

УДК 597.553.2.591.53

## ПИТАНИЕ ТУПОРЫЛОГО ЛЕНКА *BRACHYMYSTAX TUMENSIS* (SALMONIDAE) В БАССЕЙНЕ ОЗЕРА КОРБОХОН (ЛЕВАЯ БУРЕЯ, ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ) В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

© 2015 г. В. А. Тесленко, П. Б. Михеев\*, А. Л. Антонов\*\*,  
Т. М. Тиунова, М. А. Макарченко

Биологический институт Дальневосточного отделения РАН – БПИ ДВО РАН, Владивосток

\*Хабаровский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского  
рыболовецкого центра – ХФТИНРО, Хабаровск

\*\*Институт водных и экологических проблем Дальневосточного отделения РАН – ИВЭП ДВО РАН, Хабаровск

E-mail: teslenko@ibss.dvo.ru

Поступила в редакцию 12.05.2014 г.

Приведена характеристика питания тупорылого ленка *Brachymystax tumensis* в горном моренном оз. Корбохон (р. Левая Бурея, Хабаровский край) в летний период. Установлено, что особи в возрасте 3+–13+ используют в пищу все доступные сезонные типы жертв как у дна, так и в поверхностных слоях воды. В целом в содержимом всех исследованных желудков обнаружены 88 компонентов животного происхождения (донные беспозвоночные, икра ленка, личинки, куколки и имаго амфибиотических и наземных насекомых), а также три растительных компонента. С возрастом спектр питания ленка расширяется. В желудках особей в возрасте 9+–13+ наряду с беспозвоночными зарегистрированы сибирский голец *Barbatula toni* и шерсть мелких мышевидных грызунов. Выявленна избирательность питания в отношении массы и типа жертв: ленок старше 9+ предпочитает более крупные пищевые объекты; особи в возрасте 11+–12+ чаще включают в рацион жуков и других наземных насекомых, при этом соотношение водных и наземных пищевых компонентов изменяется в пользу последних.

**Ключевые слова:** тупорылый ленок *Brachymystax tumensis*, спектр питания, возрастные группы, озеро Корбохон, Хабаровский край.

**DOI:** 10.7868/S0042875215040165

В горной части бассейна р. Амур в пределах России имеются десятки озёр. Наиболее часто они располагаются в горных областях водосборов рек Онон, Ингода, Зея, Бурея и Амгунь. Какие-либо сведения о фауне рыб горных озёр бассейна Амура вследствие их труднодоступности до недавнего времени отсутствовали. В последние годы появился ряд публикаций (Антонов, 1999, 2003, 2005, 2009, 2012, 2013), в которых показано, что типичным представителем ихтиофауны горных озёр верхнего, среднего и нижнего Амура (Букунское, Корбохон, Перевальное и Большой Сулук) является тупорылый ленок *Brachymystax tumensis*. Обитание этого вида в горных озёрах обусловлено его сравнительно высокой экологической пластичностью. Он может заселять медленные водотоки, заливы и старицы, в период миграций и зимовки встречается в пойменных озёрах и русле Амура и может проникать по его горным притокам, как правило, выше других видов (Антонов, 2013). В этих озёрных популяциях *B. tumensis* отличается от речных особей большими значениями индексов диаметра глаза и длины головы (рис. 1), фиолетово-розовой окраской мышц и плаватель-

ного пузыря (Антонов, 2001, 2003, 2009). Общими специфическими чертами биологии озёрных популяций являются небольшие размеры, низкий темп роста и относительно высокая продолжительность жизни. Вместе с тем один из основных вопросов биологии – питание – до сих пор остаётся не изученным, имеются лишь весьма скучные сведения о составе пищи тупорылого ленка. По данным Антонова (2003, 2009), в горных озёрах существенную роль в питании ленка играют воздушные и амфибиотические насекомые и их личинки, единично в желудках встречается и рыба. Немного известно о составе питания тупорылого ленка в речных популяциях.

Цель настоящего исследования – определить спектры питания, пищевые предпочтения и способы добывания пищи разных возрастных групп тупорылого ленка в горном оз. Корбохон.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Горное моренное оз. Корбохон ледникового происхождения расположено на западном склоне хребта Дуссе-Алинь на водоразделе р. Буреи и

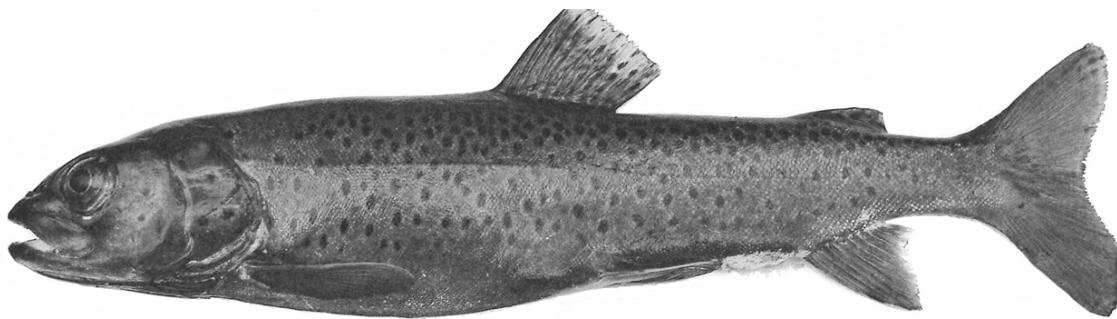


Рис. 1. Отнерестившийся самец тупорылого ленка *Brachymystax tumensis* из бассейна оз. Корбохон, *FL* 401 мм.

притоков р. Амгуни – Керби и Нилана, на территории заповедника “Буреинский” (Верхнебуреинский район Хабаровского края). Озеро находится на высоте 1165 м над уровнем моря в верховьях р. Корбохон, притока Левой Буреи ( $52^{\circ}01'37''$  с.ш.  $135^{\circ}04'47''$  в.д.) (рис. 2а). Озеро проточное, овальной формы ( $0.6 \times 0.4$  км), вытянуто в троговой долине в меридиональном направлении; площадь акватории  $0.2 \text{ км}^2$  (рис. 2б). В северную часть озера одним руслом впадает ручей Малый Корбохон шириной 1–2 м и длиной 2.5 км (расход воды  $\sim 0.1 \text{ м}^3/\text{с}$ ), который полого стекает по широкой долине и меандрирует перед впадением в озеро; его торфяные берега поросли голубикой и ерниковой берёзой. С южной стороны из озера вытекает ручей Корбохон, имеющий в истоке ширину до 4.5 м и глубину 0.4–1.0 м (расход воды  $\sim 0.2 \text{ м}^3/\text{с}$ ). Примерно в 8 км ниже по течению имеется участок с микроводопадами высотой до 1 м (Шестеркин, Антонов, 1996).

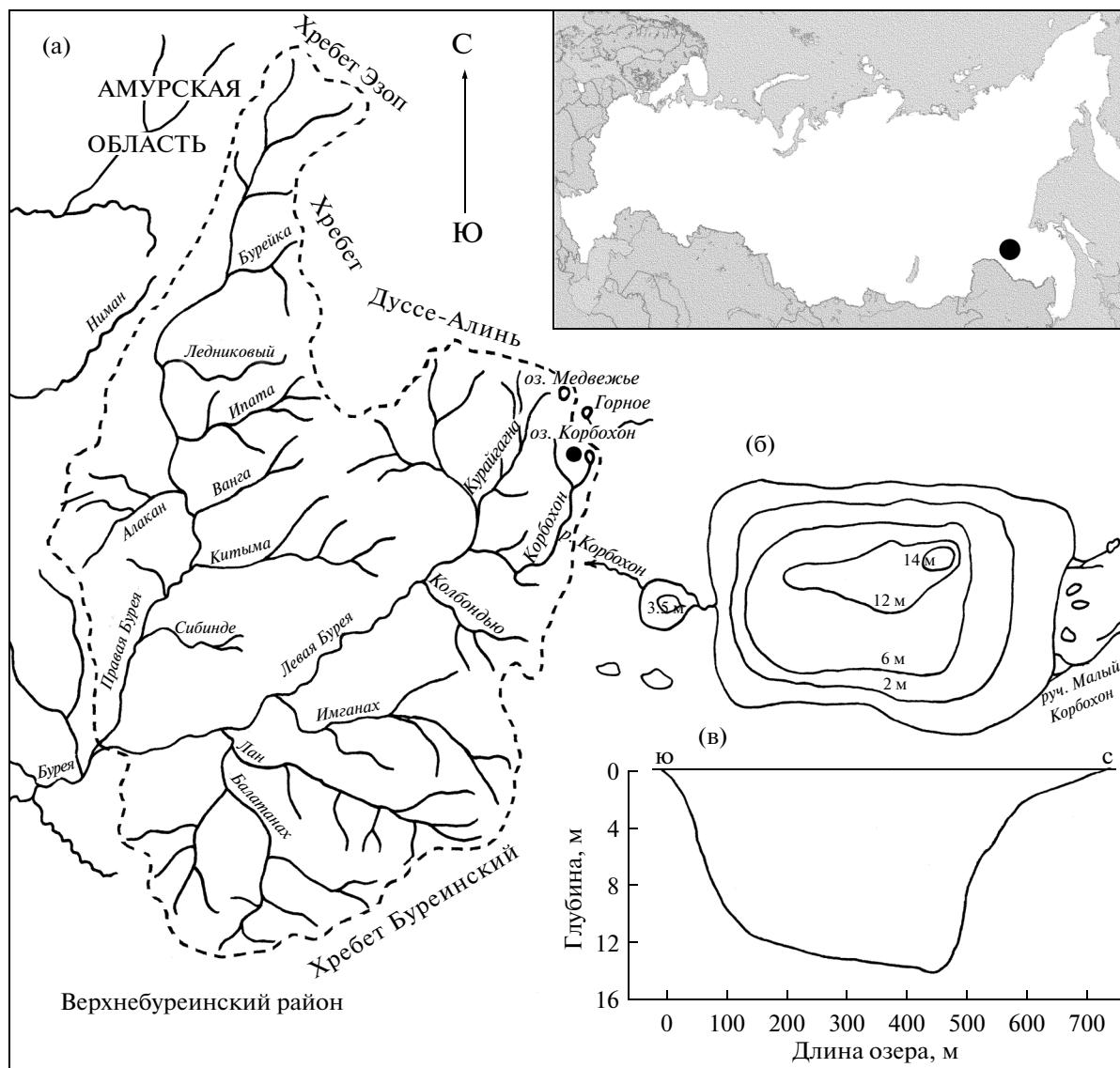
Маленькая площадь водосбора ( $\sim 4 \text{ км}^2$ ) определяет стабильный уровеньный режим озера (Шестеркин, 1998). Литораль глубиной 1.5–2.5 м, заросшая водной растительностью на 20–30%, уходит на расстояние 20–25 м от берега; затем глубина резко увеличивается до 6–8 м и в 50 м от берега составляет 10–12 м (рис. 2б). В северной части озера глубина увеличивается не столь резко, только на расстоянии 100–125 м она достигает 8–10 м, а максимальные глубины (до 14 м) находятся в северо-западной части (рис. 2в). Поскольку дно у берега понижается полого, а затем резко обрывается вниз и плоское в середине, то с близлежащих высот и с вертолёта озеро выглядит как чёрный овал со светлой каймой, несмотря на идеальную прозрачность воды.

