

УДК 597.2/.5:591.53:599.323:599.363

## МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ В ПИТАНИИ ЕВРОПЕЙСКОГО ХАРИУСА (*THYMALLUS THYMALLUS*, THYMALLIDAE, SALMONIFORMES)

© 2016 г. А. А. Калинин<sup>1</sup>, И. Ф. Куприянова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, Москва 119071, Россия

<sup>2</sup>Печоро-Ильчский государственный природный заповедник, Якша 169436, Россия

e-mail: benguan@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.03.2015 г.

В верхнем течении р. Ильч в августе 2004–2014 годов обследовано 842 экз. европейского хариуса (*Thymallus thymallus* L.) массой более 200 г. В 156 случаях в желудках хариусов были обнаружены останки мелких млекопитающих. Всего определено 225 экз. мелких млекопитающих 11 видов. Чаще всего встречались обыкновенная бурозубка (44.4%), средняя бурозубка (12%), красная полевка (10.7%) и лесной лемминг (10.2%). Показано, для европейского хариуса мелкие млекопитающие могут являться значимыми пищевыми объектами. С увеличением размера рыб увеличивается встречаемость мелких млекопитающих в желудках хариусов и уменьшается индекс доминирования мелких видов. Роль мелких млекопитающих может значительно изменяться в разные годы, в зависимости от их численности и, особенно, подвижности. Основными факторами, влияющими на пищевое поведение хариусов, является обилие потенциальных жертв и соотношение размера жертвы и размера хищника.

**Ключевые слова:** европейский хариус, питание, мелкие млекопитающие

**DOI:** 10.7868/S0044513416060106

Присутствие мелких млекопитающих в рационе хищных рыб является хорошо известным фактом (Никольский, 1963; Никольский и др., 1947). Мелкие млекопитающие регулярно встречаются в желудках щуки (*Esox lucius*) (Lawler, 1965; Теплова, Теплов, 1953), входят в рацион большеротого окуня (*Micropterus salmoides*) (Hodgson, Kinsella, 1995). Таймень (*Hucho taimen*) в Сибири поедает целый ряд наземных позвоночных, включая леммингов (*Lemmus* sp.), бурундуков (*Tamias sibiricus*), белок (*Sciurus vulgaris*) и полуводных позвоночных, например ондатру (*Ondatra zibethica*) (Кириллов, 1972). На о-ве Сахалин у сахалинского тайменя (*Parahucho perryi*) при размере рыб более 30 см мелкие млекопитающие могут составлять 12–15% рациона (Гриценко и др., 1974), а на о-ве Хоккайдо у сахалинского тайменя размером 48.9 см в желудке обнаружено 11 экз. мелких млекопитающих 6 видов, в том числе лесные мыши (*Apodemus*) красно-серая полевка (*Clethrionomys rufocanus*) и 3 вида землероек бурозубок (*Sorex*) (Ohdachi, Seo, 2004). У ленка (*Brachymystax lenok*) в Амуре мелкие млекопитающие встречены в 10% желудков (Леванидов, 1951). В рационе ручьевой форели (*Salmo trutta*) из р. Висконсин отмечены луговой полутушканчик (*Zapus hudsonius*) и домовая мышь (*Mus musculus*) (Cochran, Cochran, 1999). Обнаруживали мелких млекопитающих и в желудках хариусов. На юго-западе Аляски было об-

следовано 93 экз. аляскинского хариуса (*Thymallus arcticus signifer*), в желудках двух из них, имевших массу 591 и 522 г, было обнаружено 5 бурозубок двух видов – бурозубка скрытная (*Sorex cinereus*) и бурозубка горная (*S. monticolus*) (Moore, Kenagy, 2004). В Канаде в Большом Медвежьем озере в желудке одного из 102 аляскинских хариусов был обнаружен молодой копытный лемминг (*Dicrostonyx* sp.) (Miller, 1946). Отмечены мелкие млекопитающие и в рационе европейского хариуса. В р. Ильч млекопитающие (преимущественно землеройки-бурозубки) встречены в 10.5% желудков особей этого вида (Теплов, 1943). Ранее нами было показано, что мелкие млекопитающие могут составлять значительную часть рациона европейского хариуса, особенно у крупных экземпляров (Калинин, Куприянова, 2010).

