186.0 мм), и разница в величине ИНЖ достигала 2.4 раза.

В относительно малых озёрах бассейна р. Коротаиха средние значения ИНЖ в июле варьировали в пределах от 14 до 46‰, в августе — 17–33‰. В таких же водоёмах на водосборе рек Наульяха, Песчанка этот показатель в конце июля — начале августа был несколько выше — 44‰. Большая величина ИНЖ (47–70‰) отмечена в первой половине сентября у пеляди в озёрах Харбейской системы и в относительно малых водоёмах на их водосборе.

Интенсивность питания пеляди зависела от степени прогрева водных масс. Значительное повышение температуры воды в Харбейских озёрах в 1998 г. вызвало увеличение индекса наполнения в 1.3 раза. Необходимо при этом заметить, что в следующий, холодный вегетационный сезон 1999 г. в оз. Головка, входящем в Харбейскую систему, величина ИНЖ у пеляди была в 2 раза ни-

**Таблица 6.** Основные виды низших ракообразных в рачковой части пищевого комка (% числа планктеров) пеляди *Coregonus peled* в относительно малых озёрах бассейна р. Коротаиха (Большеземельская тундра)

Вид	Месяц, декада				
	июль			август	
	I	II	III	I	III
<i>Bosmina obtusirostris</i>	11.9–19.4	13.5–24.1	38.7–90.9	29.8	0.1–82.6
<i>Daphnia longiremis</i>	1.5–26.4	2.7–80.4	0.7–37.7	48.7	0.0–12.6
<i>D. longispina</i>	–	6.3–71.7	0.5–3.4	15.5	3.0–88.0
<i>Cyclops gr. strenuus</i>	55.9–60.7	0.1–9.1	5.0–7.0	–	0.1–0.9

же, чем в крупном и более глубоководном оз. Б. Харбейты.

По наблюдениям на Харбейской системе, наполнение пищевых трактов пеляди в зависимости от обеспеченности и состава кормов на протяжении активного нагула в безлёдный период изменялось значительно. Максимальное значение ИНЖ (87.3‰) приходилось на весну, минимальное – на вторую половину лета (50.0‰), что, возможно, связано с преобладанием в пище в это время зоопланктона. Такая же тенденция в весенне-летнее время прослеживалась на оз. Амбарты.

Выявлено повышение интенсивности питания пеляди в светлое время суток. Причем разница между дневным и ночным потреблением корма заметно увеличивалась в августе, по сравнению с июлем, вследствие наступления темных ночей. Ночью чаще, чем днем встречались особи с пустыми желудочно-кишечными трактами. В это время суток уменьшалось также потребление моллюсков, воздушных насекомых.

**Видовой состав низших ракообразных в пище.** Зоопланктон в водоёмах Большеземельской тундры представлен 46 видами кладоцер и 29 видами веслоногих (Флора и фауна ..., 1978). В пищевом спектре пеляди в исследованных озёрах установлены 20 таксонов из первой и 8 – из второй группы зоопланктеров. В пищевых трактах рыб в отдельных озёрах отмечены от 4 до 15 представителей пелагических организмов в зависимости от гидробиологических особенностей экосистем, календарных сроков и продолжительности исследований. Наибольшее разнообразие низших ракообразных (25 видов) в питании пеляди установлено в Харбейской системе.

Во всех озёрах, независимо от их морфометрии и географического положения, неизменным компонентом пищи пеляди на протяжении всего активного нагула была *Bosmina obtusirostris*. В большинстве водоёмов (за исключением некоторых относительно малых озёр) в период с июля по сентябрь встречались *Daphnia longiremis* и *Chydorus sphaericus*. Эти 3 вида чаще других входили в состав основных пищевых компонентов среди

низших ракообразных. Из числа веслоногих в пищевом спектре пеляди почти во всех озёрах обнаружены *Heterocope appendiculata* и *Cyclops gr. strenuus*, которые в большинстве водоёмов доминировали (чаще весной и в начале лета) в рачковой части пищевого комка.