Вода в озере мягкая и ультрапресная, питание осуществляется талыми снеговыми и дождовыми водами. Породы, слагающие ложе водосбора, представлены трудно выщелачиваемыми гранитами, что обусловливает низкую ( $>10 \text{ мг}/\text{дм}^3$ ) минерализацию воды (Шестеркин, Антонов, 1996; Шестеркин, 1998). Концентрации соединений

кремния и железа также невысоки. На содержание биогенных веществ большое влияние оказывают крупные лесные пожары, вызывающие повышение концентрации соединений азота. Так, после крупнейших в Приамурье лесных пожаров 1998 г. содержание аммонийного и нитратного азота в воде оз. Корбохон в 2002 г. по сравнению с 1996 г. возросло соответственно в 1.5 и 5 раз (Шестеркин, Шестеркина, 2003). Вместе с тем в составе воды отсутствуют основные ионы калия и магния. Поэтому, по классификации Алекина (1970), воды оз. Корбохон по химическому составу относятся к гидрокарбонатному классу, группе кальция, первому типу (Мордовин и др., 2006).

Климатические условия крайне суровые, климат резко континентальный. В год выпадает до 800–1200 мм осадков, причём более 80% – в тёплый период года. Зимой температура воздуха может опускаться ниже  $-50^{\circ}\text{C}$ . Летом в августе бывают заморозки. Более 9 мес. в году озеро покрыто льдом, период открытой воды длится с середины – конца июня по середину – конец сентября (Антонов, 2013). В период сбора материала (27–28.06.2011 г., фенологическая весна) в дневные часы температура воды в оз. Корбохон составляла  $6.5\text{--}7.5^{\circ}\text{C}$ ; по берегам озера, в ложбинах и в долинах ручьёв ещё сохранялись снежники.

Объём выборки 33 экз. Больше половины рыб пойманы в месте впадения руч. Малый Корбохон в озеро, где их концентрация была максимальной. Рыб отлавливали спиннингом в светлое время суток, несколько особей были пойманы ставной сетью ночью. У каждого экземпляра определяли длину по Смитту (*FL*) и массу тела. Возраст определяли по чешуе и отолитам с использованием бинокуляра LOMO МСП–2 и камеры-окуляра DCM–510 Scope при увеличении 40Ч–80Ч. Желудки фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Массу пищевого комка вычисляли как разницу массы наполненного и пустого желудка. Анализ пищевого комка проводили под бинокуляром МБС–10, определяли сохранившихся животных до вида, подсчитывали, обсушивали на



**Рис. 2.** Карта-схема района сбора материала (а), распределение глубин в оз. Корбохон (по: Шестеркин, 1998) (б), профиль оз. Корбохон (по: Шестеркин, 1998) (в); (—) — граница Буреинского заповедника.

фильтровальной бумаге и взвешивали на электронных весах ТН-213 (50 г/0.01 г). Индекс наполнения желудка (ИНЖ, %о) вычисляли как отношение массы пищи к общей массе тела (Методическое пособие ..., 1974). Для оценки значения разных кормовых объектов в питании определяли частоту встречаемости, а также среднее их число и массу в относительных величинах.

Статистическая обработка данных проведена в программном пакете Microsoft Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По данным промеров и оценкам возраста по чешуе и отолитам, в составе выборки из популяции тупорылого ленка бассейна оз. Корбохон вы-

делены 10 возрастных групп — 3+—13+ (табл. 1). Длина рыб варьирует в пределах 262—425 мм, масса — 161.9—770.0 г.

Весовой и линейный рост корбохонских ленков значительно более медленный, чем у рыб речных популяций из рек Нимелен и Хор (нижний Амур) (Антонов, 1999; Михеев, Вдовиченко, 2009). Низкий темп роста ленка в оз. Корбохон может быть связан с суровыми климатическими условиями, в первую очередь с низкой температурой воды горного озера. Ограниченностю вегетационного сезона в значительной мере определяет также и развитие кормовой базы, поведение рыб, в том числе и пищевое, место и продолжительность периодов нагула и нереста.

**Таблица 1.** Размерно-весовые показатели и индекс наполнения желудков тупорылого ленка *Brachymystax tumanensis* разного возраста из оз. Корбохон в 2011 г.

| Возраст, лет | Число рыб, экз. | Длина ( <i>FL</i> ), мм               | Масса, г                              | Индекс наполнения желудка, %oo     |
|--------------|-----------------|---------------------------------------|---------------------------------------|------------------------------------|
| 3+           | 1               | 262.0                                 | 161.9                                 | 81.5                               |
| 5+           | 1               | 355.0                                 | 377.8                                 | 72.0                               |
| 6+           | 3               | <u>333.33 ± 11.547</u><br>320.0–340.0 | <u>354.80 ± 22.003</u><br>336.0–379.0 | <u>104.4 ± 42.6</u><br>55.8–135.4  |
| 7+           | 4               | <u>362.50 ± 17.078</u><br>340.0–380.0 | <u>369.35 ± 54.427</u><br>313.0–437.4 | <u>90.4 ± 56.3</u><br>32.9–167.7   |
| 8+           | 2               | <u>360.0</u><br>360.0                 | <u>374.2</u><br>338.0–340.5           | <u>55.2</u><br>30.2–74.3           |
| 9+           | 7               | <u>363.57 ± 16.257</u><br>345.0–390.0 | <u>386.6 ± 31.421</u><br>345.0–439.0  | <u>121.4 ± 116.5</u><br>31.6–346.2 |
| 10+          | 7               | <u>375.0 ± 27.988</u><br>330.0–400.0  | <u>451.66 ± 46.957</u><br>390.0–503.0 | <u>94.9 ± 55.6</u><br>52.2–213.6   |
| 11+          | 4               | <u>388.75 ± 11.814</u><br>380.0–405.0 | <u>461.78 ± 59.208</u><br>386.0–515.0 | <u>132.4 ± 83.6</u><br>66.0–251.3  |
| 12+          | 2               | <u>407.5</u><br>390.0–425.0           | <u>536.70</u><br>464.0–609.4          | <u>170.2</u><br>120.7–219.7        |
| 13+          | 2               | <u>415.0</u><br>410.0–420.0           | <u>749.5</u><br>729.1–770.0           | <u>110.0</u><br>102.9–117.1        |

Примечание. Над чертой – среднее значение и среднее квадратическое отклонение, под чертой – пределы варьирования показателя.

Выборка представлена в основном половозрелыми особями, за исключением 1 экз. в возрасте 3+ *FL* 262 мм и массой 161.9 г, у которого гонады находились на II стадии зрелости. Соотношение самцов и самок 1 : 1.3. По-видимому, сбор материала проведён после нереста, поскольку большинство отловленных самок имели гонады VI стадии зрелости (отнерестившиеся особи).

Все исследованные желудки были наполнены пищевой. Величины ИНЖ, характеризующие насыщенность и отражающие в определённой степени интенсивность питания тупорылого ленка, варьируют в пределах 30.2–346.2, максимальные значения зарегистрированы у десятилеток (табл. 1). Средние показатели ИНЖ с возрастом увеличиваются. Максимальное среднее значение этого индекса (170.2) отмечено у особей в возрасте 12+.