Специальных публикаций, посвященных роли млекопитающих в питании хищных рыб, крайне мало. Обычно авторы ограничиваются фразами о том, что в желудках (особенно у крупных экземпляров) регулярно встречаются остатки млекопитающих, в основном землероек и полевок. Иногда приводятся обобщенные данные по амфибиям и млекопитающим, и отмечается их наличие в желудках (Шубина, 2006). Часто находки млекопитающих в желудках хищников описываются как уникальные случаи (Ohdachi, Seo, 2004; Cochran, Cochran, 1999). Считается, что хариусы и

другие хищные рыбы поедают мелких млекопитающих, когда те переплывают реки, что связывается с миграционной активностью зверьков (Теплов, 1943; Бобрецов и др., 2004; Калинин, Куприянова, 2010). Отмечаются сезонные изменения роли млекопитающих в питании хариусов, от июля к сентябрю частота встреч возрастала (Теплов, 1943). Тем не менее, отсутствует подробный анализ мелких млекопитающих, входящих в рацион европейского хариуса. Мы попытались проанализировать видовое разнообразие мелких млекопитающих, поедаемых европейским хариусом, изменчивость питания в разные годы и возрастные особенности питания хариуса.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы проводились в верхнем течении р. Илыч на участке между впадением притоков Большая Ляга и Укью (62.6° с.ш., 58.9° в.д.), в августе 2004–2014 годов. Ширина реки на этом участке 80–110 м, глубина до 3 м. Всего вскрыто 842 желудка европейского хариуса, исследовались экземпляры массой более 200 г. В 156 случаях в желудках хариусов были обнаружены остатки мелких млекопитающих. Всего определено 225 экз. 11 видов.

Содержимое желудков промывали водой. Определяли число экземпляров, видовую принадлежность и возраст млекопитающих. У землероек-бурозубок по возрасту выделяли сеголеток и перезимовавших, у полевок — молодых и взрослых. К молодым относили зверьков данного года рождения без признаков размножения, у лесных полевок это преимущественно особи 1–2 возрастных групп (Тупикова и др., 1970). Пол мелких млекопитающих во многих случаях, особенно у молодых зверей, установить не удавалось. Обычно сохранность черепов достаточно хорошая, что позволяет в большинстве случаев точно определить вид. Пищевые остатки, которые невозможно было идентифицировать до уровня рода, не учитывали.

Для определения роли мелких млекопитающих в питании хариусов рассчитывали:

- индекс обилия (ИО), как среднее число особей определенного вида (или группы видов), попадающих на один вскрытый желудок;
- индекс встречаемости (ИВ) — доля (%) желудков, в которых обнаружены млекопитающие данного вида или группы видов, по отношению к общему числу обследованных объектов;
- индекс доминирования (ИД) — доля (%) особей одного вида или группы видов от суммы особей всех видов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Видовой состав млекопитающих в желудках хариусов

Мелкие млекопитающие занимают важное место в рационе европейского хариуса. По данным Мартынова (2003), в р. Илыч в желудках они составляют 51.1% всей пищевой массы. Нами обнаружены остатки 11 видов мелких млекопитающих. Они отмечены в 18.4% обследованных желудков (индекс встречаемости), при этом индекс обилия составил 0.27 (табл. 1).

Основу рациона хариуса составляли землеройки-бурозубки, ИД = 63.1%, при этом чаще других встречалась обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*) — 44.4%. Вторым по численности видом была средняя бурозубка (*S. caecutiens*) (12%), другие виды землероек встречались значительно реже. Отмечены малая (*S. minutus*) (1.8%) и равнозубая (*S. isodon*) (4.4%) бурозубки. В значительном количестве присутствовали также лесные полевки (ИД = 20.9%), среди них преобладала красная полевка (*Clethrionomys rutilus*) (10.7%). Отмечены также рыжая (*C. glareolus*) (2.2%) и красно-серая (*C. rufocanus*) (1.3%) полевки. Часто встречались лесные лемминги (*Myopus schisticolor*) (10.2%). Кроме того, отмечено несколько экземпляров серых полевок: темная полевка (*Microtus agrestis*) (1.8%) и полевка экономка (*M. oeconomus*) (0.4%). Также в желудках хариусов обнаружены лесные мышовки (*Sicista betulina*) (1.8%). Преобладание землероек в питании хариусов отмечалось и другими исследователями. Например, по данным Теплова (1943), там же, в р. Илыч, за 3 года исследований доля обыкновенных бурозубок составила 98.2%, при этом мелкие млекопитающие были отмечены в 10.5% желудков. Высокая доля обыкновенных бурозубок в желудках хариусов, хотя и несколько меньшая, отмечалась и в верховьях Печоры (Бобрецов и др., 2004).

