

ИССЛЕДОВАНИЕ ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ИХТИОЦЕНОЗА КАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В. Г. Костицын

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15, kostitsyn@perm.ru

Исследованы трофические связи в рыбном сообществе после зарегулирования стока Средней Камы. Проанализированы изменения в характере питания хищных рыб. Выявлено, что ускорение темпа роста щуки обуславливалось снижением ее численности в водоеме и увеличением роли окуня в питании, а появление тюльки и уклей в рационе судака и налима способствовало повышению их численности. Отмечено, что при значительном перекрытии спектров питания видов-ихтиофагов их положение в пищевой сети может меняться в зависимости от динамики других элементов сообщества. Сравнительно с периодом 60–70-х гг., когда сообщество развивалось за счет трансформации энергии: «бентос – рыбы-бентофаги – хищные рыбы», сейчас возросла роль другого пути: «планктон – рыбы-планктофаги – хищные рыбы». Полученные данные свидетельствуют о том, что эволюция сообщества осуществляется при постепенном увеличении доли планктона в питании рыб.

Характерной особенностью сукцессионных процессов в бассейне Средней Камы во второй половине XX в. явилось изменение соотношения в составе рыбного населения разных экологических групп, отличающихся по типу питания, что нашло отражение в колебаниях рыбопродуктивности бассейна (Соловьева, Зиновьев, 1975; Пушкин, Зиновьев, 1978, 1981; Костицын, 1995, 2000; Зиновьев, 2004; и др.). Литературные сведения по питанию рыб в Камском водохранилище и в зоне его затопления имеются в основном по отдельным видам, в частности по густере *Blicca bjoerkna* (Пушкин, 1965; Родионова, Пушкин, 1971), лещу *Abramis brama* и ершу *Gymnocephalus cernuus* (Родионова, 1970, 1978, 1983; Родионова, Ноздрачева, 1980), белоглазке *A. sapa*, плотве *Rutilus rutilus*, синцу *A. ballerus*, тюлке *Clupeonella cultriventris*, чехони *Pelecus cultratus* и уклейке *Alburnus alburnus* (Родионова, 1983, 1986, 1989). Исследованы спектры питания судака *Stizostedion lucioperca* – взрослых рыб (Бривкальн, 1975) и молоди с расчетом балансовых уравнений (Антонова, 1988). В меньшей степени изучено питание налима *Lota lota* (Маркун, 1936; Харитонов и др., 1997), щуки *Esox lucius* и окуня *Perca fluviatilis* (Зиновьев, Ткаченко, 1965; Антонова, 1980; Родионова, 1986). В самом общем виде охарактеризована роль тюльки (вида-вселенца) в питании хищных рыб (Костицын, Коняев, 2000). Вместе с тем отсутствуют сведения об изменениях в характере питания рыб на разных этапах формирования Камского водохранилища. С точки зрения выяснения механизмов популяционной динамики представляет интерес более подробное рассмотрение трофических связей рыб внутри сообщества, что и составило цель настоящей работы. В задачи исследования

входило также выявление изменений в характере питания хищных рыб.

Материал и методика

Приводятся результаты исследований автора на Камском водохранилище в 1986–2004 гг. Численность рыб определена прямым учетом (265 тралений с борта научно-исследовательского судна СЧС-150) и виртуально-популяционным анализом (Рикер, 1979; Сечин, 1990; Schumacher, 1970; и др.). Траления проводили исследовательским двуплестным донным тралом с 4-м раскрытием по вертикали и 18-м – по горизонтали, с шагом ячеи, равным 60 мм в крыльях и 10 мм в кутке. Кроме того, для отлова рыб использовался набор ставных сетей с шагом ячеи от 18 до 70 мм. При изучении питания рыб руководствовались стандартными методами (Руководство по изучению..., 1961; Методическое пособие..., 1974; Попова, 1979; и др.). Всего обследовано содержимое более 2.2 тыс. желудков рыб, из которых наполненными оказались 1127. Для анализа были взяты судак длиной от 15 до 65 см (245 экз.), щука длиной от 9 до 86 см (430 экз.), налим – от 21 до 58 см (340 экз.) и окунь – от 16 до 32 см (112 экз.). Щука, налим и окунь были отобраны преимущественно из уловов ставных сетей, тогда как судак – преимущественно из исследовательских траловых уловов.¹

¹ Настоящая работа была начата в 1986 г. под руководством Ю.А. Пушкина, в сборе материала участвовали Е.А. Антонова, О.Г. Малов, О.Н. Шмаков, А.Е. Волгарев, В.П. Коняев и студенты биологического факультета ПГУ.

Результаты и обсуждение

Камское водохранилище образовано в среднем течении р. Камы в 1954–1956 гг. Зарегулирование речного стока изменило многие структурные и функциональные характеристики сообщества водных организмов. Поступление биогенов и органических веществ из залитых почв и растительных биоценозов обусловило интенсивное образование детрита, развитие бактерио- и зоопланктона в первые годы существования искусственного водоема. В течение первого десятилетия с момента зарегулирования был достигнут максимум его продуктивности. Впоследствии, по мере истощения почв зоны затопления, произошло снижение количества планктона в 5–10 раз, что привело к стабилизации трофности водохранилища с заметным ростом уловов во второй половине 80-х – начале 90-х гг. (рис. 1).

