

РАЗДЕЛЕНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ МОЛОДИ ЛОСОСЕОБРАЗНЫХ РЫБ В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ ПЕНЖИНА (КАМЧАТСКИЙ КРАЙ, РОССИЯ)

О. Ю. Бусарова¹, М. В. Коваль², Е. В. Есин^{3,*}, Г. Н. Маркевич³

¹Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет, Россия
e-mail: olesyabusarova@mail.ru

²Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии, Россия
e-mail: koval.m.v@kamniro.ru

³Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник, Россия
*e-mail: esinevgeniy@ya.ru

Поступила: 17.01.2019. Исправлена: 15.03.2019. Принята к опубликованию: 19.03.2019.

В статье представлены сведения о трофических взаимоотношениях молоди *Coregonus sardinella*, *C. subautumnalis*, *C. pidschian*, *Prosopium cylindraceum* и *Thymallus arcticus mertensii*, которая совместно населяет нижнее течение р. Пенжина в летний период. По разнообразию пресноводных видов лососеобразных рыб данное сообщество не имеет аналогов в Камчатском крае и Магаданской области. Проанализированы содержимое желудков, зараженность паразитами-индикаторами, соотношение стабильных изотопов азота и углерода в мышцах пяти видов. Показана близость пищевых ниш в парах *P. cylindraceum* – *T. a. mertensii* и *C. sardinella* – *C. subautumnalis*. В первой паре в питании преобладали личинки хирономид, во второй – мизиды. *Coregonus pidschian* питался преимущественно гаммаридами. У молоди рыб были обнаружены следующие паразиты: *Chloromyxum tuberculatum*, *Myxobolus* spp., *Proteocephalus longicollis*, *Triaenophorus nodulosus*, *Diplostomum* sp., *Metecercaria* spp., *Pronoprymna petrowi*, *Cystidicola farionis*, *Salmonema ephemeridarum*, *Raphidascaris acus*, *Pseudocapillaria salvelini*, *Echinorhynchus cotti*, *Salmincola extensus*; все с низкой интенсивностью инвазии. Только у *T. a. mertensii* встречались *C. tuberculatum*, *T. nodulosus*, *C. farionis*. Лишь *C. pidschian* был заражен *P. longicollis*. Только *C. sardinella* и *C. subautumnalis* были инвазированы *P. petrowi*, а *P. cylindraceum* был инвазирован *S. extensus*. По зараженности гельминтами *E. cotti* и *P. salvelini* достоверно отличались *T. a. mertensii* и *C. pidschian*. В пространстве $\delta^{13}\text{C}$ – ^{15}N молодь сформировала три области: с высоким статусом по азоту (*C. sardinella* – *C. subautumnalis*), с низким статусом по углероду (*C. pidschian*), с низким статусом по азоту и высоким по углероду (*P. cylindraceum* – *T. a. mertensii*). Сложность трофических взаимоотношений молоди лососеобразных рыб р. Пенжина и высокая пищевая конкуренция в двух видовых парах в условиях экстремального рыболовного прессинга ставят под угрозу функционирование одного из уникальнейших рыбных сообществ севера Дальнего Востока.

Ключевые слова: изотопный состав, паразитофауна, питание, пищевая конкуренция, сиги, трофическая дифференциация, хариус

Введение

Речные комплексы близкородственных видов рыб характеризуются узкой пищевой специализацией большинства представителей (Sullivan et al., 2002; Piálek et al., 2011; Golubtsov et al., 2012; Levin et al., 2018). Разделение пищевых ниш признано главным драйвером адаптивной радиации в условиях симпатрии (Schluter, 2000; Nosil, 2012). Резкое снижение численности отдельных групп и/или интродукция новых видов приводят к дестабилизации трофических взаимоотношений и росту конкуренции (Крылов, 2010; Ismail et al., 2014; Juncos et al., 2014). Во многих случаях, как например, в экосистемах Патагонии (Arismendi et al., 2009), Йелоустоуна (Tronstad et al., 2010), Пиренеев (Blanchet et al., 2007), западной части Большой Ладogi (Korsu

et al., 2010) перелов и интродукция привели к деградации речных комплексов, из которых исчезли самые специализированные и малочисленные виды рыб.

Уникальный по разнообразию комплекс лососеобразных рыб населяет нижнее течение р. Пенжина (крупнейшая речная система бассейна залива Шелихова). После обособления в конце плейстоцена, река не закрывалась ледниками, оставаясь пресноводным рефугиумом между двумя центрами оледенения на Ичигемском и Корьякском нагорьях (Баранова и др., 1968; Elias & Brigham-Grette, 2013). Основу ихтиофауны образовали пресноводные виды: камчатский хариус *Thymallus arcticus mertensii* Valenciennes, 1848, обыкновенный валец *Prosopium cylindraceum* (Pennant, 1784),

чир *Coregonus nasus* (Pallas, 1776), пыжьян *Coregonus pidschian* (Gmelin, 1789), сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 (Коваль и др., 2015а). Вселение рыб происходило несколько раз через Колымо-Пенжинский и Пенжинско-Анадырский водоразделы (Черешнев, 1998; Koval et al., 2018). Одна из ранних волн вселения ряпушки обособилась в эндемичный вид – пенжинского омуля *Coregonus subautumnalis* Kaganowsky, 1932 (Baldina et al., 2008). По численности обозначенные виды доминируют над лососями рода *Oncorhynchus* Suckley (1861). Росту численности последних препятствуют экстремальные условия среды на пути миграции через гиперприливной эстуарий (Горин и др., 2015; Коваль и др., 2015а). Для северного Охотоморья совместный нагул молоди шести пресноводных видов лососеобразных рыб – уникальное явление. Ни в одной другой реке совместно не встречается более двух видов этого комплекса, а основу скоплений составляет молодь проходных лососевых (Черешнев, 1996; 1998; Черешнев и др., 2002).

Пищевые взаимоотношения указанных видов в условиях совместного обитания остаются изученными недостаточно (Максименков, Максименкова, 2016). Между тем, данная информация необходима для выработки экосистемных принципов охраны ихтиофауны

р. Пенжина. Интенсивный вылов конца 1990-х – начала 2000-х гг. привел к деградации отдельных представителей пресноводной фауны рыб (Коваль и др., 2015б). Особенно сильно пострадали популяции *Coregonus nasus*, *C. sardinella* и *C. subautumnalis*, которые в 2018 г. включены в список особо охраняемых видов (Токранов, 2018). Известно, что наиболее жесткая пищевая конкуренция у лососеобразных наблюдается на ранних стадиях жизни (Черешнев и др., 2002; Есин и др., 2009). Цель данной работы – описать структуру трофических взаимоотношений молоди сиговых и хариусовых рыб в нижнем течении р. Пенжина.

Материал и методы

В нижнем течении главная река Пенжина имеет равнинное меандрирующее русло с развитой придаточной системой. Зимой на 25–30 км вверх по основному руслу во время приливов проникают осолоненные воды (Горин и др., 2016). Летом в зоне подпора оказывается участок длиной 35–40 км. Здесь происходит циклическая смена прямых и обратных течений скоростью более 1 м/с (Горин и др., 2015). В основу статьи положен материал, полученный в результате облова (невод длиной 8 м, ячея 4 мм), выполненного в середине августа 2015 г. на отмели основного русла р. Пенжина в 12 км от устьевоего створа (рис. 1).