Значение и соотношение ведущих зоопланктеров в пище пеляди в относительно малых озёрах (бассейн р. Коротаиха) в конечной фазе весны и летом показаны в табл. 6. Преобладание *B. obtusirostris* в пищевом спектре пеляди в июле–августе в разные годы было отмечено также в сходных по морфометрии озёрах бассейна р. Печора: в окрестностях Харбейской – до 98% числа низших ракообразных в пищевом комке, а также в Вашуткинской системе (Соловкина, 1966). В крупных озёрах указанных систем этот вид тоже входил в число ведущих компонентов среди низших ракообразных. Кроме того, важное место в рачковой пище пеляди в некоторых водоёмах занимал *H. appendiculata*. Так, в крупном и глубоководном оз. Б. Падимейты его доля в августе составляла 83% рачковой части пищевого комка, а в расположенном в его окрестностях относительно малом оз. Ямбото – 54%.

Основу рачковой части пищевого спектра пеляди осенью 1965 г. в Харбейской системе составляли ветвистоусые рачки (табл. 7). В оз. Головка в 1967 г. доля *Ch. sphaericus* в пище пеляди по сравнению с таковой в 1965 г. заметно уменьшалась (32 против 96%), а значение *D. longiremis* увеличилось (51 против 0.4%). В некоторых придаточных водоёмах, соединенных с Харбейской системой короткими протоками, отмечено возрастание роли в питании *B. obtusirostris* (до 95.0% по числу).

В качестве второстепенного корма у пеляди в оз. Амбарты отмечен *Eurycercus lamellatus* – в III декаде июля. Больше число видов (*Bosmina obtusirostris*, *Holopedium gibberum*, *Heterocope borealis*) в ранге второстепенных объектов встречены преимущественно в относительно малых и несколько больших озёрах. Еще большее видовое разнообразие характерно для редких в питании видов, обнаруженных в 1–2 водоёмах (*Limnosed*



**Таблица 7.** Основные виды низших ракообразных в рачковой части пищи пеляди *Coregonus peled* (% числа планктеров) в разные декады сентября 1965 г. в озёрах Харбейской системы (Большеземельская тундра)

Виды	Озера				
	Б. Харбейты			Головка	Придаточное озеро
	I	II	III	I	II
<i>Bosmina obtusirostris</i>	43.5	95.4	93.3	0.1	1.7
<i>Chydorus sphaericus</i>	56.5	2.8	6.7	96.4	94.0

*frontosa*, *D. pulex*, *D. cristata*, *Ceriodahnia quadrangula*, *Acroperus harpae*, *Alona elongatus*, *A. affinis*, *Simocephalus vetulus*, *Bythotrephes* sp., *Eudiaptomus* sp., *Macrocyclus albidus*). Большинство этих видов найдены в Харбейской системе.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Для озёрной пеляди Большеземельской тундры свойственен смешанный спектр питания. Его разнообразие возрастает по мере роста и развития особей. Непланктонные объекты у молоди отмечены в значительных количествах уже на 2-м году жизни (сеголетки в сборах отсутствовали). Число компонентов в пище у особей АС менее 190 мм достигает 10, у взрослых рыб – 23. Спектр питания взрослых особей включает все таксономические группы донных беспозвоночных, установленные у типичного по характеру питания бентофага – сига *C. lavaretus pidschian* (Сидоров, 1974), а также нектобентос, рыб, их икру и фитопланктон. В группу основных кормовых объектов входят массовые виды низших ракообразных, хирономиды, моллюски и воздушные насекомые, реже – другие корма. У молоди АС до 160 мм, в отличие от взрослых особей, моллюски в пище не отмечены. Вместе с тем, пелядь потребляет не все многочисленные гидробионты в озёрах, в частности олигохеты встречаются в пище редко, по-видимому, из-за зарывания в ил (Сидоров, 1974).

Смешанный пищевой спектр обычен для пеляди в озёрах, особенно в северных частях ареала, где кормовая база не достаточна для пищевой специализации рыб, что широко известно, в том числе и для рассматриваемого вида (Пелядь ..., 1989). Недостаточную обеспеченность пеляди зоопланктоном в озёрах Большеземельской тундры отмечали Есипов (1938), Бурмакин (1941, 1953), Соловкина (1966). Значение зоопланктона в питании пеляди за весь активный нагул в безледный период составляло в разных озёрах по ориентировочным расчетам от нескольких до 66%. Такая разница объясняется как различной продуктивностью водоёмов, в которых биомасса низших ракообразных варьировала в диапазоне от 0.2 до 2.7 г/м<sup>3</sup> (Изыурова, 1966; Сидоров, 1974; Продуктивность озёр ..., 1976; Барановская, 1977;

Лоскутова, Фефилова, 1996; Сидоров и др., 2001), так и доступностью корма.