Спектры питания анализируемых возрастных групп тупорылого ленка широки и разнообразны. В целом в содержимом всех исследованных желудков обнаружены 88 компонентов животного происхождения и три растительных компонента – остатки высшей наземной (фрагменты листьев и древесины, хвоя, семена), высшей и низшей (мох, водоросли) водной растительности (табл. 2).

К условно пищевым компонентам отнесена мелкая галька, вероятно, попавшая в желудки с ручейниками. Пищевые объекты животного происхождения представлены бентосными организмами: в основном амфибиотическими насекомыми из отрядов двукрылых (Diptera), веснянок (Plecoptera), ручейников (Trichoptera), подёнок (Ephemeroptera), вислокрылок (Megaloptera) и водных клопов (Gerridae), а также первичнополостными червями (Nematoda), волосатиками (Gordioidea), водными клещами (Hydracarina) и моллюсками (Mollusca), которых ленок собирает в большей степени со дна ручья, чем озера. Кроме водных беспозвоночных, животная пища включает наземных насекомых, собираемых ленком с поверхности воды. К ним относятся: летающие над водой жуки (Coleoptera), перепончатокрылые (Hymenoptera), полужёсткокрылые (Hemiptera) и скорпионовые мухи (Mecoptera); упавшие с прибрежной растительности пауки (Aranei) и личинки бабочек (Lepidoptera); обитающие в почвенной подстилке уховёртки (Dermoptera) и многоножки (Chilopoda). В питании ленка зарегистрированы позвоночные животные (или их фрагменты): второй представитель ихтиофауны оз. Корбохон – сибирский голец *Barbatula toni*; шерсть мелких

**Таблица 2.** Спектры питания тупорылого ленка *Brachymystax tumensis* разного возраста из оз. Корбохон и общая частота встречаемости пищевых компонентов в желудках, июнь 2011 г.

| Пищевые объекты   | Возраст, лет   |               |                |                |               |                |               |               |                |              | ЧВ, % |
|---|----------------|---------------|----------------|----------------|---------------|----------------|---------------|---------------|----------------|--------------|-------|
|   | 3+             | 5+            | 6+             | 7+             | 8+            | 9+             | 10+           | 11+           | 12+            | 13+          |       |
| Водные  |                |               |                |                |               |                |               |               |                |              |       |
| <b>Тип Nemathelminthes</b>                                |                |               |                |                |               |                |               |               |                |              |       |
| Класс Nematoda  |                |               | 1.01<br>0.09   | 0.41<br>0.11   | 0.65<br>0.10  | 0.14<br>0.01   | 0.16<br>0.05  | 1.59<br>0.01  | 0.68<br>0.01   | 0.6<br>0.01  | 58    |
| <b>Тип Nematomorpha</b>                                   |                |               |                |                |               |                |               |               |                |              |       |
| Класс Gordioidea  |                |               | 0.11<br>0.01   |                |               | 0.14<br>0.02   | 0.02<br>0.01  | 0.18<br>0.02  |                |              | 12    |
| <b>Тип Mollusca</b>                                       |                |               |                |                |               |                |               |               |                |              |       |
| Класс Gastropoda  |                |               | 46.15<br>44.78 | 0.09<br>0.80   |               | 0.03<br>0.01   | 0.77<br>1.63  | 0.18<br>0.05  | 10.18<br>10.25 |              | 27    |
| Класс Bivalvia  |                |               | 0.45<br>0.10   |                |               |                |               |               |                |              | 3     |
| <b>Тип Arthropoda</b>                                     |                |               |                |                |               |                |               |               |                |              |       |
| Класс Arachnida   |                |               |                |                |               |                |               |               |                |              |       |
| Отряд Hydracarina   |                |               |                |                | 0.03<br>0.01  |                |               |               |                | 1.09<br>0.01 | 6     |
| Класс Insecta   |                |               |                |                |               |                |               |               |                |              |       |
| Отряд Diptera indet.                                      |                | 0.11<br>0.83  | 0.11<br>0.18   |                |               |                |               |               | 0.88<br>0.09   |              | 12    |
| Сем. Chironomidae indet. (л.)                             |                |               |                |                |               | 0.10<br>0.02   |               |               |                |              | 3     |
| <i>Protanypus</i> sp. (к.)                                |                |               |                |                |               |                | 0.02<br>0.01  |               |                |              | 3     |
| Подсем. Orthocladiinae indet. (к.)                        |                |               |                |                |               |                | 0.15<br>0.02  |               |                |              | 3     |
| <i>Abiskomyia</i> sp. (к.)                                | 94.59<br>45.00 | 11.51<br>0.93 | 90.95<br>39.82 | 65.52<br>29.00 | 73.16<br>3.15 | 79.80<br>17.77 | 10.62<br>0.26 | 6.78<br>0.43  | 82.4<br>4.96   |              | 61    |
| <i>Chaetocladius</i> gr. <i>piger</i> (к.)                |                |               |                |                | 0.03<br>0.01  |                |               |               |                |              | 3     |
| <i>Cricotopus</i> ( <i>Isocladius</i> ) sp. (л.)          |                |               |                |                | 0.03<br>0.01  | 0.02<br>0.01   |               |               |                |              | 6     |
| <i>Cricotopus</i> ( <i>Cricotopus</i> ) <i>magus</i> (к.) |                |               |                |                | 1.49<br>0.60  | 0.03<br>0.01   |               |               |                |              | 6     |
| <i>Diplocladius</i> <i>cultiger</i> (к.)                  |                |               |                |                | 0.03<br>0.02  |                |               |               |                |              | 3     |
| <i>Eukiefferiella</i> sp. (к.)                            |                |               |                |                | 0.02<br>0.01  |                |               |               |                |              | 3     |
| <i>Procladius</i> sp. (л., к.)                            | 0.11<br>0.32   | 19.44<br>2.01 | 4.37<br>3.04   | 0.28<br>0.10   | 4.11<br>0.74  | 1.10<br>0.19   | 22.10<br>1.78 | 33.79<br>3.14 |                |              | 45    |
| <i>P. choreus</i> (л., к.)                                |                |               |                |                |               |                |               | 0.02<br>0.01  |                |              | 3     |

Таблица 2. Продолжение

| Пищевые объекты                                | Возраст, лет        |                     |                     |                     |                      |                      |                      |                      |                      |                     | ЧВ, %               |    |
|--|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|---------------------|---------------------|----|
|  | 3+                  | 5+                  | 6+                  | 7+                  | 8+                   | 9+                   | 10+                  | 11+                  | 12+                  | 13+                 |                     |    |
| <i>Psectrocladius gr. limbatellus</i> (л., к.) |                     |                     | <u>0.45</u><br>0.12 | <u>0.03</u><br>0.02 |                      | <u>0.28</u><br>0.05  | <u>0.55</u><br>0.10  | <u>0.18</u><br>0.01  |                      |                     | 27                  |    |
| <i>Zalutschia tornetraeskensis</i> (к., им.)   |                     |                     | <u>0.11</u><br>0.02 | <u>0.02</u><br>0.02 | <u>3.81</u><br>1.50  |                      | <u>0.77</u><br>0.12  |                      |                      |                     | 12                  |    |
| Chironomini indet. (л., к.)                    |                     |                     | <u>3.13</u><br>0.32 | <u>0.20</u><br>0.10 | <u>10.87</u><br>4.90 | <u>0.76</u><br>0.08  | <u>0.49</u><br>0.08  |                      | <u>14.52</u><br>0.99 |                     | 45                  |    |
| <i>Eudochironomus</i> sp. (л., к.)             |                     |                     | <u>0.11</u><br>0.30 | <u>0.67</u><br>0.06 |                      | <u>0.28</u><br>0.10  | <u>0.03</u><br>0.01  | <u>0.15</u><br>0.05  | <u>0.88</u><br>0.03  | <u>2.58</u><br>0.29 | 30                  |    |
| Tanytarsini (к.)                               |                     |                     | <u>0.11</u><br>0.30 | <u>0.45</u><br>0.07 | <u>1.22</u><br>0.62  |                      | <u>0.03</u><br>0.01  | <u>0.05</u><br>0.01  | <u>0.71</u><br>0.02  | <u>2.63</u><br>0.13 | 27                  |    |
| Сем. Blephariceridae (л.)                      |                     |                     |                     |                     | <u>0.22</u><br>0.05  |                      | <u>0.14</u><br>0.03  |                      |                      | <u>0.41</u><br>0.07 | 9                   |    |
| Сем. Ceratopogonidae (л.)                      | <u>3.97</u><br>1.18 | <u>8.49</u><br>0.79 | <u>1.02</u><br>0.44 | <u>5.20</u><br>1.40 | <u>2.45</u><br>0.19  | <u>10.74</u><br>1.65 | <u>18.94</u><br>0.46 | <u>10.85</u><br>0.49 | <u>4.31</u><br>0.16  |                     | 79                  |    |
| Сем. Culicidae (л., им.)                       |                     |                     |                     |                     | <u>0.02</u><br>0.12  |                      |                      |                      |                      | <u>0.14</u><br>0.02 | 6                   |    |
| Сем. Empididae (л.)                            |                     |                     |                     |                     | <u>0.34</u><br>0.21  | <u>0.03</u><br>0.06  |                      | <u>0.07</u><br>0.05  | <u>0.02</u><br>0.03  | <u>0.53</u><br>0.15 | <u>0.27</u><br>0.04 | 21 |
| Сем. Limoniidae (л., им.)                      |                     |                     |                     |                     |                      |                      |                      | <u>0.02</u><br>0.01  |                      |                     | <u>0.68</u><br>0.15 | 9  |
| Сем. Muscidae (им.)                            |                     |                     |                     |                     | <u>0.05</u><br>0.16  | <u>0.19</u><br>0.2   | <u>0.59</u><br>0.26  | <u>0.02</u><br>0.07  |                      | <u>0.27</u><br>0.03 |                     | 21 |
| Сем. Simuliidae (л.)                           |                     |                     |                     |                     | <u>0.03</u><br>0.02  |                      | <u>0.31</u><br>0.02  |                      |                      |                     |                     | 6  |
| Сем. Tabanidae (л.)                            |                     |                     |                     |                     |                      |                      |                      |                      |                      |                     | <u>0.12</u><br>0.02 | 3  |
| Сем. Tipulidae (л.)                            |                     |                     |                     |                     | <u>0.03</u><br>0.08  |                      |                      | <u>0.02</u><br>0.02  |                      |                     |                     | 6  |
| Отряд <b>Ephemeroptera</b> indet.              |                     |                     |                     |                     |                      |                      | <u>0.03</u><br>0.01  |                      |                      |                     |                     | 3  |
| <i>Ameletus</i> sp. (л., субим., им.)          |                     |                     |                     |                     | <u>0.22</u><br>0.31  |                      | <u>0.31</u><br>0.42  | <u>0.07</u><br>0.18  | <u>0.18</u><br>0.02  | <u>1.90</u><br>1.43 |                     | 27 |
| <i>Baetis</i> sp. (л.)                         |                     |                     |                     |                     |                      |                      |                      | <u>0.02</u><br>0.01  |                      |                     |                     | 3  |
| Отряд <b>Plecoptera</b>                        |                     |                     |                     |                     |                      |                      |                      |                      |                      |                     |                     |    |
| <i>Taenionema japonicum</i> (им.)              |                     |                     |                     |                     |                      |                      | <u>0.03</u><br>0.05  |                      |                      |                     |                     | 3  |
| <i>Nemoura arctica</i> (л., им.)               |                     |                     |                     |                     | <u>0.56</u><br>0.37  |                      | <u>2.69</u><br>0.92  | <u>0.24</u><br>0.32  | <u>2.83</u><br>0.43  | <u>2.17</u><br>0.29 |                     | 27 |
| <i>Capnia nearctica</i> (л., им.)              |                     |                     |                     |                     |                      | <u>0.05</u><br>0.12  |                      | <u>0.14</u><br>0.04  | <u>0.02</u><br>0.01  | <u>0.35</u><br>0.06 | <u>0.96</u><br>0.24 | 18 |

