

# **СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ**

**Доклады  
XIV международной  
научной конференции,  
14–15 ноября 2013 г.**

**Conservation of biodiversity of Kamchatka  
and coastal waters**

Proceedings of XIV international scientific conference  
Petropavlovsk-Kamchatsky, 14-15 November 2013



**СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ  
КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ**

УДК 57 (265.53)  
ББК 28.688  
С54

**Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей** : доклады XIV между-  
народной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения известного даль-  
невосточного ученого, д.б.н., профессора В. Я. Леванидова. – Петропавловск-Камчатский :  
Камчатпресс, 2014. – 126 с. : ил.

ISBN 978-5-9610-0231-7

Сборник включает отдельные доклады состоявшейся 14–15 ноября 2013 г. в Петропавловске-Камчатском XIV международной научной конференции по проблемам сохранения биоразнообразия Камчатки и прилегающих к ней морских акваторий. Рассматривается история изучения и современное биоразнообразие отдельных групп флоры и фауны полуострова и прикамчатских вод. Обсуждаются различные аспекты сохранения биоразнообразия в условиях возрастающего антропогенного воздействия.

УДК 57 (265.53)  
ББК 28.688

Редакционная коллегия:

В. Ф. Бугаев, д.б.н., А. М. Токранов, д.б.н. (отв. редактор), О. А. Чернягина

Перевод на английский язык к.б.н. Т. С. Шулежко

Издано по решению Ученого Совета КФ ТИГ ДВО РАН

## РОЛЬ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* В ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ КАМЧАТКИ

Т. Л. Введенская

Камчатский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО),  
Петропавловск-Камчатский

Представлены результаты исследований гольцов рода *Salvelinus* из рек и озер Камчатки по размерно-весовым показателям, местам обитания, особенностям питания, нереста и пищевым отношениям с молодью тихоокеанских лососей.

## THE ROLE OF CHARs IN THE FRESHWATER ECOSYSTEMS OF KAMCHATKA

T. L. Vvedenskaya

Kamchatka Reseach Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO),  
Petropavlovsk-Kamchatsky

The results of the research on the body length and weight, habitat, feeding habits, spawning and foraging interactions with juvenile Pacific salmon of the char of the *Salvelinus* genus from the rivers and lakes of Kamchatka are discussed.

Гольцы рода *Salvelinus* являются важным компонентом экосистем пресноводных водоемов Камчатки и служат традиционными объектами промысла. В отношении их систематики и таксономического статуса в ихтиологии в настоящее время существует два подхода. Сторонниками одного из них каждая форма гольцов в случае обнаружения морфологических различий с соседними формами или установления ее репродуктивной обособленности выделяется в качестве самостоятельного таксона (Глубоковский, 1995; Черешнев, 1998; Черешнев и др., 2001; Черешнев и др., 2002; и др.).

Представители другого направления, которое наиболее полно разработано К. А. Савваитовой с ее учениками и коллегами, считают, что многообразие форм гольцов Европы, Арктики и бассейна Тихого океана, относимых почти к двум десяткам видов, следует рассматривать в рамках комплексного вида *Salvelinus alpinus complex* и хорошо дифференцированного вида – кунджи *Salvelinus leucomaenis*, среди которых выделяют проходные, озерные, речные, ручьевые и другие формы (Савваитова, 1989; Гриценко, 2002; и др.).

Автор настоящей работы придерживается точки зрения о поливидовом статусе лососей рода *Salvelinus*, которые представлены двумя группами – арктической в Полярном бассейне и тихоокеанской в Северной Пацифике (Черешнев, 1998; Черешнев и др., 2001).

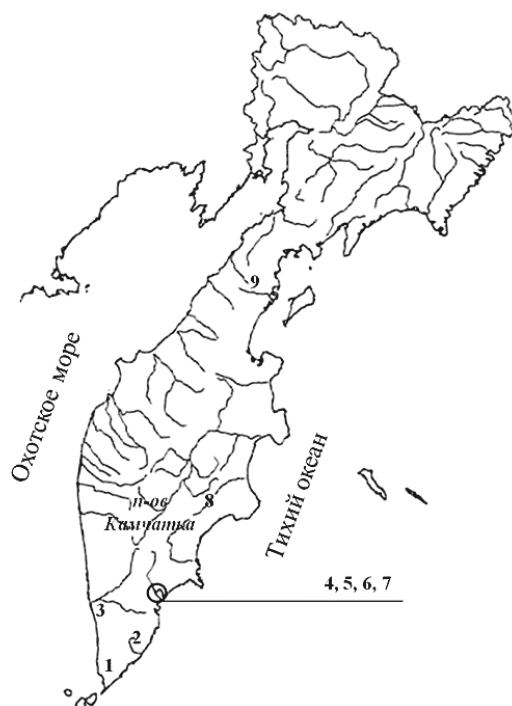
Все виды гольцов рода *Salvelinus* в пресных водах обитают в местах нагула молоди тихоокеанских лососей. Их нерест проходит в различных биотопах, и, соответственно, вышедшие из гнезд личинки начинают питаться около мест воспроизводства. По мере роста молодь разных видов гольцов расселяется и занимает самые различные станции, пополняя сообщества молоди тихоокеанских лососей. Успех выживания последней как естественного, так и заводского происхождения зависит от многих факторов, в том числе от численности гольцов рода *Salvelinus*, являющихся по отношению к ним пищевыми конкурентами и хищниками.

Целью данной работы является обобщение имеющихся сведений о ряде видов гольцов рода *Salvelinus*, обитающих в реках и озерах Камчатки.

### Материал и методы

Материалом для настоящей работы послужили результаты исследований гольцов рода *Salvelinus*, проведенных на некоторых реках и озерах Камчатки (рис. 1). Анализ материалов представлен в работе согласно географическому расположению – с юга на север. Видовой состав гольцов, встреченных в наших сборах, приведен в таблице 1.

Половозрелых рыб в озерах на глубине отлавливали ставными сетями с ячеей 28–65 мм, молодь в литорали озер и реках – мальковым неводом и сачком. Измеряли длину и массу тела. Возраст рыб определяли по отолитам. При обработке материала по питанию рыб использовали общепринятые методы (Руководство..., 1961; Методическое..., 1974).



**Рис. 1.** Места проведения исследований: 1 – озеро Курильское, 2 – озеро Тихое, 3 – река Большая, 4 – озеро Большой Виллой, 5 – река Паратунка, 6 – озеро Дальнее, 7 – озеро Ближнее, 8 – озеро Кроноцкое, 9 – река Хайлюля

Анализировали содержимое только желудка. Все расчеты (частота встречаемости, количество организмов в желудках, доля пищевых компонентов в пищевом комке, индексы наполнения) проводили от общего числа рыб в пробе, с учетом пустых желудков. Пищевое сходство (СП) оценивали по сумме наименьших величин общих пищевых компонентов (Шорыгин, 1952). Приведены результаты исследований за разные годы, и представленные материалы неоднозначны по объему, разнообразию биологических показателей и периоду исследований.

**Таблица 1.** Встречаемость голецов рода *Salvelinus* в исследованных водных объектах Камчатки

Водный объект	Вид
Озеро Курильское	Мальма – <i>S. malma</i>
Озеро Тихое	Мальма – <i>S. malma</i> , кунджа – <i>S. leucamenis</i> *
Река Большая	Мальма – <i>S. malma</i> , кунджа – <i>S. leucamenis</i>
Озеро Большой Виллой	Мальма – <i>S. malma</i> , кунджа – <i>S. leucamenis</i>
Река Паратунка	Мальма – <i>S. malma</i> , кунджа – <i>S. leucamenis</i>
Озеро Дальнее	Мальма – <i>S. malma</i> , голец Крогиус – <i>S. krogiusae</i>
Озеро Ближнее	Мальма – <i>S. malma</i>
Озеро Кроноцкое	Белый голец – <i>S. albus</i> , носатый голец – <i>S. schmidtii</i> , длинноголовый голец – <i>S. kronocius</i>
Река Хайлюля	Мальма – <i>S. malma</i> , кунджа – <i>S. leucamenis</i>

Примечание: \* – кунджа попала в улове единично, биоанализ не проведен.

### Результаты и обсуждение

В распространении мальмы и кунджи в водотоках Камчатки прослеживается определенная закономерность – мальма обитает повсеместно по всему руслу реки, а кунджа предпочитает нижнее течение. В онтогенезе мальмы различаются два разных по длительности периода развития – морской и пресноводный. Некоторые представители весной совершают миграцию в море, а летом возвращаются в пресные воды на зимовку. Заход в пресные воды мальмы не связан с половым созреванием, и этих рыб называют «тысячниками». Другие представители мальмы нагуливаются в море в течение нескольких лет и заходят в реки только после достижения половой зрелости на нерест (Гудков, Скопец, 1987; Павлов и др., 2012; Тиллер, 2012; и др.). У кунджи помимо проходных известны речные, озерно-речные и лагунные популяции. Весной проходные рыбы мигрируют из рек в прибрежные районы, в конце лета возвра-

щаются в реки для дальнейшего нагула и размножения. Нерест обычно ежегодный, проходит осенью, выход личинок из гнезд – в марте–апреле (Волобуев, 1983; Гудков, 1991; Большая..., 2010; Черешнев и др., 2001; и др.). Рассмотрим результаты наших исследований.

**Озеро Курильское** расположено близ южной оконечности п-ова Камчатка и относится к наиболее глубоким водоемам Евразии. Площадь водосбора составляет 304 км<sup>2</sup>, площадь зеркала – 79,25 км<sup>2</sup>, длина озера – 12,6 км, средняя ширина – 6,31 км, объем – 14,6 км<sup>3</sup>, средняя глубина – 184 м, максимальная глубина – 316 м (Пономарев и др., 1986).

В озеро проходная мальма начинает заходить в последних числах июня – начале июля, к осени интенсивность хода значительно возрастает. Одна часть ее особей, прошедших в озеро, держится на нерестилищах нерки до октября, другая – расходится по речным системам, поднимаясь довольно высоко в ручьи и ключи. Ранней весной все они мигрируют в море.

Мальма, отловленная в озеро в июле на глубине около устья р. Этамунг, имела длину тела 31,2–45,5 см (табл. 2). Соотношение полов было близко 1:1, и большинство из них (65,1 %) имели IV стадию зрелости половых продуктов. При неводных обловах на мелководных участках в озеро и реке размеры мальмы варьировали в широком диапазоне, при этом все они были неполовозрелыми и объединены в группу «молодь». Следует отметить, что в реке размерный ряд рыб был более широким и, кроме того, попадались очень мелкие (сеголетки) и крупные экземпляры, тогда как в озеро таковые в улове не встречались.

**Таблица 2.** Размерно-весовые показатели мальмы в оз. Курильском в 1983 и 1984 гг.

Дата	Озеро, на глубине около 10 м			Озеро, литораль			Река, около берега		
	Длина, см	Масса, г	Кол-во, экз.	Длина, см	Масса, г	Кол-во, экз.	Длина, см	Масса, г	Кол-во, экз.
Июль 1983 г.	–	–	–	13,0–20,0 15,9	9,7–79,3 39,4	26	5,8–21,0 11,0	2,0–79,3 14,9	128
Июль 1984 г.	31,2–45,5 37,0	360,0–800,0 529,4	43	11,0–15,7 13,0	13,0–33,0 20,3	58	–	–	–
Август 1984 г.	–	–	–	–	–	–	3,6–10,0 7,0	0,32–10,7 4,1	74

*Примечание:* над чертой пределы колебаний, под чертой среднее значение, – отсутствие данных.

При анализе питания разноразмерной мальмы и в зависимости от мест обитания были отмечены следующие особенности. Проходные рыбы с IV стадией зрелости не питались, а менее зрелые больше потребляли амфиботических насекомых на разных стадиях развития (табл. 3). Чаще всего в желудках встречались имаго насекомых (62,5 %), при этом доля их от всего пищевого комка составляла 21,8 %. Наибольшую массу пищевого комка мальмы образовывали личинки ручейников *Opocostoeus flavus* (59,9 %), они встречались у каждой третьей особи (31,3 %) и ими были буквально «набиты» желудки. Рыба в рационе мальмы в это время имела небольшое значение, и встречалась нерка длиной 8,2 см. Интенсивность питания проходной мальмы в это время характеризовалась очень слабым потреблением пищи.

**Таблица 3.** Состав пищи мальмы в оз. Курильском в июле–августе 1984 г., % от массы пищевого комка

Компонент	Озеро, на глубине около 10 м	Озеро, литораль	Река, рипаль
	проходные	молодь	
Хирономиды*	1,8	56,5	94,5
Ручейники*	60,8	0,7	0,0
Насекомые имаго	21,8	15,0	1,8
Рыба	10,0	0,1	0,0
Растительные остатки, детрит	5,5	23,5	2,9
Прочие	0,0	4,3	0,8
Пустые желудки, %	62,8	12,0	1,4
Средний индекс наполнения желудка, ‰	9,2	65,7	125,6

*Примечание:* прочие – личинки мух, поденок, веснянок, гусеницы бабочек, нематоды, клещи, моллюски; \* объединены все стадии метаморфоза.

Из неопубликованных данных Б. Б. Вронского следует, что в составе пищи у проходной мальмы большое место занимала икра нерки и интенсивность ее потребления зависела от численности производителей нерки. Наибольшее количество съеденной икры соответствовало пику нереста нерки: в июне–июле среднее количество икринок в одном желудке мальмы составляло 36, в августе – 216, в сентябре – 2 730, в октябре – 4 327 экз. Рыба в питании мальмы имела меньшее значение, но, тем не менее, молодь разных видов всегда присутствовала в рационе: в июне–июле встречалась мальма (в среднем на один желудок в количестве 1 экз.); в августе – нерка (2 экз.), колюшка девятииглая (1 экз.); в сентябре – нерка (1 экз.), мальма (1 экз.), колюшка девятииглая (1 экз.), колюшка трехиглая (5 экз.); в октябре – нерка (8 экз.), кижуч (2 экз.), мальма (16 экз.). В исследованиях, проведенных нами, икра нерки в июле в пище мальмы не обнаружена, но это можно объяснить разными датами взятия проб и сроками нереста нерки.