В разных по морфометрии озёрах соотношение между величиной средней биомассы низших ракообразных и их долей в пище пеляди различно. Если в относительно малых водоёмах их значение было мало при биомассе менее 0.5 г/м<sup>3</sup>, то в крупных озёрах при таком же или даже меньшем уровне развития зоопланктона наблюдалось интенсивное потребление данного корма, вплоть до явного его преобладания в пище. В больших озёрах, входящих в Вашуткинскую, Харбейскую и Падимейскую системы, в отличие от относительно малых, вследствие размеров, извилистости береговой линии, сложности строения котловины создаются условия для неравномерного распределения планктонных и микробентических форм низших ракообразных и их концентраций, необходимых для массового потребления хищником.

Выявлена непропорциональность использования зоопланктона пелядью его развитию в разные по погодным условиям годы. Так, пелядь в оз. Амбарты потребляла в 1.5 раза меньше ракообразных в более теплый год, чем в холодный, несмотря на более высокую их биомассу и большую долю в ней предпочитаемых ветвистоусых (Барановская, 1977). По-видимому, это обусловлено сильным “цветением” воды и повышенным прогреванием ее верхних слоев в безветренные жаркие дни. Поэтому пелядь интенсивно поедала моллюсков, а среди рачков в пище была относительно высокая доля микробентической формы *E. lamellatus*. В оз. Головка в холодный год при высокой биомассе зоопланктона пелядь значительно слабее питалась пелагическими организмами, чем в крупном оз. Б. Харбейты при вдвое меньшей биомассе – соответственно 18 и 57.0% массы пищевого комка (см. табл. 1). При этом в первом озере в пище пеляди преобладали копеподы, которые, по данным Фефиловой (Сидоров и др., 2001), наряду с коловратками, были наиболее обильны в водоёме, во втором – в пищевых комках рыб среди рачков явно доминировали кладоцеры, хотя их доля в биомассе составляла 18.0%. Однако в одном из относительно малых озёр в умеренно теплый год (в начале лета) в рачковой части комка, составляющей 83.6% (по массе), 57.0% приходи-

лось на копепод. Данные ряда исследователей (Венглинский, 1966; Новоселова, 1982; Болотова, 1988; Новоселов, Решетников, 1988; Широбокков, 1991) тоже неоднозначны в отношении перехода пеляди на массовое потребление зоопланктона и зависимости интенсивности питания от уровня его развития.

Сезонное изменение численности, биомассы и структуры зоопланктона (Изьюрова, 1966; Продуктивность озер ..., 1976) отражается на интенсивности его использования и соотношении ветвистоусых и веслоногих в пище пеляди на протяжении нагула. Весной значение низших ракообразных в питании минимально, что объясняется слабым развитием пелагических организмов, особенно кладоцер, рост численности которых проходит при более высокой степени прогрева водных масс. В зависимости от гидрологических и гидробиологических особенностей водоёмов и погодных условий резкое увеличение доли зоопланктона в питании пеляди в разных озёрах происходит в период со II декады июля до середины августа. Преимущественное потребление низших ракообразных, в основном копепод (до 70% в отдельных озёрах), в умеренно тёплый год отмечено в некоторых относительно малых водоёмах бассейна р. Коротаиха уже к середине июля (до 82% массы комка). Пик их использования (более 95% в отдельных озёрах) приходился на начало августа. В крупном оз. Б. Харбейты максимальная доля (более 90% массы комка) рачков в пище пеляди в самый тёплый год также зарегистрирована в I декаде августа, тогда как в весьма холодный вегетационный сезон интенсивность питания пеляди зоопланктоном здесь в это время была в 2 раза ниже. Еще меньшая роль низших ракообразных (18.3% массы комка) в пище пеляди отмечена в значительно меньшем по площади оз. Головка, где в структуре зоопланктонного сообщества преобладали холодноводные формы ветвистоусых и коловраток в связи с низкой температурой воды и менее устойчивым температурным режимом. В целом, явное преобладание рачков в пище пеляди в этих озёрах в умеренно тёплые и холодные годы имело место с конца августа до середины сентября.

