



Научная статья

## Разнообразие пищевого спектра ряпушки в водоемах Евразии

А.П. Стрельникова<sup>1</sup> , Н.А. Березина<sup>2\*</sup> 

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Россия, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, д. 109

<sup>2</sup> Зоологический институт РАН, 199034, Россия, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1

\*nadezhda.berezina@zin.ru

Поступила в редакцию: 29.03.2021

Доработана: 17.05.2021

Принята к печати: 27.05.2021

Опубликована онлайн: 17.08.2021

DOI: 10.23859/estr-210329

УДК 597.553.2:574.523(470)

**Аннотация.** Проведен анализ питания (по составу и относительной значимости кормовых организмов в пищевом комке) двух видов (форм) ряпушки: европейской *Coregonus albula* и сибирской *C. sardinella*, обитающих в водоемах России (Ярославской, Вологодской, Калининградской, Архангельской и Мурманской областей, Алтайского, Новосибирского, Красноярского края, Карелии, Коми, и Ямало-Ненецкого АО), Финляндии, Швеции, Норвегии, Литвы и Польши. Выявлено, что в большинстве озер бореальной зоны ряпушка – типичный зоопланктофаг, а в северных водоемах Евразии – эврифаг со значимой долей бентосных беспозвоночных в пище. Обе формы характеризуются пищевой пластичностью, разнообразием спектра питания и его сезонной и пространственной изменчивостью. Эколого-географические особенности озер определяют состав и обилие кормовых организмов, формируя таким образом и спектр питания ряпушки.

**Ключевые слова:** *Coregonus*, питание рыб, трофические связи, планктон, бентос, пищевая пластичность, эврифагия, продуктивность.

Для цитирования. Стрельникова, А.П., Березина, Н.А., 2021. Разнообразие пищевого спектра ряпушки в водоемах Евразии. *Трансформация экосистем* 4 (3), 115–129. <https://doi.org/10.23859/estr-210329>

### Введение

Ряпушки – это сиговые рыбы рода *Coregonus*; отличаются от других представителей этого рода большим количеством жаберных тычинок и верхним ртом (нижняя челюсть длиннее верхней). Такое строение рта характерно для рыб, питающихся в толще и поверхностных слоях воды. Ряпушки являются важными компонентами бореальных, субарктических и арктических водных экосистем Палеарктики. Европейская ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758), сибирская ряпушка *C. sardinella* Valenciennes, 1847 и два других вида

сиговых (пелядь *C. peled* (Gmelin, 1789), а также пенжинский омуль *C. subautumnalis* (Pallas, 1776)) определены как эволюционно наиболее близкие таксоны; они формируют единый комплекс видов (*Coregonus sardinella* комплекс) (Politov, 2017).

Европейская ряпушка *C. albula* в России населяет многочисленные озера бассейнов Балтийского, Баренцева, Белого морей и р. Волги (Боровикова и Махров, 2012; Решетников, 1980). В открытых плесах Рыбинского водохранилища (р. Волга) она встречается повсеместно, в нагульных скоплениях с другими видами пелагических рыб и их мо-

лоди (тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840), сетка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758), синца *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758), уклеи *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), чехони *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) и окуневых рыб) (Кияшко и Слынько, 2003; Половкова и Пермитин, 1981; Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015). Европейская ряпушка проникла сюда в 1940-х гг. предположительно из оз. Белого по р. Шексне (Кияшко и Слынько, 2003). В Вологодской и Архангельской областях этот вид широко распространен в озерах бассейнов рек Онеги, Северной Двины и Мезени. В Кенозерском национальном парке ряпушка образует географически и репродуктивно изолированные популяции; наиболее многочисленные из них обитают в озерах Кенозеро и Лекшмозеро (Дворянкин, 2009). В Калининградской области крупное олиготрофное оз. Виштынецкое является единственным водоемом, где обитает европейская ряпушка (Криволюска и др., 2014).

В Финском заливе и крупных озерах (Онежском и Ладожском) ряпушка *C. albula* представлена двумя формами. Мелкая форма этого вида ряпушки (длиной тела до 25 см) распространена по всей акватории, а крупная форма (рипус, или килец), достигающая в длину 34 см, встречается в основном в глубоководных областях. В озерах Карелии *C. albula* обнаружена более чем в 270 озерах, в большинстве из них (в том числе оз. Сямозеро) она является одним из основных промысловых видов (Березина и др., 2021; Покровский, 1953; Стерлигова и др., 2002; Стерлигова и Ильмаст, 2016). Она многочисленна в субарктических озерах Мурманской области, в том числе, в оз. Имандра (Зубова и Кашулин, 2019).

Мелкая форма ряпушки *C. albula* достаточно распространена и в водоемах Великобритании, Германии, Литвы, Эстонии, Польши; особенно ее популяции многочисленны в Финляндии, Швеции и Норвегии (Букельскис и Умбрасаите, 2016; Czarkowski et al., 2007; Mamcarz and Bloniarz, 1995; Sarvala et al., 2020; Scharf et al., 2008; Schulz et al., 2003; Viljanen, 1983). Во многих странах Европы *C. albula* в настоящее время считается уязвимой и находящейся под угрозой исчезновения из-за негативных последствий потепления, эвтрофикации, перелова и интродукции рыб (Sarvala et al., 2020; Winfield et al., 2017).

В бассейне р. Печоры проходит граница распространения сибирской и европейской ряпушки (Боровикова и Махров, 2012). Ряпушка, обитающая в р. Уса, притоке р. Печоры (описана как *Coregonus sardinella marisalbi* Berg, 1916), по основным признакам занимает промежуточное положение между европейской и сибирской формами, а по отдельным признакам она даже ближе к европейской (Решетников, 1980).

Сибирская ряпушка *C. sardinella* распространена от Белого моря на восток до Берингова моря, обитает в реках Анадырь и Амгуэма, а также в озерах Чукотки (Никулина и др., 2018). Она обычна в субарктических озерах и реках Большеземельской тундры. На территории Малоземельской тундры *C. sardinella* многочисленна в озерах верховий крупных рек, например Харбейские, Вашуткины и др. (Боровикова и Махров, 2012; Кучина и Соловкина, 1970; Сидоров и Решетников, 2014). На Камчатке сибирская ряпушка обитает в оз. Тхуклу и бассейне р. Облуковины. Также она встречается в Карской губе, устьях рек Западного Ямала, на островах Северного Ледовитого океана (Колгуев, Новосибирские) и в забайкальском оз. Баунт (Решетников, 1980).

Кроме того, *C. sardinella* обитает в арктических озерах Печоро-Пясинской озерно-речной системы плато Путорана (Норильские озера, в том числе оз. Лама и Мелкое) в суровых гидрологических условиях с весьма коротким и прохладным летом, которое длится около двух месяцев (Никулина и Романов, 2019). Ряпушка, встречающаяся в самом высокоширотном оз. Таймыр, характеризуется медленным ростом, поскольку водоем расположен намного севернее других ее местобитаний и отличается наименьшей суммой тепла (Попов, 2007). На территории Красноярского края, в частности в водоемах полуострова Таймыр, плато Путорана и р. Енисей, отмечается наибольшее разнообразие локальных стад сибирской ряпушки (Кижеватов, 2007).

Все формы ряпушки – важные объекты рыболовного промысла в России и Европе (Попов, 2007; Sarvala et al., 2020). Сибирская ряпушка является одним из важнейших промысловых видов сиговых за Полярным кругом в зоне вечной мерзлоты, в бассейнах рек Хатанги (балаханская и хетская), Енисея (туруханская и карская формы), Колымы (Богданов и Богданова, 2008; Кириллов и Федорова, 2010; Никулина и др., 2018; Сергиенко, 2015). Мясо ряпушки отличается высоким содержанием омега-3-полиненасыщенных жирных кислот, макро- и микроэлементов, витаминов (Гнедов, 2009). Крупная и жирная ряпушка из оз. Плещеево (г. Переславль-Залесский), или “переславская сельдь”, входила в меню царских особ в период правления Алексея Михайловича и с 1675 г., согласно царскому указу, была взята под охрану; она до сих пор входит в Красную книгу РФ. Биохимический анализ белков, содержащихся в тканях сибирской ряпушки, показал высокое содержание ценных аминокислот (Лебедева и Абрамов, 2015). Это особенно важно для коренных жителей северных регионов России, живущих в условиях сурового климата (в том числе в Якутии), поскольку потребность человека в ценном белке по большей части

может быть обеспечена благодаря включению в рацион данного вида рыбы, особенно в сыром виде (Абрамов и др., 2018).