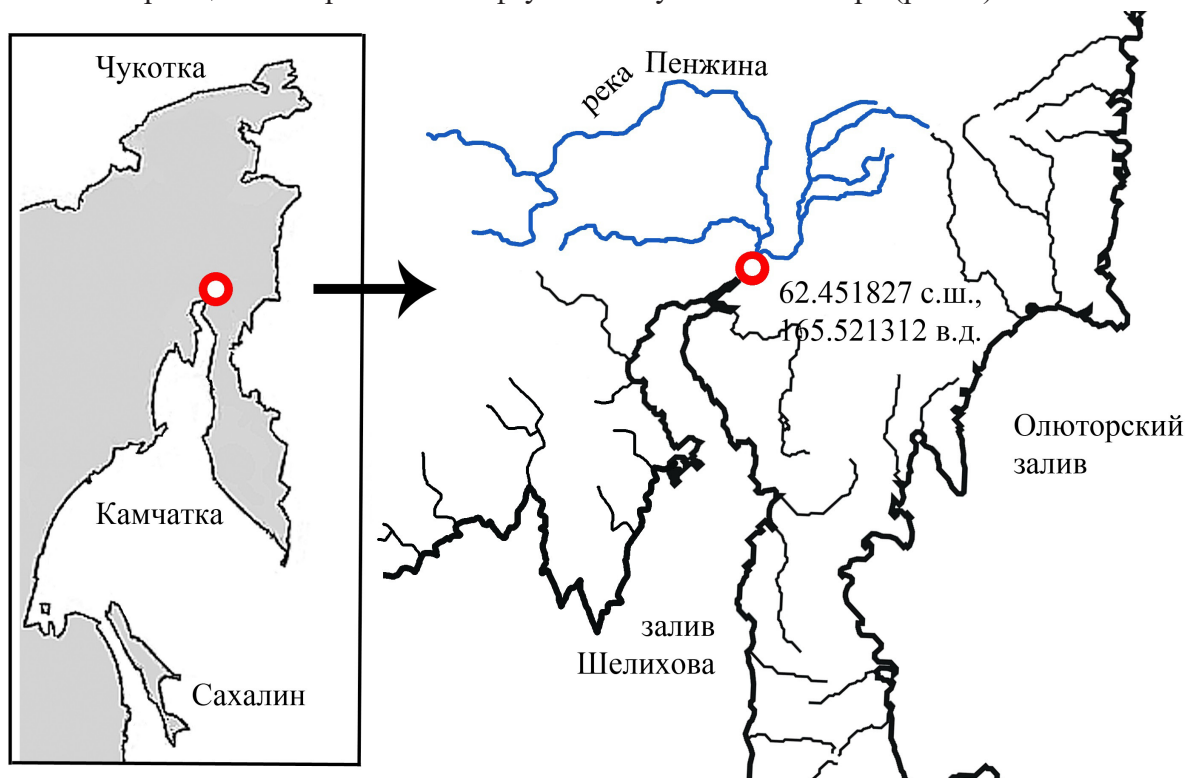


Рис. 1. Положение места отбора проб (о) в бассейне реки Пенжина (Северо-восток России).

Fig. 1. Location of the sampling site (o) in the Penzhina River Basin (North-Eastern Russia).

Всего использовали: 25 экземпляров (экз.) *Thymallus arcticus mertensii* (длина от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника составляла 8–25 см, в среднем 14.9 ± 1.03 см); 25 экз. *Prosopium cylindraceum* (9–23, 14.7 ± 0.83 см); 19 экз. *Coregonus pidschian* (8–22, 11.5 ± 0.94 см); 23 экз. *C. subautumnalis* (5–18, 7.8 ± 0.74 см); 10 экз. *C. sardinella* (6–29, 10.9 ± 1.82 см). Для оценки сходства питания были проанализированы содержимое желудков, соотношение стабильных изотопов в мышцах и зараженность паразитами-индикаторами.

В составе пищевого комка подсчитывали куколок и личинок хирономид, личинок веснянок, поденок и ручейников, водных пауков, жуков, изопод, имаго амфибиотических насекомых, циклопов, гаммарид, мизид, олигохет и гастропод. Учитывали частоту встречаемости ЧВ (%) групп пищевых объектов в желудках рыб и среднее количество n (экз.) жертв, приходящееся на одну рыбу в выборке. Уровень пищевого сходства измеряли с помощью индекса Шорыгина (Шорыгин, 1952), общность пищевых ниш - с помощью индекса Мориситы в модификации Хорна (Horn, 1966); долю групп в питании определяли по числу жертв (Amundsen et al., 1996).

Всех выловленных рыб обследовали на зараженность паразитами методом неполного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985). Не обследовали поверхность тела и жабры рыб на наличие простейших. Видовую принадлежность паразитов устанавливали с помощью определителя (Шульман, 1984; Бауер, 1987). В качестве показателей зараженности использовали экстенсивность инвазии (ЭИ) – долю зараженных рыб в исследуемой выборке (%) и индекс обилия (ИО) – среднее число особей паразитов, приходящееся на одну рыбу в выборке (экз.) Доверительный интервал встречаемости (d) приведен в соответствии с рекомендациями Ройтмана и Лобанова (1985). Для паразитов, отмеченных у 3–5 видов рыб, тестом Краскала-Уолисса оценили различия в интенсивности инвазии.

Ретроспективный анализ питания проводили по соотношению изотопов $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ и $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в мышечной ткани. Занимаемая группой пищевая ниша определяет позицию в пространстве соотношения изотопов (Peterson & Fry, 1987; Owens, 1988). Использовали пробы от 6 экз. каждого вида. Фрагменты ткани дегидратировали и после транспортировки в Центр коллективного пользования ИПЭЭ РАН имени

А.Н. Северцова (г. Москва) подвергали масс-спектрометрическому анализу на установке Finnigan Delta V Plus с элементным анализатором Flash EA 1112. Изотопный состав азота и углерода выражали в тысячных долях отклонения (δ , ‰) от международного стандарта (атмосферный воздух и «венский» эквивалент белемнита PeeDee). Распределение соотношений обоих изотопов в объединенной выборке не отличалось от нормального (тест Колмогорова-Смирнова, $p > 0.05$), для сравнения групп использовали средства ANOVA.

Результаты

В период исследований все виды рыб активно питались, особи с пустыми желудками отмечены не были. Молодь *T. a. mertensii* в основном поедала личинок хирономид (в среднем 62 шт. на желудок), гаммарид (в среднем 19 жертв) и водных пауков (13), также имаго насекомых (3) и другую пищу. Молодь *P. cylindraceum* потребляла почти исключительно личинок хирономид (285), и также куколок хирономид (6.2), личинок поденок (5.6) и веснянок (1.3). *Coregonus pidschian* преимущественно питался гаммаридами (12), циклопами (11) и личинками хирономид (2.8). В желудках у *C. subautumnalis* доминировали мизиды (12), имаго амфибиотических насекомых (7) и личинки хирономид (4.7). *Coregonus sardinella* в основном потребляла мизид (11), гаммарид (5) и имаго насекомых (3) (табл. 1). Наиболее редкими объектами питания молоди рыб были олигохеты, изоподы и прудовики, рыба, или ее остатки в питании не отмечены.

По индексу Шорыгина пищевые спектры максимально схожи у молоди *T. a. mertensii* и *P. cylindraceum* (74.7), а также у *C. sardinella* и *C. subautumnalis* (64.3); минимально – у *P. cylindraceum* и *C. sardinella* (0.18). Во всех остальных парах сравнения индекс составлял 16.2–37.5 (табл. 2). По индексу Мориситы наибольшая общность пищевых ниш характерна для молоди *C. sardinella* и *C. subautumnalis* (0.88), *T. a. mertensii* и *P. cylindraceum* (0.87), менее всего сходны ниши у *P. cylindraceum* и *C. sardinella* (0.18), в остальных парах сравнения индекс Мориситы имел значения 16.2–37.5 (табл. 2).

Всего у обследованных рыб нами обнаружено 13 видов паразитов, принадлежащих Muxosporea (2 вида), Trematoda (3), Cestoda (2), Nematoda (4), Acantocephala (1) и Crustacea (1) (табл. 3).