По нашим материалам и данным Соловкиной (1966), пищевой спектр пеляди включает значительную часть известных для Большеземельской тундры видов ветвистоусых, в отличие от веслоногих (Фауна и флора ..., 1978). Доминирующее положение в рачковой части пищевого комка занимают кладоцеры, увеличению доступности которых способствует равномерность сезонного развития (Особенности структуры ..., 1994). В число видов, преобладающих в пище, как правило, входят северные пелагические и пелагически-литоральные формы эврибионтных и эвритермных организмов (Флора и фауна ..., 1978). Самый распространенный среди основных кор-

мовых объектов — *B. obtusirostris*, что, вероятно, в немалой степени обусловлено наличием у этого вида пелагической, литоральной и микробентической форм. Большинство обнаруженных в пище видов встречаются редко. Некоторые из них (*D. pulex*, *A. affinis*) упоминаются Соловкиной (1966) в качестве наиболее обильных видов в пище пеляди в крупных головных озёрах Вашуткинской системы.

При недостатке ракообразных для удовлетворения пищевых потребностей пелядь потребляет непланктонные организмы, но и в этом случае она предпочитает использовать те корма, которые позволяют сохранить обычное для планктофага пищевое поведение, на что обращали внимание некоторые исследователи (Новоселов, 1985; Болотова, 1988). К таким компонентам относятся куколки, субимаго и имаго амфибионтных насекомых и воздушные насекомые. В какой-то степени к ним можно отнести и моллюсков, обитающих на макрофитах, обрывки которых отмечены в пищевом комке пеляди.

Озёрная пелядь Большеземельской тундры по спектру питания относится к эврифагам, что характерно для нее в Субарктике, и она легко адаптируется к различным трофическим условиям (Решетников, 1980; Новоселов, Решетников, 1988; Пелядь ..., 1989). Судя по различиям в темпах линейного и весового роста, обеспеченность пеляди кормами в рассматриваемом регионе (Есипов, 1938; Бурмакин, 1941; Сидоров, 1974; Продуктивность озёр ..., 1976; Пономарев, 1996) значительно варьирует от озера к озеру. Рост пеляди, близкий к очень низкому, согласно принятому подразделению ее по данному показателю (Пелядь ..., 1989), установлен в относительно малом оз. Няньгы, для которого характерны высокая плотность популяций пеляди и сига и низкая биомасса бентоса (1.9 г/м<sup>2</sup>), а также, по данным Есипова (1938), в озёрах Просундуй и Рычкево западной части тундры. Очень высокий темп роста отмечен нами в относительно малых безымянных озёрах с весьма низкой плотностью популяций пеляди и других видов после усиленного облова (Сидоров, 1974). Обычны озёра, в которых рост пеляди несколько отклоняется в ту или другую сторону от среднего.

Приведенные материалы по питанию пеляди свидетельствуют о том, что обеспеченность кормами, а не климатические условия напрямую определяют темп линейного и весового роста пеляди в Субарктике. Это представляется весьма важным с точки зрения обоснованности ведения здесь интенсивных форм хозяйства, учитывая обширный озёрный фонд, большое число малых безрыбных озер с богатой кормовой базой.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает сердечную благодарность В.К. Барановской за определение видового состава низших ракообразных, а также сотрудникам лаборатории ихтиологии и гидробиологии Института биологии Коми Научного центра Уральского отделения РАН за помощь в сборе и обработке материала.