Молодь мальмы в литорали озера питалась в основном комарами-звонцами, преимущественно на стадии личинки и куколки: личинки встречались у 84 % особей, и на их массу в пищевом комке приходилось 10,1 %; у куколок эти показатели соответствовали 92,2 и 44,8 %. Среди обнаруженных в желудках девяти видов личинок – *Sergentia coracina*, *Pseudodiamesa nivosa*, *Pagastia orientalis*, *Orthocladius olivaceus*, *Chironomus annularius*, *Paratrichocladus inaequalis*, *Tanytarsus gr.holochlorus*, *Eukiefferiella longicalcar*, *Diplocladius cultriger* многочисленными были первые два. Вторыми по значимости пищевыми компонентами были растительные остатки и детрит. Эта пища встречалась у каждой третьей особи (31,4 %) и занимала 23,5 % от всей массы пищевого комка. Довольно редко попадались в пищу молоди мальмы имаго наземных насекомых (8 %), но им принадлежала значительная доля в пищевом комке (15 %). В группе «прочие» наибольшая масса приходилась на долю ракушковых рачков (4,0 % пищевого комка). Рыба в рационе мальмы была отмечена у более крупной молоди, и встречалась она довольно редко. Жертвами были трехиглая колюшка и молодь нерки. Интенсивность питания характеризовалась средними показателями ( $65,7 \text{‰}$ ), и часть популяции не питалась (12,0 %).

В р. Озерной состав и количество пищи у молоди мальмы имели иные характеристики. Исключительное значение принадлежало комарам-звонцам (94,5 % по массе). Личинками питалась вся молодь, и количество их в одном желудке составляло в среднем 64 экз., а доля их в пищевом комке достигала 85,1 %. Видовой состав этой группы насекомых в пище был несколько иным по сравнению с озером, и из обнаруженных 11 видов преобладали *P. inaequalis* и *Eukiefferiella alpestris*. Следует отметить и другую особенность – потребление пищи в реке было намного выше ( $125,6 \text{‰}$ ) и почти вся молодь мальмы питалась (98,6 %).

Сравнить пищевые спектры молоди мальмы и нерки не представляется возможным, т. к. имеющиеся материалы по питанию сеголеток нерки в литорали озера относятся к июлю 1991 и 1992 гг. и, кроме того, из полученных результатов следует, что состав пищи очень сильно менялся по годам и в течение месяца. Объектами питания у нерки были комары-звонцы на всех стадиях метаморфоза и рачки (*Daphnia longiremis*, *Cyclops scutifer*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, Harpacticoida, Ostracoda). Внутривидовые конкурентные пищевые отношения у нерки довольно слабые, что является подтверждением широкой пищевой пластичности вида. Конкурентные отношения между молодькой мальмы и сеголетками нерки могут возникать из-за потребления комаров-звонцов, причем период совместного обитания в литорали сеголеток нерки кратковременный, длительность его определяется температурными условиями и обилием кормовой базы в пелагиали и составляет до трех месяцев (Сынкова, 1951; Введенская, 2010).

На основании проведенных исследований можно оценить пищевые отношения разновозрастной мальмы с молодькой нерки в разных биотопах и в зависимости от времени года. Конкурентные отношения у разновозрастной мальмы с молодькой нерки имеют место в весенне-летнее время, когда общими объектами питания являются бентосные организмы, в остальное время спектр питания у нерки состоит из планктонных, у мальмы – из бентосных организмов. Отношение хищник – жертва отмечено у половозрелой мальмы в озере, и интенсивность выедания молоди нерки была невысокой. В пище молоди мальмы рыбный корм не отмечен.

**Озеро Тихое.** Небольшой водоем, расположенный на юго-восточном побережье Камчатки, был обследован 20 октября 1999 г. Озеро прямоугольной формы, вытянутое в меридиональном направлении, длина его 3,8 км, ширина 0,8 км, общая площадь водосбора 16,9 км<sup>2</sup>, площадь зеркала 1,76 км<sup>2</sup> (Ресурсы..., 1966). В центре озера глубина достигает более 30 м. С южной, северной и западной сторон оно ограничено горными хребтами, с восточной – открыто океану, от которого отделяется узкой (30 м) косой, покрытой крупной галькой и валунами. Сток из озера осуществляется в основном за счет фильтрации, т. к. протока, соединяющая озеро с Авачинским заливом, часто замывается песком. Берега озера пологие, ближе к морю южные и северные склоны скалистые и обрывистые. Грунт литорали в северном и южном районах образован большими плоскими каменными плитами, сильно притертыми друг к другу, в восточном и западном районах грунт плотно спрессованный, состоящий из камней разных размеров (от одиночных очень крупных до гальки) и песка. В западной части в озеро впадают два ручья. Один вытекает из оз. Малого, расположенного примерно в 3 км выше в горах. Ширина водотока в устье 13 м,

скорость течения 0,7 м/с, глубина на стрежне 0,5 м, температура воды в октябре 4,7 °С. Берега низкие, каменистые, частично поросшие травой, грунт каменисто-песчаный, плотный. Другой ручей протекает по распадку, который подпитывается тундровыми водами, дно устлано песком, берега, поросшие травой, обрывистые, средняя глубина – 0,4 м, ширина – 7 м.

Ихтиоценоз состоял из мальмы, кунджи, кижуча и девятииглой колюшки. В озере отловлены по 1 экз. половозрелых особей мальмы (длиной 35 см и массой 460 г) и кунджи (длиной 33 см и массой 345 г), в ручьях – молодь мальмы (4 экз., средняя длина 7,3 см, масса 4,8 г). У половозрелой мальмы пища в желудке отсутствовала, а у кунджи – обнаружена только девятииглая колюшка. В ручьях обитала молодь мальмы, питалась она различными личинками амфибиотических насекомых (хируномиды, ручейники, веснянки, мошки, бабочницы, болотницы), имаго насекомых, рачками (биапелтуры, остракоды, хидорусы, гарпактициды) и прочими организмами (малощетинковые черви, клещи, пауки), доля их в пищевом комке соответственно равнялась 93,0, 3,2, 3,3 и 0,5 %. Среди насекомых наибольшее значение принадлежало хируномидам (90 %).

Из сравнения спектров питания молоди мальмы и кижуча в ручьях следует, что взаимоотношения у них имеют конкурентный характер и состав кормовых организмов у этих видов рыб совпадает на 52,1 %. В озере у малочисленной половозрелой мальмы рыбная пища представлена девятииглой колюшкой.

**Река Большая** берет начало на северо-западных отрогах хребта Ганальские Востряки (за начало реки принят исток р. Быстрой); впадает в обширный Микояновский лиман, а затем в Охотское море. Длина реки составляет 275 км, площадь водосбора 10 800 км<sup>2</sup>, средняя высота бассейна 510 м, общее падение реки 1 060 м, средний уклон 3,86°. Собственно р. Большая образуется слиянием двух крупных рек – Быстрой (длина реки 180 км), Плотниковой (берет начало из оз. Начикинского) и третьей, значительно меньшей – р. Гольцовка. Только этот небольшой по длине участок (всего около 40 км от устья) ниже их слияния и носит название р. Большая. Речная сеть в бассейне хорошо развита, общая протяженность ее составляет 7 099 км; 123 реки имеют длину более 10 км, средний коэффициент густоты речной сети равен 0,60 км/км<sup>2</sup>. На территории бассейна находится 1 388 озер общей площадью 56,5 км<sup>2</sup> (Ресурсы..., 1966).

Ихтиофауна в лимане и нижнем течении реки состоит из одного вида круглоротых и 30 видов рыб из 12 семейств. Наибольшим видовым разнообразием отличается семейство Salmonidae, представленное 9 видами, семейство Pleuronectidae – 4 видами, Osmeridae – 3 видами, остальные семейства – 1–2 видами. Хотя качественный и количественный состав рыб подвержен сезонным и межгодовым изменениям, основу уловов (свыше 92–95 % по численности и 90 % по биомассе) в эстуарии составляют 6 видов (звездчатая камбала, дальневосточная широколобка, трех- и девятииглая колюшки, горбуша, кижуч), наиболее массовыми из которых являются два первых (Токранов, 1994).

В наших уловах род *Salvelinus* представлен молодь мальмы и кунджи. Места обитания этих видов и молоди тихоокеанских лососей являются общими, и от их взаимоотношений зависит рост лососей и выживаемость. Следует отметить, что места обитания у этих двух видов гольцов различаются – мальма населяет практически все участки реки, тогда как кунджа обитает только в лимане, выше по течению р. Большой она не поднимается.

В пище молоди мальмы в среднем течении реки в период с апреля по октябрь преобладали амфибиотические насекомые преимущественно на стадии личинки (табл. 4). Значение разных представителей насекомых как пищевых компонентов мальмы, видимо, определялось их доступностью. Мальма, судя по содержимому желудков, предпочитает в этот период питаться в придонном слое, подтверждением тому является крайне малая доля в пищевом комке имаго насекомых.

В р. Большой вылет насекомых в весенне-летнее время бывает очень массовым, и многие виды рыб, в том числе и молодь тихоокеанских лососей, в это время отдают предпочтение взрослым насекомым. Изменение состава насекомых в пище мальмы именно и определялось их метаморфозом. Снижение доли в пище личинок хируномид в июле связано с превращением их в имаго, и в это время в желудках мальмы доля других насекомых – веснянок и поденок возрастала до 64,9 %. В августе происходило резкое снижение в потреблении веснянок и поденок, соответственно увеличивалось потребление личинок хируномид. Значительная доля приходилась в это время на детрит, который имеет большую пищевую ценность из-за наличия в нем бактерий.

В осенние месяцы спектр питания мальмы заметно отличался от весенне-летнего периода. Появление в пище мальмы многочисленных личинок мух только в сентябре можно объяснить присутствием сненки в реке. В процессе разложения отнерестовавших лососей активными потребителями ее являются именно личинки мух, т. к. в это время температура воды еще довольно высокая и обилие пищи в виде сненки способствует их развитию.

В некоторые годы в пище мальмы была отмечена сненка. Так, в октябре 2006 г. на долю этого пищевого компонента приходилось до 15,8 % от всей массы пищевого комка (Введенская, Травина, 2008). В другие годы в октябре спектр питания молоди мальмы был не столь разнообразный как в предыду-

Таблица 4. Состав пищи мальмы в р. Большой в 2003 г., % по массе пищевого комка

Компонент	Среднее течение, р. Быстрая							Микояновский лиман			Устье лимана
	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Май	Июнь	Июль	Июль
Хирономиды л.	33,8	40,9	25,3	26,2	41,5	3,1	7,5	0,0	1,5	2,1	0,0
Хирономиды к.	1,1	47,6	17,0	0,0	2,8	0,0	0,2	0,0	10,9	1,1	0,0
Хирономиды и.	0,0	0,0	0,0	0,3	0,7	0,5	0,9	0,0	0,0	17,2	0,0
Веснянки л.	52,0	7,7	12,5	23,8	1,4	0,5	16,9	0,0	0,0	0,0	0,0
Веснянки и.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	0,0
Поденки л.	10,7	0,0	8,8	41,1	1,9	0,0	8,5	0,0	0,0	18,4	0,0
Ручейники л.	0,0	0,0	26,5	0,0	12,2	0,0	64,6	0,0	0,0	0,0	0,0
Ручейники и.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	25,9	0,0
Долгоножки л.	0,0	0,0	0,0	0,0	2,4	23,8	0,0	87,5	0,0	0,0	0,0
Плавунцы л.	0,0	0,0	0,0	0,0	4,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Мошки л.	0,0	0,0	0,0	3,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Мухи л.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	40,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Бабочки л.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	11,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Прочие насекомые и.	0,0	0,0	0,0	1,8	0,1	10,0	0,0	0,0	0,0	22,9	0,0
Дождевые черви	0,0	0,0	0,0	0,0	3,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Мизиды	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	68,4
Детрит	2,4	3,8	9,9	3,4	29,7	9,7	4,2	12,5	87,6	11,3	31,6
Средний индекс наполнения, ‰	44,4	110,8	37,3	56,0	123,2	121,3	69,0	57,9	102,6	66,9	8,6
Пустые желудки, %	0,0	0,0	20	11	0,0	0,0	21	0,0	0,0	0,0	0,0

Примечание: личинки – л., куколки – к., имаго – и.

щие месяцы и наиболее массовыми пищевыми объектами являлись личинки ручейников. В общем, характеризуя питание молоди мальмы, можно сделать следующее заключение – состав пищи у нее изменяется в зависимости от обилия кормовых организмов, и четыре группы организмов составляют основу питания – комары-звонцы, веснянки, ручейники и мухи.

В Микояновском лимане молодь мальмы была отловлена в пресных водах, около пос. Октябрьский, куда морские воды не проникают, и в солоноватых – устье лимана, где воды всегда осолоненные. В пресных водах в весеннее время мальма питалась исключительно личинками долгоножек, которые отличаются от многих амфибиотических насекомых более крупными размерами. В начале лета (июнь) в пище появлялись личинки и куколки хирономид, но предпочитаемым кормом был детрит. Существенно расширился состав пищевых компонентов в июле за счет различных насекомых, особенно их имаго (67,1 %). В этот же период у рыб, отловленных в устье лимана, желудки были наполнены мизидами (табл. 4).

Из анализа состава пищи молоди мальмы, молоди лососей и других видов рыб следует, что молодь мальмы в ихтиоценозе является пищевым конкурентом, взаимоотношений хищник – жертва не отмечено. В среднем течении р. Большой наибольшее сходство в питании мальмы с другими видами рыб имеет место в апреле–мае, в последующие месяцы величина СП заметно ниже. Исключением были пищевые отношения с неркой в июне, когда пищевое сходство оставалось таким же относительно высоким, как и в мае (табл. 5).



**Таблица 5.** Пищевое сходство мальмы с другими видами рыб в среднем течении р. Большой в 2003 г., % по массе пищевого комка

Месяц	Нерка	Чавыча	Кижуч	Кета	Микижа	Колюшка 3-иглая	Колюшка 9-иглая
Апрель	–	68,3	51,7	–	71,1	–	–
Май	56,1	57,9	16,8	57,7	56,7	52,7	59,0
Июнь	53,9	29,4	6,1	29,7	15,6	33,8	–
Июль	29,6	–	23,7	24,7	–	30,6	39,0
Август	33,7	37,3	24,7	45,3	–	48,6	2,4
Сентябрь	–	11,0	31,7	–	–	3,1	–
Октябрь	9,7	–	–	–	–	–	–

Примечание: – нет данных.

В Микояновском лимане и в устье лимана между молодью мальмы и другими видами рыб пищевые отношения также имели конкурентный характер, а сходство пищевых спектров существенно различалось (табл. 6). Величина пищевого сходства мальмы более 50 % отмечена в июле с молодью чавычи и кижучем в лимане, в устье лимана – с камбалой и корюшкой. Пищевое сходство с остальными видами рыб было низким, и величина СП изменялась в пределах 0,0–44,1 %.