Таблица 1. Состав пищи молоди пяти видов лососеобразных рыб в нижнем течении р. Пенжина в августе 2015 г.
Table 1. Feeding compounds of juvenile salmonids caught in the Penzhina River lower course in August 2015

Пищевые организмы	Хариус <i>T. a. mertensii</i>		Валец <i>P. cylindraceum</i>		Пыжьян <i>C. pidschian</i>		Пенжинский омуль <i>C. subautumnalis</i>		Ряпушка <i>C. sardinella</i>		
	ЧВ	n	ЧВ	n	ЧВ	n	ЧВ	n	ЧВ	n	
Тип Arthropoda Класс Insecta	Куколки хирономид Chironomidae larvae	16.0	0.2 (0–2)	64.0	6.2 (0–50)	10.5	0.1 (0–1)	0.0	0.0	0.0	0.0
	Личинки хирономид Chironomidae pupae	36.0	62.0 (0–402)	76.0	285.0 (0–895)	36.8	3.8 (0–61)	8.7	4.7 (0–71)	0.0	0.0
	Личинки веснянок Plecoptera larvae	24.0	0.4 (0–3)	24.0	1.3 (0–10)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Личинки поленок Ephemeroptera larvae	52.0	1.2 (0–6)	76.0	5.6 (0–60)	5.3	0.1 (0–1)	13.0	0.3 (0–4)	0.0	0.0
	Личинки ручейников Trichoptera larvae	32.0	0.5 (0–3)	32.0	0.5 (0–3)	10.5	0.3 (0–4)	0.0	0.0	0.0	0.0
	Водные пауки Araneae	24.0	13.0 (0–180)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Водные жуки Coleoptera	56.0	2.2 (0–12)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Имаго амфибиотических насекомых Insecta imago	80.0	3.2 (0–18)	8.0	0.2 (0–3)	10.5	0.1 (0–1)	78.3	7.1 (0–27)	30.0	3.2 (0–12)
	Cyclops	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	10.5 (0–100)	4.4	0.04 (0–1)	0.0	0.0
	Класс Crustacea	<i>Gammarus</i> sp., <i>Eogammarus</i> sp	80.0	18.8 (0–240)	4.0	0.3 (0–7)	68.4	11.8 (0–71)	34.8	2.3 (0–25)	40.0
<i>Neomysis mirabilis</i> Isopoda		0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	60.9	12.0 (0–72)	60.0	11 (0–50)
Тип Annelida Класс Oligochaeta	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	0.1 (0–2)	0.0	0.0	0.0	0.0	
Тип Mollusca Класс Gastropoda	4.0	0.04 (0–1)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	

Примечание: ЧВ – частота встречаемости, %; n – среднее число жертв, приходящееся на одну рыбу, в скобках – диапазон значений, экз.
Note: ЧВ - frequency of occurrence, %; n – mean number of preys per stomach, limits of values in brackets (in specimens).

Таблица 2. Уровень пищевого сходства по индексу Шорыгина / общность пищевых ниш по индексу Мориситы молодежи пяти видов лососеобразных рыб в нижнем течении р. Пенжина в августе 2015 г.

Table 2. The level of dietary similarity by Sharygin index (in left) / Morisita index (in right) for juvenile salmonids caught in the Penzhina River lower course in August 2015

Вид рыб	Валек <i>P. cylindraceum</i>	Пыжьян <i>C. pidschian</i>	Пенжинский омуль <i>C. subautumnalis</i>	Ряпушка <i>C. sardinella</i>
Хариус <i>T. a. mertensii</i>	74.7 / 0.87	37.5 / 0.42	30.7 / 0.36	24.6 / 0.12
Валек <i>P. cylindraceum</i>		16.2 / 0.21	18.8 / 0.28	0.18 / 0.001
Пыжьян <i>C. pidschian</i>			24.8 / 0.19	27.4 / 0.29
Пенжинский омуль <i>C. subautumnalis</i>				64.3 / 0.88

Молодь характеризовалась низкими показателями инвазии. *Thymallus arcticus mertensii* был заражен девятью видами паразитов, *C. pidschian* и *C. subautumnalis* – шестью, *C. sardinella* и *P. cylindraceum* – четырьмя (табл. 3). Только у *T. a. mertensii* встречались споры микоспоридии *Chloromyxum tuberculatum* Konovalov (in Schulman, 1966), цисты с плевроцеркоидами *Triaenophorus nodulosus* (Pallas 1781) и нематода *Cystidicola farionis* Fisher, 1798. Лишь *C. pidschian* был заражен цестодой *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800), *C. sardinella* и *C. subautumnalis* – трематодой *Protoprymna petrowi* (Layman, 1930), а *P. cylindraceum* – копеподой *Salmincola extensus* (Kessler, 1868). Остальные паразиты встречались у разных видов рыб.

Наиболее массовым видом паразитов, который встречался у всех обследованных видов рыб, оказался скребень *Echinorhynchus cotti* Müller, 1776. Достоверно интенсивнее этим гельминтом была заражена молодь *T. a. mertensii* и *C. pidschian*, ($H_{4,95} = 60.01$, $p < 0.001$). При этом *T. a. mertensii* и *C. pidschian* различались между собой числом скребней в кишечнике ($p = 0.006$). По зараженности нематодой *Pseudocapillaria (Ichthyocapillaria) salvelini* (Poljansky, 1952) от *C. pidschian*, *C. sardinella* и *C. subautumnalis* достоверно отличался *T. a. mertensii* ($H_{4,95} = 43.65$, $p = 0.039$). По зараженности трематодами рода *Diplostomum* Nordmann, 1832 и личинками нематоды *Raphidascaaris acus* (Bloch, 1779) достоверные различия между видами не выявлены.

Обнаруженные виды паразитов проникают в молодь лососеобразных рыб различными путями. Так, при контакте с кольчатыми червями рыбы заражаются микоспоридиями (Okamura et al., 2015), при контакте с гастроподами – трематодами *Stregiidae* (Судариков и др., 2002), непосредственно из воды рыбы

инвазируются копеподами. В качестве промежуточных хозяев, при питании которыми происходит заражение рыб найденными паразитами, выступают веслоногие ракообразные (инвазия *P. longicollis* и *T. nodulosus*), личинки и нимфы поденок (*Salmonema ephemeridarum* (Linstow, 1872), олигохеты (*P. salvelini*), амфиподы (*C. farionis* и *E. cotti*) (Moravec, 1970; Куперман, 1973; Black & Lankester, 1980; Nagasawa & Egusa, 1981; Ломакин, Трофименко, 1982; Аникиева и др., 1983). Заражение мирных рыб *R. acus* происходит при заглатывании яиц червя и при питании хирономидами (Moravec, 1970). Цикл *P. petrowi* не известен, эта трематода встречается у широкого круга хозяев – морских видов рыб (Пугачев, 2003).

В пространстве соотношения стабильных изотопов углерода и азота (рис. 2) молодь пяти анализируемых видов сформировала три слабо перекрывающиеся области: с высоким статусом по азоту и средним по углероду (*C. sardinella* и *C. subautumnalis*), со средним статусом по азоту и низким по углероду (*C. pidschian*), с низким статусом по азоту и высоким по углероду (*T. a. mertensii* и *P. cylindraceum*). Дисперсионный тест выявил достоверное отличие *C. pidschian* от прочих видов по углеродному статусу ($HSD F_{4,27} = 8.45$, $p = 0.001$); по азоту от прочих видов достоверно отличались *C. sardinella* и *C. subautumnalis* ($F_{4,27} = 9.99$, $p < 0.001$).