Настоящая работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ гранта № 98-04-50007.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барановская В.К.* 1977. Зоопланктон озера Амбарты // Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов европейского Севера. Тез. докл. 10-й сессии Уч. совета. Сыктывкар. С. 36–38.
- Болотова Н.Л.* 1988. Факторы, влияющие на выбор жертвы пелядью // Биология сиговых рыб. Сб. науч. тр. Ин-та эволюц. морфол. и экологии животных. М.: Наука. С. 114–144.
- Бурмакин Е.В.* 1941. Кормовые ресурсы Гыданского залива и близлежащих водоемов // Рыбы и рыболовство в бассейне Гыданского залива. Тр. НИИ Полярн. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. М.: Изд-во Главсевморпути. С. 159–177.
- Бурмакин Е.В.* 1953. Биология и рыбохозяйственное значение пеляди // Тр. Барабинск. отд. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва. Новосибирск. Т. VI. Вып. 1. С. 25–80.
- Венглинский Д.Л.* 1966. Эколого-морфологические особенности пеляди субарктических водоемов // Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР. Т. 49. С. 17–36.
- Власова Т.А., Барановская В.К., Гецен М.В. и др.* 1973. Биологическая продуктивность Харбейских озер Большеземельской тундры // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск: БГУ. С. 147–163.
- Голдина Л.П.* 1972. География озер Большеземельской тундры. Л.: Наука, 103 с.
- Григораш В.А., Спановская В.Д.* 1976. Изучение питания и пищевых отношений видов // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Ч. II. Вильнюс: Мокслас. С. 93–103.
- Есинов В.К.* 1938. О пеляди (*Coregonus peled* Gmelin) из озер Большеземельской тундры // Зоол. журн. Т. 17. Вып. 2. С. 303–315.
- Зверева О.С.* 1966. Бентос и общие вопросы гидробиологии Вашуткиных озер // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука. С. 112–136.
- Зверева О.С., Власова Т.А., Голдина Л.П.* 1966. Вашуткины озера и история их исследования // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука. С. 4–21.
- Изъюрова В.К.* 1966. Зоопланктон и бентические ракообразные озерно-речной системы бассейна р. Верхняя Адзъва // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука. С. 37–50.
- Лоскутова О.А., Фефилова Е.Б.* 1996. Гидробиологическая характеристика озер Северной части Большеземельской тундры // Некоторые подходы к организации экологического мониторинга в условиях Севера. Тр. Коми науч. центра Урал. отд. РАН. № 147. Сыктывкар. С. 125–138.
- Никитина О.И.* 1984. Питание и пищевые взаимоотношения рыб оз. Кривое // Тез. докл. научно-практ. конф. молодых ученых и специалистов. Петрозаводск. С. 87–89.
- Новоселов А.П.* 1985. Сезонные изменения характера питания пеляди устьевой части реки Онега // Тез. докл. конф. Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск. С. 263–265.
- Новоселов А.П., Решетников Ю.С.* 1988. Пелядь в новых местах обитания // Биология сиговых рыб. Сб. науч. тр. Ин-та эволюц. морфол. и экологии животных. М.: Наука. С. 78–114.
- Новоселова З.И.* 1982. Использование прудов-спутников для получения жизнестойкой молоди ценных видов рыб в условиях Алтайского края // Сб. науч. Тр. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 182. С. 143–149.
- Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера. 1994. СПб.: Наука, 260 с.
- Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin 1788) (Pisces: Coregonidae). Систематика, морфология, экология, продукция. 1989. М.: Наука, 304 с.
- Пономарев В.И.* 1996. Некоторые популяционные характеристики рыб разнотипных озер Северной части Большеземельской тундры // Некоторые подходы к организации экологического мониторинга в районах разведки, добычи и транспортировки газа. Тр. Коми науч. центра Урал. отд. РАН. № 147. С. 139–151.
- Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. 1976. Л.: Наука, 148 с.
- Решетников Ю.С.* 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 302 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР, 262 с.
- Сидоров Г.П.* 1974. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 164 с.
- Сидоров Г.П.* 2002. Ихтиофауна Большеземельской тундры и ее рыбохозяйственные возможности // Возобновимые ресурсы водоемов Большеземельской тундры. Тр. Коми науч. центра Урал. отд. РАН. № 169. С. 79–94.
- Сидоров Г.П., Лоскутова О.А., Фефилова Е.Б. и др.* 2001. Влияние погодных условий в разные годы на развитие фауны Харбейских озер // Тез. докл. VIII съезда гидробиол. о-ва РАН. Т. 1. Калининград. С. 304–305.
- Соловкина Л.Н.* 1966. Рост и питание рыб Вашуткиных озер // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука. С. 137–163.
- Флора и фауна водоемов СССР. 1978. М.: Наука, 191 с.
- Широбоков И.И.* 1991. Адаптация молоди сиговых к снижению напряженности внутри- и межвидовых пищевых отношений // Биологические проблемы Севера. Современные проблемы сиговых рыб. Ч. II. Владивосток: ДВО РАН. С. 225–238.