### Возрастные особенности питания европейского хариуса

У разных размерных групп европейского хариуса встречаемость мелких млекопитающих в желудках может значительно различаться. Как уже отмечалось, исследовались желудки у рыб массой более 200 г. У более мелких экземпляров млекопитающие в желудках практически не встречались. За все время работы лишь у двух особей хариуса, массой по 180 г, обнаружили в желудках сеголеток средней и малой бурозубок. Исследованные рыбы были не моложе 5 лет. Мы ориентировались на данные Мартынова, по которым масса 5-летнего хариуса в верховьях р. Илыч в августе 2003 г. варьировала от 86 до 227 г. Самым крупным хариусом в его выборках было 10 и 12 лет, и весили они соответственно 684 и 709 г (Мартынов, 2004).

**Таблица 1.** Мелкие млекопитающие в питании европейского хариуса

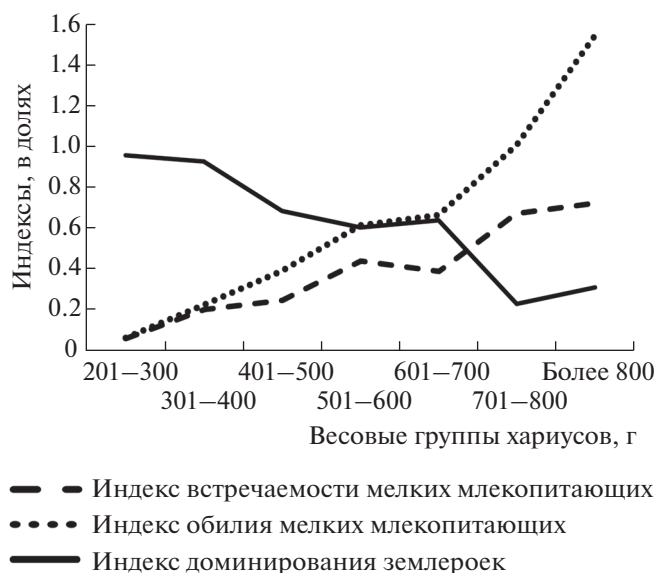
Вид	Число особей	Из них взрослых	Индекс обилия	Индекс доминирования, %
<i>Sorex araneus</i>	100	18	0.118	44.4
<i>S. caecutiens</i>	27	5	0.032	12.0
<i>S. minutus</i>	4	0	0.005	1.8
<i>S. isodon</i>	10	0	0.012	4.4
<i>Sorex</i> sp.	1	0	0.001	0.4
Всего <i>Sorex</i>	142	23	0.168	63.1
<i>Clethrionomys rutilus</i>	24	5	0.028	10.7
<i>C. glareolus</i>	5	0	0.006	2.2
<i>C. rufocanus</i>	3	1	0.004	1.3
<i>Clethrionomys</i> sp.	15	0	0.018	6.7
Всего <i>Clethrionomys</i>	47	6	0.056	20.9
<i>Microtus agrestis</i>	4	0	0.005	1.8
<i>M. oeconomus</i>	1	0	0.001	0.4
<i>Microtus</i> sp.	4	2	0.005	1.8
Всего <i>Microtus</i>	9	2	0.011	4.0
<i>Sicista betulina</i>	4	0	0.005	1.8
<i>Myopus schisticolor</i>	23	0	0.027	10.2
Итого	225	31	0.266	100.0

Все хариусы были разбиты на 7 весовых групп с шагом 100 г. Хариусы массой более 800 г объединены в одну группу, самый крупный экземпляр весил 1180 г. Данные по обнаружению мелких млекопитающих в желудках европейского хариуса различных весовых групп приведены в табл. 2.

С увеличением размеров хариусов индекс встречаемости мелких млекопитающих в желудках увеличивается с 5% у рыб размером 200–300 г до 71.4% у рыб массой более 800 г, возрастает и индекс обилия с 0.06 до 1.54. В желудках хариусов, особенно крупных, могут находиться остатки нескольких млекопитающих. Например, в 2009 г. в экземпляре массой 1180 г были обнаружены восемь мелких млекопитающих, в том числе две красные полевки и шесть обыкновенных бурозубок. У крупных хариусов доля землероек уменьшается, а увеличивается доля более крупных видов (рис. 1). Индекс доминирования землероек снижается с 96.2% у рыб с массой 200–300 г до 30.2% у рыб с массой более 800 г. В пище крупных хариусов возрастает и доля взрослых особей, как землероек, так и полевок. Например, у хариусов массой менее 400 г отмечено только 9.2% перезимовавших особей от общего числа землероек, а у хариусов массой более 400 г – 22.1%. Взрослые экземпляры лесных полевок отмечены только у хариусов с массой более 500 г, а серых полевок – у хариусов с массой более 600 г. Таким образом, с

увеличением размера рыб растут доля мелких млекопитающих в их рационе и размер добычи.