Обсуждение

Судя по результатам анализа летнего распределения и питания взрослых особей (Коваль и др., 2015а), хариус и пять видов сиговых рыб из нижнего течения р. Пенжина занимают обособленные пищевые ниши, реализуя три варианта нагульных миграций. *Thymallus arcticus mertensii* и *P. cylindraceum* летом занимают перекаты основного русла. При этом *T. a. mertensii* потребляет очень широкий спектр пище-

вых объектов, часто заглатывая растительные остатки. *Prosopium cylindraceum* питается со дна почти исключительно личинками амфибиотических насекомых (Коваль и др., 2015а,в; Максименков, Максименкова, 2016). *Coregonus pidschian* и *C. nasus* уходят на нагул в придаточную систему. При этом у *C. pidschian* спектр

питания широкий, а *C. nasus* специализируется на потреблении моллюсков. *Coregonus sardinella* и *C. subautumnalis* совершают ежедневные миграции по основному руслу к эстуарию и обратно. При этом *C. subautumnalis* питается нектобентосом, *C. sardinella* – планктоном и имаго (Максименков, Максименкова, 2016).

Таблица 3. Показатели зараженности паразитами молоди пяти видов лососеобразных рыб в нижнем течении р. Пенжина в августе 2015 г.
Table 3. Parasites infestation indices of juvenile salmonids caught in the Penzhina River lower course in August 2015

Паразит	Хариус <i>T. a. mertensii</i>		Валец <i>P. cylindraceum</i>		Пыжьян <i>C. pidschian</i>		Пенжинский омуль <i>C. subautumnalis</i>		Ряпушка <i>C. sardinella</i>	
	ЭИ / d	ИО	ЭИ / d	ИО	ЭИ / d	ИО	ЭИ / d	ИО	ЭИ / d	ИО
Тип Сnidosporidia Класс Мухосporidia	<i>Chloromyxum tuberculatum</i>	28.0 12.3–47.2	0.0 0.0–11.3	0.0 0.0–14.6	0.0 0.0–14.6	0.0 0.0–12.2	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9
	<i>Mухobolus</i> spp.	60.0 40.1–78.3	0.0 0.0–11.3	0.0 0.0–14.6	0.0 0.0–14.6	17.4 4.8–35.5	20.0 2.2–49.4	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9
Тип Plathelminthes Класс Cestoda	<i>Proteocephalus longicollis</i>	0.0 0.0–11.3	0.0 0.0–11.3	10.5 1.0–28.2	0.2 0.0–14.6	0.0 0.0–12.2	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9
	<i>Triaenophorus nodulosus</i> pl.	12.0 2.3–27.7	0.4 0.0–11.3	0.0 0.0–14.6	0.0 0.0–14.6	0.0 0.0–12.2	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9
Класс Trematoda	<i>Diplostomum</i> sp.	12.0 0.8–21.9	0.4 0.0–11.3	10.5 1.0–28.2	0.1 0.0–14.6	21.7 7.5–40.4	0.3 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9
	<i>Metesercaria</i> spp.	0.0 0.0–11.3	0.0 0.0–11.3	57.9 35.2–78.0	1.7 0.0–14.6	0.0 0.0–12.2	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9
Тип Nemathelminthes Класс Nematoda	<i>Пропорунта petrowi</i>	0.0 0.0–11.3	0.0 0.0–11.3	0.0 0.0–14.6	0.0 0.0–14.6	8.7 0.8–23.6	0.4 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.3 0.0–25.9
	<i>Cystidicola farionis</i>	4.0 0.0–15.3	0.04 0.0–11.3	0.0 0.0–14.6	0.0 0.0–14.6	0.0 0.0–12.2	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9
Тип Nematelminthes Класс Nematoda	<i>Salmonema ephemeridarum</i>	4.0 0.0–15.3	0.04 0.0–11.3	5.3 0.0–19.8	0.1 0.0–14.6	0.0 0.0–12.2	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9
	<i>Raphidascaris acus</i> larvae	4.0 0.0–15.3	0.04 0.0–11.3	0.0 0.0–14.6	0.0 0.0–14.6	4.4 0.0–16.5	0.04 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9
Тип Acanthocephala Класс Palaeacanthocephala	<i>Pseudocapillaria salvelini</i>	76 57.3–90.6	5.0 0.0–11.3	5.3 0.0–19.8	0.1 0.0–14.6	34.8 16.8–55.4	0.7 0.0–25.9	60.0 29.1–87.0	1.7 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9
	<i>Echinorhynchus cotti</i>	96 84.7–100.0	33.0 0.0–11.3	84.2 64.5–96.8	5.9 0.0–14.6	24.0 10.4–45.9	1.5 0.0–25.9	30.0 6.8–61.0	0.7 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9
Тип Arthropoda Класс Crustacea	<i>Salmincola extensus</i>	0.0 0.0–11.3	0.0 0.0–11.3	0.0 0.0–14.6	0.0 0.0–14.6	0.0 0.0–12.2	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9	0.0 0.0–25.9

Примечание: ЭИ – экстенсивность инвазии, %; d – доверительный интервал встречаемости; ИО – индекс обилия. Для микроспоридий ИО не рассчитывали.

Note: ЭИ – prevalence, %; d – confidence interval of occurrence; ИО – abundance index. No «ИО» estimation for Mухosporidia.

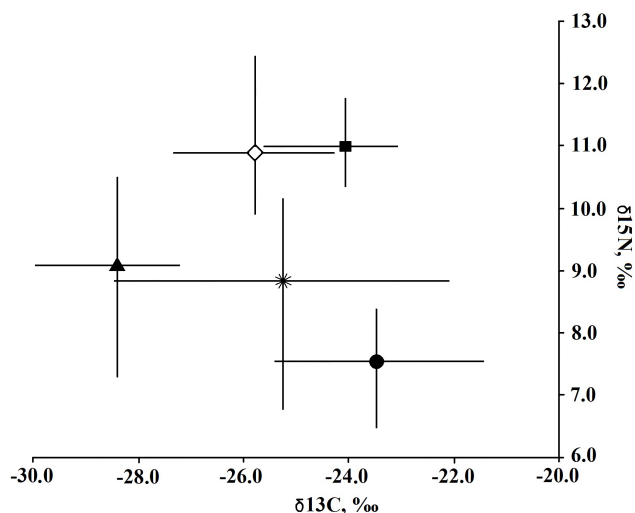


Рис. 2. Соотношение стабильных изотопов углерода и азота у молоди пяти видов лососеобразных рыб в нижнем течении р. Пенжина (* – *Thymallus arcticus mertensii*, ● – *Prosopium cylindraceum*, ▲ – *Coregonus pidschian*, ◇ – *Coregonus subautumnalis*, ■ – *Coregonus sardinella*) в августе 2015 г. Приведены средние значения и пределы варьирования.

Fig. 2. The plot of $\delta^{13}\text{C}$ – $\delta^{15}\text{N}$ stable isotopes variation for juvenile salmonids (* – *Thymallus arcticus mertensii*, ● – *Prosopium cylindraceum*, ▲ – *Coregonus pidschian*, ◇ – *Coregonus subautumnalis*, ■ – *Coregonus sardinella*) caught in the Penzhina River lower course in August 2015. Mean values and limits of variation are shown.

Напротив, молодь этих видов ведет сходный образ жизни: переживает половодье в придаточной системе и пойменных озерах, а летом выходит на нагул на отмели основного русла нижнего течения реки. К сожалению, в связи с катастрофическим сокращением численности в уловах отсутствовала молодь *Coregonus nasus* (Коваль и др., 2015а).