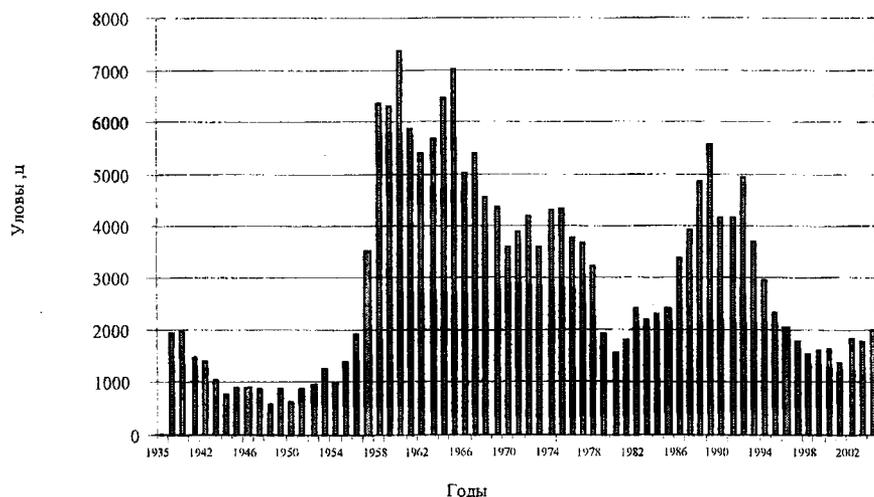


Рис. 1. Динамика промысловых уловов рыбы в р. Каме выше г. Пермь (зона затопления) и Камском водохранилище (1954–2004 гг.)

По уровню продуктивности зоопланктона водохранилище уступает днепровским, донским и большинству волжских водохранилищ. Биомасса летнего зоопланктона в нем в 1988–1992 гг. составляла в среднем 0.24 г/м^3 , тогда как, например, в Киевском (в г/м^3) – 0.6, Кременчугском – 1.4, Ивановском и Угличском – 1.2–1.6 (Ривьер, Баканов, 1984), Рыбинском – 0.85 (Ривьер и др., 1982), Куйбышевском – 0.61 (Маркузова, Махотина, 1984), Саратовском – 0.3, Волгоградском – 1.7, Цимлянском – 1–1.5 (Лапицкий, 1970). По развитию мягкого бентоса Камское водохранилище (среднеголетняя биомасса 4.7 г/м^2) приближается к аналогичным водохранилищам умеренных широт и отстает от более южных (в г/м^2): Ивановское – 4.5, Угличское – 3.7 (Девяткин и др., 1986), Рыбинское – 2.5 (Константинов, 1977), Горьковское – 4.4 (Митропольский, Бисеров, 1982), Куйбышевское – 5–6, Саратовское – 2.8,

Волгоградское – 6.1 (Константинов, 1984), Цимлянское – 41.9 (Девяткин и др., 1986), Днепродзержинское – 3.7 (Лубянов, Фатовенко, 1967), Киевское – 3.8, Кременчугское – 2.2, Запорожское – 3.8, Каховское – 2.9 г/м^2 (Оливари, 1967). Во многих краевых плесах и заливах Камского водохранилища отмечена высокая степень развития фауны моллюсков, в первую очередь дрейссены (до 350 кг за час траления; Чусовской залив, 1989 г.), что создает иллюзию избыточной кормовой базы рыб. Основные причины низкой рыбопродуктивности водохранилища на всех этапах его существования – крайне неблагоприятный для рыб урвневый режим, нарушения различных условий обитания, а также плохое состояние кормовой базы (Пушкин, Зиновьев, 1981; и др.).

В бассейне Средней Камы до зарегулирования речного стока насчитывалось 42 вида рыб (Букирев и др., 1959). К настоящему времени состав рыбного населения изменился из-за исчезновения проходных объектов – каспийской миноги *Caspiomyzon wagneri*, русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, белуги *Huso huso*, каспийского лосося *Salmo trutta*, белорыбицы *Stenodus leucichthys*, каспийского пузанка *Alosa caspia* и двух подвидов кесслеровской сельди *A. kessleri*.

Наблюдается и противоположный процесс – в бассейн Средней Камы из волжских водохранилищ в первой половине 70-х гг. проникла тюлька,

из нижней Камы почти полвека спустя вторично заселился сом *Silurus glanis*, в пойменных водоемах Перми (карьеры Заостровки, Мотовилихинский пруд и др.) в результате деятельности аквариумистов появился головешка-ротан *Perccottus glenii*. В зоне влияния теплых вод отводящего канала Пермской ГРЭС вследствие утечек молоди из цеха воспроизводства рыбы возникла самовоспроизводящаяся группировка канального сома *Ictalurus punctatus*. В Воткинское водохранилище, кроме того, в последнее десятилетие проникли черноморская пухлошекая игла-рыба *Syngnathus nigrolineatus* и бычок-кругляк *Neogobius melanostomus*. В некоторых реках (В. Мулянка, Б. Ласьева, и др.) М.А. Баклановым (личное сообщение) на мелководьях отмечен белоперый пескарь *Romanogobio albipinnatus*.