Таблица 2. Продолжение

| Пищевые объекты                             | Возраст, лет |               |              |              |              |              |               |              |              |              | ЧВ, % |
|---|--------------|---------------|--------------|--------------|--------------|--------------|---------------|--------------|--------------|--------------|-------|
|   | 3+           | 5+            | 6+           | 7+           | 8+           | 9+           | 10+           | 11+          | 12+          | 13+          |       |
| <i>Paraleuctra zapekinae</i> (им.)          |              |               |              |              |              |              | 0.02<br>0.03  |              |              |              | 3     |
| <i>Arcynopteryx dichroa</i> (л., им.)       |              |               | 0.22<br>0.87 | 0.02<br>0.26 |              | 0.03<br>0.11 |               |              | 0.27<br>0.51 |              | 12    |
| <i>Diura majuscula</i> (им.)                |              |               |              |              |              | 0.10<br>0.10 | 0.02<br>0.13  |              |              | 0.12<br>0.35 | 9     |
| <i>Megarcys pseudochracea</i> (им.)         |              |               |              |              |              |              | 0.02<br>0.19  |              |              |              | 3     |
| <i>Isoperla asiatica</i> (им.)              |              |               |              |              |              |              |               |              | 0.14<br>0.01 |              | 3     |
| <i>Alloperla rostellata</i> (им.)           |              |               |              |              |              | 0.03<br>0.03 |               | 0.18<br>0.02 | 0.14<br>0.08 |              | 9     |
| <i>A. mediata</i> (л., им.)                 |              | 0.34<br>0.09  |              |              |              | 0.03<br>0.01 |               |              |              |              | 6     |
| Отряд <b>Trichoptera</b> indet. (л., к.)    |              |               | 0.08<br>0.27 | 0.09<br>1.00 | 0.03<br>0.15 |              |               |              | 0.14<br>0.01 | 0.6<br>0.46  | 15    |
| <i>Brachycentrus</i> sp. (л.)               |              | 0.22<br>0.33  |              |              |              | 0.07<br>0.15 |               |              |              |              | 9     |
| <i>Micrasema gellidum</i> (л.)              |              |               |              |              |              | 1.59<br>1.24 | 0.07<br>0.08  | 1.24<br>0.13 |              |              | 9     |
| Сем. Limnephilidae (л.)                     | 0.11<br>1.84 |               | 0.09<br>5.92 |              | 0.03<br>0.02 |              |               |              |              |              | 12    |
| <i>Hydatophylax variabilis</i> (л., им.)    |              | 0.22<br>1.11  | 0.02<br>0.18 |              |              | 0.20<br>3.55 | 13.45<br>3.22 | 0.41<br>0.71 |              |              | 33    |
| <i>Apatania zonella</i> (л., им.)           |              |               | 0.03<br>0.21 |              |              | 0.07<br>0.35 |               |              |              |              | 12    |
| <i>Architremma ulachensis</i> (л.)          |              | 0.05<br>0.11  |              |              |              | 1.92<br>3.01 | 1.95<br>1.93  |              |              |              | 9     |
| <i>Goera</i> sp. (л.)                       | 0.11<br>2.20 |               | 0.06<br>1.72 |              | 0.28<br>2.29 | 0.38<br>7.22 |               |              | 1.09<br>1.22 |              | 18    |
| <i>Molanoides tinctus</i> (л.)              |              |               |              |              |              | 0.38<br>2.20 |               |              |              |              | 3     |
| <i>Ceraclea</i> sp. (л.)                    |              |               |              |              |              | 0.69<br>0.79 | 0.02<br>0.01  |              |              |              | 9     |
| <i>Rhyacophila</i> gr. <i>sibirica</i> (л.) |              |               |              |              |              | 0.14<br>0.11 |               | 0.35<br>0.11 |              |              | 6     |
| Отряд <b>Megaloptera</b>                    |              |               |              |              |              |              |               |              |              |              |       |
| <i>Sialis</i> sp. (л.)                      | 0.11<br>1.10 | 0.70<br>20.20 |              |              | 0.14<br>0.54 | 0.18<br>0.96 | 0.18<br>0.14  |              |              |              | 21    |
| Отряд <b>Hemiptera</b>                      |              |               |              |              |              |              |               |              |              |              |       |
| Сем. Gerridae (им.)                         |              |               |              |              |              | 0.03<br>0.09 | 0.05<br>0.16  | 0.18<br>0.04 |              |              | 12    |