Ряпушек традиционно считают планктофагами, питающимися в основном зоо- и ихтиопланктоном (Черняев, 2017). Однако случаи их перехода на питание зообентосом, поверхностными насекомыми и другими пищевыми компонентами все чаще описываются в литературе (Зубова и Кашулин, 2019; Berezina et al., 2018; Liso et al., 2011; Scharf et al., 2008). В озерах и реках заповедника Пасвик (северная Норвегия) в питании мелкой формы европейской ряпушки *C. albula* (длина тела 11–19 см) отмечали рыб (девятиглых колюшек), что связано с бедностью зоопланктона (Liso et al., 2011). Доля рыбной пищи составляла до 20% массы содержимого желудка, остальную часть формировали воздушные насекомые, Cladocera, Soreroda и в незначительных количествах организмы бентоса (Решетников и др., 2020; Liso et al., 2011). В питании крупных форм *C. albula*, ладожской (рипус) и онежской (килец), наряду с зоопланктоном, мизидами и хирономидами также встречалась молодь рыб, корюшка и собственные мальки (Бабий и Сергеева, 2003; Reshetnikov, 2004). По-видимому, ряпушка довольно пластична в выборе пищи, спектр ее питания может быть изменчив в разнотипных местообитаниях. В связи с этим целью данной работы стал анализ качественного состава пищи европейской (*Coregonus albula*) и сибирской ряпушки (*C. sardinella*), обитающих в различных районах Евразии

## Материал и методы

Материалом исследования послужили доступные в литературе данные по составу и относительной значимости кормовых организмов в пищевом комке мелкоразмерных форм обоих видов ряпушки (*Coregonus albula* и *C. sardinella*), встречающихся в водоемах России (Ярославской, Вологодской, Калининградской, Архангельской и Мурманской областей, Алтайского, Новосибирского, Красноярского края, республик Карелии и Коми, а также Ямало-Ненецкого АО), Финляндии, Швеции, Норвегии, Литвы и Польши. В качестве показателей были приняты частота встречаемости и вклад разных компонентов питания по численности и массе (%) в пищевом комке рыб (Попова и Решетников, 2011).

## Результаты и обсуждение

### Центральный регион России

Оз. Плещеево – одно из наиболее богатых ряпушкой *C. albula* озер Волжского бассейна (Герасимов и др., 2019). С мая по октябрь основнее питания в данном водоеме составляют планктонные Cladocera, а бентосные организмы обнаруживаются эпизодически (Халько и др., 2019). Крупные вет-

вистоусые рачки, такие как *Leptodora kindtii* (Focke, 1844), *Bythotrephes brevimanus* (Lilljeborg, 1901) и мелкие рачки *Bosmina* spp., *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785) наиболее важны (до 100% по встречаемости) в питании ряпушки, обитающей в этом озере (Табл. 1). Науплии и копеподиты веслоногих рачков имели высокую численность в пищевом комке у > 70% рыб. Единично отмечены личинки стрекоз и хирономид (Халько и др., 2019).

В летний период в пелагиали открытых плесов Рыбинского водохранилища, где биомасса зоопланктона в среднем достигает 1.5–2 г/м<sup>3</sup>, ряпушка питается в основном ветвистоусыми рачками родов *Bosmina*, *Chydorus*, *Leptodora* и *Bythotrephes* (Кияшко и Слынько, 2003). Частота встречаемости этих рачков в желудке рыб, как правило, составляет 100%, а их относительная значимость – 90%. Например, в желудке одной особи (длиной тела 16.3 см) насчитывалось 1400 экз. *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776), 753 экз. *Bosmina coregoni* Baird, 1857 и 232 экз. *Bythotrephes longimanus* (Leydig, 1860) (Кияшко и Слынько, 2003). К осени индексы наполнения желудка ряпушки и других видов рыб обычно снижались (до 51.4 процедиимилле) (Кияшко и Слынько, 2003). Спад интенсивности питания ряпушки в открытых плесах водохранилища связан с сезонным уменьшением количества зоопланктона – в отдельные годы биомасса последнего к осени была в 20 и более раз ниже, чем в летний период (Лазарева и Соколова, 2018). Массовое развитие ветвистоусых рачков, составляющих основную пищу ряпушки, приурочено к поверхностным слоям. По этой причине в период нагула она придерживается верхнего 5–10-метрового слоя воды и только с приближением нереста (в октябре–ноябре) опускается в придонные местообитания, где может происходить смена кормового состава. Так, рацион ряпушки, отловленной в сублиторали водохранилища, отличался от рациона рыб из пелагической группы (Табл. 1). В пище прибрежных рыб 90% по массе составляли рачки-амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), доминирующие в бентосе в период отлова (в октябре) (Berezina and Strelnikova, 2010).

Значимое потребление зообентоса в осенний период, как это отмечено в Рыбинском водохранилище, не наблюдается у ряпушки, обитающей в оз. Плещеево, поскольку продукционные показатели зоопланктона в этом озере довольно высоки в течение всего сезона (Столбунова, 2006). Основу биомассы зоопланктона в данном водоеме в сентябре–октябре формируют *Daphnia cucullata* (Sars, 1862), *Bosmina coregoni* и *Eudiaptomus graciloides* (Lilleborg, 1888). При этом она достаточно высока (до 21 г/м<sup>3</sup>) как на литорали среди водной растительности, так и в глубоководной части озера.

Табл. 1. Виды и группы беспозвоночных, составляющих основу питания ряпушки в различных водоемах Евразии.

Озеро	Период	Длина тела рыб	Доминанты в питании	Источник
Рыбинское (р. Волга)	VIII–X	85–180	<i>Bosmina coregoni</i> <i>Bythotrephes</i> spp. <i>Leptodora kindtii</i> <i>Chydorus sphaericus</i> <i>Gmelinoidea fasciatus</i>	Кияшко и Слынько, 2003; Berezina and Strelnikova, 2010
Плещеево	VI–X	150–210	<i>Leptodora kindtii</i> <i>Bythotrephes brevimanus</i> <i>Bosmina coregoni</i> <i>B. longirostris</i> <i>Daphnia longispina</i> <i>Megacyclops viridis</i>	Халько и др., 2019
Ладожское	V–IX	100–140	<i>Asplanchna priodonta</i> <i>Daphnia</i> spp. <i>Bosmina</i> spp. <i>Holopedium gibberum</i> <i>Eudiaptomus gracilis</i> <i>Sida crystallina</i> <i>Polyphemus pediculus</i>	Кучко и др., 2017
Онежское	VI–IX	100–186	<i>Bosmina longimanus</i> <i>Leptodora kindtii</i> <i>Limnocalanus macrurus</i> <i>Eurytemora lacustris</i>	Мальцева, 1983
Сямозеро	VII–IX	123–195	<i>Leptodora kindtii</i> <i>Bythotrephes cederströmii</i> <i>Eudiaptomus gracilis</i> <i>Bosmina coregoni</i> <i>Daphnia longispina</i> <i>D. cristata</i>	Стерлигова и др., 2002; Стерлигова и Ильмаст, 2016
Виштынецкое	VII–IX	100–180	<i>Leptodora kindtii</i> <i>Bythotrephes longimanus</i> <i>Daphnia cucullata</i> <i>Heterocope appendiculata</i> <i>Chydorus ovalis</i> <i>Eudiaptomus graciloides</i>	Кривопускова и др., 2014; Мычкова и др., 2017
Воже	V–IX	–	<i>Bosmina coregoni</i> <i>Heterocope appendiculata</i> куколки и личинки водных насекомых	Зуянова и др., 1994
Кривое	VI–X	135–170	<i>Gammarus lacustris</i> <i>Monoporeia affinis</i> <i>Phryganea bipunctata</i> <i>Ephemera vulgata</i> <i>Sphaerium nitidum</i> <i>Bosmina longirostris</i> <i>Sida crystallina</i> <i>Megacyclops</i> spp.	Березина и др., 2021; Berezina et al., 2018
Имандра	VII–IX	86–180	<i>Centroptilum</i> spp. <i>Cricotopus</i> spp. <i>Psectrocladius</i> spp. <i>Prodiamesa</i> spp. <i>Diamesa</i> spp. <i>Stictochironomus</i> spp. <i>Euglesa</i> spp. Limnephilidae	Зубова и Кашулин, 2019; Зубова и др., 2020