В итоге в состав ихтиофауны Верхней и Средней Камы к настоящему времени входят 43 вида рыб.

В Камском водохранилище с заливами и притоками насчитывается до 36 видов рыб, из них к массовым относятся лещ, плотва, окунь, щука, судак, налим, синец, густера, чехонь, уклея, тюлька, ерш, из которых первые 9 осваиваются промыслом. Ерш, тюлька и уклея промышленным ловом почти не изымаются, но играют важную роль в сообществе как потребители беспозвоночных и объекты питания хищных рыб.

Образование водохранилища привело к снижению роли в рыбном сообществе типично речных фитофагов – язя *Leuciscus idus* и подуста *Chondrostoma nasus* (в сумме от 6.6–15.8% по весу – в реке до 1.2–2.7% – в водохранилище, в уловах в отдельные периоды) (рис. 2), который встречается сейчас единично в Сылвенском и Обвинском заливах выше зоны выклинивания подпора и обычен в их притоках. Наряду с этим на начальном этапе (50–60-е гг.) в ихтиоценозе резко увеличилась доля облигатных ихтиофагов, главным образом щуки, а также судака и налима (от 4.7–24.6 до 60.9%) при уменьшении доли рыб-бентофагов (от 46.7–51 до 19.5–27.4%) (рис. 2). Впоследствии (70–80-е гг.) изменения в соотношении рыб с разными типами питания выразились в увеличении роли бентофагов (до 80.5% в отдельные периоды в уловах), обусловленном в основном ростом популяции леща. На фоне этого доля хищных рыб вновь сократилась и стабилизировалась на уровне 8.9–21.6% (рис. 2).

Несмотря на это, доля последних в уловах в Камском водохранилище ниже (3.4–7.1% в 1990–1997 гг.), чем во многих других, например в Цимлянском – более 27% в уловах (Лапицкий, 1967), Рыбинском – 48% (Гордеев, Пермитин, 1968), Куйбышевском – до 20% (Житенева и др., 1984), доля только тюльки в Каховском в 70-е гг. достигала 67% улова, в Днепродзержинском – 52%. По низкой численности планктофагов Камское водохранилище сходно с речными сибирскими водоемами (Тугарина, Купчинская, 1977) и некоторыми среднеазиатскими (Кондур, 1975; Пардаев, 1980).

Для большинства массовых видов рыб в Камском водохранилище в последние десятилетия характерен широкий спектр питания (рис. 3). Вместе с тем при разнообразии пищевых компонентов у каждого вида рыб в питании доминируют лишь некоторые из них. Так, в пище леща преобладают личинки хирономид, олигохеты и детрит; в пище ерша – личинки хирономид (Родионова, 1978; наши данные); у густеры – личинки хирономид, кладоцеры, ручейники, макрофиты и моллюски (Родионова, Пушкин, 1971); у плотвы – моллюски, личинки хирономид и растительные объекты; у уклеи, синца и тюльки – зоопланктон (Родионова, 1975, 1986, 1989; Пушкин, Антонова, 1977) (рис. 3). При этом, судя по имеющимся данным, соотношение компонентов пищи у мирных рыб мало меняется в разные периоды.

В желудках ихтиофагов из рыбных компонен-

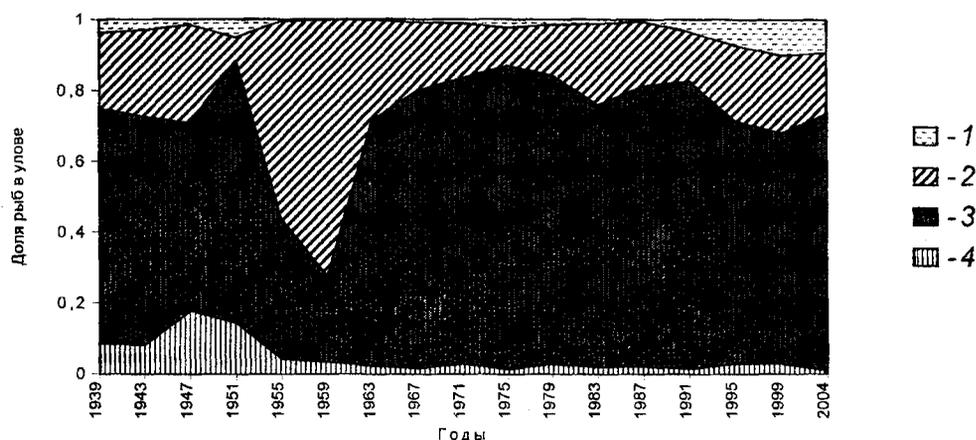


Рис. 2. Изменения соотношения рыб с разным типом питания в р. Каме выше г. Перми (зона затопления, 1939–1953 гг.) и Камском водохранилище (1954–2004 гг.) в уловах:

1 – планктофаги, 2 – хищные, 3 – бентофаги, 4 – фитофаги

По сравнению с другими водохранилищами (Гордеев, Ильина, 1977), Камское характеризовалось замедленным нарастанием численности популяций местных планктоядных рыб – синца и чехони, поздно произошло заселение каспийской тюльки, которая по мере роста численности несколько увеличила роль планктофагов в водоеме (рис. 2).