Сходство питания молоди в парах *T. a. mertensii* – *P. cylindraceum*, а также *C. subautumnalis* – *C. sardinella* на фоне отличия этих пар от *C. pidschian* подтверждается значениями индексов Шорыгина и Мориситы при попарном сравнении рационов, а также кластеризацией видов по изотопному составу мышечной ткани. Соотношение изотопов азота, которое позволяет отследить поток органической материи между трофическими уровнями (Minagawa & Wada, 1984), оказалось достоверно выше у потребителей нектобентоса (*C. subautumnalis* и *C. sardinella*), чем у потребителей хирономид (*T. a. mertensii* и *P. cylindraceum*). Низкий углеродный статус молоди *C. pidschian*, по нашему мнению, может указывать на самый поздний выход из придаточной системы, где этот вид застал стадию фракционирования изотопов углерода в

экосистеме после весеннего роста численности бактерий (Chasar et al., 2000; Grey et al., 2004).

Отличительной особенностью питания омуля и ряпушки является наличие в их рационе солоноватоводных мизид *Neomysis mirabilis*. По-видимому, молодь *C. subautumnalis* и *C. sardinella*, так же как и взрослые рыбы, во время отливов выносятся вниз по течению до осолоненной зоны. В пользу этого свидетельствует наличие у данных рыб морской трематоды *P. petrowi*. Благодаря реверсивным течениям, молодь *C. subautumnalis* и *C. sardinella* возвращается во время приливов обратно в реку, где рыбы питаются амфиподами, в том числе и гаммаридами, от которых заражаются скребнем *E. cotti*.

Трофическое сходство молоди *T. a. mertensii* и *P. cylindraceum* обусловлено их питанием преимущественно хирономидами. При этом *P. cylindraceum* – узкий трофический специалист. *Thymallus arcticus mertensii* имеет более широкую нишу, и, наряду с хирономидами, активно поедает гаммарид и водных насекомых. Паразитофауна *P. cylindraceum* самая бедная среди исследованных рыб (четыре вида), в то время как у *T. a. mertensii* – самая богатая (девять видов), и лишь паразиты *R. acus* и *E. cotti* – общие для этих рыб. У *P. cylindraceum* по сравнению с *T. a. mertensii* выше инвазия *R. acus*, промежуточными хозяевами которого выступают хирономиды и ниже инвазия *E. cotti*, передающегося через гаммарид. Разнообразие паразитофауны *T. a. mertensii* отражает широту его пищевого спектра. При питании пресноводными амфиподами он приобретает *C. farionis*, потребляя веслоногих ракообразных, заражается личинками *T. nodulosus*, питаясь олигохетами и контактируя с ними, инвазируется *P. salvelini* и микроспоридиями.

Молодь *C. pidschian* предпочитает питаться гаммаридами и в меньшей степени хирономидами. В небольшом количестве в его желудках встречается планктон. Только у *C. pidschian* отмечен *P. longicollis*, заражающий рыб при питании планктоном, также для этого вида характерна более высокая инвазия личинками стрегиид, которых рыбы приобретают при контакте с брюхоногими моллюсками. Последнее обстоятельство является еще одним косвенным аргументом в пользу более позднего выхода молоди *C. pidschian* из озер придаточной системы.

Также мы отмечаем некоторые несоответствия паразитофауны и состава летнего питания молоди рыб. Так, *T. a. mertensii* и *C. sardinella* имели *P. salvelini* и микроспоридий, заражение кото-

рыми происходит при участии кольчатых червей. Однако в пищевом комке рыб эти беспозвоночные не встречались. *Coregonus pidschian* и *C. subautumnalis* были инвазированы личинками трематод, но гастроподы, их промежуточные хозяева, в желудках рыб отсутствовали. Вероятно, рыбы приобрели указанные виды паразитов в пойменных озерах еще до миграции в основное русло реки.

Заключение

Полученные в ходе исследования результаты показывают, что молодь анализируемых видов из нижнего течения р. Пенжина можно условно разделить на три группы: 1) *T. a. mertensii* и *P. cylindraceum*, 2) *C. pidschian*, 3) *C. sardinella* и *C. subautumnalis*. Разделение на эти группы соответствует разделению взрослых рыб по стратегии летнего нагула – оседлые реофилы из русла, лимнофилы из придаточной системы и кочующие реофилы, соответственно. Реофильная молодь *T. a. mertensii* и *P. cylindraceum*, вероятно, выходит на нагул в основное русло раньше лимнофильного *C. pidschian*. Между молодь *T. a. mertensii* и *P. cylindraceum*, а также *C. sardinella* и *C. subautumnalis* проявляется пищевая конкуренция, поскольку их спектры питания наиболее схожи. Конкурентную пару *C. pidschian*, вероятно, составляет *C. nasus*, численность которого в последние десятилетия в бассейне р. Пенжина катастрофически сократилась (Коваль и др., 2015б). Несмотря на снижение конкуренции за места обитания в условиях пониженных плотностей обитания, молодь проанализированных видов в настоящее время сохраняет специфические экологические ниши.

Благодарности

Авторы признательны д.б.н., проф. Т.Е. Буториной (ФГОУ ВПО «Дальрыбвтуз», г. Владивосток) за участие в видовой идентификации паразитов рыб. Неоценимую помощь в анализе изотопного состава проб оказал д.б.н. А.В. Тиунов (ИПЭЭ РАН). Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ, проект 18-34-20075.

Литература

- Аникиева Л.В., Малахова Р.П., Иешко Е.П. 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. 167 с.
- Баранова Ю.П., Бискэ С.Ф., Гончаров В.Ф., Кулькова И.А., Титков А.С. 1968. Кайнозой Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука. 124 с.
- Бауер О.Н. (ред.). 1987. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные (2-я часть). Л.: Наука. 583 с.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121 с.
- Горин С.Л., Коваль М.В., Сазонов А.А., Терский П.Н. 2015. Современный гидрологический режим нижнего течения реки Пенжины и первые сведения о гидрологических процессах в ее эстуарии (по результатам экспедиции 2014 г.) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. №37. С. 33–52. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.37.33-52
- Горин С.Л., Романенко Ф.А., Коваль М.В. 2016. Первые сведения о зимнем гидрологическом режиме и ледяном покрове в гиперприливном устье реки Пенжина // Материалы Пятой Всероссийской конференции «Ледовые и термические процессы на водных объектах России» (11–14 октября 2016 г., г. Владимир). Владимир. С. 88–55.
- Есин Е.В., Чебанова В.В., Леман В.Н. 2009. Экосистема малой лососевой реки Западной Камчатки (среда обитания, донное население и ихтиофауна). М.: Товарищество научных издательств КМК. 170 с.
- Коваль М.В., Есин Е.В., Бугаев А.В., Карась В.А., Горин С.Л., Шатило И.В., Погодаев Е.Г., Шубкин С.В., Заварина Л.О., Фролов О.В., Жаравин М.В., Коптев С.В. 2015а. Пресноводная ихтиофауна рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. №37. С. 53–145. DOI: 10/15853/2072-8212.2015.37.53-145
- Коваль М.В., Горин С.Л., Бугаев А.В., Фролов О.В., Жаравин М.В. 2015б. Многолетняя динамика и современное состояние ресурсов промысловых рыб рек Пенжина и Таловка (северо-западная Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. №37. С. 5–20. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.37.146-163
- Коваль М.В., Горин С.Л., Калугин А.А. 2015в. Экологическая характеристика сообщества молоди рыб и нектобентоса гиперприливного эстуария рек Пенжина и Таловка (северо-западная Камчатка) в августе 2014 г. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. №37. С. 164–191. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.37.164-191
- Крылов А.В. (ред.). 2010. Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследования Российско-Армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.). М.: Наука ДНЦ. 375 с.
- Куперман Б.И. 1973. Ленточные черви рода *Triaenophorus* – паразиты рыб. Л.: Наука. 207 с.
- Ломакин В.В., Трофименко В.Я. 1982. Капиллярииды (Nematoda: Capillariidae) пресноводных рыб фауны СССР // Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР. Вып. 31. С. 60–87.
- Максименков В.В., Максименкова Т.В. 2016. Питание молоди трех видов рыб из рек Пенжины и Таловки (Северо-Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей (Петропавловск-Камчатский, 16–17 ноября 2016 г.) / А.М.