Озеро	Период	Длина тела рыб	Доминанты в питании	Источник
Медве	VII–IX	184–250	<i>Leptodora kindtii</i> <i>Bosmina</i> spp.	Więski, 2002
Легиньске	V–VII, XI–II	170–265	<i>Bythotrephes</i> spp. <i>Daphnia cucullata</i> <i>Eudiaptomus</i> spp. <i>Cyclops</i> spp.	Szypuła, 1965
Хажиковске	III–VI	161–181	<i>Cyclops strenus</i> <i>Daphnia</i> spp.	Mamcarz and Błoniarz, 1995
Суомунярви	IV–X	82–234	<i>Bosmina coregoni</i> <i>Daphnia</i> spp. <i>Cyclops scutifer</i> <i>Heterocope appendiculata</i>	Viljanen, 1983
Болмен	VII–X	–	<i>Bosmina coregoni</i> <i>Holopedium gibberum</i>	Hamrin, 1983
Меларен	VI–X	112–280	<i>Bosmina longispina</i> <i>Limnocalanus macrurus</i> <i>Heterocope appendiculata</i>	Northcote and Hammar, 2006
Голодная губа	VII–VIII	150–190	<i>Bosmina</i> spp. <i>Daphnia</i> spp. <i>Chydorus</i> spp.	Фадеева, 1999
Коровинская губа	VII–VIII	160–200	Cladocera куколки и имаго хирономид	Корнилова и Панова, 1964
Большой Харбей	VII–IX	150–190	Cladocera личинки хирономид моллюски	Сидоров, 1974
Лама и Мелкое	VII–VIII	170–250	<i>Bosmina</i> spp. <i>Limnocalanus grimaldii</i> <i>L. macrurus</i> имаго, личинки и куколки хирономид	Вершинин и Сычева, 1964; Романова, 1948
Обская губа	II–III, VIII–IX, XII–I	90–270	<i>Bosmina</i> spp. <i>Daphnia</i> spp. <i>Senecella calanoides</i> <i>Bythotrephes</i> spp. <i>Limnocalanus macrurus</i> <i>Monoporea affinis</i> <i>Cyclops</i> spp. <i>Heterocope</i> sp. <i>Onisimus</i> sp.	Лещинская, 1962; Степанова, 2017; Степанова и Степанов, 2006; Юхнева, 1955;
р. Колыма	VIII–X	80–180	<i>Bosmina longirostris</i> <i>Limnocalanus macrurus</i> Planorbidae Pisidiidae Odonata	Федорова и др., 2011

### Северо-западный регион России

В озерах Ладожском и Онежском веслоногие и ветвистоусые ракообразные составляют основу питания мелкоразмерной формы *C. albula* (длина тела 10–14 см); количественное соотношение разных видов в пищевом комке меняется в зависимости от сезона и распределения их биомасс в водоеме. Ряпушка длиной > 14 см в Онежском озере в течение всего сезона, помимо ветвистоусых и веслоногих рачков, питается также личинками и куколками хирономид; в августе составляют > 70% ее рациона по массе (Мальцева, 1983). В этих озерах в летний период и до начала сентября ряпушка обычно держится в наиболее прогретом верхнем 5–10-метровом слое воды. Такое распределение обусловлено наибольшим скоплением планктона на этом уровне (Николаев, 1983).

По данным Я.А. Кучко и др. (2017), в северной части Ладожского озера в начале лета, когда рачкового зоопланктона мало, основу рациона (75% по массе от всех потребленных организмов) ряпушки составляют коловратки *Asplanchna priodonta* (Gosse, 1850), *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) и *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) наряду с веслоногими рачками родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops*. С наступлением тепла и на протяжении всего лета в питании ряпушки преобладают наиболее значимые в пелагическом зоопланктоне ветвистоусые (*Daphnia cristata* (Sars, 1862), *D. longispina*, *Holopedium gibberum* (Zaddach, 1855), *Bosmina coregoni* и *B. longirostris* (O.F. Müller, 1785)) и веслоногие рачки (*Eudiaptomus gracilis* (Sars, 1863) и *Cyclops strenuus* (Fisher, 1851)), а также представители зарослевой фауны литорали: *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776), *Polypheumus pediculus* (O.F. Müller, 1785), *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller, 1785), *Macrocyclus albidus* (Jurine, 1820) и *Megacyclus viridis* (Jurine, 1820) (Кучко и др., 2017).

В осенний период в пелагиали и литорали Онежского и Ладожского озер происходит смена доминирующих форм зоопланктона, однако состав питания ряпушки остается сходным с отмеченным в летний период: ветвистоусые рачки составляют 90% ее рациона (Стерлигова и др., 2002).

Согласно А.П. Стерлиговой и Н.В. Ильмасту (2016), что ведущими формами зоопланктона в питании ряпушки оз. Сямозеро (южная Карелия) являются массовые ракообразные *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes cederströmii* Schödler, 1877, *Bosmina* spp., *H. gibberum* и *E. gracilis*. В периоды лёта насекомых ряпушка переходит на питание ими (в это время воздушные насекомые могут составлять до 99% массы пищевого комка). Весной основной пищей ряпушек в бореальных озерах Карелии служат веслоногие ракообразные, среди которых первое место занимает *E. gracilis* (81.8%). Основу

летнего и осеннего питания ряпушки (при длине тела 12.3–19.5 см) составляют ветвистоусые ракообразные, среди которых доминируют *Bosmina coregoni*, *Daphnia longispina*, *D. cristata*, *B. cederströmii* и *L. kindtii*; в небольшом количестве отмечены коловратки. Доля веслоногих ракообразных в летние месяцы невелика (3.2%), но возрастает осенью (31.7%).

В озерах Архангельской области ряпушка не имеет серьезных конкурентов за пищу (Дворянkin, 2009). В оз. Кенозеро основными компонентами (96.5%) ее питания в осенний период являются ветвистоусые рачки рода *Daphnia* (Дворянkin, 2009); в оз. Лекшмозеро – ветвистоусые *Daphnia* (61.3%) и *Bosmina* (27%). Веслоногие рачки достигают по численности 11.5%; еще менее 1% составляют личинки хирономид, ручейников и воздушные насекомые (Дворянkin, 2009).

В питании ряпушки, обитающей в оз. Виштынецком, преобладают представители рода *Daphnia* (47.5% по индексу относительной значимости) и веслоногие рачки (37.5%) (Кривопускова и др., 2014). Летом выявлена высокая избирательность данного вида рыб к таким крупным представителям зоопланктона, как *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*. Отмеченные виды ветвистоусых рачков обнаруживались в питании ряпушки в большом количестве даже тогда, когда их биомасса в озере была невелика. Бентосные организмы (личинки хирономид и олигохеты) и коловратки также встречаются в пищевом комке, но их доли составляют < 1%. Присутствие в пищевом комке ряпушки куколок хирономид отмечается в период, предшествующий вылету этих насекомых. Изменения в рационе ряпушки отмечены при смене места ее локализации. Например, в аномально теплые периоды в оз. Виштынецком ряпушка опускается в прохладные слои у дна, а во время гомотермии ее популяция рассредоточивается по всей акватории озера, подходя к мелководью. При этом в питании доминируют донные беспозвоночные (Кривопускова и др., 2014).