**Таблица 6.** Пищевое сходство мальмы с другими видами рыб в Микояновском лимане и в устье лимана в 2003 г., % по массе пищевого комка

Месяц	Нерка	Чавыча	Кижуч	Кета	Горбуша	Камбала звездчатая	Корюшка малоротая	Колюшка 3-иглая	Колюшка 9-иглая
	Микояновский лиман								
Май	–	–	–	9,2	0,0	12,5	0,2	12,5	7,5
Июнь	0,0	7,5	8,8	22,2	1,5	15,0	1,5	54,6	9,6
Июль	20,0	62,3	50,2	28,1	–	–	31,4	17,1	–
Устье лимана									
Июль	0,0	39,5	–	44,1	–	63,0	69,1	–	–

Примечание: – нет данных.

У малочисленной молодежи кунджи, отловленной только в лимане, состав пищи в июне 2005 и 2006 гг. был крайне однообразным: в 2005 г. они потребляли в основном имаго насекомых, в 2006 г. – мизид, при этом величина съеденного корма была в два раза выше в 2005 г. (табл. 7).

**Таблица 7.** Состав пищи молодежи кунджи в Микояновском лимане в июне 2005 и 2006 гг., % по массе пищевого комка

Компонент	2005 г.	2006 г.
Веснянки л.	0,1	0,0
Поденки л.	0,0	0,5
Прочие насекомые и.	82,3	0,0
Гаммарусы	0,0	1,5
Мизиды	15,4	91,5
Остатки крабов	0,0	6,1
Детрит	0,0	6,5
Средний индекс наполнения, $\frac{0}{000}$	122,6	67,3

Пищевые отношения кунджи с молодью тихоокеанских лососей и другими видами рыб носили конкурентный характер (табл. 8). Высокая величина СП кунджи отмечена с кижучем (2005 г.), кетой (2006 г.), навагой и дальневосточной широколобкой (2006 г.). С другими видами рыб состав пищи существенно различался, и пищевое сходство было незначительным.

**Таблица 8.** Пищевое сходство кунджи с другими видами рыб в Микояновском лимане в июне 2005 и 2006 гг., % по массе пищевого комка

Год	Кижуч	Кета	Корюшка малоротая	Камбала полярная	Камбала звездчатая	Навага	Дальневосточная широколобка	Колюшка 3-иглая	Колюшка 9-иглая
2005	67,8	–	22,9	–	0,1	2,0	–	19,7	–
2006	–	77,0	31,0	4,2	5,3	93,0	75,0	–	–

Примечание: – нет данных.

Таким образом, характер пищевых отношений молоди мальмы и кунджи с молодью тихоокеанских лососей и другими видами рыб носил конкурентный характер, и более сходное питание у них отмечено в апреле–июне.

**Озеро Большой Виллюй** отнесено к подтипу лагунно-озерных эстуариев и является эстуарием рек Большой и Малый Виллюй (Горин, 2009). Водоем расположен на восточном побережье Камчатки, на берегу Авачинского залива. Эстуарий входит в состав общей устьевой области рек Большой Виллюй и Малый Виллюй, состоит из двух эстуарных водоемов (озера Большой Виллюй и Малый Виллюй), а также водотока, соединяющего эти озера с заливом. Озера мелководные. Глубина в оз. Большой Виллюй в некоторых местах достигает 6–7 м, средняя глубина в летнюю межень – 1,5–2,9 м, в оз. Малый Виллюй соответственно 1–1,5 и 0,5 м. Площадь водной поверхности эстуария – 6,4 км<sup>2</sup>, длина – 6,6 км. С эстуарием сообщаются два пресноводных водоема – озера Пресное и Лиман. В водоеме отмечена стратификация воды по уровню солености. В поверхностных слоях, до глубины 2 м и в прибрежных участках, соленость колеблется в пределах 0–7 ‰, в придонных (ниже 5 м) она достигает 30 ‰. После таяния льда в летний период происходит быстрый прогрев озера, средние температуры воды достигают 9–15 °С, а в отдельные годы на мелководных участках температура может повыситься до 25 °С. В период ледостава температура воды изменяется от 0,2 °С у поверхности до 4 °С – у дна (Введенская, Мешкова, 2004). От Авачинского залива эстуарий отделен песчаной косой-пересыпью шириной от 100 м в дистальной части до 700 м в прикорме.

В оз. Большой Виллюй род *Salvelinus* представлен многочисленной мальмой (проходной и озерно-ручейковой формами) и малочисленной кунджей. На Виллюйском лососевом рыбозаводе (ЛРЗ) в период проведения исследований осуществляли выращивание кеты до состояния сеголетка. По материалам исследований, выполненных в 2001–2002 гг. в оз. Большой Виллюй, проведена оценка степени воздействия гольцов рода *Salvelinus* на заводскую молодь кеты после ее выпуска в данный водоем.

В мае и начале июня мальма и кунджа возле завода попадались единично. У половины особей желудка были пустые, остальные питались в основном гаммарусами, червями, моллюсками, личинками ручейников, икрой сельди и девятииглой колюшкой. В июне, в начале выпуска молоди кеты с ЛРЗ, концентрация этих видов рыб в месте выхода последней в озеро значительно возрастала, изменялся и спектр их питания: в желудках стала преобладать заводская рыба.

Потребление мальмой заводской молоди кеты в период ее выпуска в 2001 г. было постоянно высоким. Она встречалась у большинства рыб (83 %), а среднее количество в одном желудке составляло 7,5 шт. В 2002 г. соответствующие показатели заметно снизились – при частоте встречаемости 59 % в среднем на один желудок приходилось 3,6 экз. этой молоди. Наибольшее количество кеты в одном желудке достигало 39 экз. в 2001 г. и 40 экз. в 2002 г. Мальма проявляла себя как хищник по отношению к молоди кеты при длине 9,4 см. Неводные обловы по озеру в эти годы в период выпуска заводской молоди и миграции ее в морские воды показали, что мальма выедала кету только около завода, в других районах озера она объектом питания не являлась.

Кунджа так же, как и мальма, довольно интенсивно потребляла кету, выпущенную с завода. Доля особей кунджи, в желудках которых была обнаружена молодь кеты, составляла в 2001 г. 78 %, в 2002 г. – 75 %. Максимальное количество рыб в одном желудке в 2001 г. достигало 39 экз. (среднее – 6,0 экз.), в 2002 г. – 38 экз. (среднее – 1,8 экз.). Наименьший размер кунджи, которая потребляла молодь кеты, равнялся 8,3 см. Кету кунджа выедала так же, как и мальма, только около завода, на всей остальной территории озера она питалась мизидами, гаммарусами, личинками ручейников, личинками и имаго хирономид.

На основании проведенных расчетов гольцами рода *Salvelinus* было съедено заводской молоди кеты следующее количество: в 2001 г. мальмой – 107,75 тыс. экз., кунджей – 19,9 тыс. экз.; в 2002 г. мальмой – 5,3 тыс. экз., кунджей – 1,0 тыс. экз. (Смирнов и др., 2004). Ущерб, нанесенный заводской молоди кеты мальмой и кунджей, составил в 2001 г. 14,0 %, в 2002 г. – 0,2 %.

Таким образом, гольцы рода *Salvelinus* выедают молодь лососей только в месте выпуска ее с завода, в других районах озера заводская молодь в желудках хищников не встречалась.

**Река Паратунка** расположена на юго-востоке Камчатки, впадает в Авачинскую губу. Протяженность реки 81 км, из них 62 км протекает на высоте от 0 до 200 м, 13 км – от 201 до 760 м, 6 км – от 761 до 1 000 м.

Водосборная площадь 1 500 км<sup>2</sup> образована 90 притоками длиной менее 10 км и общей протяженностью 142 км. На территории бассейна находится 82 озера общей площадью 7,40 км<sup>2</sup> (Ресурсы..., 1966).

Представителями тихоокеанских лососей в бассейне р. Паратунки являются чавыча, нерка, горбуша, кижуч и кета (естественного и искусственного воспроизводства). Гольцы рода *Salvelinus* представлены мальмой и кунджей: в основном русле реки была отловлена молодь мальмы, а в устье – половозрелые особи – мальма и кунджа. Численность мальмы и кунджи в р. Паратунке, по нашим наблюдениям и мнению некоторых исследователей (Запорожец, Запорожец, 2008), в последние годы значительно сократилась. Размерно-весовые показатели проанализированных рыб представлены в таблице 9.

Молодь мальмы, отловленная 25 апреля, имела среднюю длину тела 14 см. Пищевой спектр состоял из зообентоса и рыб (табл. 10).

**Таблица 9.** Размерно-весовые показатели гольцов рода *Salvelinus* в р. Паратунке в 1987–1988 гг.

Дата сбора	Вид	Нижнее течение			Устье		
		Длина, см	Масса, г	Кол-во, экз.	Длина, см	Масса, г	Кол-во, экз.
1987 г. Апрель	Молодь мальмы	14,0	33,0	10 (10)	–	–	–
Май	Половозрелая мальма	–	–	–	37,2	406,0	25 (4)
1988 г. Май	Половозрелая мальма	–	–	–	44,5	690,0	2
Апрель – май*	Половозрелая кунджа	–	–	–	$\frac{58,8}{32,2}$	$\frac{1700,0}{335,3}$	$\frac{2}{17}$ (100) (47)

Примечание: \* – над чертой данные за апрель, под чертой – за май, в скобках – пустые желудки, %; – данные отсутствуют.

**Таблица 10.** Состав пищи у гольцов рода *Salvelinus* в р. Паратунке в 1987–1988 гг.

Компонент	Нижнее течение		Устье					
	Молодь мальмы		Половозрелая мальма				Половозрелая кунджа	
	25 апреля 1987 г.		5 мая 1987 г.		18 мая 1988 г.			
	1	2	1	2	1	2	1	2
Хирономиды личинки	89	126,4	0	0,0	50	6,0	6	0,1
Хирономиды куколки	100	28,7	4	+	50	7,0	12	0,1
Хирономиды имаго	33	0,3	4	0,3	0	0,0	6	+
Ручейники личинки	33	0,7	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Веснянки личинки	11	0,1	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Бокоплавцы	22	0,6	83	115,7	50	14,0	6	+
Мизиды	0,0	0,0	71	51,2	0	0,0	12	0,7
Лямпропсы	0,0	0,0	67	1830,2	0	0,0	0	0,0
Клещи	22	2,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Нематоды	44	1,3	42	22,4	0	0,0	6	+
Рыба	78	1,7	17	0,0	50	1,5	35	1,8
Растительные остатки	11	0,0	21	–	0	0,0	6	0,0
Прочие*	0,0	0,0	12	0,2	0	0,0	6	0,1

Примечание: 1 – частота встречаемости, %; 2 – кол-во, экз., + – менее 0,1 %, \* – личинки и имаго прочих насекомых.

Среди бентосных организмов наибольшее значение имели комары-звонцы на разных стадиях метаморфоза. Особенно многочисленными были личинки (в среднем на один желудок приходилось 126,4 экз.), представленные 11 видами – *P. gr. nivosa*, *P. orientalis*, *D. cultriger*, *E. longicalcar*, *Diamesa thienemanni*, *Diamesa tsutsue*, *Orthocladius rivicola*, *Cricotopus algarum*, *Odontomesa fulva*, *Trissocladius potamophilus*, *Synorthocladius semivirens*. По численности преобладали *D. cultriger* (62,9 экз.), *O. fulva* (22,0 экз.) и *O. rivicola* (20 экз.). Проведенные исследования в 1998–2002 гг. (Введенская и др., 2003) выявили, что основу пищевого спектра во время ската составляют личинки хирономид, как у кеты (73,0–100,0 % от массы пищевого комка), так и горбуши (83,2–94,6 %). Из этого следует, что питание молоди мальмы и тихоокеанских лососей (кеты и горбуши) имеет сходный характер.

Очень часто встречалась в желудках мальмы рыба длиной до 3,2 см – личинки горбуши и кеты, но количество их было невелико, в среднем, соответственно, равнялось 1,1 и 0,6 экз.

В питании половозрелых кунджи и мальмы состав организмов отличался и, кроме того, имелись различия по годам. Так, в первой декаде мая 1987 г. мальма питалась в основном рачками – мизидами, бокоплавами и лялпротсами, которые чаще других организмов встречались в желудках. Особенно большую численность имели лялпротсы. Рыбная пища состояла из личинок горбуши, кеты и кижуча, которые встречались довольно редко, соответственно 8, 8, 4 %, и их количество в среднем на один желудок составляло 0,08, 0,12 и 1,08 экз. Максимально встреченное количество молоди лососей – 27 экз. – принадлежало кете. Во второй декаде мая 1988 г. в желудках мальмы бентосные беспозвоночные были представлены немногочисленными личинками и куколками комаров-звонцов, бокоплавами и личинками кеты. У кунджи в апреле желудки оказались пустыми, а в мае почти половина отловленных особей (53 %) питалась и пища состояла из бентосных беспозвоночных и рыбы. Насекомые и рачки встречались очень редко и в небольших количествах, тогда как встречаемость кунджи составила 35 %. Среди рыб чаще (30 %) встречался минтай длиной 8–14 см, в среднем в количестве 1 экз. Молодь лососевых была обнаружена у 12 % особей, их количество в среднем достигало 0,7 экз., максимальное – 10 экз. Очень редко (6 %) и в единичных экземплярах попадалась песчанка.

Исходя из вышеизложенного, следует, что пищевые отношения молоди и половозрелых гольцов рода *Salvelinus* с тихоокеанскими лососями во время ската в нижнем течении и в устье реки имеют конкурентный характер и отношения хищник – жертва. Влияние гольцов рода *Salvelinus* как хищников в р. Паратунке на тихоокеанских лососей невысокое из-за низкой интенсивности потребления жертв и малочисленности мальмы и кунджи.

**Озеро Дальнее** расположено в бассейне р. Паратунки. Озеро имеет продолговатую форму. Основные морфометрические показатели: длина 2,51 км, средняя ширина 0,54 км, длина береговой линии 6,1 км, площадь озера 1,36 км<sup>2</sup>, максимальная глубина 60,0 м, средняя глубина 31,5 м, площадь бассейна 11,3 км<sup>2</sup> (Крогиус и др., 1987).

Гольцы рода *Salvelinus* в озере представлены озерно-речной и проходной формами мальмы и узкоэндемичным жилым видом, который в 1993 г. был назван М. К. Глубоковским (1995) в честь Ф. В. Крогиус – *Salvelinus krogiusae*. Голец Крогиус включен в Красную книгу Севера Дальнего Востока России (Черешнев, 1998). Размерно-весовые показатели мальмы и гольца Крогиус, отловленных в озере, имели существенные различия (табл. 11). Максимальная длина жилого гольца составила 54 см, мальмы – 33,5 см (по устным сообщениям С. И. Куренкова, Е. В. Черненко и И. Н. Иванченко, встречались экземпляры длиной более 60 см и массой до 5 кг). Нерест у жилых гольцов в основном приходился на октябрь – декабрь, соотношение полов несколько сдвинуто в сторону самок (54,6 %). У проходной мальмы нерест ограничен двумя месяцами – сентябрем и октябрём и преобладание самок (3:1) более значительно, чем у жилых гольцов.