- Токранов (ред.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 99–100.
- Пугачев О.Н. 2003. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды // Труды Зоологического института РАН. Т. 298. С. 1–224.
- Ройтман В.А., Лобанов А.Л. 1985. Метод оценки численности гемипопуляций паразитов в популяции хозяина. Исследования по морфологии, таксономии и биологии гельминтов птиц // Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР. Вып. 23. С. 102–123.
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И. 2002. Метациркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. Т. 1. М.: Наука. 297 с.
- Токранов А.М. (ред.). 2018. Красная книга Камчатского края. Том 1. Животные. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 196 с.
- Черешнев И.А. 1996. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 197 с.
- Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 130 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука. 496 с.
- Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат. 268 с.
- Шульман С.С. (ред.). 1984. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 1: Паразитические простейшие. Л.: Наука. 428 с.
- Amundsen P.A., Gabler H.M., Staldvik F.J. 1996. A new approach to graphical analyses of feeding strategy from stomach contents data – modification of the Costello (1990) method // *Journal of Fish Biology*. Vol. 48(4). P. 607–614. DOI: 10.1111/1095-8649.1996.tb01455.x
- Arismendi I., Soto D., Penaluna B., Jara C.G., Leal C., Leon-Munoz J. 2009. Aquaculture, non-native salmonid invasions and associated declines of native fishes in Northern Patagonian lakes // *Freshwater Biology*. Vol. 54(5). P. 1135–1147. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2008.02157.x
- Baldina S.N., Gordon N.Yu., Politov D.V. 2008. Genetic differentiation of muksun *Coregonus muksun* (Pallas) and related species of whitefish (Coregonidae, Salmoniformes) of Siberia on mtDNA // *Russian Journal of Genetics*. Vol. 44(7). P. 777–785. DOI: 10.1134/S1022795408070041
- Black G.A., Lankester M.W. 1980. Migration and development of swim-bladder nematodes, *Cystidicola* spp. (Habronematoidea), in their definitive hosts // *Canadian Journal of Zoology*. Vol. 58(11). P. 1997–2005. DOI: 10.1139/z80-275
- Blanchet S., Loot G., Grenouillet G. 2007. Competitive interactions between native and exotic salmonids: a combined field and laboratory demonstration // *Ecology of Freshwater Fish*. Vol. 16(2). P. 133–143. DOI: 10.1111/j.1600-0633.2006.00205.x
- Chasar L.S., Chanton J.P., Glaser P.H., Siegel D.I. 2000. Methane concentration and stable isotope distribution as evidence of rhizospheric processes: Comparison of a fen and bog in the glacial lake Agassiz Peatland complex // *Annals of Botany*. Vol. 86(3). P. 655–663. DOI: 10.1006/anbo.2000.1172
- Elias S.A., Brigham-Grette J. 2013. Late Pleistocene glacial events in Beringia // *Encyclopedia of Quaternary Science* / S.A. Elias, C.J. Mock (Eds.). Amsterdam: Elsevier. P. 191–201. DOI: 10.1016/B798-0-444-53643-3.00116-3
- Golubtsov A.S., Cherenkov S.E., Tefera F. 2012. High morphological diversity of the genus *Garra* in the Sore River (the White Nile Basin, Ethiopia): one more cyprinid species flock? // *Journal of Ichthyology*. Vol. 52(11). P. 817–820. DOI: 10.1134/S0032945212110057
- Grey J., Kelly A., Jones R.I. 2004. High intraspecific variability in carbon and nitrogen stable isotope ratios of lake chironomid larvae // *Limnology and Oceanography*. Vol. 49(1). P. 239–244. DOI: 10.4319/lo.2004.49.1.0239
- Horn H.S. 1966. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies // *American Naturalist*. Vol. 100. P. 419–424. DOI: 10.1086/282436
- Ismail G.B., Sampson D.B., Noakes L.G. 2014. The status of Lake Lanao endemic cyprinids (*Puntius* species) and their conservation // *Environmental Biology of Fishes*. Vol. 97(4). P. 425–434. DOI: 10.1007/s10641-013-0163-1
- Juncos R., Milano D., Macchi P.J., Vigliano P.H. 2014. Niche segregation facilitates coexistence between native and introduced fishes in a deep Patagonian lake // *Hydrobiologia*. Vol. 747(1). P. 53–67. DOI: 10.1007/s10750-014-2122-z
- Korsu K., Huusko A., Muotka T. 2010. Invasion of north European streams by brook trout: hostile takeover or preadapted habitat niche segregation? // *Biological Invasions*. Vol. 12(5). P. 1363–1375. DOI: 10.1071/s10530-099-9553-x
- Koval M.V., Esin E.V., Gorin S.L., Galyamov R.S., Koshel V.E. 2018. Fish Species Diversity, Distribution, and Dispersal in the Rivers of the Penzhina Bay Catchment Area // *Journal of Ichthyology*. Vol. 58(6). P. 795–807. DOI: 10.1134/S0032945218050119
- Levin B., Simonov E., Dgebuadze Y. 2018. Adaptive radiation of barbs of the genus *Labeobarbus* (Cyprinidae) in the East African river // *BioRxiv*. Article 478990. DOI: 10.1101/478990
- Minagawa M., Wada E. 1984. Stepwise enrichment of ¹⁵N along food chains: further evidence and the relation between δ¹⁵N and animal age // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. Vol. 48(5). P. 1135–1140. DOI: 10.1016/0016-7037(84)90204-7
- Moravec S. 1970. Studies on the development of *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) (Nematoda: Heterocheilidae) // *Vestnik Československe Spolecnosti Zoologicke*. Vol. 34(1). P. 33–49.
- Nagasawa K., Egusa S. 1981. *Echinorhynchus cotti* Yamaguti, 1935 (Acanthocephala: Echinorhynchidae) in fish of the Kanita River, with a note on the life cycle // *Japanese Journal of Parasitology*. Vol. 30. P. 45–49.
- Nosil P. 2012. Ecological speciation. Oxford, UK: Oxford University Press. 304 p.
- Okamura B., Gruhl A., Bartholomew J.L. 2015. Myxozoan evolution, ecology and development. Switzerland: Springer International Publisher. 441 p. DOI: 10.1007/978-3-319-14753-6