В рационе ряпушки в оз. Виштынецком наблюдается сезонная смена видового состава кормовых объектов. Осенью в пищевом комке доминируют *Daphnia cucullata*, *B. longimanus*, *L. kindtii*, *Chydorus ovalis* (Kurz, 1875), а также коловратки. В то же время встречаются веслоногие рачки *E. graciloides*, *Heterocope appendiculata* (Sars, 1863), гарпактициды и растительные организмы. В зимний постнерестовый период рыба питается в основном веслоногими рачками (35%), зимними доминантами зоопланктона (более 89% численности) и растительными организмами (28.6%) (Мычкова и др., 2017). Из них наибольший вклад по массе вносят *E. graciloides* и *H. appendiculata* (45.5 и 29.9% соответственно).

## Северный регион России

В субарктических озерах России с низкой продуктивностью зоопланктона в составе питания ряпушки все чаще отмечаются бентосные беспозвоночные (Березина и др., 2021; Berezina et al., 2018). Так, спектр питания ряпушки *C. albula* в оз. Воже (север Вологодской области в верховьях р. Онеги) достаточно широк и имеет свои сезонные особенности (Зуянова и др., 1994). С мая до осени основу ее пищи составляют зоопланктон и имаго насекомых, к тому же среди планктонных объектов питания происходит частая смена доминирующих видов. Так, весной и в начале лета в рационе ряпушки преобладали *Bosmina coregoni* и *Heterocope appendiculata*, а в августе – циклопы, диаптомусы и дафнии (Зуянова и др., 1994). Куколки и личинки водных насекомых (хируномид, поденок, ручейников, стрекоз) обнаруживаются в пище довольно часто; кроме того, иногда встречаются водные клещи, нематоды, олигохеты, растительные остатки и фитопланктон.

В оз. Имандра ряпушка питается по большей части бентосными организмами. У 67% особей длиной тела до 15 см в желудках отмечены бентосные беспозвоночные и только у 25% – зоопланктон (Зубова и др., 2020). Показатель индекса относительной значимости зообентоса в пище в 6 раз выше показателя для зоопланктона (Табл. 1). У ряпушек длиной тела > 15 см содержимое желудков на 94.7% состоит из представителей макрозообентоса: личинок и куколок хируномид, ручейников *Limnephilidae*, двустворчатых моллюсков рода *Euglesa*, клопов и нематод (Зубова и Кашулин, 2019). Доминирующими группами бентосных организмов в питании ряпушки являются личинки хируномид родов *Centroptilum*, *Cricotopus*, *Diamesa*, *Prodiamesa Psectrocladius* и *Stictochironomus*, а также личинки жесткокрылых рода *Dytiscus*. Бокоплавы, личинки веснянок и брюхоногие моллюски рода *Valvata* составляют до 17% по массе в пищевом комке. Таким образом, по типу питания европейская ряпушка, обитающая в оз. Имандра, характеризуется как всеядный хищник, отдающий предпочтение макрозообентосу.

Для ряпушек малых северных озер Карелии (Кривое, Нижнее Старушечье) характерна высокая сезонная изменчивость питания и вклада различных групп бентоса и планктона в их рацион (Березина и др., 2021; Berezina et al., 2018). Анализ стабильных изотопов азота и углерода в тканях рыб и их потенциальных источников питания выявил четыре трофических уровня в пищевых сетях оз. Кривого и высокий уровень эврифагии. Так, в летний период питание ряпушки было смешанным; оно характеризовалось использованием пищевых ресурсов преимущественно бентосного происхождения как в прибрежных, так и в глубинных местообитаниях (Berezina et al., 2018). Среди

них донные амфиподы *Gammarus lacustris* Sars, 1863 и *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855) составляли 67–75% усвоенной рыбой пищи, а планктонные ракообразные – 2–5%. Эти данные несколько расходятся с результатами анализа желудков рыб: например, их исследование показало, что вклад зоопланктона в питание ряпушки летом и ранней осенью мог достигать 22% (Berezina et al., 2018). В отличие от лета и осени, в подледный зимне-весенний период в составе пищевого комка ряпушки доли планктонных рачков и личинок насекомых были довольно высоки (37–54 % и 24–42% соответственно), в то время как амфиподы (*G. lacustris*, *M. affinis*) составляли менее 20%. В целом в течение года макробеспозвоночные были основным пищевым ресурсом ряпушки в малых субарктических озерах, однако рачковый планктон также был важен для ее питания; его роль особенно возрастала в осенне-зимний период (Березина и др., 2021; Н.А. Березина, неопубл. данные, 2020–2021 гг.).

## Европа

Анализ публикаций по питанию мелкоразмерной ряпушки *C. albula* в бореальных озерах ряда европейских стран показал, что зоопланктон составляет основную часть ее рациона. При этом доминирующее значение во всех озерах имеют ветвистоусые и веслоногие рачки (Табл. 1).

В малых озерах Литвы в летне-осенний период видовое богатство кормовых объектов ряпушки *C. albula* достаточно велико (19 таксонов) (Букельскис и Умбрасаите, 2016). По типу питания данный вид является типичным планктофагом. Во всех озерах в пище рыб преобладали ветвистоусые и веслоногие ракообразные и личинки хируномид. Кроме того, ряпушки потребляли моллюсков *Bithynia* и *Dreissena* (оз. Чичирис) и мизид (оз. Даугаи).

Исследования рациона ряпушки в оз. Вигры (северо-восточная Польша) показало тесную связь спектра питания с сезонной динамикой численности и видовым разнообразием зоопланктона (Czarkowski et al., 2007). Весной и осенью рыба питалась крупными веслоногими ракообразными *Cyclops vicinus* Ulyanin, 1875 и *Eudiaptomus graciloides*. В летние месяцы она потребляла ветвистоусых рачков: *Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *D. hyalina* Leydig, 1860; в незначительном количестве были также зарегистрированы личинки и куколки амфибиотических насекомых (*Chaoborus* sp. и *Microtendipes* sp.).

В озерах Финляндии, Германии и Швеции ряпушка (*C. albula*) известна преимущественно как планктофаг, т. е. она питается в основном сезонно обильным зоопланктоном, таким как кладоцеры и веслоногие ракообразные, с небольшим добавлением личинок насекомых (Mamcarz and Błoniarczyk, 1995; Schulz et al., 2003; Viljanen, 1983). Если же

доступны такие крупные кормовые объекты, как *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii* и мизиды, то они становятся доминантами в рационе (Scharf et al., 2008; Schulz et al., 2003; Viljanen, 1983). Бентосные организмы (личинки хирономид и амфиподы) в рационе ряпушки отмечаются как единичные и случайные пищевые компоненты (< 2%) (Northcote and Hammar 2006; Scharf et al., 2008).

Некоторые исследования выявили закономерности в пищевых предпочтениях ряпушки: например, мизиды выбирались ею в разные сезоны года, тогда как науплии веслоногих ракообразных всегда избегались (Scharf et al., 2008). Мизиды в больших количествах встречались в желудках рыб в период, когда их численность в пелагиали была высокой при низкой доступности мезозoopланктона.

Расчеты индексов избирательности ряпушки в финских озерах показали, что она выбирает обычно крупные виды ветвистоусых и веслоногих ракообразных (Viljanen, 1983), поэтому изменения спектра ее питания отражают сезонные изменения в сообществе зоопланктона и зависят от богатства доступных кормовых организмов.