В питании жилой мальмы основными кормовыми организмами являлись хирономиды на стадии личинки и куколки, гаммарусы и рыба. Хирономиды встречались практически в течение всего года, и самыми массовыми были *P. orientalis*. В некоторые месяцы мальма потребляла исключительно личинок ручейников разных видов и моллюсков (табл. 12). Рыба в ее пищевом спектре имела не очень большое значение, но в некоторые месяцы она встречалась у всех проанализированных особей (табл. 13).

Среди жертв чаще встречалась трехиглая колюшка жилой формы длиной 2,1–8,0 см, и в среднем на один желудок приходилось от 0,1 до 11,3 экз. Девятииглую колюшку жилая мальма потребляла не так интенсивно, как трехиглую, количество ее в желудках было значительно меньше (0,3–6,7 экз.), и длина их также отличалась меньшими размерами (1,7–6,6 см). Молодь нерки была обнаружена только в июне 1982 г. у всех трех отловленных экземпляров мальмы. Общее количество жертв в их желудках составило 27 экз., а их средняя длина равнялась 10,1 см.

Питание проходной мальмы в озере имело свои отличительные особенности, которые определялись в основном биотическим фактором (табл. 14). В пищевом спектре основное значение имели некоторые группы зообентоса и икра нерки. Рыба в пище мальмы не встречалась. В летние месяцы (июль – август) мальма интенсивно потребляла хирономид исключительно на стадии куколки. Появление в пище икры нерки в июле (21 % от массы пищевого комка) определялось нерестом не-

Таблица 11. Размерно-массовые показатели гольцов рода *Salvelinus* в оз. Дальнем в 1981–1984 гг.

Месяц	Гольц Крогиус				Мальма					
	Озеро		Река		Озеро		Река			
	Длина, см	Масса, г	Кол-во, экз.	Длина, см	Масса, г	Кол-во, экз.	Длина, см	Масса, г	Кол-во, экз.	
Январь	$\frac{36,5-50,0}{41,2}$	$\frac{630,0-1800,0}{943,8}$	8	-	-	-	-	-	-	-
Февраль	$\frac{14,4-43,0}{27,9}$	$\frac{34,7-1250,0}{35,1}$	39	-	-	-	-	-	-	-
Март	$\frac{18,0-27,5}{22,8}$	$\frac{27,7-260,8}{144,1}$	2	-	-	-	$\frac{7,3-16,3}{12,2}$	$\frac{3,0-39,5}{18,5}$	50	-
Апрель	-	-	-	$\frac{13,5-22,0}{17,1}$	$\frac{32,0-117,0}{57,2}$	25	-	-	-	-
Июнь	$\frac{18,5-54,0}{25,4}$	$\frac{870,0-2070,0}{1313,8}$	23	$\frac{14,0-31,5}{22,2}$	$\frac{28,3-94,8}{60,3}$	30	$\frac{9,2-19,0}{13,3}$	$\frac{8,0-64,5}{27,2}$	20	-
Июль	$\frac{21,0-41,0}{28,6}$	$\frac{89,8-830,0}{334,9}$	39	$\frac{11,4-33,0}{21,8}$	$\frac{16,6-400,0}{119,4}$	400	$\frac{4,3-18,4}{10,7}$	$\frac{0,9-69,5}{20,9}$	13	-
Август	$\frac{20,0-29,2}{24,4}$	$\frac{73,0-337,5}{174,2}$	3	$\frac{11,7-33,5}{23,6}$	$\frac{14,9-290,0}{133,9}$	108	$\frac{5,3-12,0}{7,1}$	$\frac{1,6-15,4}{4,4}$	14	-
Сентябрь	-	-	-	$\frac{10,5-19,0}{15,5}$	$\frac{14,3-66,5}{37,8}$	25	-	-	-	-
Октябрь	-	-	-	$\frac{15,0-25,0}{21,7}$	$\frac{42,0-169,0}{116,7}$	16	-	-	-	-
Ноябрь	$\frac{23,7-38,0}{28,5}$	$\frac{145,0-620,0}{262,0}$	10	$\frac{12,6-24,2}{18,5}$	$\frac{16,3-144,0}{68,4}$	8	$\frac{7,1-18,0}{9,6}$	$\frac{2,9-48,5}{11,4}$	10	-
Декабрь	$\frac{23,0-28,0}{25,5}$	$\frac{152,0-230,0}{196,2}$	4	$\frac{10,5-24,5}{17,4}$	$\frac{11,0-172,0}{77,7}$	11	-	-	-	-

Примечание: над чертой пределы колебаний, под чертой среднее значение, – отсутствие данных.

Таблица 12. Состав птиц гольца Крогиус в оз. Дальнем в 1981–1984 гг.

Компонент	1981 г.						1982 г.						1983 г.						1984 г.									
	Июль		Ноябрь		Декабрь		Февраль		Март		Июнь		Июль		Ноябрь		Февраль		Июль		Август		Май		Октябрь			
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2		
Хирономиды л.	62	11,2	83	22,9	50	0,8	35	10,2	50	17,5	33	0,2	33	1,8	0	0,0	0	0,0	60	42,6	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Хирономиды к.	62	284,4	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	33	0,8	0	0,0	0	0,0	80	200,4	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Хирономиды и.	0	0,0	0	0,0	0	0,0	5	+	0	0,0	0	0,0	17	0,2	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Ручейники л.	6	+	50	0,6	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	17	0,2	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	100	17,1
Жуки л.	5	+	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	20	0,2	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Насекомые и.	6	+	0	0,0	0	0,0	10	+	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Гаммарусы	38	15,7	100	57,8	75	33,5	60	9,7	50	1,5	33	2,0	58	26,9	100	10,0	25	4,7	0	0,0	0	0,0	100	206,0	0	0,0	0	0,0
Моллюски	19	0,6	0	0,0	0	0,0	5	0,1	0	0,0	0	0,0	25	4,5	100	0,5	0	0,0	0	0,0	0	0,0	100	3,0	0	0,0	0	0,0
Клещи	25	1,8	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	40	0,6	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Нематоды	19	2,3	33	0,2	0	0,0	5	+	0	0,0	0	0,0	42	2,6	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Олигохеты	0	0,0	0	0,0	0	0,0	5	+	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	38	0,4	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Икра колюшки	6	31,4	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	33	3,3	50	17,8	0	0,0	0	0,0	20	1,8	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Рыба	38	3,5	18	0,2	0	0,0	25	0,6	50	0,5	100	9,0	17	0,8	0	0,0	62	11,3	40	4,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	100	9,0
Растительные остатки	44	-	33	-	25	-	45	-	50	-	68	-	68	-	100	-	0	-	40	-	100	-	100	-	100	-	0	-

Примечание: 1 – частота встречаемости, %; 2 – количество организмов в одном желудке, экз.; + – менее 0,1 экз.; л. – личинки; к. – куколки; и. – имаго.

Таблица 13. Значение рыбы в пище гольца Крогиус в оз. Дальнем в 1981–1984 гг.

Год	Месяц	Компонент		Частота встречаемости, %	Среднее кол-во на один желудок, экз.
		Вид	Длина, см		
1981 г.	Июль	Колюшка 3-иглая	$\frac{5,3-7,5}{6,4}$	10	0,1
		Колюшка 9-иглая	$\frac{2,7-6,6}{4,5}$	24	4,6
	Ноябрь	Колюшка 3-иглая	–	100	0,2
1982 г.	Февраль	Колюшка 3-иглая	$\frac{2,5-4,3}{3,2}$	10	0,4
		Колюшка 9-иглая	1,7	7	0,3
	Март	Колюшка 9-иглая	–	50	0,5
	Июнь	Колюшка 3-иглая	$\frac{4,8-6,0}{5,2}$	67	1,3
		Колюшка 9-иглая	$\frac{1,8-5,0}{3,8}$	67	6,7
		Нерка	$\frac{9,5-11,0}{10,1}$	33	1,0
	Июль	Колюшка 3-иглая	$\frac{3,5-5,8}{4,3}$	15	1,2
1983 г.	Февраль	Колюшка 3-иглая	$\frac{5,0-8,0}{2,7}$	56	11,3
	Июль	Колюшка 3-иглая	2,5	40	4,0
1984 г.	Октябрь	Колюшка 3-иглая	$\frac{2,1-6,6}{2,3}$	100	9,0

Примечание: над чертой пределы колебаний, под чертой среднее значение, – отсутствие данных.

многочисленной весенней расы нерки, а преобладание икры в августе (86,8 %) и сентябре (62,1 %) – нерестом многочисленной летней расы. В осенние, зимние и весенние месяцы мальма питалась в большей степени гаммарусами (*Gammarus lacustris*) и личинками ручейников (численно преобладали *Mystacides bifidus*). Большую долю в пищевом комке иногда образовывали растительные остатки (до 71,1 %), присутствие их в желудках определялось не избирательностью, а случайным попаданием при потреблении мальмой моллюсков.

Современные исследования в озере были проведены (спустя 39 лет) в июне – июле 2013 г. В улове встречалась мальма длиной 14,7–32,1 см, массой 37,5–400 г (рис. 2). Соотношение полов близко 1:1, стадия зрелости половых продуктов была различной: I – 12 %, I–II – 2 %, II – 55 %, II–III – 19 %, III – 9 %, III–IV – 1 %, IV – 2 %. Результаты исследования содержимого желудков мальмы представлены в таблице 15. Наибольшая доля в пищевом комке принадлежала личинкам ручейников, на их долю приходилось от 92,2 до 99,8 %. Среди ручейников, как и в 80-е гг. прошлого века, доминировали личинки

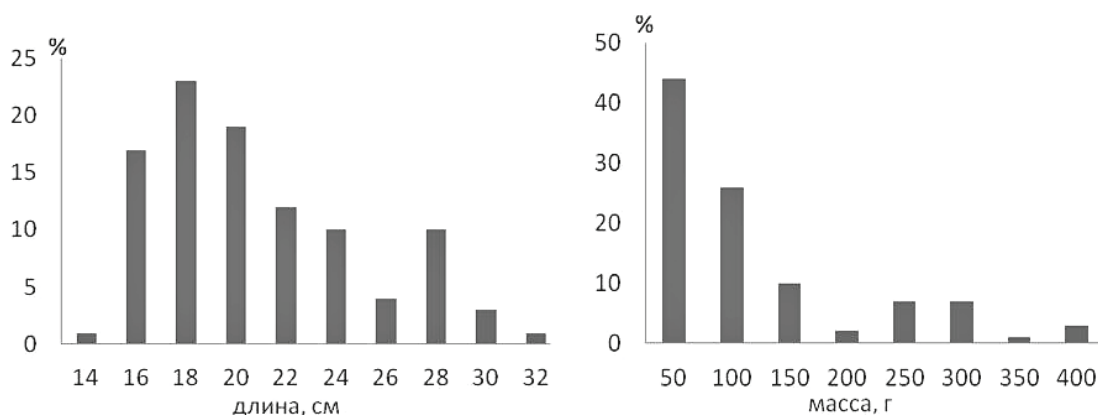


Рис. 2. Размерно-весовые показатели мальмы в июне–июле 2013 г. в оз. Дальнем

Таблица 14. Состав пищи проходной мальмы в оз. Дальнем в 1981–1984 гг., % по массе пищевого комка

Компонент	1981 г.						1982 г.						1983 г.			1984 г.			
	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь	Апрель	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Ноябрь	Декабрь	Февраль	Июль	Май	Июль	Август	Октябрь
Хирономиды л.	0,8	+	+	0,0	0,2	5,6	0,6	0,4	+	+	0,9	0,0	3,6	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
Хирономиды к.	61,8	+	+	0,0	0,0	0,0	0,0	7,6	0,3	52,6	1,8	0,0	0,0	0,0	29,5	0,0	66,7	0,0	0,0
Хирономиды и.	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	+	+	2,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
Ручейники л.	5,4	+	21,6	94,7	59,8	0,0	85,4	55,8	22,8	0,0	2,6	96,8	9,1	0,0	39,8	0,0	0,0	0,0	89,3
Ручейники к.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	2,6	+	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Поденки л.	+	+	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	+	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Насекомые и.	1,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,2	21,1	0,0	0,0	0,0	0,0	+	0,0	0,0	0,0	0,0
Гаммарусы	2,4	0,0	0,0	0,0	0,0	91,4	3,7	0,0	12,3	10,5	0,0	0,0	14,6	100,0	1,6	100,0	0,0	0,0	1,4
Моллюски	19,3	28,9	0,0	4,6	0,1	0,0	0,3	22,1	21,9	0,0	0,0	2,1	1,8	0,0	17,9	0,0	0,0	0,0	5,3
Икра колошки	1,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	0,0	0,0	0,0	0,0
Икра нерки	1,1	+	67,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	19,4	0,0	62,1	0,0	0,0	0,0	+	0,0	0,0	86,8	0,0
Растительные остатки	5,5	71,1	9,7	0,7	39,9	3,0	10,0	11,6	15,4	10,5	31,7	1,1	70,9	0,0	9,6	0,0	33,3	2,7	4,0
Прочие	0,0	0,0	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	2,3	1,7	0,0	0,9	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	10,5	0,0

Примечание: + – менее 0,1 %.



*M. bifidus*. Потребление пищи в исследованный период было довольно высокое, индексы наполнения у некоторых гольцов достигали 872,6 ‰, при средних значениях от 256,2 до 387,3 ‰. Рыбы с пустыми желудками не встречались.

Таблица 15. Состав пищи проходной мальмы в оз. Дальнем в июне–июле 2013 г., % от массы пищевого комка

Компонент	30 июня	4 июля	8 июля	11 июля
Хирономиды личинки	+	0,0	0,1	0,9
Хирономиды куколки	+	0,0	0,0	0,1
Хирономиды имаго	0,0	0,0	0,0	0,5
Ручейники личинки	92,2	99,8	97,1	96,9
Долгоножки личинки	+	0,0	0,0	0,0
Имаго наземных насекомых	0,0	0,0	0,6	0,3
Гаммарусы	0,6	0,0	0,0	0,0
Клещи	+	0,0	0,0	0,0
Икра колюшки	0,1	0,0	0,0	1,3
Моллюски двустворчатые	3,3	0,0	1,7	0,0
Моллюски брюхоногие	0,4	0,2	0,0	0,0
Растительные остатки, детрит	3,4	0,0	0,5	0,0
Средний индекс наполнения, ‰	256,2	368,3	310,3	387,3
Максимальный индекс наполнения, ‰	872,6	–	486,6	627,1

Примечание: + – менее 0,1 %.