Мелких млекопитающих, входящих в рацион хариусов, можно разделить на несколько размерных групп. Группы выделяли на основании данных взвешивания (для соответствующих видов и

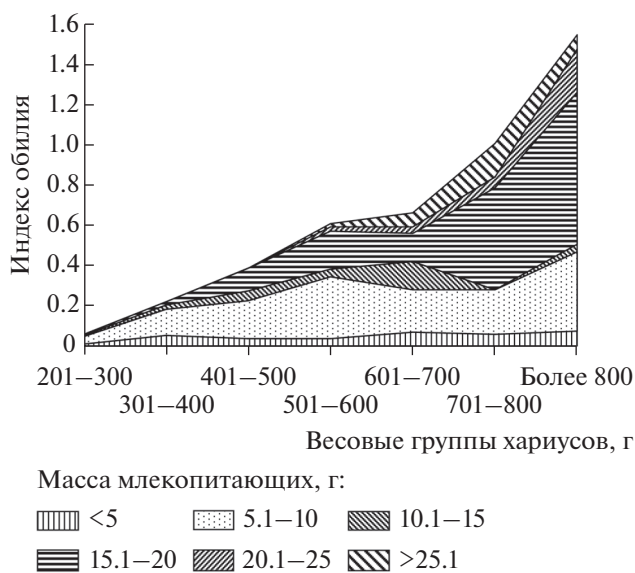
**Рис. 1.** Мелкие млекопитающие в питании европейского хариуса различных весовых групп.

**Таблица 2.** Индексы обилия мелких млекопитающих в желудках европейского хариуса различных весовых групп

Вид, показатель	Масса рыб, г						
	201–300	301–400	401–500	501–600	601–700	701–800	более 800
<i>Sorex araneus</i>	0.037	0.133	0.205	0.189	0.310	0.167	0.393
<i>S. caecutiens</i>	0.008	0.049	0.027	0.113	0.103		0.036
<i>S. minutus</i>		0.004	0.009			0.056	0.036
<i>S. isodon</i>	0.008	0.013	0.018	0.038			
<i>Sorex</i> sp.				0.019			
Всего <i>Sorex</i>	0.053	0.199	0.259	0.358	0.414	0.222	0.464
<i>Clethrionomys rutilus</i>	0.003	0.004	0.036	0.075	0.069	0.167	0.321
<i>C. glareolus</i>			0.027			0.111	
<i>C. rufocanus</i>					0.034	0.056	0.036
<i>Clethrionomys</i> sp.		0.009	0.018	0.038	0.069	0.167	0.143
Всего <i>Clethrionomys</i>	0.003	0.013	0.080	0.113	0.172	0.500	0.500
<i>Microtus agrestis</i>							0.143
<i>M. oeconomus</i>						0.056	
<i>Microtus</i> sp.				0.019	0.034		0.071
Всего <i>Microtus</i>				0.019	0.034	0.056	0.214
<i>Sicista betulina</i>			0.009	0.019		0.056	0.036
<i>Myopus schisticolor</i>		0.004	0.036	0.094	0.034	0.167	0.321
Итого	0.055	0.217	0.384	0.604	0.655	1.000	1.536
Вскрыто желудков	380	226	112	53	29	18	28
Индекс встречаемости, %	5.0	19.5	24.1	43.4	37.9	66.7	71.4

возрастных групп), полученных при отловах в ловчие канавки вблизи района работ за все годы в августе. Всего выделено шесть весовых групп мелких млекопитающих (табл. 3). Индексы оби-

лия для разных весовых групп млекопитающих в пище хариусов разного размера приведены на рис. 2. При увеличении размеров хариусов в их добыче начинают преобладать представители более крупных весовых групп. Особенно сильно размер добычи возрастает у хариусов весом более 700 г за счет увеличения доли млекопитающих с массой 15.1–20 г (молодые особи красной и рыжей полевок, лесной лемминг). При этом индекс обилия мелких видов во всех весовых группах хариусов, начиная с 300 г, остается постоянным. У хариусов с массой 201–300 г значения индекса обилия для млекопитающих массой менее 5 г (сеголетки малой и средней бурозубок) и 5.1–10 г (сеголетки обыкновенной и равнозубой бурозубок, перезимовавшие особи средней бурозубки, молодые особи лесной мышовки) были по критерию  $\chi^2$  достоверно ( $p < 0.001$ ) ниже, чем во всех остальных группах хариусов. Роль мелких млекопитающих в питании хариусов с массой меньше 300 г, вообще незначительна. За все время работы только в 5% желудков у хариусов с массой 201–300 г обнаружены остатки млекопитающих, причем практически только землеройки. Более крупные рыбы, по всей видимости, не проявляют избирательности к определенным видам (группам видов) млекопитающих, а поедают любые доступные по размерам объекты.