### **Большеземельская и Малоземельская тундра**

В озерах Малоземельской тундры ряпушки многочисленны. В оз. Голодная губа ее особи длиной тела до 19 см в июле–августе питались ветвистоусыми рачками родов *Bosmina*, *Chydorus*, *Daphnia* (Корнилова, 1967; Фадеева, 1999). В пищевом комке этих рыб также изредка были отмечены личинки и куколки хирономид, а также их имаго. Характерной чертой данного озера, как и других водоемов северных широт, является малокормность для рыб-планктофагов, поскольку плотность зоопланктона (родов *Bosmina*, *Chydorus*, *Daphnia*, *Conochilus*, а также *Keratella cochlearis* и *Kellicottia longispina*) низка: от 0.3 до 0.6 г/м<sup>3</sup> (Имант и др., 2018).

Исследование особенностей питания *C. sardinella* (15–21 см), обитающей в р. Уса, показало, что осенью состав пищевого комка на три четверти (72.8%) состоял из имаго воздушных насекомых (Боровской и Новоселов, 2020). Высокие значения доли взрослых насекомых в пищевом комке совпали с моментами их вылета из воды после метаморфоза. Среди имаго, обнаруженных в желудках ряпушки, преобладали двукрылые Simuliidae (24–51% по массе), Muscetophilidae, Muscidae и Chironomidae. Водные личинки насекомых, обитающие на поверхности грунта (личинки хирономид, мух-береговушек, ручейников, веснянок и поденок), были менее важны в питании ряпушки (составляли 24% по массе).

Печорская ряпушка в августе–сентябре, мигрируя в реках на нерестилища, обычно держится в поверхностных слоях. В связи с этим она питается у поверхности, собирая имаго насекомых –

мошек и комаров (Соловкина, 1962). В дельте и предустьевом участке р. Печоры ряпушка питается беспозвоночными планктона и бентоса (Фадеева, 1999). В пойменных и прирусловых водоемах реки в конце июля *C. sardinella* в значительном количестве потребляла ракообразных (Зверева и др., 1953). При этом ряпушка, нагуливающаяся непосредственно в русле реки и ее притоках, питалась по большей части имаго насекомых (как наземными, так и водными формами), а также донными беспозвоночными (Соловкина, 1962). Среди беспозвоночных в рационе были отмечены личинки хирономид, ручейников, поденок и веснянок. Зоопланктон встречался редко.

В дельте р. Печоры возможность питаться планктоном ряпушке предоставляется только в теплые годы. В эти периоды основу ее питания летом составляли ветвистоусые рачки, куколки хирономид и взрослые насекомые (Корнилова и Панова, 1964). В холодные годы в дельте реки и в Коровинской губе Печорского залива зоопланктона недостаточно для питания ряпушки (Корнилова, 1970).

В оз. Большой Харбей (бассейн р. Печоры, восточная часть Большеземельской тундры), как и в других озерах тундры, крайне теплые года чередуются с крайне холодными (Лоскутова, 2002). Состав пищи ряпушки в Харбейских озерах в теплые годы (в августе–сентябре) обычно представлен зоопланктоном (> 50%), а в холодные – в основном бентосными беспозвоночными – личинками хирономид и моллюсками (Сидоров, 1974). Спектр питания у рыб, обитающих в разных озерах, неодинаков по составу кормовых объектов. Например, в рационе ряпушки в оз. Большой Харбей в теплый год преобладали ветвистоусые рачки (67% по массе), а в Вашуткиных озерах – веслоногие рачки (Кучина и Соловкина, 1970; Сидоров и Решетников, 2014).

### **Западные и Восточные регионы Сибири**

Мелководная (до 20 м глубиной) Обская губа (эстуарий р. Оби) большую часть года (240 суток) находится подо льдом. Речные воды, несущие биогены и запас тепла с юга, смешиваются здесь с холодными солеными водами Карского моря, что формирует особые гидролого-гидрохимические условия, благоприятные для обильного развития планктона и бентоса и для воспроизводства ряпушки.

Почти все обитающие в Обской губе рыбы питаются бентосом, однако ряпушка и корюшка употребляют в пищу зоопланктон. По данным В.С. Юхневой (1955), ряпушка, обитающая в Обской губе, летом питается в основном планктонными рачками родов *Daphnia*, *Bosmina*, *Cyclops* и др. (Табл. 1). Особи, обнаруженные в средней части губы, потребляли рачков рода *Heteroscope*



и семейства Diaptomidae, а в северной части – *Senecella calanoides* Juday, 1923, *Bosmina* sp. и *Daphnia* sp. (Лещинская, 1962).

Питание ряпушки, встречающейся в Обской губе осенью и зимой, значительно отличается от летнего. По данным В.Б. Степановой и С.И. Степанова (2006), в сентябре и октябре особи длиной тела 16–27 см потребляют амфипод *Monoporeia affinis*, которые могут составлять до 100% содержимого желудка (до 600 экз. на рыбу). В декабре–январе в ее питании, кроме *M. affinis*, были обнаружены веслоногие рачки *Limnocalanus macrurus* G.O. Sars, 1863 и мизиды. При этом активно питались около половины исследованных рыб. В феврале–марте основными объектами питания ряпушки по-прежнему были каляноиды, среди которых доминировал *L. macrurus* (до 100% по массе) (Степанова, 2017). Амфиподы (наиболее часто *Onisimus* spp.) в ее пище составляли 25%, а мизиды – 12%. Таким образом, в подледный период для ряпушки, обитающей в Обской губе, характерно смешанное питание с преобладанием крупных ракообразных.

В озерах Норило-Пясинской озерно-речной системы, отличающихся суровым климатом, ряпушка характеризуется большой пищевой пластичностью (Никулина и Романов, 2019; Попов, 2007) и смешанным типом питания, включающим зоопланктон, зообентос и водную растительность (Романова, 1948; Сычева и Лукьянчиков, 1964). По данным Н.В. Вершинина и А.В. Сычевой (1964), молодь ряпушки, обитающая в прибрежье озер плато Путорана (Лама и Мелкое), питается коловратками, рачковым планктоном, личинками и куколками хирономид, а также имаго насекомых. Рацион взрослых рыб (длиной тела до 25 см), нагуливающих в пелагиали, более узок: он включает в основном ветвистоусых рачков рода *Bosmina*, крупных каляноид *Limnocalanus grimaldii* (Guerne, 1886) и *L. macrurus* и в меньшей степени – личинок и куколок хирономид. В зоопланктоне этих озер при средней биомассе 0.5 г/м<sup>3</sup> обычно доминируют коловратки и веслоногие рачки, а в зообентосе отмечены более 40 видов хирономид и бокоплав (Заделенов и др., 2017).

Спектр питания ряпушки в высокоширотном оз. Таймыр варьирует между годами в зависимости от уровня развития планктона и бентоса в период очень короткого лета. Например, по данным В.Н. Грезе (1957), ряпушка, обитающая в оз. Таймыр, питалась в пелагиали исключительно копеподами, лишь изредка поедая личинок хирономид; по данным Л.К. Малинина и др. (1988), таймырская ряпушка потребляла в основном бентос (амфипод и мизид), а также воздушных насекомых. Весной в период паводка вокруг оз. Таймыр на 3–4 недели образуются мелководные заливы и бухты, служащие дополнительным местом нагула

для ряпушки. Летом в озере биомасса зоопланктона низка (0.16–0.23 г/м<sup>3</sup>), в то время как зообентос хорошо развит, особенно в заливах, где его биомасса достигает 5.6 г/м<sup>2</sup> (Кияшко, 1995). Однако стоит отметить, что 57% рыб были с пустыми желудками. В.И. Кияшко (1995) показала, что в хорошо прогреваемых заливах оз. Таймыр рацион ряпушки состоит из амфипод, личинок хирономид, остракод и моллюсков.

На севере Красноярского края в р. Хатанге и Хатангской губе в питании ряпушки доминируют личинки хирономид и ручейников, амфиподы, мизиды, водные растения (Лукьянчиков, 1967; Романов, 1997; Романов и Карманова, 2005). Зоопланктон представлен слабо, поскольку в реке он чрезвычайно беден. Для туруханской ряпушки из среднего и нижнего течения р. Енисей, как и для других водоемов Сибири, характерен смешанный тип питания. Однако в отдельные годы ряпушка потребляет преимущественно зоопланктон, а в другие – донных беспозвоночных (Попов, 2007; Устюгов, 1972, 1976).