Река Дальняя является местом обитания молоди мальмы. Кормовыми объектами у нее являются бентосные беспозвоночные, среди которых наибольшее значение имеют насекомые на разных стадиях развития (табл. 16). Ручейники представлены в основном *M. bifidus*, *Apatania stigmatella*, *Agraylea multipunctata*, поденки – *Baetis* sp., веснянки – *Arcynopteryx altaica*, хирономиды – *P. orientalis*, моллюски – *Valvata sibirica*, гаммарусы – *G. lacustris*. В летние месяцы (в июне и июле) состав пищи был наиболее разнообразным, но при этом отмечена элективность у мальмы по отношению к некоторым группам личинок амфибиотических насекомых. В августе состав компонентов в пище в некоторые годы отличался разнообразием или заметно сокращался – до трех групп. Наибольшая масса в желудках принадлежала куколкам хирономид и растительным остаткам. В осеннее время (ноябрь) молодь мальмы питалась личинками жуков, весной (март, май) пищевой спектр заметно расширился, и в пище доминировали личинки поденок, жуков и гам-

Таблица 16. Состав пищи молоди мальмы в р. Дальней в 1981–1984 гг., % по массе пищевого комка

Компонент	1981 г.	1982 г.						1983 г.		1984 г.			
	Август	Март	Май	Июнь	Июль	Август	Ноябрь	Июнь	Июль	Март	Июнь	Июль	Август
Хирономиды л.	7,7	1,0	5,9	9,1	41,7	8,7	+	1,7	0,0	2,5	2,1	3,6	0,0
Хирономиды к.	+	0,4	3,1	2,6	8,3	+	0,0	+	0,0	0,0	9,1	0,0	64,3
Ручейники л.	0,0	14,5	2,8	32,3	0,0	17,4	4,8	16,7	0,0	7,7	16,8	38,4	28,6
Ручейники к.	0,0	0,0	0,0	0,9	16,7	+	0,0	40,0	100,0	0,0	0,0	2,0	0,0
Ручейники и.	0,0	0,0	0,0	0,0	16,7	+	0,0	0,0	0,0	0,0	0,7	26,0	0,0
Поденки л.	0,0	5,0	52,8	6,3	8,3	19,6	0,0	1,7	0,0	+	7,0	10,6	0,0
Веснянки л.	0,0	2,1	1,7	0,3	0,0	+	0,0	0,0	0,0	13,9	0,0	0,0	0,0
Жуки л.	0,0	26,2	3,1	20,9	0,0	8,7	71,4	1,6	0,0	4,8	3,1	7,4	0,0
Насекомые и.	0,0	0,0	+	0,3	8,3	2,1	0,0	+	0,0	0,0	32,2	0,0	0,0
Гаммарусы	0,0	0,0	0,8	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	59,6	0,0	0,0	0,0
Моллюски	0,0	0,0	+	16,6	0,0	2,1	0,0	1,6	0,0	0,0	8,4	3,7	0,0
Растительные остатки	92,3	50,8	29,8	10,5	0,0	41,4	23,8	36,7	0,0	11,5	20,6	8,3	7,1

Примечание: + – менее 0,1 %.

марусы. Кроме перечисленных организмов всегда в желудках встречались растительные остатки, и их доля от всего пищевого комка составляла от 11,5 до 50,8 %. Рыба в питании молоди мальмы не обнаружена.

В июле 2013 г. в пище мальмы, обитающей в реке, так же, как и в предыдущие годы, рыба не обнаружена. Основными компонентами питания были личинки ручейников, комары-звонцы (личинки и куколки), икра нерки и растительные остатки. Средние индексы наполнения изменялись в пределах 131,0–603,4 ‰, а максимальное значение достигало 857,9 ‰. Пищевые отношения молоди мальмы, кижуча и нерки носили конкурентный характер (табл. 17).

Таблица 17. Состав пищи молоди рыб в р. Дальней в июне–июле 2013 г., % от массы пищевого комка

Компонент	1 августа		6 июля		8 июля		
	Кижуч	Мальма	Кижуч	Мальма	Кижуч	Нерка	Мальма
Хирономиды личинки	3,2	0,6	0,8	1,9	0,1	0,6	27,3
Хирономиды куколки	1,9	0,3	0,3	0,6	0,5	0,6	10,9
Хирономиды имаго	4,6	0,0	4,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Поденки личинки	0,5	0,0	0,9	1,0	0,0	0,0	0,0
Ручейники личинки	1,5	18,1	0,0	68,0	0,9	0,6	9,1
Бабочки личинки	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0
Веснянки личинки	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Болотницы личинки	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
Долгоножки личинки	0,0	0,0	0,0	0,0	38,3	0,0	0,0
Мокрецы личинки	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
Имаго наземных насекомых	11,5	0,6	40,0	5,1	23,6	80,3	0,0
Дождевые черви	0,0	0,0	29,2	7,1	36,2	0,0	0,0
Мермитиды	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0
Гаммарусы	5,3	0,0	13,2	0,0	0,0	17,9	0,0
Моллюски, кладки	0,0	0,0	0,0	3,9	0,0	0,0	0,0
Икра нерки	70,2	78,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Растительные остатки, детрит	0,0	1,8	10,8	9,1	0,2	0,0	52,7

Подводя итог проведенным исследованиям, можно заключить, что пищевые отношения проходной и жилой мальмы в озере с молодью нерки имеют нейтральный характер, т. к. мальма потребляет бентосные организмы, а молодь нерки – планктон, в основном рачков – дафний и циклопов. Отношения хищник – жертва существуют, но проявляются довольно редко. В реке пищевые отношения между молодью мальмы и молодью тихоокеанских лососей – кижучем и неркой чаще были нейтральными или имели конкурентный характер, и общими объектами питания у них являлись имаго насекомых и икра нерки.

**Озеро Ближнее** расположено в бассейне р. Паратунки. Оно вытянуто в широтном направлении, с севера и с юга берега гористые, восточное и западное побережья низменные. Длина – 4,55 км, средняя ширина – 0,76 км, средняя глубина – 15,7 м, максимальная глубина – 37 м, площадь – 3,51 км<sup>2</sup>. Питание озера в основном грунтовое; небольшие ручьи, стекающие в озеро с гор, дают менее половины общего стока (Куренков, 2005). Ихтиофауна состоит из нерки, кижуча, мальмы, миноги, трех- и девятииглой колюшек. Мальма обитает в озере и в реке. В озере мальма была отловлена в июле 1982 г., в реке – в октябре 1983 г. Размеры мальмы изменялись в пределах 13,8–23,0 см, средняя длина составляла 17,4 см. Половозрелые особи с V стадией зрелости половых продуктов встречались при длине 14,8 см, и их доля от всех рыб составляла 31,2 %. Нерест проходил в летние месяцы. Соотношение полов близко 1:1.

В летнее время пищевой спектр мальмы в озере состоял из имаго различных насекомых (41,8 % от массы пищевого комка, в том числе комаров-звонцов 23,7 %), личинок ручейников (28,0 %) и моллюсков (23,7 %). Потребление пищи было очень низким (средний индекс наполнения составлял 27,7 ‰), и половина рыб не питалась. Столь незначительное потребление корма в июле, видимо, связано с процессом нереста. В осеннее время в реке мальма питалась исключительно личинками ручейников, они встречались у всех исследованных рыб, и величина индекса наполнения желудков равнялась 203,0 ‰. Видовое разнообразие массовых бентосных пищевых компонентов – ручейников и моллюсков не отличалось разнообразием. Они были представлены по одному виду: моллюски *Valvata sibirica*, ручейники в озере – *M. bifidus*, в реке – *Limnophilus rhombicus*. Рыбу мальма в большом количестве, видимо, не потребляет. Зараженность плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. не отмечена.

Из небольшого по объему представленного материала следует, что пищевые взаимоотношения в озере между мальмой и молодь нерки отсутствуют, а с кижучем, возможно, имеют конкурентный характер. Отношения хищник – жертва не отмечены.

**Озеро Кроноцкое** расположено на восточном побережье, в 2 250 км северо-восточнее г. Петропавловска-Камчатского на высоте 370 м над ур. м. Озеро имеет следующие характеристики: длина – 29 км, наибольшая ширина – 18 км, максимальная глубина – 128 м, средняя глубина – 51,2 м. Общая площадь водосбора – 2 330 км<sup>2</sup>, площадь зеркала – 245 км<sup>2</sup>, абсолютная высота озера – 372 м. Из озера вытекает одноименная река и впадает в Кроноцкий залив. Длина водотока 40 км, из них 32 км протекает в высотной зоне 0–200 м, 8 км – 201–500 м. Площадь водосбора 2 980 км<sup>2</sup>. Количество притоков длиной менее 10 км – 36 общей длиной 131 км. На водосборе 60 озер общей площадью 248 км<sup>2</sup> (Ресурсы..., 1966). Обитание в озере трех видов гольцов рода *Salvelinus*: белого *S. albus*, носатого *S. Schmidt* и длинноголового *S. kronocius* подтверждено генетическими, морфометрическими и краниологическими исследованиями (Викторовский, 1975, 1978; Викторовский, Глубоковский, 1977; Глубоковский, 1995). Белый голец – эндемичный вид, обитающий только в водоемах Восточной Камчатки: в бассейне р. Камчатки (нижнее течение реки, оз. Азабачье) и в оз. Кроноцком; носатый и длинноголовый – узкобореальные эндемики, представленные единственными популяциями, обитающими в оз. Кроноцком.

Белый голец в озере встречался в возрасте 18+ лет, достигая максимальной длины 90 см и массы тела около 5,5 кг (Введенская, 1983). При анализе размерно-массовых характеристик в 1979 г. эти показатели не были учтены, т. к. таких рыб удалось отловить только в 1980 г. Линейный рост белого гольца характеризуется значительной вариабельностью, что демонстрируется как эмпирическими данными, так и кривой обратного вычисления темпа роста (табл. 18, рис. 3, 4).

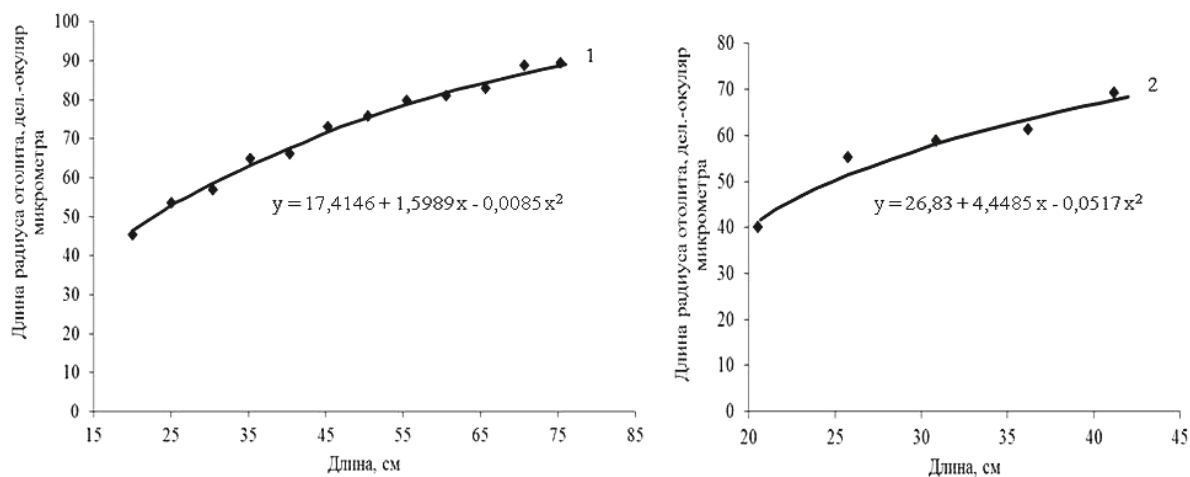


Рис. 3. Зависимость между длиной тела и размерами отолитов у белого (1) и носатого (2) гольцов

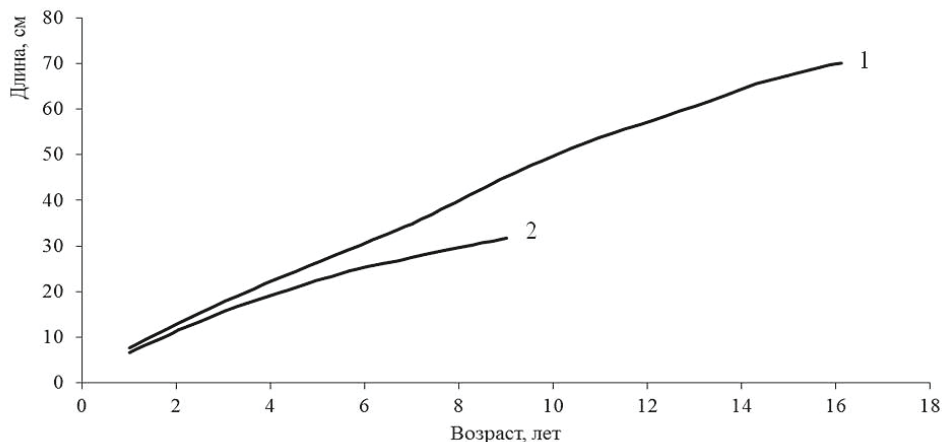


Рис. 4. Темп роста белого (1) и носатого (2) гольцов

Отмечены значительные различия между минимальными и максимальными размерами рыб в каждой возрастной группе, достигающие в отдельных случаях 30 см и более. Данный факт свидетельствует о сложной популяционной структуре белого гольца и в некоторой степени подтверждает сделанное в 1979 г. С. И. Куренковым в годовом отчете «Предварительные данные о роли гольцов в экосистеме Кроноцкого озера» предположение о существовании у этого вида трофических группировок.

Рост белого гольца в онтогенезе имел неравномерный характер (рис. 5). В первые годы жизни у белого гольца наблюдается равномерное уменьшение приростов длины, и, вероятно, небольшие приросты связаны с первым нерестом, что вполне подтверждается анализом уловов. Половозрелые рыбы впервые встречаются в возрасте 6+, при длине рыб около 30 см. Общеизвестно (Мина, Клевезаль, 1976), что после нереста рыбы, как правило, приступают к интенсивному питанию, к моменту же созревания половых продуктов линейный рост приостанавливается и цикличность изменения роста, связанная с нерестом, продолжается до самой смерти. У белого гольца резкое увеличение годовых приростов наблюдается в возрасте 7+–10+ лет. Нерест рыб в этом возрасте существенно не влияет на величину приростов. Видимо, здесь на рост рыб действуют другие факторы, одним из которых может быть переход на хищничество. Рост массы белого гольца подтверждает выдвинутое предположение о переходе его на хищничество в этом возрасте (рис. 6). В последующие годы, когда он полностью переходит на питание рыбой, рост его равномерный и наименьшие приросты приходятся на последние годы жизни.