Вот отмечено 20 видов (таблица). В пище факультативных хищников – крупных экземпляров окуня и чехони – наряду с беспозвоночными значительную долю составляет рыба, причем у окуня доминирует ерш, собственная молодь и уклея; у чехони – тюлька. Облигатные ихтиофаги – щука, судак и налим – откармливаются также за счет массовых ко-

роткоцикловых видов: окуня, ерша и тюльки, причем последняя в 1996–1999 гг. преобладала в рационе судака и налима в Обвинском заливе и на некоторых других участках водоема (Харитонов и др., 1997; наши данные). Единично в желудках хищных видов встречаются жерех *Aspius aspius*, шиповка *Cobitis taenia*, елец *L. leuciscus*, подкаменщик *Cottus gobio*, стерлядь *A. ruthenus* и подуст. Конкурентные отношения, по мнению Г.В. Никольского (1974), как правило, являются обостренными между видами разных фаунистических комплексов, занимающих одну пищевую ни-

шу. В Камском водохранилище у налима, судака, щуки и окуня подобные отношения ослаблены различиями в биотопической приуроченности разных видов, а также высокой численностью и скоростью воспроизводства основных видов рыб-жертв: численность ерша достаточно велика в русловой зоне (0.07–6.70 кг за 1 час траления на различных участках), значительная часть пищевого рациона окуня представлена собственной молодько (22.2%), что косвенно свидетельствует об его интенсивном воспроизводстве.

Относительный состав рыбных компонентов в желудках рыб-ихтиофагов в реке Каме и Камском водохранилище (%)

№ п/п	Вид рыб-жертв	Вид рыбы, источник							
		Налим		Судак		Щука		Окунь	
		Мар-кун, 1936	Наши данные, 1989-1998 гг.	Брив-кальн, 1975 ¹	Наши данные, 1989-1998 гг.	Зино-вьев, Ткаченко, 1965	Наши данные, 1989-1998 гг.	Родио-нова, 1986	Наши данные, 1989-1998 гг.
1	Налим	1.1	0.3	-	0.4	-	-	-	-
2	Судак	-	0.6	3.4	0.4	1.2	0.7	-	-
3	Щука	-	-	-	-	13.4	0.5	-	-
4	Окунь	-	38.4	40.9	46.9	19.1	59.2	89.2 ¹	22.2
5	Ерш	15.0	14.0	16.1	21.4	3.7	10.2	8.5	59.3
6	Тюлька	-	44.1	-	18.2	-	0.2	-	3.7
7	Лещ	-	0.1	-	1.2	19.6	1.6	-	-
8	Пескарь	76.3	0.3	-	0.4	-	0.7	-	3.7
9	Язь	-	0.1	-	0.8	8.9	4.0	-	-
10	Плотва	-	0.3	2.2	4.5	30.5	16.0	2.3	3.7
11	Уклея	-	0.6	+	4.9	1.2	4.7	-	7.4
12	Чехонь	-	-	+	0.1	1.2	1.2	-	-
13	Жерех	-	-	-	-	-	0.5	-	-
14	Щиповка	-	0.3	+	-	-	-	-	-
15	Вьюн	-	0.6	-	0.4	-	-	-	-
16	Стерлядь	-	-	-	0.4	-	-	-	-
17	Елец	4.3	-	+	-	-	0.5	-	-
18	Подкаменщик	2.2	0.3	-	-	-	-	-	-
19	Голавль	-	-	-	-	1.2	-	-	-
20	Подуст	1.1	-	-	-	-	-	-	-
	Количество экз.	201	146	621	138	82	238	н/д	112

¹ Точные данные о встречаемости уклеи, чехони, ельца и шиповки в желудках судака в ранний период существования Камского водохранилища (Бривкальн, 1975) отсутствуют (обозначены «+»).

Щука. Изменения в характере питания рыб-ихтиофагов в ходе формирования экосистемы водохранилища наиболее существенны у щуки (таблица). Сравнительно с ранним водохранилищным периодом (Зиновьев, Ткаченко, 1965) в последние десятилетия в ее пище увеличилась встречаемость окуня (от 19 до 59.2%), ерша (от 3.7 до 10.2%) и уклеи (до 1.2 до 4.7%). На фоне этого в пище сократился процент плотвы (от 30.7 до 16%), язя (от 8.9 до 4%) и леща (от 19.6 до 1.6%), полностью из спектра питания исчез голавль *L. cephalus* (составлял ранее 1.2%). Такие изменения в характере питания щуки на разных этапах формирования водо-

хранилища совпали с ускорением темпа ее роста. Последнее в свою очередь было связано с уменьшением численности ее популяции уже в первые десятилетия с момента образования водохранилища и увеличением в питании окуневых. Одновременно в питании щуки наблюдался некоторый рост встречаемости уклеи, чехони и тюльки (рис. 4).