Главными компонентами питания ряпушек-сеголеток, обитающих в р. Колыме, были личинки стрекоз и других насекомых (более 50% встречаемости), моллюски и амфиподы (Федорова и др., 2011). В рационе двухлетних ряпушек возрастала доля моллюсков сем. Planorbidae и Pisidiidae. У рыб старших возрастных групп в питании доминировали личинки насекомых. В нижнем течении р. Колымы, где в зоопланктоне выявлена высокая численность коловраток, ветвистоусых *Bosmina longirostris* и веслоногих рачков *Limnocalanus macrurus* (общая численность от 17 до 121 тыс. экз./м<sup>3</sup>), ряпушка тем не менее предпочитала питаться донными беспозвоночными (Федорова и др., 2011).

## Заключение

Анализ состава рациона европейской и сибирской ряпушек в различных водоемах Евразии (как средних, так и высоких широт) показал, что спектр потребляемых ею организмов достаточно широк: от мелких форм фито- и зоопланктона до крупных бентосных ракообразных, личинок насекомых, моллюсков и даже рыб. Несмотря на то, что по строению челюстного аппарата ряпушка больше адаптирована к питанию в толще воды мелкими рачками, она может потреблять и донных беспозвоночных.

Водоемы, расположенные в бореальной зоне Европы и России (оз. Плещеево, озера южной Карелии, Ладожское, Онежское, оз. Виштынецкое, Лекшмозеро и Кенозеро и др.) характеризуются достаточно высоким уровнем развития зоопланктонного сообщества в период нагула ряпушки; таким образом, ее пищевые потребности полностью обеспечиваются за счет рачкового зоопланктона.

При этом, питаюсь преимущественно ветвистоусыми и веслоногими рачками, ряпушки всегда предпочитают более крупные объекты, такие как представители родов *Leptodora*, *Bythotrephes* и *Limnocalanus*. В большинстве водоемов, где наблюдается сезонная изменчивость качественных и количественных показателей зоопланктона, вызванная как особенностями гидрологических условий, так и спецификой биологических циклов зоопланктона, ряпушка может изменить пищевую стратегию в соответствии с возникшими трофическими условиями. При доступности крупных объектов бентоса она может успешно переходить на питание ими, предпочитая в первую очередь ракообразных и насекомых, либо, в случае их коллапса, – также моллюсков, рыб и фитобентос. Включая в питание всевозможных массовых обитателей дна, толщи водоемов и воздушной среды, данный вид рыб приспособился к жизни в разнообразных водоемах различных широт и даже в очень суровых условиях Сибири и Крайнего Севера, где продолжает оставаться одним из ценнейших объектов промысла. Ряпушка очень пластична в выборе пищевых объектов в условиях слабого развития кормовой базы, поэтому спектр ее питания весьма разнообразен и изменчив как в сезонном, так и пространственном (широтном) отношении. Кроме того, ее выбор пищевых объектов в высокой степени зависит от биоразнообразия и продуктивности водоема.

### Финансирование

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (АААА-А19-119020690091-0) и Российского фонда фундаментальных исследований (грант №19-04-01000а).

### ORCID

А.П. Стрельникова  [0000-0002-7199-6496](https://orcid.org/0000-0002-7199-6496)

Н.А. Березина  [0000-0003-3057-5596](https://orcid.org/0000-0003-3057-5596)

### Список литературы

- Абрамов, А.Ф., Салова, А.Ф., Салова, Т.А., Степанов, К.М., Ефимова, А.А. и др., 2018. Пищевая и биологическая ценность пресноводных рыб рек Якутии. СибАК, Новосибирск, Россия, 154 с.
- Бабий, А.А., Сергеева, Т.И., 2003. Крупная ряпушка килец – *Coregonus albula* Онежского озера. *Вопросы ихтиологии* 41 (3), 345–351.
- Березина, Н.А., Литвинчук, Л.Ф., Максимов, А.А., 2021. О связи пищевого спектра рыб с составом зоопланктона и зообентоса в субарктическом озере. *Биология внутренних вод* 4, 406–416.
- Богданов, Н.А., Богданова, Г.И., 2008. Промысел ряпушки в бассейне реки Хатанги. *Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Проблемы и перспективы рационального использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке»*. Красноярск, Россия, 243–246.
- Боровикова, Е.А., Махров, А.А., 2012. Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании. *Принципы экологии* 4, 5–20.
- Боровской, А.В., Новоселов, А.П., 2020. Пищевые отношения сиговых видов рыб в нижнем течении реки Уса в осенний период. *Труды Карельского научного центра РАН* 5, 44–58. <https://doi.org/10.17076/eco1196>
- Букельскис, Е., Умбрасаите, В., 2016. Пищевая специализация ряпушки (*Coregonus albula*) в озерах Литвы. В: Михеева, Т.М. (ред.), *Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды*. БГУ, Минск, Беларусь, 285–286.
- Вершинин, Н.В., Сычева, А.В., 1964. Пищевые взаимоотношения рыб Норильской озерно-речной системы. В: Красиков, С.П. (ред.), *Рыбное хозяйство Восточной Сибири. Труды Сибирского отделения ГосНИОРХ* 8, Красноярск, СССР, 185–199.
- Герасимов, Ю.В., Малин, М.И., Борисенко, Э.С., Жданова, С.М., Цветков, А.И., Смирнов, А.К., 2019. Пищевое поведение и питание ряпушки (*Coregonus albula*) в озере Плещеево в период температурной стратификации. *Материалы II Международной конференции «Озера Евразии: проблемы и пути их решения»*. Ч. 2. Казань, Россия, 234–239.
- Гнедов, А.А., 2009. Качественные показатели продукции из ряпушки сибирской (*Coregonus sardinella Valenciennes*) – перспективы полного использования. *Вестник КрасГАУ* 5, 177–180.
- Грезе, В.Н., 1957. Основные черты гидробиологии озера Таймыр. *Труды Всесоюзного гидробиологического общества* 8, 183–218.
- Дворянкин, Г.А., 2009. Популяционные характеристики ряпушки Кенозерского национального Парка. *Материалы XVIII Международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних*