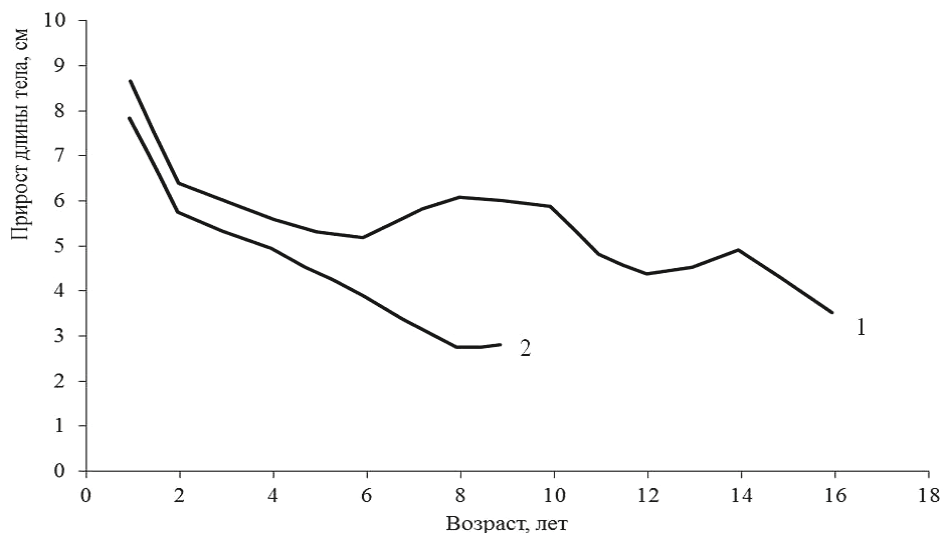


Рис. 5. Годовые приросты у белого (1) и носатого (2) гольцов

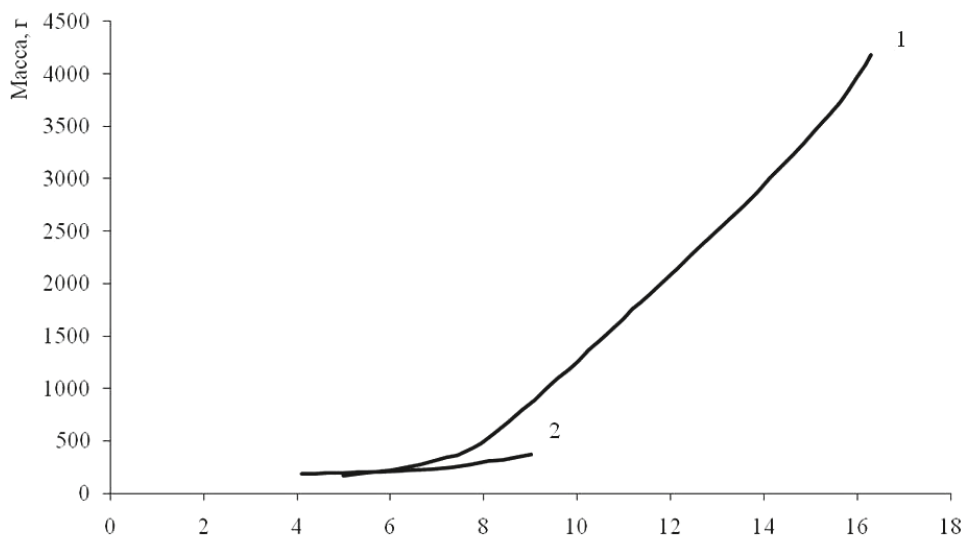


Рис. 6. Эмпирическая кривая весового роста у белого (1) и носатого (2) гольцов

Таблица 18. Линейный рост белого гольца, см (эмпирические данные)

Пол	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	15+	16+
Самки	24,3	18,0–30,0 26,6	23,5–32,5 29,0	24,0–27,0 31,3	28,0–48,0 38,1	30,5–64,5 43,9	29,0–62,0 51,4	41,0–67,0 56,3	52,0–67,0 59,8	54,0–65,5 61,2	68,0–73,0 70,0	–	–
Самцы	–	25,5–29,5 27,0	24,5–34,5 28,6	26,5–42,0 31,9	25,5–57,0 36,9	32,0–63,0 46,1	33,0–66,0 55,4	48,0–68,0 58,3	54,5–73,0 64,5	54,5–69,0 62,6	60,0–74,0 68,6	–	72,0
Оба пола	–	26,7	28,6	31,6	37,6	45,1	53,5	57,3	61,5	62,3	68,9	–	–

Примечание: над чертой пределы колебаний, под чертой среднее значение, – отсутствие данных.

Таблица 19. Возрастной состав в уловах белого гольца, %

Пол	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	15+	16+
Самки	1,1	4,0	10,2	11,3	14,1	16,4	11,3	15,2	11,3	3,4	1,7	–	–
Самцы	–	2,5	10,0	12,6	17,0	9,4	16,4	14,5	8,2	5,7	3,1	–	0,6
Оба пола	0,6	3,3	10,1	11,9	15,5	13,0	13,7	14,9	9,8	4,5	2,4	–	0,3

Зависимость между длиной и массой выражается кривой, описанной уравнением параболы второго порядка:  $y = 285,24 - 33,27x + 1,08x^2$ . Эта зависимость имеет равномерный характер (рис. 7).

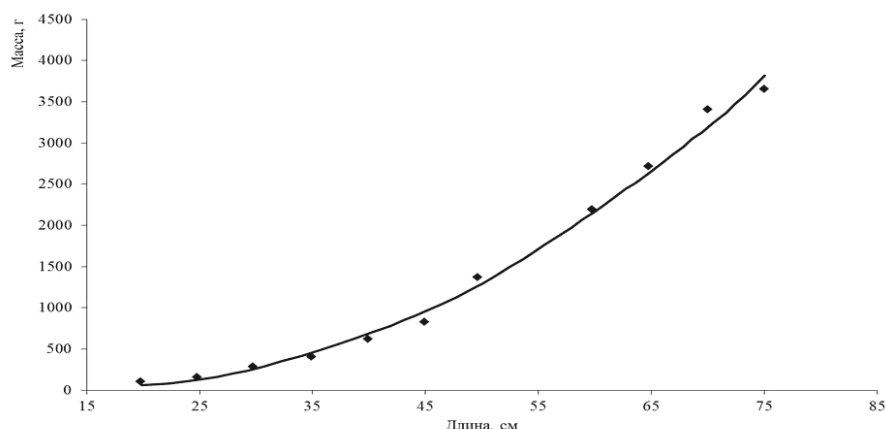


Рис. 7. Зависимость между длиной тела и массой у белого гольца

Состав в уловах представлен особями в возрасте 4+–16+ лет, преобладали рыбы возрастных групп 8+–11+ (табл. 19).

Половая зрелость, как уже отмечали выше, наступает в возрасте 6+ лет (рис. 8). Нерест белого гольца приходится на конец лета и осень, а, возможно, продолжается и в декабре, т. к. половина отловленных особей в ноябре имели половые продукты на стадии IV–V. Рыбы, готовые к нересту, начинают встречаться в августе, и к ноябрю их доля постепенно возрастает (рис. 9). Нерест неежегодный.

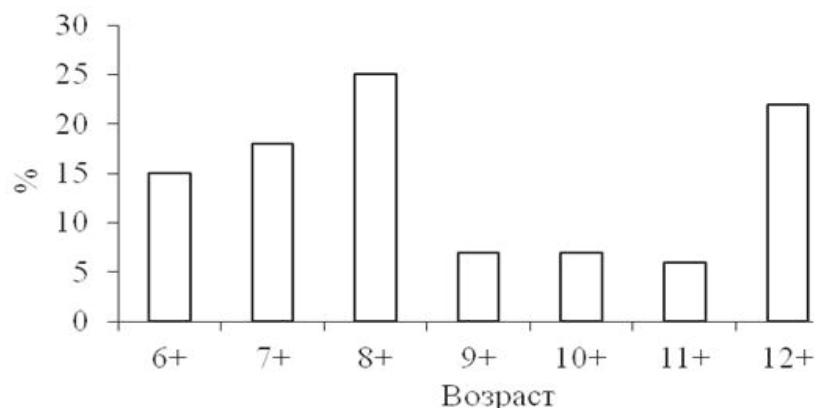


Рис. 8. Встречаемость белого гольца с IV–V стадией зрелости половых продуктов

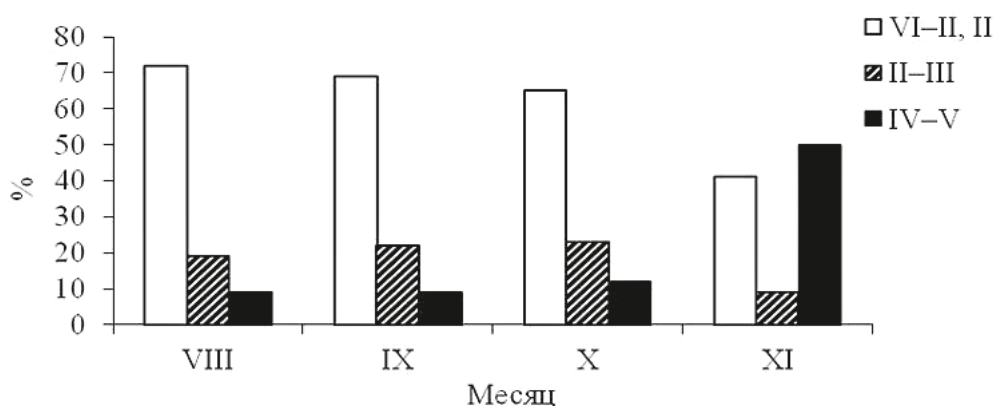


Рис. 9. Частота встречаемости белого гольца с различной стадией зрелости гонад в августе–ноябре

Проведенные исследования питания белых голец выявили следующие особенности. Состав пищи зависит от размеров голец – бентос они потребляют, в основном имея длину до 46 см (табл. 20).

**Таблица 20.** Состав пищи белых голец длиной от 18 до 46 см

Компонент	Размеры рыб, см					
	18,0–26,0		26,1–36,0		36,1–46,0	
	1	2	1	2	1	2
Ручейники л.	15	1,3	17	11,2	38	25,0
Веснянки л.	15	0,7	7	0,1	7	1,0
Хирономиды л.	43	35,4	31	21,3	8	0,1
Хирономиды к.	54	10,2	36	6,0	20	11,1
Насекомые и.	11	+	32	+	49	+
Моллюски	3	+	18	5,4	26	13,0
Гаммарусы	7	1,2	19	2,6	7	0,7
Икра кокани	0	0,0	0	0,0	6	4,9
Рыба	0	0,0	6	+	12	+
Растительные остатки	47	–	31	–	8	–

*Примечание:* 1 – частота встречаемости, %; 2 – кол-во, экз.; + – менее 0,1 экз.; л. – личинки; к. – куколки; и. – имаго.

По частоте встречаемости и количеству кормовых организмов отмечена некоторая особенность. Рыбы длиной 18–26 см предпочитают потреблять личинок и куколок хирономид, у голец длиной 26,1–36,0 см эта пища по-прежнему часто встречается в желудках, но появляются в пищевом спектре более крупные беспозвоночные – личинки ручейников, а в пище рыб длиной 36,1–46,0 см наибольшее значение принадлежит личинкам ручейников, моллюскам и куколкам хирономид. Рыбный корм отмечен у белых голец при длине 26,3 см, а у более крупных особей этот пищевой компонент встречается более часто. Видовую принадлежность рыб из-за сильной перевариваемости определить не удалось.

У белых голец длиной более 46 см рыбная пища является основным объектом питания (табл. 21). Об этом свидетельствуют и данные по зараженности *Diphyllbothrium* sp. – экстенсивность равна 95 % и преобладают средне и сильно зараженные особи. Получить этого паразита белые голец могли только через потребляемую ими рыбу (Коновалов, 1980).

**Таблица 21.** Состав пищи у белых голец длиной от 46,1 до 81,0 см

Компонент	Частота встречаемости, %
Ручейники личинки	3,4
Веснянки личинки	0,7
Хирономиды куколки	3,4
Насекомые имаго	8,2
Моллюски	4,7
Рыба	83,7
Растительные остатки	4,7

Рыбная пища представлена кокани и молодью жилых голец, частота встречаемости соответствует 88 и 12 %. Максимальное количество рыб, обнаруженных в желудках, – 15 экз., но чаще зарегистрировано от одного до трех экземпляров (84,3 %) (рис. 10).

Помимо рыбной пищи крупные голец потребляли амфибиотических насекомых на разных стадиях метаморфоза и моллюсков. У двух голец в желудках отмечены полевки, а у одного – остатки нижней конечности чайки.

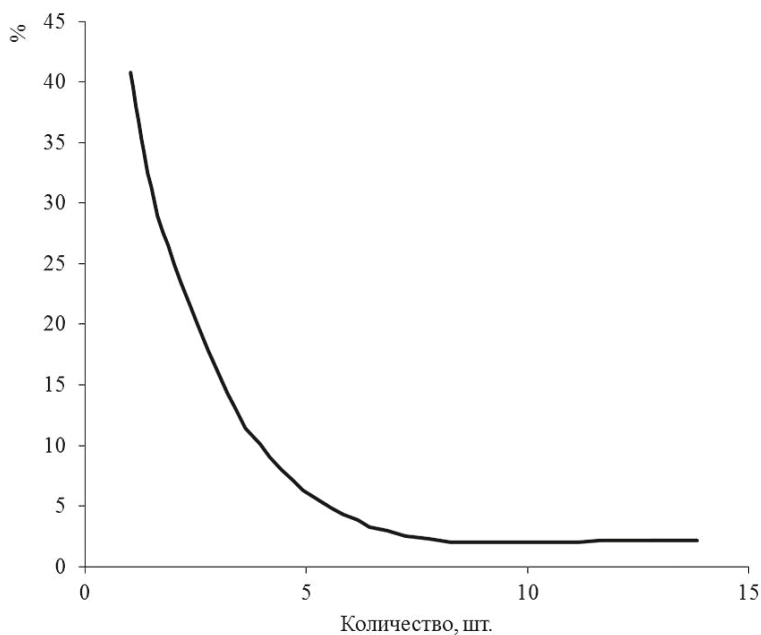
Носатый голец (или голец Шмидта) в отличие от белого голец характеризуется равномерностью линейного роста, без каких-либо заметных колебаний во все годы жизни (рис. 3, 4, табл. 22).