**Рис. 2.** Встречаемость разных весовых групп млекопитающих в питании европейского хариуса в зависимости от размера.

**Таблица 3.** Весовые группы мелких млекопитающих, отмеченных в желудках европейского хариуса

Весовая группа, г	Вид	Возраст	Масса, г
<5	<i>Sorex minutus</i>	Сеголетка	2.9 ± 0.02
	<i>Sorex caecutiens</i>	Сеголетка	4.5 ± 0.02
5.1–10	<i>Sicista betulina</i>	Молодой	6.4 ± 0.17
	<i>Sorex caecutiens</i>	Перезимовавший	6.9 ± 0.07
	<i>Sorex araneus</i>	Сеголетка	7.5 ± 0.02
	<i>Sorex isodon</i>	Сеголетка	9.0 ± 0.05
	<i>Sorex araneus</i>	Перезимовавший	11.1 ± 0.1
15.1–20	<i>Clethrionomys rutilus</i>	Молодой	17.6 ± 0.06
	<i>Clethrionomys glareolus</i>	Молодой	18.6 ± 0.15
	<i>Myopus schisticolor</i>	Молодой	19.4 ± 0.16
20.1–25	<i>Microtus agrestis</i>	Молодой	22.9 ± 0.3
	<i>Clethrionomys rufocanus</i>	Молодой	23.9 ± 0.21
	<i>Microtus oeconomus</i>	Молодой	24.3 ± 0.53
>25.1	<i>Clethrionomys rutilus</i>	Взрослый	29.5 ± 0.32
	<i>Clethrionomys rufocanus</i>	Взрослый	37.5 ± 2.05

### Роль млекопитающих в питании хариусов в разные годы

В разные годы число млекопитающих, обнаруживаемых в желудках у хариусов, значительно варьировало. Индекс обилия менялся от 0 до 0.79 (рис. 3). В 2007 г. при вскрытии 30 экз. рыб не было обнаружено ни одного млекопитающего, в то время как в 2009 г. в 48 из 110 просмотренных желудков (индекс встречаемости 43.6%) были найдены остатки 87 особей (индекс обилия 0.79). В среднем за все годы среднее значение индекса обилия составило  $0.23 \pm 0.21$ .

В разные годы менялось не только число зверьков в желудках хариусов, но и соотношение видов. Наиболее многочисленными группами видов, как уже говорилось выше, были землеройки-бурозубки и лесные полевки. За 11 лет наблюдений соотношение этих групп видов менялось в широких пределах. Например, индекс доминирования землероек-бурозубок в питании хариусов менялось от 0% в 2005 г., до 90.8% в 2009 г., а индекс доминирования лесных полевок — от 100 до 8.0% в те же годы. Роль лесного лемминга в питании хариусов так же значительно менялась по годам. В отдельные годы его доля была значительна, иногда он становился доминантом. Например, в 2010 г. индекс доминирования лесного лемминга составил 61.9%, а в некоторые годы этот вид вообще не отмечен.

Таким образом, в разные годы складывалась совершенно разная картина, как по встречаемости мелких млекопитающих в желудках европейского хариуса, так и по соотношению видов. Такие изменения количества и состава мелких млекопитающих в рационе хариусов связаны с динамикой численности этих видов в прилегающих биотопах.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные нами исследования по питанию европейского хариуса в р. Илыч показали, что мелкие млекопитающие в отдельные годы могут составлять основу рациона питания рыб, особенно крупных экземпляров. Спектр видов мелких млекопитающих в желудках хариусов весьма широк и охватывает практически все видовое разнообразие этой группы в данном регионе. При проведении массовых учетов в том же районе с помощью ловчих канавок и давилок было отмечено всего 16 видов мелких млекопитающих. В питании хариусов не были представлены редкие виды, такие как тундрная (*Sorex tundrensis*) и крошечная (*S. minutissimus*) бурозубки. Это связано с относительно небольшим объемом исследованного материала (всего определено 225 экз. мелких млекопитающих из желудков хариусов), при увеличении объема выборки эти виды могут быть обнаружены. Не отмечены в выборках также крупные виды, такие как европейский крот (*Talpa euro-*