Судак. Сходные изменения произошли в характере питания судака. Сравнительно с ранним водохранилищным периодом (Бривкальн, 1975) в последние десятилетия в его питании увеличился процент ерша (от 16.1 до 21.4%), окуня (от 40.9 до 46.9%), уклеи (до 4.9%) и уменьшилась роль соб-

ственной молоди (от 3.4 до 0.4%). У судака в питании возросла встречаемость плотвы, что объясняется освоением им дополнительных биотопов в Сылвенском заливе и в центральном плесе (р-н Усть-Гаревая-Чермоз). Саморасселение тюльки в

(Горьковское, Воткинское, Камское), доля судака в уловах была невысока (до 80-х гг. не более 2-7%).

Налим. У налима в водохранилище (Маркун, 1936) в питании стала преобладать тюлька, возросла роль окуня, появились вьюновые, уклея,

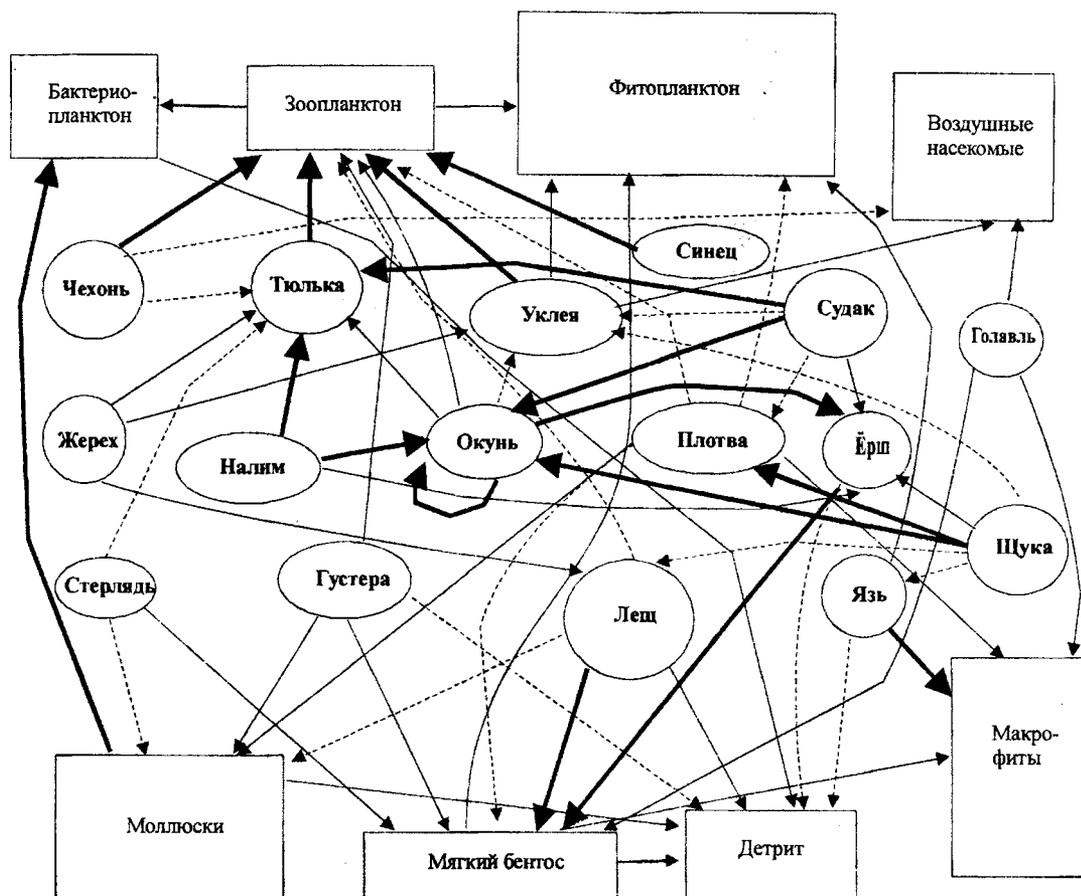


Рис. 3. Основные трофические связи в экосистеме Камского водохранилища:

— более 40% в рационе питания (по весу);
 — 20-40%;
 — 5-20%

Камское водохранилище (с 1975 г.; Пушкин, Антонова, 1977) вскоре привело к появлению её в пище судака (18.2%) и положительно повлияло на динамику его численности в 80-90-е гг., в результате чего уловы судака возросли. Уклея, чехонь и тюлька в 1989-1994 гг. в сумме составляли 23.2% от числа рыбных компонентов в питании судака (таблица). Анализ данных по водохранилищам Волжско-Камского каскада и некоторым другим (Коваль, 1980; и др.) свидетельствует о повышении численности судака (более 10% в уловах) в тех водохранилищах, где тюлька распространилась в массовых количествах (Куйбышевское, Саратовское, Волгоградское, Цимлянское). В водоемах, где до недавнего времени тюльки не наблюдалось

плотва, язь, лещ и судак (таблица). Наряду с этим в пищевом спектре сократилась встречаемость пескаря, ерша, собственной молоди, подкаменщика, исчезли подуст и елец. Все это способствовало увеличению численности налима в водоеме в 90-е гг. и обусловило пик уловов в 1998 г.