Равномерность роста показывают и осредненные величины годовых приростов (рис. 5). Такую особенность роста у носатых голец, вероятно, можно объяснить относительным постоянством в элективности объектов питания. Подтверждением является весовой рост в зависимости от возраста рыб (рис. 6). Кривая зависимости между длиной и массой тела описывается уравнением параболы второго порядка:  $y = 625,27 - 54,84x + 1,3x^2$ . Эта зависимость продемонстрирована на рисунке 11.

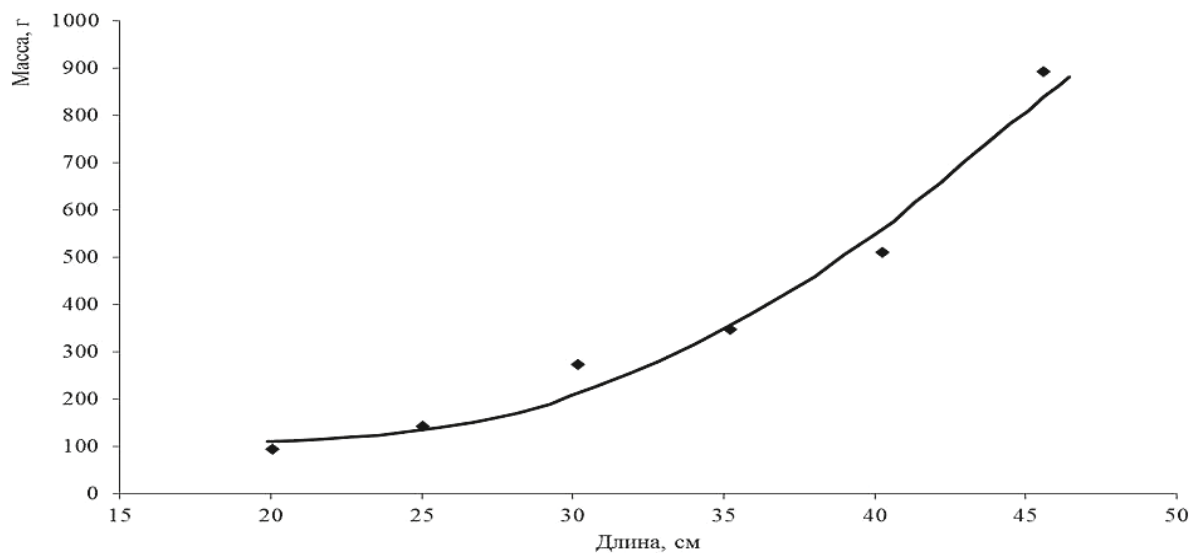
**Таблица 22.** Линейный рост носатых гольцов, см (эмпирические данные)

Пол	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+
Самки	$\frac{25,5-27,5}{26,3}$	$\frac{25,5-35,5}{29,0}$	$\frac{20,5-37,0}{28,2}$	$\frac{25,5-35,5}{29,6}$	$\frac{26,5-41,0}{32,2}$	$\frac{31,0-32,0}{31,5}$	38,5	32,5
Самцы	$\frac{25,0-28,5}{26,5}$	$\frac{17,8-33,0}{27,0}$	$\frac{25,0-33,5}{28,6}$	$\frac{25,0-45,5}{30,8}$	$\frac{25,0-46,0}{31,9}$	$\frac{26,0-43,0}{35,8}$	–	31,5
Оба пола	26,4	28,0	28,4	30,3	32,0	34,6	–	32,0

Примечание: над чертой пределы колебаний, под чертой среднее значение, – отсутствие данных.



**Рис. 10.** Частота встречаемости в зависимости от количества рыб в желудках белого гольца при длине свыше 46 см



**Рис. 11.** Зависимость между длиной и массой тела у носатого гольца

Состав носатых гольцов в уловах представлен возрастными группами 4+–11+ (табл. 23). Наибольшую численность представляют группы 6+–8+, и у этих же рыб отмечены наибольшие различия в соотношении полов, чем у младших и старших рыб.



Таблица 23. Возрастной и половой состав в уловах носатых гольцов, %

Пол	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+
Самки	3,0	12,5	38,2	27,9	14,4	2,0	1,0	1,0
Самцы	3,4	11,0	27,2	32,2	21,2	4,2	–	0,8
Оба пола	3,2	11,6	32,1	30,3	18,1	3,3	0,5	0,9

Примечание: – нет данных.

Носатый голец впервые созревает на шестом году жизни при достижении длины 26–28 см (рис. 12). Приведенная на рисунке 13 частота встречаемости половозрелых рыб с различной стадией зрелости гонад показывает, что особи со стадией зрелости IV–V имели высокую встречаемость дважды – в августе (47 %) и в ноябре (54 %). Это позволяет предположить наличие двух пиков нереста – летнего и осенне-зимнего. Весьма значительна доля рыб со стадией зрелости II и II–III, что свидетельствует о неежегодном нересте.

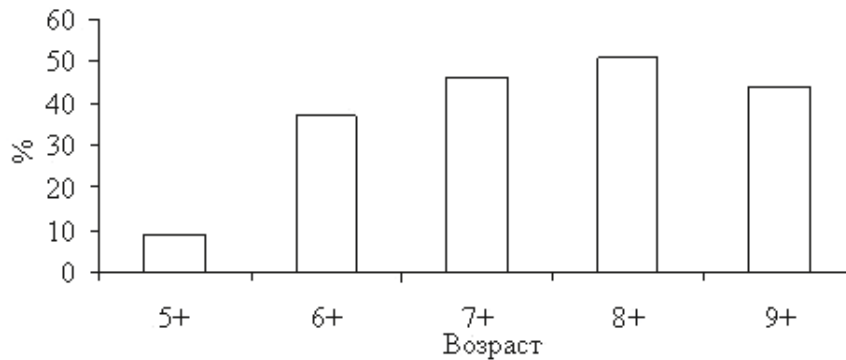


Рис. 12. Встречаемость носатого гольца с IV–V стадией зрелости

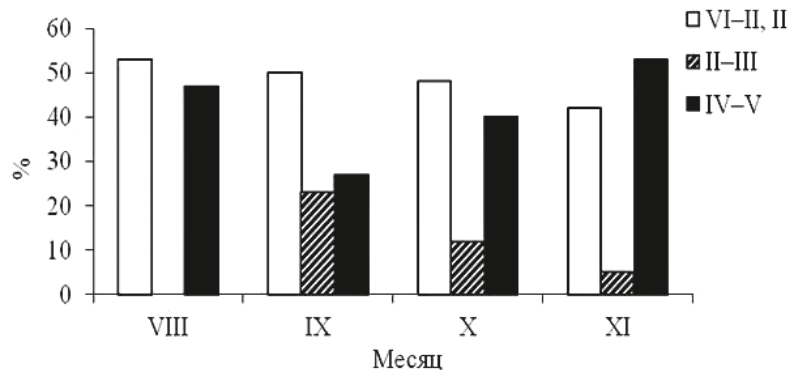


Рис. 13. Частота встречаемости носатого гольца с различной стадией зрелости гонад в августе–ноябре

Питание носатых гольцов характеризуется особенностями, отличающими их от белых гольцов. У первых из них прослеживается четко выраженная пищевая элективность – компонентами питания являются только бентосные беспозвоночные. Это подтверждает и тот факт, что зараженность плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. у носатых гольцов не отмечена. Пищевой спектр состоит в основном из амфибиотических насекомых, гаммарусов и моллюсков (табл. 24).

Избирательность в потреблении кормовых организмов у носатых гольцов разных размеров неоднозначная: самые мелкие особи более интенсивно выедали личинок ручейников, средние – гаммарусов и личинок хирономид, а самые крупные – гаммарусов и личинок ручейников.

Из анализа особенностей питания белых и носатых гольцов следует, что они являются бентофагами до определенных размеров. При достижении длины свыше 46 см у них происходит переход в основном на рыбный корм. Видовой состав некоторых групп беспозвоночных – хирономид и ручейников зависит от размеров потребителей (табл. 25).

Таблица 24. Состав пищи носатых гольцов

Компонент	Размеры рыб, см								
	17,5–26,0			26,1–36,0			36,1–46,0		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Ручейники, л.	35	15,9	66	3	0,2	+	19	2,5	30
Веснянки, л.	17	0,3	7	5	0,4	1	9	1,4	4
Хирономиды, л.	40	17,5	3	70	40,6	33	19	0,4	+
Хирономиды, к.	39	14,2	+	20	8,0	3	45	7,9	0
Мухи, л.	0	0,0	0	4	0,1	1	0	0,0	–
Жуки, л.	0	0,0	0	9	1,0	4	45	2,5	8
Насекомые, и.	32	+	15	3	+	+	36	+	+
Моллюски	28	1,4	3	28	3,0	11	18	+	+
Гаммарусы	11	1,7	3	40	7,9	38	71	16,0	50
Икра кокани	0	0,0	0	3	0,5	+	0	0,0	0
Растительные остатки	28	–	3	35	–	9	30	–	5

Примечание: 1 – частота встречаемости, %; 2 – кол-во экз.; 3 – масса, %; + – менее 0,1 экз. и 0,1 %; л. – личинки; к. – куколки; и. – имаго.

Таблица 25. Значение отдельных видов беспозвоночных в пище белых и носатых гольцов, % по количеству

Вид	Размерные группы					
	I	II	III	I	II	III
	Белый голец			Носатый голец		
Chironomidae						
<i>Pseudodiamesa nivosa</i>	3,4	21,0	11,1	31,0	59,1	100,0
<i>Pagastia orientalis</i>	0,0	0,0	11,1	0,0	+	0,0
<i>Cricotopus algarum</i>	63,1	0,0	11,1	0,0	4,6	0,0
<i>Cricotopus silvestris</i>	+	+	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Sergentia coracina</i>	9,4	1,1	55,6	20,1	23,1	0,0
<i>Protanypus</i> sp.	+	+	0,0	0,3	0,2	0,0
<i>Psectrocladius psilopterus</i>	1,3	4,8	0,0	0,0	+	0,0
<i>P. simulans</i>	0,2	15,0	0,0	0,0	0,7	0,0
<i>Tanytarsus</i> sp.	8,6	20,8	0,0	0,0	+	0,0
<i>Prodiamesa bathyphila</i>	0,0	+	0,0	1,0	2,7	0,0
<i>Prodiamesa olivacea</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	1,3	0,0
<i>Diamesa</i> gr. <i>insignipes</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	+	0,0
<i>Orthocladius consobrinus</i>	1,5	17,6	0,0	0,2	+	0,0
<i>Micropsectra</i> gr. <i>praecox</i>	0,1	0,3	0,0	0,2	+	0,0
<i>Procladius</i> sp. (1)	6,9	0,2	11,1	1,6	0,5	0,0
<i>Procladius</i> sp. (2)	0,0	0,0	0,0	3,5	0,6	0,0
<i>Chironomus plumosus</i>	0,0	0,0	0,0	0,4	3,2	0,0
<i>Microtendipes</i> sp.	0,0	0,1	0,0	0,0	1,8	0,0
<i>Microtendipes</i> gr. <i>chloris</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	+	0,0
<i>Stictochironomus</i> sp.	0,0	+	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Thienemannia</i> sp.	+	+	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>camptolabis</i>	0,2	0,0	0,0	0,4	0,4	0,0
<i>Abiskomyia virgo</i>	4,9	0,0	0,0	0,0	+	0,0
<i>Diplocladius cultriger</i>	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Trissocladius korosiensis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Glyptotendipes</i> gr. <i>gripekoveni</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	+	0,0
<i>Polypedilum convictum</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	+	0,0
<i>Polypedilum</i> sp.	0,0	0,0	0,0	0,0	+	0,0
<i>Paratrichocladius inaequalis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4	0,0
Trichoptera						
<i>Apatania stigmatella</i>	0,0	0,4	+	0,0	0,0	0,0

Окончание таблицы 25

Вид	Размерные группы					
	I		II		III	
	Белый голец			Носатый голец		
<i>A. zonella</i>	0,0	27,8	20,5	86,2	100,0	42,9
<i>A. crymophila</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,5
<i>Hydatophylax nigrovittatus</i>	86,6	71,1	78,8	13,8	0,0	53,6
<i>Hydatophylax variabilis</i>	0,0	0,7	0,7	0,0	0,0	0,0
<i>Mystacides bifidus</i>	0,0	0,0	+	0,0	0,0	0,0

Примечание: размерные группы: I – длина до 26 см, II – длина от 26,1 до 36,0 см, III – длина от 36,1 до 46,0 см; + менее 0,1 %.

У рыб I и II размерных групп видовой состав хириноид варьирует в пределах 15–26 видов, в III размерной группе – в пределах 1–5 видов. Наибольшее видовое разнообразие хириноид отмечено у носатых голецов при длине тела 26,1–36,0 см. Значение отдельных видов у белых и носатых различно, тем не менее преобладают три вида – *P. nivosa*, *C. algarum* и *S. coracina*. Видовой состав ручейников в пище у них представлен 6 видами: у белых голецов, независимо от их размера, численно преобладали крупные личинки *H. nigrovittatus*, тогда как у носатых – более мелкие – *A. zonella*.

Длинноголовый голец является малочисленным видом. Всего было выловлено 14 экземпляров. Максимальный возраст – 18 лет, длина – 75 см, масса тела – около 2,5 кг. Темп роста схож с белым голцом, особенно в первые 8–10 лет. Однако старшие возрастные группы тугорослые и несколько уступают в темпе роста аналогичным группам белого гольца. У 13 представителей длинноголовых голецов желудка были пустые, а один, довольно крупный экземпляр длиной около 60 см, встретился с наполовину заглоченным белым голцом близкого размера. Жертва была настолько крупной, что оказалась для хозяина смертельной добычей, и он был сильно истощен, медленно двигался и всплывал к поверхности.

Некоторые черты биологии длинноголовых голецов приведены в работе Р. М. Викторовского (1978). Из его данных следует, что голецы этого вида не образуют скоплений, а держатся небольшими группами близких по размеру особей от 2 до 5 экземпляров. Обитают далеко от берега над участками с большими глубинами или у крутых береговых склонов. Желудки у большинства рыб были пустые или содержали кокани. Бентосные организмы представлены исключительно имаго веснянок.

Молодь голецов, не подразделенная на виды, объединяет рыб в возрасте 0+–4+ длиной 3,7–16,5 см. Особенности питания их рассмотрены в зависимости от размера. Пищевой спектр состоит из амфибиотических насекомых, планктонных организмов, гаммарусов, икры кокани и растительных остатков (табл. 26).