Таблица 2. Продолжение

| Пищевые объекты                        | Возраст, лет         |                     |                      |                      |                      |                      |                       |                      |                      |                      | ЧВ, %                |    |
|--|----------------------|---------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|-----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----|
|  | 3+                   | 5+                  | 6+                   | 7+                   | 8+                   | 9+                   | 10+                   | 11+                  | 12+                  | 13+                  |                      |    |
| <b>Отряд Heteroptera</b>               |                      |                     |                      |                      |                      |                      |                       |                      |                      |                      |                      |    |
| Сем. Hydrometridae (им.)               |                      |                     |                      |                      |                      |                      |                       |                      |                      | $\frac{0.12}{0.08}$  | 3                    |    |
| <b>Отряд Coleoptera</b>                |                      |                     |                      |                      |                      |                      |                       |                      |                      |                      |                      |    |
| Сем. Hydrophilidae                     |                      |                     |                      |                      |                      |                      |                       | $\frac{0.53}{0.22}$  |                      | $\frac{0.12}{0.28}$  | 6                    |    |
| <b>Тип Chordata</b>                    |                      |                     |                      |                      |                      |                      |                       |                      |                      |                      |                      |    |
| Класс Pisces                           |                      |                     |                      |                      |                      |                      |                       |                      |                      |                      |                      |    |
| <i>Barbatula toni</i>                  |                      |                     |                      |                      |                      |                      | $\frac{0.07}{17.71}$  | $\frac{0.05}{28.74}$ | $\frac{+}{19.55}$    | $\frac{0.27}{26.55}$ | $\frac{0.24}{42.38}$ | 21 |
| <i>Brachymystax tumensis</i><br>(икра) | $\frac{+}{100}$      |                     | $\frac{+}{6.17}$     | $\frac{+}{0.30}$     | $\frac{+}{2.77}$     | $\frac{+}{3.10}$     | $\frac{+}{2.47}$      | $\frac{+}{7.88}$     | $\frac{+}{4.64}$     | $\frac{+}{0.17}$     | $\frac{+}{21.42}$    | 6  |
| Камень                                 |                      |                     |                      |                      |                      |                      |                       |                      |                      |                      |                      | 58 |
| Низшая водная растительность (мох)     |                      |                     |                      | $\frac{+}{0.08}$     |                      |                      | $\frac{+}{0.04}$      | $\frac{+}{0.21}$     | $\frac{+}{0.04}$     | $\frac{+}{0.01}$     | $\frac{+}{0.29}$     | 27 |
| Высшая водная растительность           |                      | $\frac{+}{7.16}$    |                      |                      |                      |                      |                       |                      |                      |                      |                      | 3  |
| Наземные                               |                      |                     |                      |                      |                      |                      |                       |                      |                      |                      |                      |    |
| <b>Тип Arthropoda</b>                  |                      |                     |                      |                      |                      |                      |                       |                      |                      |                      |                      |    |
| Класс Insecta                          |                      |                     |                      |                      |                      |                      |                       |                      |                      |                      |                      |    |
| <b>Отряд Coleoptera</b>                |                      |                     |                      |                      |                      |                      |                       |                      |                      |                      |                      |    |
| Сем. Elateridae                        | $\frac{0.55}{14.58}$ | $\frac{1.79}{6.55}$ | $\frac{0.50}{13.88}$ | $\frac{1.86}{35.50}$ | $\frac{2.66}{14.17}$ | $\frac{0.66}{10.77}$ | $\frac{11.50}{15.61}$ | $\frac{4.34}{22.05}$ | $\frac{4.19}{10.75}$ |                      | 94                   |    |
| Сем. Chrysomelidae                     |                      | $\frac{0.22}{0.58}$ |                      |                      | $\frac{0.21}{0.20}$  | $\frac{0.09}{0.11}$  | $\frac{0.53}{0.27}$   | $\frac{0.54}{0.11}$  | $\frac{0.36}{0.18}$  |                      | 36                   |    |
| Сем. Dytiscidae                        |                      |                     |                      |                      | $\frac{0.55}{0.04}$  |                      |                       |                      |                      |                      | 3                    |    |
| Сем. Scolytidae                        |                      |                     | $\frac{0.09}{0.52}$  | $\frac{0.28}{0.60}$  | $\frac{0.41}{0.43}$  | $\frac{0.15}{0.33}$  | $\frac{0.88}{0.27}$   | $\frac{0.54}{0.19}$  | $\frac{1.08}{0.46}$  |                      | 42                   |    |
| Сем. Staphylinidae                     |                      | $\frac{0.11}{0.05}$ | $\frac{0.11}{0.19}$  |                      | $\frac{0.38}{0.15}$  | $\frac{0.01}{0.01}$  | $\frac{0.53}{0.06}$   | $\frac{0.68}{0.08}$  | $\frac{0.48}{0.11}$  |                      | 39                   |    |
| Сем. Scarabaeidae                      |                      |                     |                      | $\frac{0.02}{0.39}$  | $\frac{0.10}{0.05}$  | $\frac{0.02}{0.03}$  |                       |                      |                      |                      | 9                    |    |
| Сем. Cantharidae                       |                      | $\frac{0.34}{0.48}$ | $\frac{0.02}{0.09}$  | $\frac{0.28}{0.60}$  | $\frac{0.10}{0.07}$  | $\frac{0.02}{0.02}$  | $\frac{0.35}{0.13}$   | $\frac{0.27}{0.11}$  |                      |                      | 24                   |    |
| Сем. Carabidae                         |                      | $\frac{0.11}{0.27}$ | $\frac{0.03}{0.13}$  | $\frac{0.09}{1.20}$  | $\frac{0.07}{0.10}$  | $\frac{0.09}{0.08}$  | $\frac{1.06}{0.68}$   | $\frac{0.27}{0.06}$  |                      |                      | 27                   |    |
| Сем. Cerambycidae                      |                      | $\frac{0.11}{0.34}$ | $\frac{0.03}{0.26}$  | $\frac{0.19}{1.20}$  | $\frac{0.03}{0.07}$  | $\frac{0.06}{0.16}$  | $\frac{1.06}{4.09}$   | $\frac{0.81}{1.12}$  |                      |                      | 24                   |    |
| Сем. Curculionidae                     |                      | $\frac{0.22}{0.11}$ |                      |                      | $\frac{0.03}{0.03}$  | $\frac{0.02}{0.19}$  | $\frac{0.18}{0.47}$   |                      |                      |                      | 12                   |    |

Таблица 2. Продолжение

| Пищевые объекты                             | Возраст, лет        |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     | ЧВ, % |
|---|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|-------|
|   | 3+                  | 5+                  | 6+                  | 7+                  | 8+                  | 9+                  | 10+                 | 11+                 | 12+                 | 13+                 |       |
| Сем. Buprestidae                            |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     | $\frac{0.18}{0.09}$ |                     |                     | 3     |
| Сем. Silphidae                              |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     | $\frac{0.14}{0.07}$ |                     | 3     |
| Сем. Coccinellidae                          | $\frac{0.11}{0.62}$ |                     | $\frac{0.02}{0.63}$ |                     | $\frac{0.14}{0.42}$ |                     |                     |                     |                     | $\frac{0.12}{0.02}$ | 12    |
| <b>Отряд Hymenoptera</b>                    |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |       |
| Подотряд Symphyta                           |                     | $\frac{0.45}{0.47}$ | $\frac{0.02}{0.05}$ | $\frac{0.09}{1.20}$ | $\frac{0.14}{0.16}$ | $\frac{0.18}{0.72}$ | $\frac{0.53}{0.68}$ | $\frac{0.41}{0.53}$ |                     |                     | 21    |
| Надсем. Apoidea                             |                     | $\frac{0.45}{0.72}$ |                     | $\frac{0.19}{0.20}$ | $\frac{0.17}{0.32}$ | $\frac{0.07}{0.32}$ | $\frac{0.71}{0.23}$ | $\frac{0.14}{0.01}$ |                     |                     | 27    |
| Сем. Formicidae                             |                     |                     |                     |                     | $\frac{0.66}{1.87}$ | $\frac{0.15}{0.52}$ | $\frac{1.42}{2.29}$ | $\frac{2.44}{4.87}$ |                     |                     | 18    |
| Сем. Pompilidae                             |                     |                     |                     |                     | $\frac{0.09}{0.20}$ | $\frac{0.14}{0.44}$ | $\frac{0.15}{0.52}$ | $\frac{0.18}{0.10}$ |                     |                     | 12    |
| Сем. Ichneumonidae                          |                     | $\frac{0.89}{0.37}$ | $\frac{0.06}{0.27}$ | $\frac{0.19}{1.60}$ | $\frac{0.48}{0.17}$ | $\frac{0.09}{0.04}$ |                     |                     | $\frac{0.27}{0.14}$ | $\frac{0.6}{0.3}$   | 42    |
| <b>Отряд Hemiptera</b>                      |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |       |
| Сем. Aphididae                              |                     | $\frac{0.45}{0.21}$ | $\frac{0.08}{0.27}$ |                     | $\frac{0.14}{0.05}$ |                     |                     |                     |                     |                     | 9     |
| Сем. Acanthosomatidae                       |                     |                     |                     |                     |                     | $\frac{0.03}{0.01}$ |                     |                     |                     |                     | 3     |
| Сем. Cicadidae                              |                     |                     | $\frac{0.02}{0.03}$ | $\frac{0.09}{1.20}$ | $\frac{0.10}{0.10}$ | $\frac{0.05}{0.16}$ |                     |                     | $\frac{0.27}{0.19}$ |                     | 15    |
| Сем. Notonectidae                           |                     |                     | $\frac{0.02}{0.03}$ |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     | 3     |
| <b>Отряд Dermaptera</b>                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     | $\frac{0.02}{0.06}$ |                     |                     |                     | 3     |
| <b>Отряд Lepidoptera</b>                    |                     |                     |                     |                     |                     | $\frac{0.03}{0.02}$ |                     |                     |                     |                     | 3     |
| <b>Отряд Mecoptera</b>                      |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     | $\frac{0.18}{0.05}$ |                     |                     | 3     |
| Класс Chilopoda                             |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |       |
| Сем. Lithobiidae                            |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     | $\frac{0.35}{0.15}$ |                     |                     | 3     |
| Класс Arachnida                             |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |       |
| Отряд Aranei                                |                     |                     | $\frac{0.22}{0.31}$ | $\frac{0.08}{0.16}$ |                     | $\frac{0.35}{0.32}$ | $\frac{0.09}{0.19}$ | $\frac{0.88}{0.21}$ | $\frac{0.14}{0.02}$ | $\frac{0.84}{0.96}$ | 45    |
| <b>Тип Chordata</b>                         |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |       |
| Класс Mammalia (шерсть мышевидных грызунов) |                     |                     |                     |                     |                     | $+\frac{4.61}{}$    |                     |                     |                     |                     | 3     |