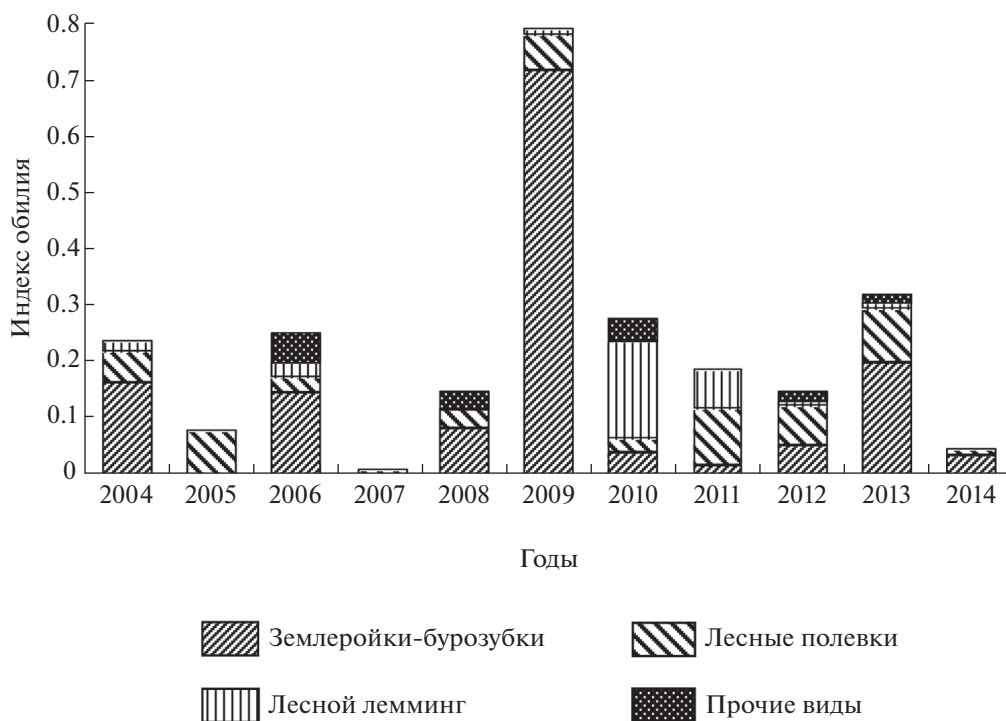


Рис. 3. Встречаемость мелких млекопитающих в желудках европейского хариуса в разные годы.

*paea*) и водяная полевка (*Arvicola terrestris*). С увеличением размера рыб в каждой весовой группе увеличивается максимальный размер их жертвы. При сохранении этой тенденции (рис. 4) можно ожидать, что европейский крот (масса  $67.6 \pm 1.6$  г) может быть встречен в хариусах с массой более 1500 г, а водяная полевка (масса  $85 \pm 5.2$  г) — в рыбах с массой более 2000 г. Такого размера хариусов в наших выборках не было. Непонятным остается отсутствие в рационе хариуса обыкновенной куторы (*Neomys fodiens*) — вида, который достаточно часто встречается вдоль берегов рек. Упоминание о том, что водные млекопитающие, такие как кутора, редко становятся добычей хищных рыб, имеется у Никольского (1963). Возможно, этот вид, ведущий полуводный образ жизни, имеет специальные поведенческие адаптации, позволяющие избегать встречи с хищником. Полученные данные показывают, что хариусы не проявляют избирательности в отношении каких-либо групп или видов мелких млекопитающих, они поедают любую доступную добычу, размер которой определяется только размером хищника.

Высокая изменчивость индексов обилия мелких млекопитающих в желудках европейского хариуса и изменение индексов доминирования для разных видов в разные годы определяются динамикой обилия мелких млекопитающих в прилегающих районах. При этом наиболее важным фактором является не численность оседлого населения, а уровень подвижности.