- водоемов европейского севера». КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия, 179–183.
- Заделенов, В.А., Дубовская, О.П., Бажина, Л.В., Глущенко, Л.А., Исаева, И.Г. и др., 2017. Новые сведения о биоте озер западной части плато Путорана. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология* 10 (1), 87–105.
- Зверева, О.С., Кучина, Е.С., Остроумов, Н.А., 1953. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. АН СССР, Москва–Ленинград, СССР, 230 с.
- Зубова, Е.М., Кашулин, Н.А., 2019. Питание сига *Coregonus lavaretus* (L.), европейской ряпушки *C. albula* и европейской корюшки *Osmerus eperlanus* в оз. Имандра. *Труды XVI Фермановской научной сессии ГИ КНЦ РАН. Апатиты, Россия*, 203–207.
- Зубова, Е.М., Кашулин, Н.А., Терентьев, П.М., 2020. Современные биологические характеристики сига *Coregonus lavaretus*, европейской ряпушки *C. albula* и европейской корюшки *Osmerus eperlanus* озера Имандра. *Вестник Пермского университета. Серия Биология* 3, 210–226. <https://doi.org/10.17072/1994-9952-2020-3-210-226>
- Зуянова, О.В., Болотова, Н.Л., Зуянов, Е.А., 1994. Питание ряпушки из озер Белое и Воже. *Материалы V Всероссийского совещания «Биология и биотехника разведения сиговых рыб»*. Санкт-Петербург, Россия, 67–68.
- Имант, Е.Н., Завиша, А.Г., Студёнова, М.А., Новосёлов, А.П., Левицкий, А.Л., 2018. Сравнительная характеристика кормовой базы рыб разнотипных озёр Северного рыбохозяйственного бассейна. *Материалы III Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии»*. АтлантНИРО, Калининград, Россия, 86–90.
- Кижеватов, Я.А., 2007. К биологии и распространению ряпушки сибирской (*Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848) в некоторых реках ЯНАО. *Научный вестник ЯНАО* 2, 54–60.
- Кириллов, А.Ф., Федорова, Е.А., 2010. К изучению воспроизводства сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Salmoniformes, Coregonidae) реки Колымы. *Вопросы рыболовства* 11 (2), 232–240.
- Кияшко, В.И., 1995. Кормовые ресурсы и трофические связи основных промысловых рыб озера Таймыр. *Тезисы докладов Международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера»*. Петрозаводский университет, Петрозаводск, Россия, 35–36.
- Кияшко, В.И., Слынько, Ю.В., 2003. Структура пелагических скоплений рыб и современная трофологическая ситуация в открытых плесах Рыбинского водохранилища после вселения черноморско-каспийской тюльки. *Материалы российско-американского симпозиума «Инвазии чужеродных видов в Голарктике»*. ИБВВ РАН, Борок, Россия, 259–271.
- Корнилова, В.П., 1967. Ихтиофауна озера Голодная губа дельты Печоры. *Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна* 9, 32–41.
- Корнилова, В.П., 1970. Ихтиофауны низовьев Печоры и Печорского залива Баренцева моря. *Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна* 13, 5–44.
- Корнилова, В.П., Панова, Н.А., 1964. Некоторые данные по питанию сиговых Голодной и Коровинской губ дельты Печоры. *Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна* 2, 38–45.
- Кривоускова, Е.Ф., Масюткина, Е.А., Соколов, А.В., Шibaева, М.Н., 2014. Характеристика состава пищи ряпушки (*Coregonus albula*) озера Виштынецкого (Калининградская область) в современных условиях. *Известия КГТУ* 3, 9–16.
- Кучина, Е.С., Соловкина, Л.Н., 1970. Ряпушка озер Большеземельской тундры. *Биологические основы использования природы Севера*. Коми книжное издательство, Сыктывкар, СССР, 276–281.
- Кучко, Я.А., Ильмаст, Н.В., Кучко, Т.Ю., Миланчук, Н.П., 2017. Зоопланктон как кормовая база европейской ряпушки шхерного района северной части Ладожского озера. *Ученые записки ПетрГУ. Общая биология* 2 (163), 39–45.
- Лазарева, В.И., Соколова, Е.А., 2018. Зоопланктон пелагиали водохранилища. В: Лазарева, В.И. (ред.), *Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века*. ИБВВ РАН, Москва, Россия, 213–238.

- Лебедева, У.М., Абрамов, А.Ф., 2015. Основы рационального питания населения Якутии. СВФУ им. М.К. Амосова, Якутск, Россия, 246 с.
- Лещинская, А.С., 1962. Зоопланктон и бентос Обской губы как кормовая база для рыб (Труды Салехардского стационара АН СССР. Уральский филиал. Вып. 2). Уральский рабочий, Свердловск, СССР, 80 с.
- Лоскутова, О.А., 2002. Бентос озерно-речных систем восточноевропейской тундры. В: Таскаев, А.И. (ред.), *Возобновимые ресурсы водоемов Большеземельской тундры (Труды Коми НЦ УрО РАН. Вып. 169)*. Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия, 44–57.
- Лукьянчиков, Ф.В., 1967. Рыбы системы реки Хатанга. В: Вершинин, Н.В. (ред.) *Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири*. Сибирский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства, Красноярское отделение, Красноярское краевое научно-техническое общество пищевой промышленности, Красноярск, СССР, 11–93.
- Малинин, Л.К., Поддубный, А.Г., Пермитин, И.Е., 1988. Структура популяций, питание и пространственное распределение рыб в озере Таймыр. Деп. ВИНТИ. № 1147-И88. Москва, СССР, 55 с.
- Мальцева, В.В., 1983. Питание ряпушки и корюшки северо-восточной части Онежского озера. *Рыбы Онежского озера и их хозяйственное использование. Труды ГосНИОРХ* 205. Промрыбвод, Ленинград, СССР, 79–91.
- Мычкова, А.В., Кривоускова, Е.В., Шибаева, М.Н., 2017. Зоопланктон прибрежной части озера Виштыневского в зимний период и его роль в питании европейской ряпушки (*Coregonus albula*, L.). *Вестник молодежной науки* 3 (10), 24.
- Николаев, И.И., 1983. Экологическая гетерогенность зоопланктона Онежского озера и ее значение в динамике численности основных планктофагов этого водоема – ряпушки и корюшки. *Рыбы Онежского озера и их хозяйственное использование. Труды ГосНИОРХ* 205. Промрыбвод, Ленинград, 67–79.
- Никулина, Ю.С., Боровикова, Е.А., Будин, Ю.В., 2018. Морфологическая дифференциация речных и озерных популяций ряпушек (р. *Coregonus*) бассейнов морей Карского и Лаптевых. *Ученые записки РГГМУ* 51, 162–175.
- Никулина, Ю.С., Романов, В.И., 2019. Биологическая характеристика ряпушек некоторых озер плато Путорана. *Материалы V Международной конференции «Современное состояние водных биоресурсов»*. НГАУ, Новосибирск, Россия, 106–110.
- Покровский, В.В., 1953. Ряпушка озер Карело-Финской ССР. Государственное издательство Карело-Финской ССР, Петрозаводск, СССР, 107 с.
- Половкова, С.Н., Пермитин, И.Е., 1981. Об использовании кормового зоопланктона нагульными оплениями рыб-планктофагов. В: Поддубный, А.Г. (ред.), *Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб*. АН СССР, Ярославль, СССР, 3–35.
- Попова О.А., Решетников Ю.С. 2011. О комплексных индексах при изучении питания рыб. *Вопросы ихтиологии* 51 (5), 712–717.
- Попов, П.А., 2007. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия, 526 с.
- Решетников, Ю.С., 1980. Экология и систематика сиговых рыб. Наука, Москва, СССР, 300 с.
- Решетников, Ю.С., Стерлигова, О.П., Аникиева, Л.В., Королева, И.М., 2020. Проявление необычных свойств у рыб в новой ситуации на примере ряпушки *Coregonus albula* и корюшки *Osmerus eperlanus*. *Вопросы ихтиологии* 60 (3), 352–363.
- Романов, В.И., 1997. К биологии ряпушек бассейна реки Хатанга. *Материалы научной конференции, посвященной 50-летию деятельности Новосибирского отделения СибрыбНИИпроект «Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование»*. Новосибирск, Россия, 145–147.
- Романов, В.И., Карманова, О.Г., 2005. Экология сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в период стабилизации уровня режима. *Материалы Всероссийской конференции «Современные проблемы гидробиологии Сибири»*. Томск, 14–16 ноября 2001 г. Томск, Россия, 212–222.