Таблица 2. Окончание

| Пищевые объекты                               | Возраст, лет |            |            |             |             |             |             |            |            |            | ЧВ, % |   |      |   |       |   |       |   |       |    |
|---|--------------|------------|------------|-------------|-------------|-------------|-------------|------------|------------|------------|-------|---|------|---|-------|---|-------|---|-------|----|
|   | 3+           | 5+         | 6+         | 7+          | 8+          | 9+          | 10+         | 11+        | 12+        | 13+        |       |   |      |   |       |   |       |   |       |    |
| Остатки наземных насекомых                    |              | +          | 16.92      | +           | 15.21       | +           | 6.72        | +          | 12.20      | +          | 8.41  | + | 5.69 | + | 20.99 | + | 11.76 | + | 12.78 | 58 |
| Остатки животного происхождения               |              |            |            | +           | 10.71       | +           | 16.08       |            |            | +          | 8.29  | + | 4.80 | + | 17.48 | + | 10.16 |   |       | 21 |
| Высшая наземная растительность                |              | +          | 1.47       | +           | 0.27        | +           | 0.03        |            |            | +          | 0.90  | + | 0.65 | + | 2.52  | + | 1.20  | + | 0.61  | 60 |
| <b>Всего</b>                                  | <b>+</b>     | <b>906</b> | <b>895</b> | <b>6544</b> | <b>1076</b> | <b>2895</b> | <b>5455</b> | <b>565</b> | <b>737</b> | <b>835</b> |       |   |      |   |       |   |       |   |       |    |
| Общее число пищевых компонентов, в том числе: | 1            | 15         | 38         | 44          | 22          | 66          | 56          | 45         | 41         | 22         |       |   |      |   |       |   |       |   |       |    |
| — водных                                      | 1            | 11         | 23         | 27          | 11          | 41          | 36          | 26         | 24         | 13         |       |   |      |   |       |   |       |   |       |    |
| — наземных                                    |              | 4          | 15         | 17          | 11          | 25          | 20          | 19         | 17         | 9          |       |   |      |   |       |   |       |   |       |    |

Примечание. Над чертой — среднее число жертв, % общего числа; “+” — неисчисляемые пищевые объекты; под чертой — средняя масса пищевого компонента, % общей массы; ЧВ — частота встречаемости; л. — личинки, к. — куколки, субимаго, им. — имаго амфибиотических насекомых.

мышевидных грызунов; икра тупорылого ленка *B. tumensis*. Таким образом, корбохонский ленок относится к хищникам, он эффективно использует в пищу все доступные ему типы жертв.

У всех исследованных особей по частоте встречаемости доминировали личинки хирономид *Abiskomyia* sp., двукрылых из семейства Ceratopogonidae и наземные жуки-щелкуны Elateridae. Более чем в половине желудков встречались нематоды, остатки высшей наземной растительности и мелкая галька (табл. 2). Вследствие того что определение пищевых компонентов проведено с разной степенью точности, водная фауна идентифицирована в основном до рода или вида, а наземная — до семейства и в выборке присутствовало разное число особей каждой возрастной категории, анализ питания ленка проведён с учётом доли (%) компонентов по численности и массе в пищевом комке.

Спектр питания ленка в возрасте 3+–8+ представлен 15–44 компонентами (единственный желудок четырёхлетки был полностью заполнен икрой *B. tumensis*). Среди водных объектов основу питания составляли двукрылые, в основном личинки и куколки семейства Chironomidae, только в возрасте 6+ в пище ленка преобладали брюхоногие моллюски *Anisus* sp., их масса достигала 45% (рис. 3). В возрастных группах 5+–8+ относительная масса двукрылых варьировала от 0.01 до 45.0% содержимого желудков (табл. 2, рис. 4). К массовым объектам питания по частоте встречаемости, доле численности и массе относились личинки и куколки хирономид родов *Abiskomyia* sp., *Procladius* sp., трибы Chironomini и мокрецы се-

мейства Ceratopogonidae (табл. 2). Другие амфибиотические насекомые (подёнки, веснянки, ручейники, вислокрылки) отмечались сравнительно реже двукрылых, их доля в пищевом комке не превышала 20.2%. Среди амфибиотических насекомых самым доступным кормом были личинки и имаго ручейников семейства Limnephilidae и вислокрылки. К основным кормовым объектам относились также наземные насекомые, в целом их доля изменялась от 0.02 до 35.5% массы пищевого комка. Наиболее высокие частоту встречаемости, среднюю численность и массу в желудках имели жуки-щелкуны Elateridae. Роль остальных представителей наземной фауны в питании ленка 3+–8+ второстепенна.

Состав пищи ленка в возрасте 9+–13+ более широкий — 22–66 таксонов. Самый разнообразный спектр питания выявлен у десятилеток. Спектр расширился за счёт водяных клопов, некоторых видов хирономид, двукрылых, веснянок, подёнок, ручейников, наземных жуков, перепончатокрылых, личинок бабочек, уховёрток, скорпионниц и многоножек. В целом хирономиды уступили свою лидирующую позицию, их доля сократилась до 17.8% массы пищевого комка, хотя частота встречаемости хирономид оставалась достаточно высокой: они отмечены почти во всех просмотренных желудках (рис. 3, табл. 2). Доля амфибиотических насекомых в пищевом комке особей в возрасте 9+–13+ сохранилась на сходном с более молодыми возрастными категориями уровне. Ленки 9+–13 питались имагинальными стадиями веснянок (*M. pseudochracea*, *I. asiatica*, *Diura majuscula*, *A. rostellata*) подёнок (*Ameletus* sp.)

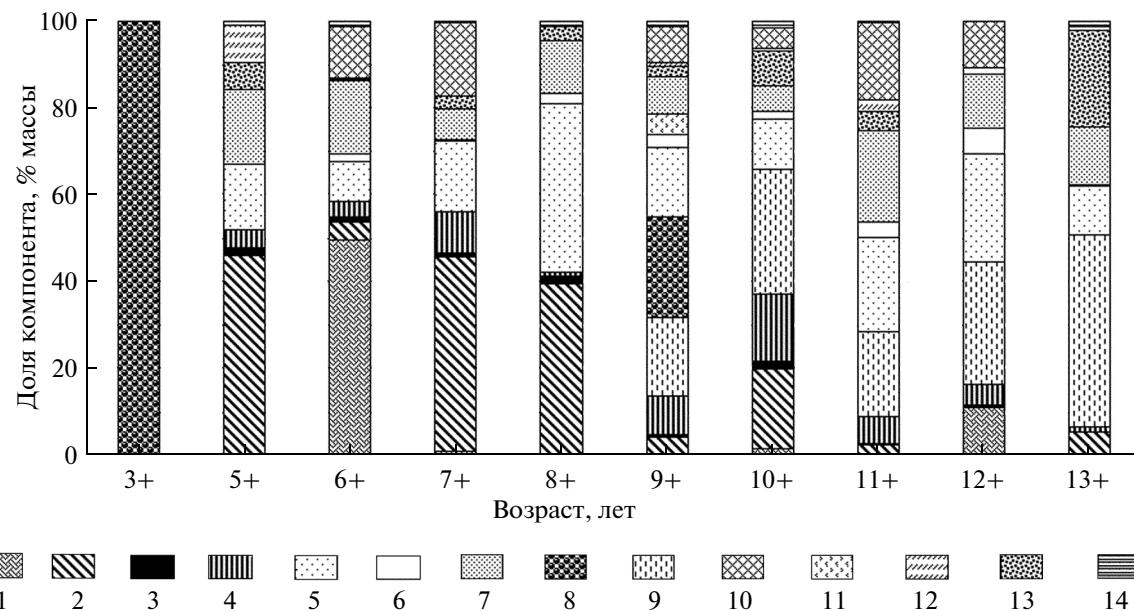


Рис. 3. Спектр питания тупорылого ленка *Brachymystax tumensis* разного возраста из бассейна оз. Корбохон, июнь 2011 г.: 1 – моллюски, 2 – хирономиды, 3 – другие двукрылые, 4 – амфибиотические насекомые (подёнки, веснянки, ручейники, вислокрылки), 5 – жуки, 6 – перепончатокрылые, 7 – остатки наземных насекомых, 8 – икра ленка, 9 – сибирский голец *Barbatula toni*, 10 – остатки животной пищи, 11 – шерсть мелких мышевидных грызунов, 12 – растительные остатки, 13 – галька, 14 – прочие.

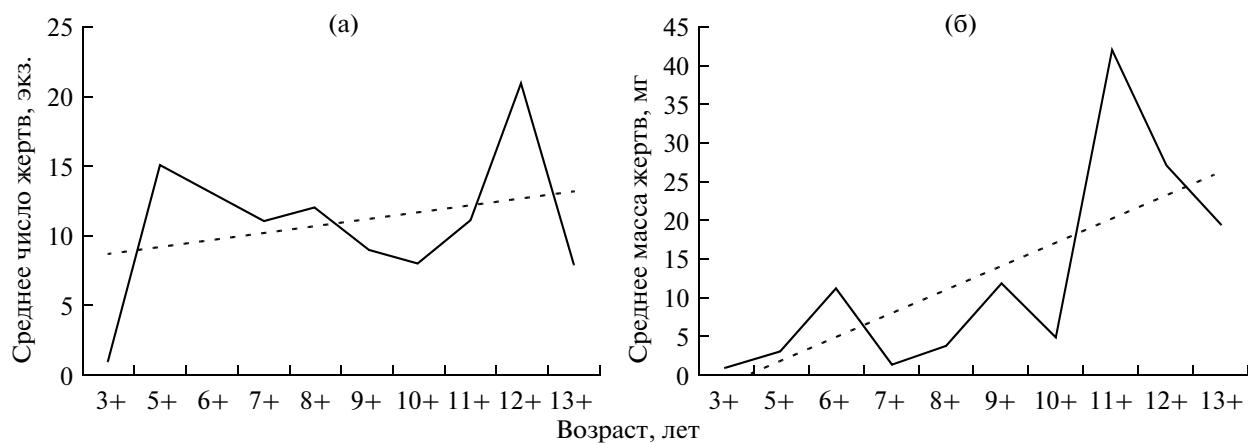


Рис. 4. Среднее число (а) и масса (б) жертв в желудках тупорылого ленка *Brachymystax tumensis* разного возраста из бассейна оз. Корбохон, июнь 2011 г., (—) – тренд.