Окунь. В содержимом желудков крупного окуня в этот период, по сравнению с 1970 гг. (Родионова, 1986), возросла роль ерша и плотвы, сократилось значение собственной молоди, появились уклея, пескарь и тюлька (таблица).

Таким образом, встречаемость рыб планктонного комплекса (уклея, чехонь, тюлька) в питании как облигатных, так и факультативных ихтиофагов, по сравнению с их встречаемостью в речных усло-

виях (налим) и на ранних этапах формирования водохранилищной экосистемы (щука, судак, окунь), в последние десятилетия существенно воз-

росла (рис. 4), что свидетельствует о постепенном увеличении планктонного пути формирования рыбной продукции.

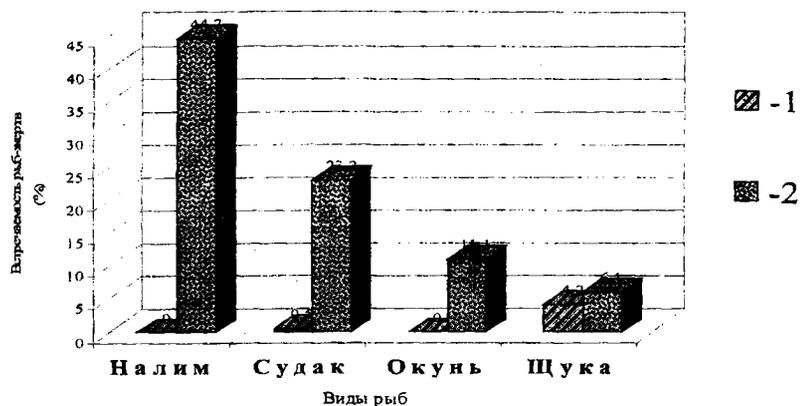


Рис. 4. Встречаемость уклеи, чехони и польки в желудках ихтиофагов.
1 - р. Кама и начальные этапы существования Камского водохранилища (Маркун, 1936; Бривкальн, 1975; Зиновьев, Ткаченко, 1965; Родионова, 1986);
2 - Камское вод., 80-90-е гг. (данные автора)

Заключение

Зарегулирование речного стока привело к существенным изменениям в составе рыбного населения Средней и Верхней Камы. Несмотря на то, что количество видов рыб почти не изменилось и даже возросло (42 вида ранее, 43 вида сейчас), основные преобразования фауны рыб в бассейне Камы сводились к замене ценных проходных промысловых объектов видами-вселенцами, не имеющими (за исключением тюлька) промыслового значения и даже представляющими собой элементы биологического загрязнения (головешка-ротан).

Структурные перестройки в ихтиоценозах, кроме того, сопровождались изменениями в соотношении численности рыб разных трофических групп, что явилось следствием изменений в развитии кормовых объектов и условий среды обитания. Соответственно этому менялся характер питания отдельных видов рыб. Широкий набор компонентов в питании многих видов рыб обуславливает сложную систему трофических отношений в сообществе, в результате в водоеме возникает сеть пищевых связей со значительным их перекрытием у рыб разных экологических групп. Сравнительно стабильно положение мирных рыб, связь которых с кормовой базой осуществляется по пути «рыбы – беспозвоночные». Положение хищных рыб-ихтиофагов лабильно, так как существуют возможности изменения его в пищевой сети, о чем свидетельствует анализ состава пищевых объектов в разные периоды существования экосистемы. При

имеющемся наборе видов с точки зрения хозяйственного использования сложившаяся структура рыбной части сообщества в Камском водохранилище близка к оптимальной, так как в значительной степени представлена ценными хищными видами, которые в своем питании используют малоценных короткоцикловых рыб (окунь, ерш, тюлька и др. – в сумме 97.8%), причем последнее отличает Камское водохранилище от других водоемов. За счет того, что в реке Каме преобладали бентофаги и хищники, в ранний водохранилищный период в сообществе превалировал поток энергии по пути: «бентос – рыбы-бентофаги – хищные рыбы». В последние десятилетия в связи с формированием полей зоопланктона и массовым распространением тюльки у хищных рыб увеличилось потребление видов-планктофагов и возросла роль другого пути трансформации энергии: «планктон – рыбы-планктофаги – хищные рыбы». Эволюция водохранилищного сообщества, таким образом, направлена на увеличение планктонного пути формирования продукции рыбной части сообщества.