Ранее нами было показано (Калинин, Куприянова, 2010), что индексы обилия мелких млекопитающих различных видов в желудках хариусов не связаны напрямую с численностью оседлого населения, выявленной при мечении на линиях живоловок. Сравнение динамики оседлого населения и числа зверьков, обнаруженных в желудках хариусов, не показало значимых корреляций ни для землероек-бурозубок, ни для лесных полевков. При учетах в ловчие канавки, которые в значительной мере отражают уровень подвижности мелких млекопитающих (численность “нерезидентных” особей) (Наумов, 1955; Shore et al., 1995; Щипанов и др., 2003; Калинин, 2012), получена высоко достоверная положительная корреляция между численностью землероек в желудках хариусов и в ловчих канавках ( $r = 0.93$ ,  $p = 0.007$ ). Нужно отметить, что уровень подвижности (нерезидентная активность) не всегда напрямую связан с численностью оседлого населения (Калинин, 2012). Эти данные свидетельствуют о значительной роли подвижности зверьков в питании хищных рыб. Видимо, именно часть популяции, не связанная с определенным индивидуальным участком и свободно перемещающаяся по территории, становится потенциальной жертвой хищников.

Мелкие млекопитающие в значительном количестве отмечены при учетах вдоль уреза воды (Калинин, Куприянова, 2010). Попадая в воду, зверьки могут становиться жертвами хищных

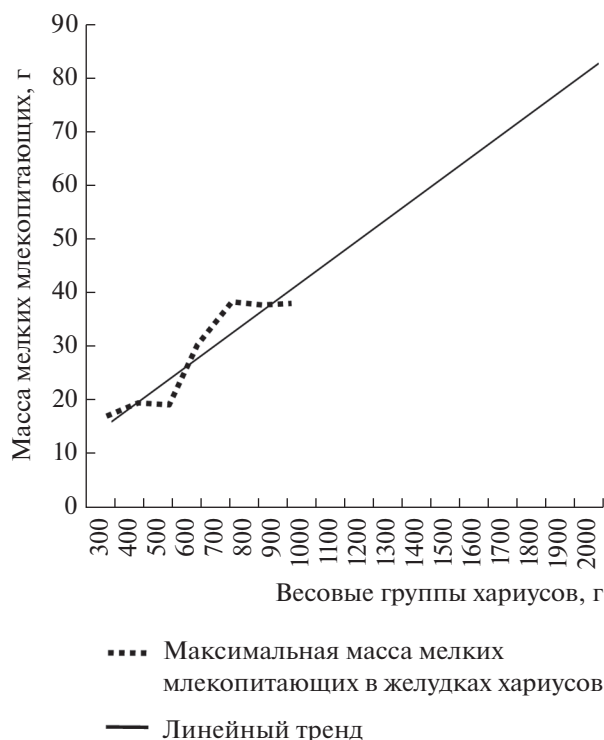


Рис. 4. Максимальная масса добычи у хариусов разных размерных групп.

рыб. При учетах в ловушки, выставленные на плавающих досках (Калинин, Куприянова, 2015), показано, что в 2013 г. на воде отмечено 8 видов, а общая численность мелких млекопитающих, обнаруженных на расстоянии 20–25 м от берега в течение суток, составила 26,7 особей на 1 км. О роли миграционных процессов писали и другие исследователи (Теплов, 1943; Бобрецов и др., 2004). Необходимо отметить, что исследования проводили в августе. Для этого периода характерны максимальная сезонная численность мелких млекопитающих и их высокая подвижность.