Таблица 26. Состав пищи молоди голецов рода *Salvelinus*

Компонент	Размеры рыб, см					
	3,7–5,0		5,1–10,0		10,1–16,6	
	1	2	1	2	1	2
Веснянки, л.	3	+	4	+	2	+
Хириноиды, л.	36	23,0	49	22,2	69	8,5
Хириноиды, к.	9	+	18	+	21	12,0
Насекомые, и.	64	65,5	46	41,7	59	69,0
Гаммарусы	0	0,0	3	+	0	0,0
Икра кокани	0	0,0	6	20,8	5	1,0
Растительные остатки	3	+	6	1,4	6	1,5
Планктон	24	11,5	28	13,9	31	8,0

Примечание: 1 – частота встречаемости, %; 2 – масса, %; + – менее 0,1 %; л. – личинки; к. – куколки; и. – имаго.

У молоди рыб длиной до 5 см пища состояла в основном из трех компонентов – имаго насекомых, личинок хириноид и планктонных организмов. Наиболее часто из перечисленных беспозвоночных встречались имаго насекомых, из которых около 50 % массы пищевого комка образовывали хириноиды. Личинки хириноид были представлены тремя видами – *P. nivosa*, *P. orientalis* и *C. algarum*. Наибольшее значение имели *P. nivosa* (72,2 % от массы хириноид), отличающиеся от других видов более крупными размерами. Планктонных беспозвоночных – *Daphnia longiremis* и *Neurodiaptomus angustilobus* голецы выедали неодинаково, наибольшая доля (81,8 % от всех съеденных рачков) принадлежала нейтродиаптомусам.

Особенностью питания молоди рыб длиной 5,1–10,0 см являлось потребление ими икры кокани. Она довольно редко встречалась в желудках рыб (6 %), но доля ее составляла около 21 %. Возрастало потребление этими особями рачков (исключительно дафний) и личинок хирономид. Состав комаров-звонцов оставался таким же, как и у молоди рыб I размерной группы, и по-прежнему доминировали *P. nivosa* (73,4 %).

В пище крупной молоди рыб наибольшее значение имели имаго насекомых, они чаще других организмов встречались в желудках, и им принадлежала наибольшая доля в пищевом комке. Личинки и куколки хирономид имели меньшее значение, но, тем не менее, на их долю приходилось 20,5 % от всей съеденной пищи. Состав личинок представлен был 4 видами, и так же, как у молоди меньших размеров, более интенсивно крупная молодь выедала *P. nivosa* (55,2 % от всех хирономид), а другие виды имели меньшее значение – *C. algarum* (22,4 %), *P. orientalis* (20,4 %), *Micropsectra* gr. *praecox* (2,0 %). В каждом третьем желудке встречались дафнии, и при их очень маленьких размерах масса их в пищевом комке достигала 8 %. Икра кокани встречалась в незначительных количествах у небольшого числа рыб.

Характеризуя питание молоди гольцов рода *Salvelinus*, следует отметить их пищевую активность – это относительно небольшое количество рыб с пустыми желудками (12 %) и высокую величину наполнения желудков, равную 247 ‰ у рыб длиной 3,7–5,0 см, 266 ‰ – 5,1–10,0 см, 100 ‰ – 10,1–16,6 см.

В результате проведенных исследований в оз. Кроноцком были получены следующие результаты. Обитающие в озере жилые гольцы рода *Salvelinus* – белый, длинноголовый и носатый имеют различные черты биологии. На рост особей большое влияние оказывает состав пищи. Рост носатых гольцов характеризуется равномерностью в течение всего онтогенеза, и пища у них состояла из бентосных организмов, икры кокани и растительных остатков. Рост белых гольцов характеризуется неравномерностью. В питании прослеживается определенная закономерность: при длине тела до 46 см пища состояла из донных беспозвоночных, свыше этой длины они питались в основном рыбой – кокани и разновозрастными жилыми гольцами. Длинноголовые гольцы в озере малочисленны, и рост схож с белым гольцом. Рыбный корм, по-видимому, доминирует в их рационе.

**Река Хайлюля** расположена на северо-востоке Камчатки, впадает в Укинскую губу Карагинского залива Берингова моря. Протяженность реки 112 км, из них 97 км протекает на высоте от 0 до 200 м, 9 км – от 201 до 500 м, 2 км – от 501 до 760 м, 1 км – от 761 до 1 000 м, 3 км – от 1 001 до 1 500 м. Водосборная площадь 2 220 км<sup>2</sup> образована 115 притоками длиной менее 10 км и общей протяженностью 203 км (Ресурсы..., 1966).

Ихтиоценоз этого водотока состоит из горбуши, кеты, кижуча, нерки, чавычи, хариуса, валька, налива, пестроногого подкаменщика, малоротой корюшки, мальмы и кунджи. Самым массовым видом среди тихоокеанских лососей является горбуша.

Исследования проведены в среднем течении реки, и из гольцов рода *Salvelinus* здесь встречалась только мальма.

В период ската основной пресс молодь горбуши испытывает со стороны проходной половозрелой мальмы, которая в это время также мигрирует в море. В отдельные годы выедание может быть значительным – от 15 до 20 % численности, и при отсутствии промысла мальмы пресс со стороны мальмы может отрицательно влиять на численность популяции горбуши (Тиллер, Введенская, 1988).

Интенсивность потребления мальмой молоди горбуши зависит от интенсивности ската, что подтверждается ее количеством в желудках (табл. 27).

Таблица 27. Состав пищи проходной мальмы в р. Хайлюле в 1988 г.

Компонент	3-я декада мая		1-я декада июня		2-я декада июня		3-я декада июня	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Бентос	14	–	13	–	–	–	–	–
Молодь горбуши	19	$\frac{1-73}{26}$	62	$\frac{4-162}{61}$	100	$\frac{150-516}{386}$		
Прочие виды рыб	9	$\frac{1-23}{7}$	0	0	0	0	0	0
Кол-во просмотренных желудков, экз.	118		97		37		37	
Пустые желудки, %	61		27		0,0		0,0	
Средняя длина мальмы, см	45,2		41,5		43,1		43,1	

Примечание: 1 – частота встречаемости, %; 2 – кол-во, экз.; над чертой пределы колебаний, под чертой среднее количество жертв; – нет данных.

Число съеденной молоди горбуши возрастало от мая к июню, и в третьей декаде июня отмечено их максимальное количество. В мае количество пократников горбуши было, видимо, недостаточным для полноценного питания мальмы и дополнительным кормовым объектом был бентос. В июне мальма

практически полностью переходила на хищничество, поедая в основном личинок горбуши. Кроме горбуши изредка в желудках мальмы встречалась молодь кеты, но в небольшом количестве (не более 7 экз.) при частоте встречаемости 12 %. Незначительное ее потребление объясняется меньшей численностью, разреженностью скоплений, более крупными размерами и лучшей приспособленностью избегать хищников.

Размерно-весовые показатели молоди горбуши из ската и из желудков мальмы не отличались по длине и массе, и это является показателем отсутствия избирательности жертв. Средняя длина молоди горбуши составляла 31,6 мм, масса – 186,0 мг. Около 40 % потребленной молоди горбуши имели остатки желточного мешка, масса его изменялась в пределах 4–22 мг. Следует отметить, что в мае в пищевом спектре мальмы при невысокой частоте встречаемости горбуши (19 %) ее преимущественно потребляли более крупные особи (средняя длина 44,4 см), тогда как бентосные организмы встречались у мальмы меньших размеров (35,9 см).

Исходя из вышеизложенного, следует, что в р. Хайлюле обитает многочисленная проходная мальма, миграция которой в море происходит в весеннее время и совпадает по срокам со скатом тихоокеанских лососей. Основным пищевым компонентом у мальмы в это время является молодь лососей, причем более интенсивно она выедала личинок горбуши. Прослеживается связь между количеством жертв в желудках мальмы и интенсивностью их ската. В конце мае количество личинок горбуши в желудках мальмы в среднем составляло 26 экземпляров, в июне оно увеличивалось, и максимальное количество приходилось на конец месяца – 644 экземпляра. Величина выедания молоди лососей, особенно личинок горбуши, определялось численностью мальмы и интенсивностью ската лососей.

### Заключение

В водоемах и водотоках Камчатки гольцы рода *Salvelinus* представлены разными видами и формами. Среди проходных рыб встречаются два вида – многочисленная мальма и малочисленная кунджа. Помимо проходной формы известны жилые, ручьевые и озерно-речные экотипы. Узкоэндемичными видами являются белый, носатый, длинноголовый гольцы и голец Крогиус. Первые три вида обитают в оз. Кроноцком, четвертый – в оз. Дальнем. Разновозрастные мальма и кунджа по отношению к молоди лососей являются конкурентами и хищниками. Пищей молоди гольцов рода *Salvelinus* (не подразделенных по видам) служат бентосные организмы и довольно редко – молодь лососей и других видов рыб. Рыба в питании появляется при длине свыше 26,3 см, а у более крупных особей (более 46 см) она становится основным объектом питания. Молодь лососей во время ската интенсивно выедается мальмой только при высокой ее плотности и длине менее 3,5 см.

### ЛИТЕРАТУРА

- Большая Российская энциклопедия. 2010. Т. 16. – 751 с.
- Введенская Т. Л. 1983. Возрастная структура и рост гольцов (р. *Salvelinus*) Кроноцкого озера // Морфология, структура и проблемы рационального использования лососевидных рыб : тез. координац. совещ. по лососевидным рыбам. – Л. : Наука. – С. 28–29.
- Введенская Т. Л. 2010. Кормовая база молоди нерки на нерестилищах озера Курильское // Исслед. водных биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – Вып. 15. – С. 71–87.
- Введенская Т. Л., Мешкова М. Г. 2004. Проточность озера Большой Виллой // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : матер. V науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 26–28.
- Введенская Т. Л., Травина Т. Н. 2008. Роль сненки в трофической цепи лососевых рек Камчатки (западное побережье Камчатки, р. Большая) // Современное состояние водных биоресурсов : тез. докл. науч. конф., посвящ. 70-летию С. М. Коновалова. – Владивосток : ТИНРО-центр. – С. 342–343.
- Введенская Т. Л., Травина Т. Н., Хивренко Д. Ю. 2003. Бентофауна и питание молоди кеты естественного и заводского воспроизводства в бассейне р. Паратунка // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – Владивосток : Дальнаука. – Вып. 2. – С. 70–80.
- Викторовский Р. М. 1975. Хромосомные наборы эндемичных гольцов Кроноцкого озера // Цитология. – Т. 17. № 4. – С. 464–466.
- Викторовский Р. М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. – М. : Наука. – 110 с.
- Викторовский Р. М., Глубоковский М. К. 1977. Механизмы и темпы видообразования гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Pisces) // Докл. АН СССР. – Т. 235. № 4. – С. 946–949.
- Волбуев В. В. 1983. Экология и структура популяций кунджи материкового побережья Охотского моря // Биол. пробл. Севера : тез. докл. X Всесоюз. симпозиума. Ч.II. – Магадан : ИБПС. – С. 156.
- Горин С. Л. 2009. Гидролого-морфологические процессы в эстуариях Камчатки: автореф. ... канд. географ. наук. – М. : МГУ. – 26 с.
- Глубоковский М. К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. – М. : Наука. – 343 с.
- Гудков П. К. 1991. Материалы по биологии кунджи *Salvelinus leucamenis* бассейна Охотского моря // Вопр. ихтиол. – Т. 31. Вып. 6. – С. 898–909.

- Гудков П. К., Скопец М. Б. 1987. К вопросу о структуре популяций и некоторых особенностях биологии проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) бассейна Охотского моря // Биол. пресных вод Дальнего Востока. – Владивосток : ДВО АН СССР. – С. 79–88.
- Запорожец О. М., Запорожец Г. В. 2008. Лососи реки Паратунки (Восточная Камчатка): история изучения и современное состояние. – Петропавловск-Камчатский : СЭТО-СТПплюс. – 132 с.
- Коновалов С. М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. – Л. : Наука. – 237 с.
- Крогиус Ф. В., Крохин Е. М., Менишуткин В. В. 1987. Тихоокеанский лосось – нерка в экосистеме озера Дальнего (Камчатка). – Л. : Наука. – 198 с.
- Куренков И. И. 2005. Зоопланктон озер Камчатки. – Петропавловск-Камчатский : Изд-во КамчатНИРО. – 178 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974 – М. : Наука. – 252 с.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А. 1976. Рост животных. Анализ на уровне организма. – М. : Наука. – 291 с.
- Павлов Д. С., Груздева М. А., Кузицин К. В., Поляков М. П. 2012. Разнообразие мигрантной жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) Камчатки на основе анализа соотношения ионов  $Sr^{2+}/Ca^{2+}$  в отолитах // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилег. морей : матер. XIII междунар. науч. конф., посвящ. 75-летию со дня рождения известного отечественного специалиста в области лесоведения, ботаники и экологии д.б.н. С. А. Дыренкова. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. С. 98–101.
- Пономарев В. П., Тарасов В. И., Минятов В. К. 1986. Водный баланс озера Курильского // Комплексные исследования озера Курильского (южная Камчатка). – Владивосток : Изд-во Дальневост. гос. ун-та. – С. 51–67.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Камчатка. 1966 – Л. : Гидрометеиздат. – Т. 20. – 260 с.
- Ройс В. Ф. 1975. Введение в рыбохозяйственную науку. – М. : Пищевая пром-сть. – С. 117–121.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961 – М. : Наука. – 263 с.
- Савваитова К. А. 1989. Арктические гольцы. – М.: Агропромиздат. – 223 с.
- Смирнов Б. П., Мешкова М. Г., Введенская Т. Л. 2004. Оценка величины выедания заводской молоди кеты в озере Большой Виллой // Исслед. водных биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – Вып. 7. – С. 246–250.
- Сынова А. И. 1951. О питании тихоокеанских лососей в камчатских водах // Изв. ТИНРО. Т. 34. С. 105–121.
- Тиллер И. В. 2012. Материалы по биологии проходных гольцов р. Жупанова // Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО». – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 89–96.
- Тиллер И. В., Введенская Т. Л. 1988. Питание проходной формы и молоди гольца *Salvelinus alpinus sensu lato* в реке Хайлюля (Камчатка) // Вопр. ихтиол. – Т. 28. Вып. 1. – С. 103–109.
- Токранов А. М. 1994. Состав сообществ рыб эстуария р. Большая (западная Камчатка) // Вопр. ихтиол. – Т. 34. Вып. 1. – С. 5–12.
- Черешнев И. А. 1998. Раздел I. Пресноводные рыбы // Красная книга Севера Дальнего Востока России. – М. : Пента. – С. 19–71.
- Черешнев И. А., Волобуев В. В., Шестаков А. В., Фролов С. В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. – Владивосток : Дальнаука. – 496 с.
- Черешнев И. А., Шестаков А. В., Скопец М. Б. 2001. Определитель пресноводных рыб Северо-Востока России. – Владивосток : Дальнаука. – 129 с.
- Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. – М. : Наука. – 253 с.