- Романова, Г.П., 1948. Питание рыб в нижнем Енисее. *Труды Сибирского Отделения Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного хозяйства* 7 (2), 151–200.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология, 2015. Герасимов, Ю.В. (ред). Филигрань, Ярославль, Россия, 418 с.
- Сергиенко, Л.Л., 2015. Сибирская ряпушка как объект рыбоводства. *Вестник рыбохозяйственной науки* 2 (1), 69–77.
- Сидоров, Г.П., 1974. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Наука, Ленинград, ССР, 164 с.
- Сидоров, Г.П., Решетников, Ю.С., 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока. Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 346 с.
- Соловкина, Л.Н., 1962. Рыбы среднего и нижнего течения р. Усы. В: Зверева, О.С. (ред.), *Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы*. АН СССР, Москва – Ленинград, СССР, 88–135.
- Степанова, В.Б., 2017. Питание рыб в Обской губе Карского моря в подледный период. *Вестник рыбохозяйственной науки* 4 (4(16)), 94–100.
- Степанова, В.Б., Степанов, С.И., 2006. Значение реликтовых ракообразных в питании сиговых рыб в подледный период. *Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения* 6, 142–145.
- Стерлигова, О.П., Ильмаст, Н.В., 2016. Динамика популяции европейской ряпушки *Coregonus albula* Сямозера (Республика Карелия). *Сибирский экологический журнал* 2, 177–183.
- Стерлигова, О.П., Павлов, В.Н., Ильмаст, Н.В., Павловский, С.А., Комулайнен, С.Ф., Кучко, Я.А. 2002. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия, 119 с.
- Столбунова, В.Н., 2006. Зоопланктон озера Плещеево. Наука, Москва, Россия, 152 с.
- Сычева, Л.И., Лукьянчиков, Ф.В., 1964. Некоторые данные по питанию лососевидных рыб бассейна Хатанги. *Сборник кратких сообщений и докладов о научной работе по биологии и почвоведению*. ИГУ, Иркутск, СССР, 99–105.
- Устюгов, А.Ф., 1972. Эколого-морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна реки Енисей. *Вопросы ихтиологии* 12 (5), 211–218.
- Устюгов, А.Ф. 1976. К биологии и промыслу ряпушки р. Енисей. В: Иоганзен, Б.Г. (ред.), *Проблемы экологии* 4, ТГУ, Томск, СССР, 149–156.
- Фадеева, Г.В., 1999. Питание нельмы в зимний период в низовьях реки Печоры. *Тезисы докладов международной конференции «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии»*. Петрозаводск, Россия, 167–168.
- Федорова, Е.А., Филиппова, Д.С., Иванов, Е.В., Собакина, И.Г., Ушницкая, Л.А., Соломонов, Н.М., Соколова, В.А., 2011. Изучение питания доминирующих видов рыб в нижнем течении р. Колымы. *Биоэкология* 4, 265–268.
- Халько, Н.А., Терещенко, Л.И., Малина, Ю.И., Базаров, М.И., 2019. Сезонные и межгодовые изменения спектра питания европейской ряпушки *Coregonus albula* (L.) в оз. Плещеево. *Биология внутренних вод* 2 (2), 99–103. <https://doi.org/10.1134/S0320965219030100>
- Черняев, Ж.А., 2017. Воспроизводство сиговых рыб. Эколого-физиологические особенности размножения и развития. Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 329 с.
- Юхнева, В.С., 1955. Годовой цикл питания тазовской ряпушки (*Coregonus sardinella* Val.). *Зоологический журнал* 34 (1), 158–161.
- Berezina, N.A., Strelnikova, A.P., Maximov, A.A., 2018. The benthos as the basis of vendace *Coregonus albula* and perch *Perca fluviatilis* diet in an oligotrophic sub-Arctic lake. *Polar Biology* 41, 1789–1799.
- Berezina, N.A., Strelnikova A.P., 2010. The role of the introduced amphipod *Gmelinoides fasciatus* and native amphipods as fish food in two large-scale north-western Russian inland water bodies: Lake Ladoga and Rybinsk Reservoir. *Journal of Applied Ichthyology* 26 (s2), 89–95. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01493.x>
- Czarkowski, T.K., Martyniak, A., Kapusta, A., Wójcik, A., Bowszys, M., Wziątek, B., Szamańska, U., Kozłowski, J., 2007. Feeding

- ecology of vendace, *Coregonus albula* (L.), in Lake Wigry (Northeastern Poland). *Archives of Polish Fisheries* **15** (2), 117–128.
- Hamrin, S.F., 1983. The food preference of vendace (*Coregonus albula* L.) in South Swedish forest lakes including the predation effect on zooplankton population. *Hydrobiologia* **101**, 121–128. <https://doi.org/10.1007/BF00008664>
- Liso, S., Gjelland, K.Ø., Reshetnikov, Y.S., Amundsen, P.A., 2011. A planktivorous specialist turns rapacious: piscivory in invading vendace *Coregonus albula*. *Journal of Fish Biology* **78**, 332–337. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02831.x>
- Mamcarz, A., Bloniarz, W., 1995. Diet of *Coregonus albula* L. in eutrophic Lake Charzykowskie (Pomerania, Poland). *Archiv für Hydrobiologie* **46**, 79–88.
- Northcote, T.G., Hammar, J., 2006. Feeding ecology of *Coregonus albula* and *Osmerus eperlanus* in the limnetic waters of lake Malaren, Sweden. *Boreal Environmental Research* **11** (3), 229–246.
- Politov, D.V., 2017. Coregonids of Russia: Evolutionary genetic approach in assessment of the current state of biodiversity *Fundamental and Applied Limnology* **189** (3), 181–192. <https://doi.org/10.1127/fal/2017/0814>
- Reshetnikov, Y.S., 2004. Coregonid fishes in Arctic waters. *Annales Zoologici Fennici* **41**, 3–11.
- Sarvala, J., Helminen, H., Ventelä, A.-M., 2020. Overfishing of a small planktivorous freshwater fish, vendace (*Coregonus albula*), in the boreal lake Pyhäjärvi (SW Finland), and the recovery of the population. *Fisheries Research* **230**, 105638. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105664>
- Scharf, J., Krappe, M., Koschel, R., Waterstraat, A., 2008. Feeding of European cisco (*Coregonus albula* and *C. lucinensis*) on the glacial relict crustacean *Mysis relicta* in Lake Breiter Luzin (Germany). *Limnologica* **38** (2), 147–158. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2007.12.001>
- Schulz, M., Kasprzak, P., Anwand, K., Mehner, T., 2003. Diet composition and food preference of vendace (*Coregonus albula* (L.)) in response to seasonal zooplankton succession in Lake Stechlin. *Archiv für Hydrobiologie* **58**, 215–226.
- Szypuła, J., 1965. Odżywianie się sielawy – *Coregonus albula* (L.) w Jeziorze Legińskim [Feeding of vendace – *Coregonus albula* (L.) in Legińskie Lake]. *Zeszyty naukowe Wyższej Szkoły Rolniczej w Olsztynie* **437** (20), 213–224. (In Polish).
- Viljanen, M., 1983. Food and food selection of cisco (*Coregonus albula* L.) in a dysoligotrophic lake. *Hydrobiologia* **101**, 129–138. <https://doi.org/10.1007/BF00008665>
- Wiêski, K., 2002. Feeding of vendace in Lake Miedwie (NW Poland). *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities. Series Fisheries* **5**, 1.
- Winfield, I.J., Fletcher, J.M., James, J.B., 2017. The ‘reappearance’ of vendace (*Coregonus albula*) in the face of multiple stressors in Bassenthwaite Lake, U.K. *Fundamental and Applied Limnology* **189** (3), 227–233. <https://doi.org/10.1127/fal/2016/0799>

Article

# Diversity of food spectra of vendace in the water bodies of Eurasia

Alexandra P. Strelnikova<sup>1</sup> , Nadezhda A. Berezina<sup>2\*</sup> 

<sup>1</sup> I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 109, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742 Russia

<sup>2</sup> Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, Universitetskaya emb. 1, Saint-Petersburg, 199034 Russia

\*nadezhda.berezina@zin.ru

**Abstract.** The composition and relative importance of food organisms in the food bolus were analyzed for two species (forms) of vendace: European vendace *Coregonus albula* and sardine cisco *C. sardinella* from water bodies of Russia (Yaroslavl, Vologda, Kaliningrad, Arkhangelsk and Murmansk Oblasts; Altai, Novosibirsk, and Krasnoyarsk Krai; Republic of Karelia, Komi Republic, and Yamalo-Nenets Autonomous Okrug), Finland, Sweden, Norway, Lithuania, and Poland. Vendace is a typical planktivorous fish in most lakes of the boreal zone, but euryphagous consuming significant number of benthic invertebrates in the northern water bodies of Eurasia. Both forms of vendace are characterized by feeding plasticity, diversity of the food spectrum and its seasonal and spatial variability. The ecological and geographical features of the lakes precondition the composition and abundance of food organisms, thus influencing the food spectrum of vendace.

**Keywords:** *Coregonus*, fish nutrition, trophic links, plankton, benthos, feeding plasticity, euryphagy, productivity..