- Owens N.J.P. 1988. Natural variations in $\delta^{15}\text{N}$ in the marine environment // *Advances in Marine Biology*. Vol. 24. P. 389–451. DOI: 10.1016/S0065-2881(08)60077-2
- Peterson B.J., Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies // *Annual Review of Ecology Systematics*. Vol. 18(1). P. 293–320. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.18.1.293
- Piálek L., Ríčan O., Casciotta J., Almirón A., Zrzavý J. 2011. Multilocus phylogeny of *Crencichla* (Teleostei: Cichlidae), with biogeography of the *C. lacustris* group: species flocks as a model for sympatric speciation in rivers // *Molecular Phylogeny and Evolution* Vol. 62(1). P. 46–61. DOI: 10.1016/j.ympev.2011.09.006
- Schluter D. 2000. The ecology of adaptive radiation. New York: Oxford University Press. 300 p.
- Sullivan J.P., Lavoué S., Hopkins C.D. 2002. Discovery and phylogenetic analysis of a riverine species flock of African electric fishes (Mormyridae: Teleostei) // *Evolution*. Vol. 56(3). P. 597–616. DOI: 10.1554/0014-3820(2002)056[0597;DA PAOA]2.0.CO;2
- Tronstad L.M., Hall R.O., Koel T.M. 2010. Introduced lake trout produced a four-level trophic cascade in Yellowstone Lake // *Transactions of the American Fisheries Society*. Vol. 139(5). P. 1536–1550. DOI: 10.1577/T09-151.1
- Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. *Fish Parasites: Practical Manual*. Leningrad: Nauka. 121 p. [In Russian]
- Chasar L.S., Chanton J.P., Glaser P.H., Siegel D.I. 2000. Methane concentration and stable isotope distribution as evidence of rhizospheric processes: Comparison of a fen and bog in the glacial lake Agassiz Peatland complex. *Annals of Botany* 86(3): 655–663. DOI: 10.1006/anbo.2000.1172
- Chereshnev I.A. 1996. *Biological diversity of freshwater ichthyofauna in the North-East of Russia*. Vladivostok: Dal'nauka. 197 p. [In Russian]
- Chereshnev I.A. 1998. *Biogeography of freshwater fish in the Far East of Russia*. Vladivostok: Dal'nauka. 130 p. [In Russian]
- Chereshnev I.A., Volobuev V.V., Shestakov A.V., Frolov S.V. 2002. *Salmonid fish of the North-East of Russia*. Vladivostok: Dal'nauka. 496 p. [In Russian]
- Elias S.A., Brigham-Grette J. 2013. Late Pleistocene glacial events in Beringia. In: S.A. Elias, C.J. Mock (Eds.): *Encyclopedia of Quaternary Science*. Amsterdam: Elsevier. P. 191–201. DOI: 10.1016/B798-0-444-53643-3.00116-3
- Esin E.V., Chebanova V.V., Leman V.N. 2009. *Ecosystem of the small salmon river of Western Kamchatka (habitat, benthic population and fish fauna)*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 170 p. [In Russian]
- Golubtsov A.S., Cherenkov S.E., Tefera F. 2012. High morphological diversity of the genus *Garra* in the Sore River (the White Nile Basin, Ethiopia): one more cyprinid species flock? *Journal of Ichthyology* 52(11): 817–820. DOI: 10.1134/S0032945212110057
- Gorin S.L., Koval M.V., Sazonov A.A., Terskiy P.N. 2015. The modern hydrological regime of the lower reaches of the River Penzhina and the first information about the hydrological processes in its estuary (according to the results of the 2014 expedition). *The Researches of the Aquatic Biological Resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean* 37: 33–52. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.37.33-52 [In Russian]
- Gorin C.L., Romanenko F.A., Koval M.N. 2016. The first information about the winter hydrological regime and the ice cover in the hyper-tidal mouth of the River Penzhina. In: *Proceedings of the Fifth All-Russian Conference «Ice and thermal processes on water bodies of Russia»* (11–14 October 2016, Vladimir). Vladimir. P. 88–55. [In Russian]
- Grey J., Kelly A., Jones R.I. 2004. High intraspecific variability in carbon and nitrogen stable isotope ratios of lake chironomid larvae. *Limnology and Oceanography* 49(1): 239–244. DOI: 10.4319/lo.2004.49.1.0239
- Horn H.S. 1966. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies. *American Naturalist* 100: 419–424. DOI: 10.1086/282436
- Ismail G.B., Sampson D.B., Noakes L.G. 2014. The status of Lake Lanao endemic cyprinids (*Puntius* species) and their conservation. *Environmental Biology of Fishes* 97(4): 425–434. DOI: 10.1007/s10641-013-0163-1
- Juncos R., Milano D., Macchi P.J., Vigliano P.H. 2014. Niche segregation facilitates coexistence between native and introduced fishes in a deep Patagonian lake. *Hydrobiologia* 747(1): 53–67. DOI: 10.1007/s10750-014-2122-z

References

- Amundsen P.A., Gabler H.M., Staldvik F.J. 1996. A new approach to graphical analyses of feeding strategy from stomach contents data – modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology* 48(4): 607–614. DOI: 10.1111/1095-8649.1996.tb01455.x
- Anikieva L.B., Malakhova R.P., Ieshko E.P. 1983. *Ecological analysis of parasites of coregonid fishes*. Leningrad: Nauka. 167 p. [In Russian]
- Arismendi I., Soto D., Penaluna B., Jara C.G., Leal C., Leon-Munoz J. 2009. Aquaculture, non-native salmonid invasions and associated declines of native fishes in Northern Patagonian lakes. *Freshwater Biology* 54(5): 1135–1147. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2008.02157.x
- Baldina S.N., Gordon N.Yu., Politov D.V. 2008. Genetic differentiation of muksun *Coregonus muksun* (Pallas) and related species of whitefish (Coregonidae, Salmoniformes) of Siberia on mtDNA. *Russian Journal of Genetics* 44(7): 777–785. DOI: 10.1134/S1022795408070041
- Baranova Yu.P., Biske S.F., Goncharov V.F., Kulkova I.A., Titkov A.S. 1968. *Cenozoic Era in the North-East of the USSR*. Novosibirsk: Nauka. 124 p. [In Russian]
- Bauer O.N. (Ed.). 1987. *Guide for Identification of the Parasites in the Freshwater Fishes of the USSR. Vol. 3: Parasitic Metazoans (Second Part)*. Leningrad: Nauka. 583 p. [In Russian]
- Black G.A., Lankester M.W. 1980. Migration and development of swim-bladder nematodes, *Cystidicola* spp. (Habrone-matoidea), in their definitive hosts. *Canadian Journal of Zoology* 58(11): 1997–2005. DOI: 10.1139/z80-275
- Blanchet S., Loot G., Grenouillet G. 2007. Competitive interactions between native and exotic salmonids: a combined field and laboratory demonstration. *Ecology of Freshwater Fish* 16(2): 133–143. DOI: 10.1111/j.1600-0633.2006.00205.x