Статья подготовлена по материалам проекта РФФИ (N 98-04-49368).

Библиографический список

- Антонова Е.Л. Питание молоди леща Камского водохранилища // Сб. научн. тр. Перм. лаборатории ГосНИОРХ. 1979. Т. 2. С. 56–60.
Антонова Е.Л. Питание щуки Камского водохра-

- нилища // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала: Межвуз. сб. научн. тр. Пермь, 1980. С. 77–83.
- Антонова Е.Л. Питание молоди судака Камского водохранилища // Экология гидробионтов водоемов Западного Урала: Межвуз. сб. научн. тр. Пермь, 1988. С. 142–145.
- Бривкальн М.А. К элективности питания судака в Камском водохранилище // Учен. зап. / Перм. ун-т. 1975. № 338, вып. 1. С. 92–96.
- Букирев А.И., Козьмин Ю.А., Соловьева Н.С. Рыбы и рыбный промысел Средней Камы // Известия ЕНИ при Перм. ун-те. 1959. Т. 14, вып. 3. С. 17–53.
- Девяткин В.Г. и др. Гидробиология водохранилищ и рек в зоне их влияния // Водохранилища и их воздействие на окружающую среду. М., 1986. С. 138–205.
- Гордеев Н.А., Ильина Л.К. Особенности естественного воспроизводства популяций рыб в водохранилищах Волжско-Камского каскада // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., 1977. С. 8–21.
- Гордеев Н.А., Пермитин И.Е. О динамике видового состава и численности рыб Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. 1968. Вып. 16(19). С. 108–125.
- Житенева Т.С., Иванова М.Н., Половкова С.Н. Особенности питания рыб в водоемах с зарегулированным стоком // Биологические ресурсы водохранилищ. М., 1984. С. 132–160.
- Зиновьев Е.А., Ткаченко В.А. О формировании стада щуки в камских водохранилищах // Учен. зап. / Перм. ун-т. 1965. № 125. С. 35–44.
- Зиновьев Е.А. О программе мониторинга редких видов рыб Пермского Прикамья и его первых итогах // Вестн. Перм. ун-та. 2004. Вып. 2. Биология. С. 127–129.
- Коваль В.П. Питание судака и его значение в ихтиоценозе Цимлянского водохранилища // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1980. Вып. 152. С. 93–107.
- Кондур Л.В. Питание и пищевые отношения некоторых видов рыб Кайракумского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1975. 18 с.
- Константинов А.С. Общая характеристика экосистемы Волгоградского водохранилища // Волгоградское водохранилище. Саратов, 1977. С. 188–207.
- Константинов А.С. О трофодинамической концепции угнетения макрозообентоса в крупных волжских водохранилищах // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М., 1984. С. 189–199.
- Константинов А.С. и др. Макрозообентос волжских водохранилищ // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М., 1984. С. 73–89.
- Костицын В.Г. Влияние уровня режима на рыбопродукционный потенциал Камского и Воткинского водохранилищ // Проблемы охраны окружающей среды на урбанизированных территориях: Тез. докл. междунар. конф. студентов и молодых ученых. Пермь, 1995. С. 52–54.
- Костицын В.Г. Изменения в рыбной части сообщества в эвтрофируемом водоеме с зарегулированным стоком // Вестн. Перм. ун-та. 2000. Вып. 2. Биология. С. 290–296.
- Костицын В.Г., Коняев В.П. О роли тюльки в питании хищных рыб Камского водохранилища // Экология и жизнь-2000: Тез. междунар. конф. В. Новгород, 2000. С. 57–58.
- Латицкий И.И. Динамика запасов и уловов основных промысловых рыб Цимлянского водохранилища за 1963–1965 гг. // Тр. Волгоград. отд. ГосНИОРХ. 1967. Т. 3. С. 117–130.
- Латицкий И.И. Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище // Тр. Волгоград. отд. ГосНИОРХ. 1970. Т. 4. С. 60–65.
- Лубянов И.П., Фатовенко М.А. Первые этапы формирования донной фауны Днепродзержинского водохранилища // Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. Киев, 1967. С. 147–159.
- Маркун М.И. К систематике и биологии налима р. Камы // Изв. Биол. НИИ при ПГУ. 1936. Т. 10, вып. 6. С. 211–237.
- Маркузова Л.М., Махотина М.К. Основные закономерности формирования зоопланктона в различных участках Куйбышевского водохранилища в 1973–1975 гг. // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М., 1984. С. 178–180.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Митропольский В.И., Бисеров В.И. Многолетняя динамика зообентоса в Горьковском водохранилище // Экология водных организмов верхне-волжских водохранилищ. Л., 1982. С. 145–153.
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищев.пром-сть, 1974. 447 с.
- Оливари Г.А. Закономерности изменения бентоса Днепра в связи с зарегулированием его стока // Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. Киев, 1967. С. 291–312.
- Пардаев Ш.Н. Зоопланктон Нурекского водохранилища и его использование личинками и мальками рыб в первые годы его наполнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 18 с.
- Попова О.А. Роль хищных рыб в экосистемах // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., 1979. С. 13–47.
- Пушкин Ю.А. Густера Камского водохранилища // Учен. зап. Перм. ун-та. 1965. № 125. С. 69–78.
- Пушкин Ю.А., Антонова Е.Л. Тюлька *Clupeonella delicatula caspia* morph *tscharchalensis* как новый компонент ихтиофауны камских водохранилищ // Тр. Перм. лаборатории ГосНИОРХ.