и ручейников (*H. nigrovittatus*, *A. ulachensis*, *Goera* sp., *Molanoides* sp.) во время их вылета (табл. 2).

Отличительной особенностью питания особей старше 10 лет является потребление водных и наземных позвоночных: в их желудках обнаружены сибирский голец и остатки шерсти мелких мышевидных грызунов. То есть при достижении возраста 9+ хищное питание крупными объектами приобретает для ленка существенное значение. Число жертв с возрастом увеличивается незначительно (рис. 4а), при этом прослеживается смещение предпочтений ленка от мелких к более крупным пищевым объектам (рис. 4б). Так, средняя масса жертв у возрастных групп ленка 9+–

13+, питавшихся рыбой, значительно выше, чем у ленка в возрасте 5+–8+. Основным объектом питания старших возрастных групп ленка являлся сибирский голец: доля его массы в пищевом комке составляла от 17.7 до 42.4% (табл. 2).

Другими не менее важными объектами питания ленка старшего возраста по-прежнему оставались наземные насекомые, в частности жуки. В период открытой воды доля ёжекрылых в питании ленка весьма значительна, по-видимому, эти насекомые являются излюбленным и легко доступным кормом, особенно в период массового лёта. Доля массы жуков и других наземных насекомых (и их остатков) в химусе особей старших

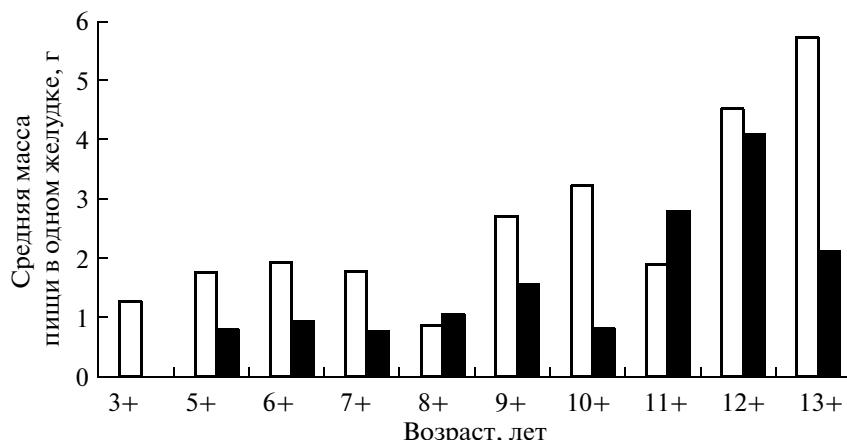


Рис. 5. Соотношение водной (□) и наземной (■) пищи в питании тупорылого ленка *Brachymystax tumensis* разного возраста из бассейна оз. Корбохон, июнь 2011 г.

возрастных групп при высокой частоте встречаемости достигала 10.8–22.1% (рис. 5). За счёт наземных насекомых, во множестве попадающих на водное зеркало во время массовых вылетов, у корбохонских ленков старших возрастных групп менялось соотношение массы водной и наземной пищи. Хотя водные животные являлись основными объектами питания всех возрастных групп ленка, следует отметить, что в возрасте 11+–12+ значительно возросла доля массы наземной пищи за счёт жуков-щелкунов (Elateridae), жуков-усачей (Cerambycidae) и муравьёв (Formicidae) (рис. 5, табл. 2). Вероятно, активное питание ленков наземными насекомыми сохраняется в течение всего периода открытой воды, когда вылет одного вида сменяется другим. Так, по нашим наблюдениям, в конце июля–начале августа 1996 г. в желудках 13 отловленных в озере ленков в массе были обнаружены божьи коровки (Coccinellidae). В это время здесь происходил массовый лёт этих насекомых. В наших июньских сборах в 2011 г. божьи коровки в желудках были немногочисленны, частота их встречаемости не превышала 12%. Следовательно, в питании тупорылого ленка чётко отражаются сезонные изменения состава пищи. Впервые об этом упоминалось в работах 1960-х гг., когда таксономическая дифференциация острорылого, или обыкновенного, ленка *B. lenok* и тупорылого ленка в зонах их симпатрического обитания ещё не проводилась. В настоящее время дифференциация не вызывает сомнений, поскольку подтверждена морфологическими и генетическими данными (Шедько С., Шедько М., 2003). По данным Леванидова (1959), в горных и предгорных притоках Амура (реки Хор, Уссури, Хиванда) *B. lenok* питается в самых разнообразных стациях потока и его рацион характеризуется исключительным разнообразием. В целом его пищевой спектр включает такие организмы, как пиявки, олигохеты, планарии, волосатики, моллюски, речные раки, бокоплавы и водяные ослики,

клещи и личинки амфибиотических насекомых, представленные ручейниками (38 видов), подёнками (18), веснянками (11) и хирономидами (28–30); реже встречаются личинки прочих двукрылых, вислокрылок, жуки и клопы. Кроме того, ленок заглатывает различных грызунов (землероек, водяных крыс) и лягушек. Большое значение в питании ленка имеют и рыбы: ручьевая минога *Lethenteron reissneri*, голыян *Rhynchocypris lagowskii*, пескарь *Gobio gobio cunecephalus*, голец-усач *Barbatula toni*, горчак *Rhodeus sericeus*, молодь и икра кеты *Oncorhynchus keta*. Сезонность в питании выражена очень отчётливо: весной в пище значительную роль играют рыбы, моллюски, речные раки и личинки амфибиотических насекомых. Летом ленки питаются в основном личинками насекомых и других представителей бентоса. Осенью вновь повышается роль рыб; в заметном количестве отмечаются грызуны, лягушки (Леванидов, 1951) и икра кеты. Зимой после миграции из притоков в русло Уссури и Амура ленки ведут себя как типичные хищники: питаются исключительно рыбой (востробрюшкой *Hemiculter leucisculus*, подустом-чернобрюшкой *Xenocypris argentea*, амурским чебаком *Pseudorasbora parva*, пёстрым конем *Hemibarbus maculatus*, пескарём и корюшкой *Hypomesus olidus*), а ИНЖ достигают 250–500‰ (Леванидов, 1959). Трудно не согласиться с тем, что в условиях малой обеспеченности пищей возрастает значение всякого сезонного корма, как вносимого извне, так и находящегося в водоёме постоянно, доступность которого резко повышается в определённые периоды. По результатам наших исследований и по данным Леванидова (1951, 1959), таким сезонным кормом в июне служили зрелые личинки и имагинальные стадии веснянок, подёнок, куколки ручейников и хирономид, всплывающие с поверхности дна для метаморфоза, волосатики (*Gordioidea*), которые в период размножения скапливались на дне в виде клубков. Важным видом сезонного корма, вноси-

мого извне, для ленков оз. Корбохон являлась собственная икра, не попавшая в бугры и сноси- мая течением. В отличие от представленных в работах Леванидова данных в наших исследованиях большое значение в питании *B. tumensis* имели наземные насекомые, достигающие в июне массово- го развития.

По данным Михеева и Вдовиченко (2009), в верхнем течении р. Нимелен (бассейн р. Амгунь, нижний Амур) в рационе тупорылого ленка речных популяций в сентябре–октябре преобладает бентос. Личинки амфибиотических насекомых ручейников, подёнок и веснянок обнаружены в желудках 97% рыб; имаго амфибиотических и наземных насекомых – 63% рыб. У ленков из горной части р. Нимелен частота встречаемости мышевидных грызунов в желудках составляет 19%, а у ленков из многорукавного русла реки – всего 3%, при этом возрастает доля рыбной пищи (13%) и икры осенней кеты (14%), выносимой из гнёзд во время нереста. Во время нереста осенней кеты её икра обнаружена у 78% особей тупорылого ленка, в массе концентрирующихся на нерестилищах. Данные Михеева и Вдовиченко (2009) полностью согласуются с результатами исследований Леванидова (1951, 1959) и указывают на сходный сезонный характер спектров питания *B. lenok* и *B. tumensis*. Вместе с тем Шуба (1989) при сравнительном исследовании острорылой и тупорылой форм ленка в бассейне рек Ольдой и Хайкта (верхний Амур) выявил различия в их питании, которые, по его мнению, вероятно, связаны с морфологическими особенностями строения рта. У тупорылой формы ленка рот конечный, характерный для лососевых, его основная пища – рыбы, а у острорылой формы рот ближе к нижнему, присущему бентофагам, поэтому в питании преобладают бентосные организмы. В рационе острорылого ленка (масса 111–1504 г) обнаружено 14 пищевых компонентов, у тупорылой формы (масса 112–3573 г) – 9. Основу хищного питания тупорылого ленка составляют рыбы, амфибиотические и наземные насекомые. При этом доля амурского чебака и гольянов – обыкновенного *Phoxinus rhoxinus* и амурского *Rhynchosyrpis lagowskii* – в желудках тупорылого ленка достигает 35%, субдоминируют личинки ручейников 28.9%, наземные жуки не превышают 10.1%, личинки водяных клопов – 8.7%. Тогда как в питании острорылого ленка преобладают личинки ручейников – 42.8%, муравьи составляют 18.5%, личинки типулид – 9.7%, личинки жуков-плавунцов – 8.9% (Шуба, 1989).