- Korsu K., Huusko A., Muotka T. 2010. Invasion of north European streams by brook trout: hostile takeover or pre-adapted habitat niche segregation? *Biological Invasions* 12(5): 1363–1375. DOI: 10.107/s10530-099-9553-x
- Koval M.V., Esin E.V., Bugaev A.V., Karas V.A., Gorin S.L., Shatilo I.V., Pogodaev E.G., Shubkin S.V., Zavarina L.O., Frolov O.V., Zharavin M.V., Koptev S.V. 2015a. Freshwater ichthyofauna of the Penzhina and Talovka rivers (Northwestern Kamchatka). *The Researches of the Aquatic Biological Resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean* 37: 53–145. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.37.53-145 [In Russian]
- Koval M.V., Gorin S.L., Bugaev A.V., Frolov O.V., Zharavin M.V. 2015b. Long-term dynamics and current state of commercial fish resources of the Penzhina and Talovka rivers (Northwestern Kamchatka). *The Researches of the Aquatic Biological Resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean* 37: 5–20. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.37.146-163 [In Russian]
- Koval M.V., Gorin S.L., Kalugin A.A. 2015c. The ecological characteristics of the community of young fish and nektobentos of the hyper-tidal estuary of the Penzhina and Talovka rivers (Northwestern Kamchatka) in August 2014. *The Researches of the Aquatic Biological Resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean* 37: 164–191. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.37.164-191 [In Russian]
- Koval M.V., Esin E.V., Gorin S.L., Galyamov R.S., Koshel V.E. 2018. Fish Species Diversity, Distribution, and Dispersal in the Rivers of the Penzhina Bay Catchment Area. *Journal of Ichthyology* 58(6): 795–807. DOI: 10.1134/S0032945218050119
- Krylov A.V. (Ed.). 2010. *Ecology of Lake Sevan in the period of level increasing. Results of the Russian-Armenian biological expedition hydroecological investigations in Lake Sevan (Armenia) (2005–2009)*. Moscow: Nauka DRC. 375 p. [in Russian]
- Kuperman B.I. 1973. *The tapeworms of the genus *Triacynophorus* are fish parasites*. Leningrad: Nauka. 207 p. [In Russian]
- Levin B., Simonov E., Dgebuadze Y. 2018. Adaptive radiation of barbs of the genus *Labeobarbus* (Cyprinidae) in the East African river. *BioRxiv*: 478990. DOI: 10.1101/478990
- Lomakin V.V., Trofimenko V.Ya. 1982. Capillariids (Nematoda: Capillariidae) of freshwater fishes of USSR fauna. *Proceedings of the Helminthological Laboratory of the AS USSR* 31: 60–80. [In Russian]
- Maksimenkov V.V., Maksimenkova T.V. 2016. Nutrition of juveniles of three fish species from the Penzhina and Talovka rivers (Northwestern Kamchatka). In: *Biodiversity Conservation of Kamchatka and the adjacent seas* (Petropavlovsk-Kamchatsky, 16–17 November 2016). Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress. P. 99–100. [In Russian]
- Minagawa M., Wada E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48(5): 1135–1140. DOI: 10.1016/0016-7037(84)90204-7
- Moravec S. 1970. Studies on the development of *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) (Nematoda: Heterocheilidae). *Vestnik Československé Společnosti Zoologické* 34(1): 33–49.
- Nagasawa K., Egusa S. 1981. *Echinorhynchus cotti* Yamaguti, 1935 (Acanthocephala: Echinorhynchidae) in fish of the Kanita River, with a note on the life cycle. *Japanese Journal of Parasitology* 30: 45–49.
- Nosil P. 2012. *Ecological speciation*. Oxford, UK: Oxford University Press. 304 p.
- Okamura B., Gruhl A., Bartholomew J.L. 2015. *Myxozoan evolution, ecology and development*. Switzerland: Springer International Publisher. 441 p. DOI: 10.1007/978-3-319-14753-6
- Owens N.J.P. 1988. Natural variations in $\delta^{15}\text{N}$ in the marine environment. *Advances in Marine Biology* 24: 389–451. DOI: 10.1016/S0065-2881(08)60077-2
- Peterson B.J., Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology Systematics* 18(1): 293–320. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.18.1.293
- Piálek L., Ričan O., Casciotta J., Almirón A., Zrzavý J. 2011. Multilocus phylogeny of *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae), with biogeography of the *C. lacustris* group: species flocks as a model for sympatric speciation in rivers. *Molecular Phylogeny and Evolution* 62(1): 46–61. DOI: 10.1016/j.ympev.2011.09.006
- Pugachev O.N. 2003. Checklist of the Freshwater Fish Parasites of the Northern Asia. Trematoda. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 298: 1–224. [In Russian]
- Roitman V.A., Lobanov A.L. 1985. A method for estimating parasite hemopopulation numbers in host population. *Proceedings of the Helminthological Laboratory of the AS USSR* 23: 102–123. [in Russian]
- Schluter D. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. New York: Oxford University Press. 300 p.
- Shorygin A.A. 1952. *Food and nutritional relationships of fish in the Caspian Sea*. Moscow: Pishchepromizdat. 268 p. [In Russian]
- Schulman S.S. (Ed.). 1984. *Guide for Identification of Freshwater Fishes in Fauna of the Soviet Union. Vol. 1: Parasitic Protozoa*. Leningrad: Nauka. 428 p. [In Russian]
- Sudarikov V.E., Shigin A.A., Kurochkin Yu.V., Lomakin V.V., Stenko R.P., Yurlova N.I. 2002. *Trematode Metacercariae are parasites of freshwater hydrobionts of Central Russia. Vol. 1*. Moscow: Nauka. 297 p. [In Russian]
- Sullivan J.P., Lavoué S., Hopkins C.D. 2002. Discovery and phylogenetic analysis of a riverine species flock of African electric fishes (Mormyridae: Teleostei). *Evolution* 56(3): 597–616. DOI: 10.1554/0014-3820(2002)056[0597;DA PAOA]2.0.CO;2
- Tokranov A.M. (Ed.). 2018. *Red Data Book of Kamchatsky Krai. Vol. 1 Animals*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress Publishing House. 196 p. [In Russian]
- Tronstad L.M., Hall R.O., Koel T.M. 2010. Introduced lake trout produced a four-level trophic cascade in Yellowstone Lake. *Transactions of the American Fisheries Society* 139(5): 1536–1550. DOI: 10.1577/T09-151.1

TROPHIC SEGREGATION IN MULTISPECIES COMMUNITY OF SALMONIDS IN THE PENZHINA RIVER LOWER COURSE (KAMCHATSKY KRAI, RUSSIA)

Olesya Yu. Busarova¹, Maksim V. Koval², Evgeny V. Esin^{3,*}, Grigorii N. Markevich³

¹Far Eastern State Technical Fisheries University, Russia

e-mail: olesyabusarova@mail.ru

²Kamchatka Branch of All-Russian Research Institute of Fishery and Oceanography, Russia

e-mail: koval.m.v@kamniro.ru

³Kronotsky State Nature Biosphere Reserve, Russia

*e-mail: esinevgeniy@ya.ru

Trophic relationships are presented for the juveniles of *Coregonus sardinella*, *C. subautumnalis*, *C. pidschian*, *Prosopium cylindraceum*, and *Thymallus arcticus mertensii* jointly inhabiting the Penzhina River lower reaches in summer. This community has no analogues in the North-Okhotsk region in terms of freshwater salmonid diversity. We analysed the stomachs content, indicative parasites infestation and stable isotopes ratio in the muscles. We demonstrated the similarity of food niches for the following pairs of species *P. cylindraceum* – *T. a. mertensii* and *C. sardinella* – *C. subautumnalis*. The summer diet of the species pair *P. cylindraceum* – *T. a. mertensii* mainly consisted of chironomid larvae. At the same time, mysids dominated in the diet of the species pair *C. sardinella* – *C. subautumnalis*. *Coregonus pidschian* mainly fed on gammarids. The following parasites have been found in juvenile fishes: *Chloromyxum tuberculatum*, *Myxobolus* spp., *Proteocephalus longicollis*, *Triaenophorus nodulosus*, *Diplostomum* sp., *Metecercaria* spp., *Pronoprymna petrowi*, *Cystidicola farionis*, *Salmonema ephemeridarum*, *Raphidascaris acus*, *Pseudocapillaria salvelini*, *Echinorhynchus cotti*, and *Salmincola extensus*; herewith, the intensity of invasion was low for all parasites. Only *T. a. mertensii* has been infested by *C. tuberculatum*, *T. nodulosus*, and *C. farionis*. Only *C. pidschian* was infested by *P. longicollis*. Only *C. sardinella* and *C. subautumnalis* have been infested by *P. petrowi*, while *Salmincola extensus* has infested only *P. cylindraceum* in the studied ecosystem. *Thymallus arcticus mertensii* and *C. pidschian* are significantly different from other fish species in term of infestation by the helminths *E. cotti* and *P. salvelini*. In the $\delta^{13}\text{C}$ – ^{15}N isotopes space, the fish juveniles formed three groups: 1) with high ^{15}N level (*C. sardinella* – *C. subautumnalis*), 2) with low ^{13}C level (*C. pidschian*), and 3) with low ^{15}N – high ^{13}C level (*P. cylindraceum* – *T. a. mertensii*). The complexity of trophic relationships of juvenile salmonids in the River Penzhina and an increased feeding competition in the species pairs threaten the functioning of the unique River Penzhina salmonid community under the conditions of extreme fishing pressure in the Northern Far East.

Key words: feeding, feeding competition, grayling, parasite fauna, stable isotope ratio, trophic differentiation, whitefishes