1977. Т. 1. С. 30–47.
- Пушкин Ю.А., Зиновьев Е.А. Оценка состояния промысловой ихтиофауны камских водохранилищ // Основы рационального использования рыбных ресурсов камских водохранилищ: Межвуз. сб. научн. тр. Пермь, 1978. С. 3–13.
- Пушкин Ю.А., Зиновьев Е.А. Антропогенное воздействие на состояние сырьевой базы камских водохранилищ и рыбное хозяйство // IV съезд ВГБО: Тез. докл. Киев, 1981. Т. 2. С. 79.
- Решетников Ю.С. Биологическое разнообразие и изменения экосистем // Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. М., 1994. С. 77–85.
- Решетников Ю.С. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Ривьер И.К., Баканов А.И. Кормовая база рыб // Биологические ресурсы водохранилищ. М., 1984. С. 100–132.
- Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова И.К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. 1982. Вып. 45(48). С. 69–87.
- Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1979. 408 с.
- Родионова Л.А. Питание леща в Камском водохранилище // Материалы итоговой научн. конф. зоологов Волжско-Камского края. Казань, 1970. С. 428–436.
- Родионова Л.А. Сезонные изменения в питании плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Сылвенского залива Камского водохранилища // Учен. зап. Перм. ун-та. 1975. № 338, вып. 1. С. 102–105.
- Родионова Л.А. Материалы по питанию ерша Камского водохранилища // Основы рационального использования рыбных ресурсов камских водохранилищ: Межвуз. сб. научн. трудов. Пермь, 1978. С. 102–110.
- Родионова Л.А. Питание белоглазки Камского водохранилища // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала: Межвуз. сб. научн. трудов. Пермь, 1983. С. 65–72.
- Родионова Л.А. Питание основных видов рыб Камского водохранилища // Биологические ресурсы Западного Урала: Межвуз. сб. научн. трудов. Пермь, 1986. С. 63–70.
- Родионова Л.А. Материалы по питанию плотвы Камского водохранилища // Водные экосистемы Урала, их охрана и рациональное использование: Четвертое региональное совещание гидробиологов Урала: Тез. докл. Свердловск, 1989. С. 116.
- Родионова Л.А., Ноздрачева Т.Е. Питание бентосоядных рыб Камского водохранилища // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала: Межвуз сб. науч. тр. Пермь, 1980. С. 72–77.
- Родионова Л.А., Пушкин Ю.А. Питание густеры Камского водохранилища // Учен. зап. Перм. ун-та. 1971. № 195. С. 79–89.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 263 с.
- Сечин Ю.Т. Методические указания по оценке численности рыб во внутренних водоемах. М.: ВНИИПРХ, 1990. 50 с.
- Соловьева Н.С., Зиновьев Е.А. Камское водохранилище // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Вып. 102. С. 148–160.
- Тугарина П.Я., Купчинская Е.С. Питание и пищевые отношения рыб Байкало-Ангарского бассейна. Новосибирск: Наука, 1977. 104 с.
- Харитонов А.В., Литвиненко Н.И., Зиновьев Е.А. Налим камских водохранилищ // Вестн. Перм. ун-та. 1997. Вып. 3. Биология. С. 177–185.
- Schumacher A. Bestimmung der fischereilichen Sterblichkeit beim Kabeljaubestand vor Westgrönland // Ber. Dtsch. Komm. Meeresforsch. 1970. V. 21 (1–4). P. 248–259.

Поступила в редакцию 29.09.2005

Investigation of Trophic Pattern Fish Part of Community the Kama-Reservoir

V.G. Kostitsyn

The trophic connections in a fish part of community the Kama-reservoir after his formation are investigated. The changes in nature of a feed of predatory fishes are parsed. Is detected, that the acceleration of a rate of growth a pike was stipulated by a decrease of its number in a pool and increase of a role of the perch in a feed, and the occurrence kilkas and bleak in a ration sander and burbot promoted increase of their number and growth of a field. Is marked, that at considerable bridging of spectra of a feed of kinds their rule in an alimentary network can vary depending on dynamics of other members of community. Compared with period 60-70 of years, when in community the path of transformation of energy dominated: "a benthos - benthos fishes - predatory fishes", role of other path now has increased: "a plankton - plankton fishes - predatory fishes". The obtained data testify that the changes of aircraft attitude of community are directed on gradual increase of plankton of a path of formation of commodity of a fish part of community.