Таким образом, для европейского хариуса мелкие млекопитающие могут являться значимыми пищевыми объектами. Их роль в питании хариуса может значительно изменяться в разные годы, в зависимости от их численности и, особенно, подвижности. Европейский хариус, как хищник, не обладает избирательностью к отдельным видам или группам видов мелких млекопитающих. Основными факторами, влияющими на пищевое поведение хариусов, являются обилие потенциальных жертв и соотношение размера жертвы и размера хищника.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (15-04-02531 а).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобрецов А.В., Нейфельд Н.Д., Сокольский С.М., Теплов В.В., Теплова В.П., 2004. Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми книжное издательство. 464 с.
- Гриценко О.Ф., Малкин Е.М., Чуриков А.А., 1974. Сахалинский таймень *Hucho perryi* (Brevoort) реки Богатой (восточное побережье Сахалина). Изв. ТИНРО. Т. 93. С. 91–101.
- Калинин А.А., 2012. Оседлая и нерезидентная составляющая численности массовых видов мелких млекопитающих по данным учета на линиях живоловок // Зоологический журнал. Т. 91. № 6. С. 759–768.
- Калинин А.А., Куприянова И.Ф., 2010. Мелкие млекопитающие в питании европейского хариуса // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН. Вып. 16. С. 91–96.
- Калинин А.А., Куприянова И.Ф., 2015. Методика количественного учета мелких млекопитающих при миграциях через водные преграды // Зоологический журнал. Т. 94. № 3. С. 365–369.
- Кириллов Ф.Н., 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука. 360 с.
- Леванидов В.Я., 1951. К вопросу о питании ленка (*Brachymystax lenok* Pallas) в предгорных притоках Амура // Зоологический журнал. Т. 30. № 1. С. 73–77.
- Мартынов В.Г., 2004. Ихтиологические исследования на р. Ильче в 2003 г. // Летопись природы Печоро-Ильчского заповедника. Поселок Якша. С. 173–178.
- Наумов Н.П., 1955. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М.: Медгиз. Т. 9. С. 179–202.
- Никольский Г.В., 1963. Экология рыб. Учебное пособие для государственных университетов СССР. М.: Высшая школа. 368 с.
- Никольский Г.В., Громчевская Н.А., Морозова Г.И., Пикuleва В.А., 1947. Рыбы бассейна Верхней Печоры. М.: Московское общество испытателей природы. С. 105–202.
- Теплов В.П., 1943. Значение обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) и некоторых других позвоночных в питании хариуса (*Thymallus thymallus* L.) // Зоологический журнал. Т. 22. № 6. С. 366–368.
- Теплова Е.Н., Теплов В.П., 1953. Питание щуки в бассейне верхней Печоры // Вопросы ихтиологии. Вып. 1. С. 94–103.
- Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова З.А., 1970. Определитель возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов. М.: Московское общество испытателей природы. Вып. 9. С. 160–167.
- Шубина В., 2006. Питание европейского хариуса в водоемах печорского бассейна // Вестник института биологии Коми НЦ УрО РАН. № 2. С. 26–28.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., 2003. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок // Зоологический журнал. Т. 82. № 10. С. 1258–1265.
- Cochran P.A., Cochran J.A., 1999. Predation on a meadow jumping mouse, *Zapus hudsonius*, and a house mouse,

- Mus musculus*, by brown trout, *Salmo trutta* // Canadian Field-Naturalist. V. 113. P. 684–685.
- Hodgson J.R., Kinsella M.J., 1995. Small mammals in the diet of largemouth bass, revisited // Journal of Freshwater Ecology. V. 10. P. 433–435.
- Lawler G.H., 1965. The food of the pike, *Esox lucius*, in Heming Lake, Manitoba // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. V. 22. P. 1357–1377.
- Miller R.B., 1946. Notes on the Arctic grayling, *Thymallus signifer* Richardson, from Great Bear Lake // Copeia. V. 4. P. 227–236.
- Moore J.W., Kenagy G.J., 2004. Consumption of Shrews, *Sorex* spp., by Arctic Grayling, *Thymallus arcticus* // Canadian Field-Naturalist. V. 118 (1). P. 111–114.
- Ohdachi S.D., Seo Y.J., 2004. Small mammals and a frog found in the stomach of a Sakhalin Taimen *Hucho perryi* (Brevoort) in Hokkaido // Mammal Study. V. 29. P. 85–87.
- Shore R.F., Myhill D.G., Lhotsky R., Mackenzie S., 1995. Capture success for pygmy and common shrews (*Sorex minutus* and *S. araneus*) in Longworth and pitfall traps on upland blanket bog // Journal of Zoology. V. 4. P. 657–662.

## SMALL MAMMALS IN FOOD OF EUROPEAN GRAYLING (*THYMALLUS THYMALLUS*, THYMALLIDAE, SALMONIFORMES)

A. A. Kalinin<sup>1</sup> and I. F. Kupriyanova<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian of Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia  
e-mail: benguan@yandex.ru

<sup>2</sup>Pechoro-Ilychikii State Nature Reserve, Yaksha 169436, Russia

In 2004–2014, in the upstream of the Ilych River, 842 specimens of European grayling (*Thymallus thymallus*) with the weight of above 200 g were studied. In 156 cases, remains were found. A total of 225 specimens of 11 small mammal species were found. The most frequent were common shrew (44.4%), masked shrew (12%), red vole (10.7%) and wood lemming (10.2%). It was found that small mammals could be important food objects for European grayling. As the size of the fish increases, the occurrence of small mammals in its stomach is reduced, and the index of dominance of smaller species decreases. The role of small mammals can notably change in different years relative to their abundance and mobility. The European grayling is not selective with respect to species either groups or species of small mammals. The main factors affecting the feeding behavior of grayling are the abundance of potential victims and correlation between the size of victim and the size of fish.

*Keywords:* grayling, food, small mammals