Безусловно, кроме времени года и возможных морфологических различий значительное влияние на специфику питания и другие биологические показатели ленков оказывает комплекс взаимосвязанных абиотических и биотических факторов среды, в которой они обитают. По данным Матвеева с соавторами (2009), в оз. Балан-Тамур

(бассейн р. Баргузин), характеризующемся оптимальной для обитания летней температурой воды (8–12°C) и высокими количественными показателями зообентоса, основу питания *B. lenok* в июне составляют моллюски, амфиподы (Amphipoda) и личинки ручейников, веснянок, хирономид (Chironomidae), мух- журчалок (Syrphidae) и представителей воздушно- наземной энтомофауны. Из амфибиотических насекомых *B. lenok* преимущественно потребляет крупных личинок вислокрылок, типулид (Tipulidae), мух- журчалок и мух- зеленушек (Dolichopodidae). Массовая доля пищи с водной поверхности (жуки и перепончатокрылые) не превышает 14%. Относительно высоким (12.7% массы пищевого комка) в этот период является и потребление рыбы (сибирский голец). В августе ведущая роль организмов бентоса в питании ленка сохраняется, однако в группу доминирующих входят брюхоногие моллюски (Gastropoda) (31.6%), амфиподы (12.9%) и личинки амфибиотических насекомых (15.7%), в основном личинки крупных ручейников (15.6%). Возрастает и потребление рыбы (29.4%), представленной молодью хариуса *Thymallus arcticus baicalensis* и гольяном. Несмотря на значительное количество беспозвоночных, потребление их ленком не превышает 5.7% при примерно равной доле воздушно- наземных членистоногих и имаго амфибиотических насекомых.

Иной характер питания в сходный период года Матвеев с соавторами (2009) описывают у ленка в ультраолиготрофном высокогорном оз. Амут (1210–1240 м над уровнем моря), которое характеризуется коротким периодом открытой воды и низкими значениями её температуры (до 5–6°C). В первую половину лета основу рациона *B. lenok* составляет икра чёрного байкальского хариуса (до 40% массы пищевого комка). Субдоминантной группой являются личинки вислокрылок (24.2%), ручейников (6.8%) и стрекоз (2.9%). Достаточно велико потребление рыбы (18.9%). В августе ленки разного возраста расходятся по разным трофическим нишам. Рыбы в возрасте 1+–2+ питаются преимущественно личинками и куколками двукрылых симулиид (46.7%) и мелких стрекоз (45.4%); рыбы в возрасте 3+–4+ – воздушно- наземными насекомыми (жуками) (40–54%) и личинками ручейников (до 24%). У рыб старшего возраста основу рациона составляют млекопитающие (насекомоядные и мышевидные грызуны), потребление которых возрастает от 56.4% массы у рыб 5+–7+ до 73.2% у рыб старше 10-летнего возраста. Интенсивность питания ленка в исследованных озёрах также различается. В оз. Балан-Тамур этот показатель (346–486‰) в 1.2–1.8 раза выше, чем в оз. Амут, что, вероятно, вкупе с высокой интенсивностью переваривания пищи в более тёплой воде и определяет высокие биологические показатели ленка в этом озере (Матвеев и др., 2009).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Тупорылый ленок — хищник, в непродолжительный период открытой воды максимально полно использует кормовую базу оз. Корбохон, эффективно осваивает все доступные сезонные типы жертв как у дна, так и в поверхностных слоях воды. В спектре питания возрастных групп 3+–8+ преобладают организмы зообентоса и наземные насекомые; икра ленка и моллюски встречаются единично. К предпочтаемым кормовым объектам относятся личинки и куколки хирономид и мокрецов, добываемые в придонном горизонте, и наземные жуки, плавающие на поверхности воды. Состав пищи тупорылого ленка старшего возраста (9+–13+) более разнообразный: донные беспозвоночные, икра ленка, личинки, куколки и имаго амфибиотических и наземных насекомых, дрейфующих в толще воды или находящихся на её поверхности. Наиболее существенные изменения состава пищи обнаружены в возрасте от 10 лет и старше, вследствие чего спектр питания популяции в целом увеличивается и повышается обеспеченность пищей. Отличительной особенностью питания ленка старших возрастных групп в июне является потребление рыбной пищи и мелких мышевидных грызунов. При этом наблюдается избирательность питания в отношении массы жертв: ленок в возрасте 9+–13+ предпочитает более крупные пищевые объекты. Ленки в возрасте 11+–12+ в большей степени, чем особи другого возраста, включают в рацион жуков и других наземных насекомых, собранных с поверхности воды или над нею, при этом соотношение водных и наземных пищевых компонентов изменяется в пользу последних. Однако явно выраженной сегрегации по горизонтам у разных возрастных групп чётко не просматривается. Можно лишь предполагать, что разные возрастные группы ленка питаются в разных горизонтах, где предпочтаемые ими пищевые объекты наиболее многочисленны и легкодоступны. Это предположение требует дополнительных исследований.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны администрации заповедника “Буреинский” за помощь, оказанную при проведении сборов, а также Т.С. Вшивковой (БПИ ДВО РАН) за определение ручейников и В.П. Шестеркину (ИВЭП ДВО РАН) за помощь в подборе литературы.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта ОБН РАН 12-1-П30-01.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекин О.А. 1970. Основы гидрохимии. Л.: ГИМИЗ, 444 с.  
 Антонов А.Л. 1999. Материалы по ихтиофауне Буреинского заповедника // Тр. ГПЗ “Буреинский”. Вып. 1. Владивосток: Хабаровск: Дальнаука. С. 108–115.

- Антонов А.Л. 2001. Материалы о новых лососевидных рыбах из притоков Амура // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 264–268.  
 Антонов А.Л. 2003. К морфо-экологической характеристике ленка из озера Корбохон (бассейн р. Левая Бурея) // Тр. ГПЗ “Буреинский”. Вып. 2. Хабаровск: Изд-во ИВЭП ДВО РАН. С. 55–56.  
 Антонов А.Л. 2005. О фауне рыб горных озер бассейнов Буреи и Амгуни // Матер. I Междунар. конф. “Биоразнообразие рыб пресных вод реки Амур и сопредельных территорий”. Хабаровск: Магеллан. С. 11–15.  
 Антонов А.Л. 2009. Морфоэкологические особенности тупорылого ленка *Brachymystax tumensis* Mori, 1930 из озера Букуунского (бассейн р. Онон) // Изв. ИркутГУ. Сер. биол. экология. Т. 2. № 1. С. 62–65.  
 Антонов А.Л. 2012. Разнообразие рыб и структура ихтиоценозов горных водосборов бассейна Амура // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 2. С. 184–194.  
 Антонов А.Л. 2013. Разнообразие и охрана рыб горных озер бассейна Амура // Матер. X Дальневост. конф. по заповедному делу. Благовещенск: Изд-во БГПУ. С. 25–29.  
 Леванидов В.Я. 1951. К вопросу о питании ленка (*Brachymystax lenok* Pallas) в предгорных притоках Амура // Зоол. журн. Т. 30. Вып. 1. С. 73–77.  
 Леванидов В.Я. 1959. Питание и пищевые отношения рыб в предгорных притоках нижнего течения Амура // Вопр. ихтиологии. Вып. 13. С. 139–155.  
 Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Юрьев А.Л. и др. 2009. Некоторые черты биологии ленка *Brachymystax lenok* (Pallas) водоемов верхнего течения реки Баргузин // Изв. ИркутГУ. Сер. биол. экология. Т. 2. № 1. С. 73–78. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.  
 Михеев П.Б., Вдовиченко М.Г. 2009. Состав фауны и биологические показатели представителей ихтиоценозов верхнего течения реки Нимелен // Вопр. рыболовства. Т. 10. № 3 (39). С. 510–517.  
 Мордовин А.М., Шестеркин В.П., Антонов А.Л. 2006. Река Бурея: гидрология, гидрохимия, ихтиофауна. Хабаровск: Изд-во ИВЭП ДВО РАН, 149 с.  
 Шедъко С.В., Шедъко М.Б. 2003. Новые данные по пресноводной ихтиофауне юга Дальнего Востока России // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 319–336.  
 Шестеркин В.П. 1998. Характеристика химического состава воды ледниковых озер Дуссе-Алиня // Геолого-геохимические и биогеохимические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: Дальнаука. С. 133–136.  
 Шестеркин В.П., Антонов А.Л. 1996. Характеристика химического состава воды ледниковых озер Дуссе-Алиня // Матер. I Гродековских чтений. Ч. 3. Хабаровск: Хабаров. краевед. музей. С. 70–71.  
 Шестеркин В.П., Шестеркина Н.М. 2003. Гидрохимия ледниковых озер северного Приамурья // Тр. ГПЗ “Буреинский”. Вып. 2. Хабаровск: Изд-во ИВЭП ДВО РАН. С. 11–13.  
 Шуба В.В. 1989. О питании двух форм ленка горных рек Верхнего Амура // Тез. докл. регион. конф. “Биопродуктивность, охрана и рациональное использование сырьевых ресурсов рыбохозяйственных водоемов Восточной Сибири”. Улан-Удэ: БНЦ СО АН СССР. С. 83–84.